

Ecología

## La condición sexual en los musgos mexicanos

### *Sexual condition in Mexican mosses*

Ana Paola Peña-Retes y Claudio Delgadillo-Moya \*

*Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-233, 04510 Ciudad de México, México*

\*Autor para correspondencia: moya@unam.mx (C. Delgadillo-Moya)

Recibido: 11 enero 2016; aceptado: 20 julio 2017

#### Resumen

Para determinar la proporción de musgos dioicos o monoicos en la flora mexicana se preparó una base de datos de las 983 especies conocidas para México. Además se obtuvo información sobre formación de esporofitos y de propágulos para 829 especies. De este número, 458 (55%) especies son dioicas y 371 (45%) son monoicas. La condición sexual de las 154 especies remanentes es polioica, incierta o no existe información precisa. La tendencia a formar esporofitos es mayor en las especies monoicas, pero los musgos dioicos forman tanto esporofitos como propágulos en mayor proporción que los monoicos, pero la proporción de propágulos y esporofitos varía en las 13 familias más importantes de la flora mexicana. La expresión sexual en los musgos mexicanos sigue los patrones básicos de otras regiones en el mundo. Sin embargo, la investigación por familias puede ser ventajosa para determinar patrones particulares. En cada familia, se debe buscar la relación de la condición sexual con microhábitats, con la distribución geográfica local y con la producción de esporofitos y de propágulos.

*Palabras clave:* Expresión sexual; Dioico; Monoico; Bryophyta; México

#### Abstract

The proportion of dioicous or monoicous mosses in the Mexican flora was determined with the aid of a database for 983 species reported from Mexico. Information was available for 829 species, 458 (55%) of which are dioicous and 371 (45%) are monoicous. The remaining 154 species are either polyoicous, or have uncertain or unknown sexuality. Sporophytes are more frequently found in monoicous taxa, but the dioicous species produce both sporophytes and propagulae more frequently than the monoicous species, but the proportion of asexual structures and sporophytes vary in 13 of the most important moss families in Mexico. Mexican mosses, in general, follow similar sexual expression patterns as those in other parts of the world. Research by family may be advantageous to identify specific patterns. The relationship between sexual condition and microhabitat, regional geographical distribution or sporophyte and propagule production should be investigated for each family.

*Keywords:* Sexual expression; Dioicous; Monoicous; Bryophyta; Mexico

## Introducción

En las briofitas, la reproducción sexual depende, entre otras cosas, de la estructura, arreglo y época de formación de los órganos sexuales y en la disponibilidad de agua para la fecundación. La condición sexual, entendida como el arreglo de las estructuras sexuales, se manifiesta en 2 formas principales, dioica y monoica (Gemmell, 1950; Wyatt y Anderson, 1984). En las briofitas dioicas (unisexuales) las plantas masculinas y femeninas pueden ser similares y con frecuencia solo se distinguen por el tipo de órganos sexuales que producen; la condición dioica se presenta en un poco más de la mitad de los musgos a nivel global (Wyatt y Anderson, 1984). Por su parte, las especies monoicas (o bisexuales) reúnen en una misma planta los gametangios masculinos y femeninos en diferentes arreglos. Entre los musgos dioicos, cuando las plantas masculinas son pequeñas y crecen como epifitas sobre los tallos femeninos se denominan pseudoautoicas; si lo hacen sobre las hojas se conocen como filodioicos. Por su parte, los musgos bisexuales o monoicos, pueden ser paroicos, cuando los arquegonios y anteridios están en la misma inflorescencia, pero no mezclados; son sinoicos si los arquegonios y anteridios están mezclados en la misma inflorescencia. Los musgos autoicos llevan los arquegonios y anteridios en inflorescencias separadas; en esta subcategoría hay varios arreglos: si los perigonios están en la base de los periquecios en un mismo tallo son gonioautoicos, o bien, sobre ramas separadas cladautoicos; si las ramas están unidas por rizoides son rizautoicos, y criptoicos cuando los anteridios se encuentran en una pequeña rama que nace en la base de los arquegonios (Churchill, 1987; Deguchi, 1977; Deguchi y Takeda, 1986). El término polígamo o heteroico se refiere a una misma planta con arquegonios y anteridios en inflorescencias separadas o mezclados en la misma inflorescencia. En los musgos polioicos, los 2 tipos de órganos sexuales a veces están en la misma planta y a veces en plantas diferentes (Anderson, 1980; Gemmell, 1950; Vitt, 1968; Wyatt y Anderson, 1984).

La condición sexual puede verse afectada por numerosos factores que incluyen los cambios climáticos cuya intensidad puede hacer que las plantas de un sexo desaparezcan; también la sensibilidad al estrés y el costo de la reproducción pueden influir en la condición sexual (Bisang et al., 2006; Glime, 2007; Ignatov et al., 2009). En sitios con sequía extrema los musgos monoicos son frecuentes por lo que podría pensarse que algunas estrategias y formas de vida están estrechamente ligadas a la condición sexual (During, 1979; Laenen et al., 2016). En algunos musgos hay mayor frecuencia del sexo femenino en hábitats sombreados y expuestos; las plantas masculinas

solo son frecuentes en hábitats sombreados (Bowker et al., 2000).

Además de la influencia ambiental, la expresión sexual está regulada por factores intrínsecos. Los cromosomas sexuales X y Y y el nivel de ploidía pueden determinar el carácter masculino y femenino en muchas especies; los bivalentes dimórficos en *Macromitrium* y *Schlotheimia* intervienen en la determinación sexual produciendo machos enanos. Estos y otros componentes cromosómicos también han sido objeto de estudio (Anderson, 1980; Crawford et al., 2009; Doyle, 1970; Glime, 2007; Ramsey y Berrie, 1982; Vitt, 1968). Hormonas como las auxinas, giberelinas y citoquininas, pueden inhibir o inducir la formación de anteridios y arquegonios. La respuesta a la combinación de dichos factores es variable en cada especie (Glime, 2013).

La complejidad de factores que modifican o regulan la expresión sexual tiene consecuencia en la formación de los esporofitos. Usualmente se piensa que éstos podrían producirse con mayor frecuencia en los musgos monoicos, básicamente por la cercanía de los gametangios (Glime, 2007; Longton, 2006; Longton y Schuster, 1983) y que las especies con reproducción sexual deprimida producen diásporas asexuales (McDaniel y Perroud, 2012). Las diásporas asexuales aseguran la permanencia de las poblaciones y la colonización a distancias cortas. En los musgos dioicos podría haber una correlación significativa con la producción de diásporas asexuales (Crawford et al., 2009), pues muchas de esas especies las producen (Doyle, 1970; Glime, 2007; Longton, 1997) con lo cual, en teoría, se compensa la menor producción de esporofitos.

La información sobre los mecanismos de diferenciación y evolución de las estructuras sexuales se apoya en datos y ejemplos de musgos de las zonas templadas, principalmente. Para las zonas tropicales, la información sobre la condición sexual está dispersa, aunque por la distribución de las especies, desde o hasta las zonas templadas del mundo, ya existen datos útiles para esa flora. Para México la falta de datos concretos sobre la sexualidad de sus briofitas persiste, a pesar de la publicación de un manual sobre la flora de musgos (Sharp et al., 1994), de listados preliminares para las hepáticas (Fulford y Sharp, 1990) y estudios monográficos recientes para ambos grupos. En atención a ello, esta contribución intenta establecer si la sexualidad en los musgos mexicanos sigue los patrones de otras latitudes. Concretamente, se desea documentar la proporción de especies dioicas y monoicas en la brioflora mexicana para determinar si las primeras son ligeramente más numerosas que las monoicas como ocurre a nivel global (Wyatt y Anderson, 1984). También se investiga la presencia de estructuras asexuales y su relación con la producción de esporofitos; se busca determinar si las

especies dioicas producen más diásporas asexuales y un menor número de esporofitos, en contraste con las especies monoicas (Glime, 2007; Laenen et al., 2015; Longton y Schuster, 1983).

Datos sobre la expresión sexual y una discusión general sobre el tema en las briofitas, con especial referencia a los musgos, se pueden ver en Crum (2001), Glime (2007), Wyatt y Anderson (1984) y Vanderpoorten y Goffinet (2009).

### Materiales y métodos

A partir del Catálogo de Musgos Neotropicales, Latmoss (Delgadillo-Moya, 2010), se preparó una base de datos con los nombres de 983 especies de musgos registradas para México. Para cada especie, se insertó la información sobre la condición sexual (según Sharp et al., 1994) y se registró la presencia de esporofitos y de cualquier estructura asexual especializada. Para los propósitos de este estudio, la condición sexual se revisó siguiendo la clasificación y terminología sexual de Anderson (1980) y Wyatt y Anderson (1984) como modelo principal, con modificaciones. La nomenclatura y los datos de expresión sexual citados en Sharp et al. (1994), fueron complementados con los de otras floras,

revisiones y monografías o descripciones originales de las especies. En casos excepcionales, la presencia de esporofitos y estructuras asexuales fue revisada en ejemplares de herbario.

### Resultados

El estudio comprende las 983 especies conocidas para la flora de musgos mexicanos. Sin embargo, es pertinente señalar que para muchas especies hay incertidumbre sobre la condición sexual; la condición dioica es dudosa para 74 especies en comparación con la de 23 especies monoicas, y no hay datos para 17 especies de musgos. Considerando solamente las especies para las que hay certeza, el tamaño de la flora evaluado es de 869 especies y variedades. Los términos “dioico” y “monoico” son usados de manera general. Los datos para las subcategorías se incorporaron con la información precisa disponible para cada taxón. En la tabla 1, los datos para cada subcategoría se deben agregar a los de los términos generales para obtener el total para la flora de musgos de México.

Como ocurre en otras floras (Wyatt y Anderson, 1984), nuestros datos muestran que el número de especies dioicas en la flora de musgos de México es mayor que el de las monoicas. El 55% de las especies en esta categoría supera

Tabla 1  
 Condición sexual en los musgos de la flora mexicana.

Categoría	Subcategorías	Subcategorías	Núm. Spp.
Dioico			426
	Filodioico		9
	Pseudoautoico		23
Total			458
	Aparentemente dioicas		74
Monoico			28
	Paroico		17
	Sinoico		21
	Autoico		236
		Gonioautoico	21
		Cladautoico	11
		Rizoautoico	20
		Criptoico	3
	Polígamo (heteroico)		14
Total			371
	Aparentemente monoicas		23
Polioico			40
Desconocido o sin descripción			17

por 10% a las especies monoicas. Los cambios principales en estos datos podrían presentarse cuando se defina la condición sexual de las 97 especies aparentemente dioicas y monoicas, además de las 17 especies para las que no hay descripción de la condición sexual. También podrían ocurrir cambios en los números de la tabla 1 cuando se defina la naturaleza de las 236 especies de musgos autoicos registrados para México.

Tomando en cuenta las consideraciones de la introducción, además de identificar miembros de las 2 grandes condiciones sexuales, es importante saber la proporción de la flora que produce estructuras asexuales de reproducción y esporofitos (tabla 2). De manera general, los musgos mexicanos pueden producir tubérculos rizoidales, yemas (axilares, foliares) y ramas flagelíferas variables en forma, tamaño, color y posición sobre el gametofito. Son frecuentes y características en algunos taxa como, por ejemplo, las yemas claviformes de las Calymperaceae, las yemas unicelulares negras de *Bryoerythrophyllum inaequalifolium* o las ramas flagelíferas de *Pseudocryphaea domingensis*. Es deseable determinar si los musgos que producen yemas, forman esporofitos al mismo tiempo.

La tabla 2 muestra que 85% de las especies dioicas y 98% de las monoicas pueden producir esporofitos. Aunque las proporciones no parecen ser muy diferentes, los datos muestran una tendencia a una mayor producción de esporofitos entre los musgos monoicos, posiblemente por la cercanía de los gametangios de ambos sexos. En contraste, los musgos dioicos forman propágulos asexuales en el 25% de los casos, pero solo en el 21% hay esporofitos y propágulos al mismo tiempo. Entre los musgos monoicos solo el 5% produce propágulos y esporofitos al mismo tiempo. Los resultados indican que, proporcionalmente, los musgos dioicos tienen una mayor capacidad de producción de propágulos asexuales que las especies monoicas. El comportamiento de los musgos polioicos es intermedio entre dioicos y monoicos.

Los esporofitos son conocidos para la mayoría de las especies de musgos mexicanos, aunque por la naturaleza del estudio, aquí solo se registra su presencia. Entre las especies monoicas, los esporofitos no se conocen para

*Chryso-hypnum squarrosulum* (Cardot) Nish. & Ando, *Hygroamblystegium fluviatile* (Hedw.) Loeske, *Schistidium agassizii* Sull. & Lesq. y *Sematophyllum marylandicum* (Müll. Hal.) E. Britton porque aparentemente no los forman en su área de distribución o porque al ser adiciones relativamente recientes a la flora mexicana, hay pocos ejemplares. En comparación, no se conocen los esporofitos de alrededor de 67 especies dioicas.

Los datos de la tabla 2 se refieren a toda la flora de musgos de México, pero el comportamiento de los musgos no es uniforme, como lo muestra un análisis por grupo taxonómico (tabla 3). La flora de musgos mexicanos está representada por alrededor de 76 familias. Trece de ellas concentran la riqueza florística de musgos pues tienen entre 21 especies (Amblystegiaceae) y 158 especies (Pottiaceae). En conjunto suman 640 especies y variedades, o sea, el 65% del total de los musgos conocidos para México. En algunas familias el número de especies dioicas es claramente mayor que el de las monoicas, por ejemplo, en las Bryaceae y Pottiaceae. En otras la proporción es similar (e.g., Amblystegiaceae y Grimmiaceae), mientras que en otras más, la relación se invierte. En las Fissidentaceae las especies monoicas son mucho más numerosas que las dioicas.

Los propágulos parecen ser más frecuentes en los musgos dioicos, notablemente entre las Calymperaceae y las Pottiaceae. No parece haber propágulos especiales en las Bartramiaceae o en las Fissidentaceae y son raros en las Brachytheciaceae, Hypnaceae y Neckeraceae. Por su parte, con base en los datos disponibles, no se puede establecer si las especies monoicas forman esporofitos con mayor frecuencia que las especies dioicas. Sin embargo, la tabla 3 muestra que los esporofitos son bien conocidos en las especies dioicas.

Los datos de la tabla 3 muestran un cierto grado de incertidumbre. En las Calymperaceae no existe información suficiente para diagnosticar con certeza la condición monoica de 3 especies. Una situación similar ocurre entre las Dicranaceae cuya condición dioica es frecuentemente cuestionable. Entre las Pottiaceae y en otras familias la condición dioica o monoica puede presentarse en una misma especie. Los musgos polioicos no pueden situarse en una de las 2 categorías principales y necesitan evaluarse por separado.

## Discusión

Los porcentajes de especies dioicas (55%) y monoicas (45%) en México coinciden con las observaciones y datos para otras floras (Glime, 2007; Ignatov et al., 2009; Longton y Schuster, 1983; Wyatt, 1982; Wyatt y Anderson, 1984). Por su posición geográfica y con

Tabla 2

Número de especies con esporofitos, con propágulos especializados (P.E.) y con ambos en la flora de musgos de México. Los números entre paréntesis representan porcentajes.

	C/Esporofito	C/P. E.	C/Ambos
Dioicos	391/458 (85)	116/458 (25)	98/458 (21)
Monoicos	365/371 (98)	19/371 (5)	19/371 (5)
Polioicos	30/40 (75)	4/40 (10)	1/40 (2.5)

Tabla 3

Las familias de musgos con mayor número de especies en México, su condición sexual, producción de estructuras asexuales de reproducción y esporofitos

Familia	Spp.	Dioicas	Monoicas	Propágulos dioicos vs. monoicos	Esporofitos dioicos vs. monoicos
Amblystegiaceae	21	8	9	1 - 1	7 - 10
Bartramiaceae	32	21	10	0 - 0	20 - 7
Brachytheciaceae	31	19	13	0 - 1	13 - 13
Bryaceae	87	68	13	17 - 3	59 - 13
Calymperaceae	24	21	3	19 - 15	17 - 2
Dicranaceae	60	13	2	7 - 0	27 - 2
Fissidentaceae	52	4	48	0 - 0	3 - 48
Grimmiaceae	27	15	12	4 - 0	13 - 11
Hypnaceae	40	13	18	0 - 1	8 - 17
Neckeraceae	22	13	9	1 - 0	6 - 9
Orthotrichaceae	47	10	22	4 - 5	10 - 17
Pilotrichaceae	39	15	21	5 - 2	14 - 21
Pottiaceae	158	90	42	37 - 4	74 - 41

una alta proporción de especies tropicales, la condición sexual de las especies de la brioflora de México podría mostrar diferencias importantes con respecto a las zonas templadas. Sin embargo, las proporciones de especies dioicas y monoicas son similares a las de otras latitudes y localmente no parece haber una relación entre la condición sexual y la geografía local.

En el conjunto de las 13 familias de musgos mexicanos más importantes, las especies dioicas son más numerosas que las monoicas, pero en las Bartramiaceae, Bryaceae y Pottiaceae, esa diferencia es notable (tabla 3). La disparidad en la proporción de especies dioicas con respecto a las monoicas podría deberse a mecanismos de selección ambiental que favorecen al dioicismo. Las Pottiaceae, por ejemplo, habitan en sitios donde la falta de agua no es obstáculo para el éxito reproductivo de las especies dioicas. A diferencia de ellas, las Fissidentaceae, que habitan en ambientes húmedos, son preferentemente monoicas. Esta observación, sin embargo, es contraria a la expresada por Wyatt (1982: 181, 183; véase también During, 1979; Laenen et al., 2016).

La investigación por familia podría aportar datos sobre las ventajas de su condición sexual en ambientes particulares. En las Orthotrichaceae, por ejemplo, la condición principalmente monoica parece tener ventajas sobre la condición dioica pues la fecundación cruzada es una dificultad inherente al ambiente de troncos y ramas donde habita la mayoría. Sin embargo, desconocemos si las especies mexicanas poseen mecanismos que previenen la autofecundación y son funcionalmente dioicas.

En México no se han examinado poblaciones de musgos monoicos para determinar la existencia de protandria o protoginia, pero en consideración al número de especies monoicas (371, tabla 1), podría pensarse que cualquiera de las 2 podría ser responsable de la formación de esporofitos por fertilización cruzada. Longton (1994) y Glime (2007) indican que el monoicismo aumenta la autofecundación. Esta última podría dar lugar a una adaptabilidad reducida por la retención de genes adversos por lo que ciertas especies poseen mecanismos que suprimen la autofecundación (Glime, 2007).

En las especies mexicanas, el 98% de los musgos monoicos producen esporofitos en comparación con el 85% en los musgos dioicos. De acuerdo con Longton (1994, 2006), algunos análisis confirman que la mayoría de los musgos monoicos y dioicos producen esporofitos libremente. La rareza o ausencia de esporofitos en ciertas especies dioicas se debe básicamente a la falla en la producción de órganos sexuales, a la distancia entre ellos y frecuentemente, a la desproporción de los sexos, cuando la formación de arquegonios supera a la de anteridios. En sentido práctico, la ausencia de esporofitos puede ser debida a la insuficiente colección de muestras fértiles en el campo y su escasa representación en los herbarios. No obstante, la desproporción de sexos a favor de las plantas femeninas puede originarse por la tendencia a coleccionar muestras con esporofitos (Glime, 2007).

Según Crawford et al. (2009), no existe alguna asociación entre la condición sexual y la reproducción asexual. Sin embargo, también se ha sugerido que la

ausencia de uno de los sexos promueve la formación de propágulos asexuales (Glime, 2007). Entre las 983 especies mexicanas, apenas el 13% producen propágulos asexuales especializados; 116 son dioicas y 19 son monoicas. En este caso, como se mostró anteriormente, en las Bryaceae, Calymperaceae y Pottiaceae son frecuentes las especies dioicas que producen propágulos especializados. La importancia de estas estructuras radica en que, por medio de ellas, las colonias de musgos logran mantener su presencia cuando no hay reproducción sexual. La ausencia de propágulos especializados en las especies mexicanas no representa un obstáculo serio para la permanencia de las colonias pues todos los musgos son capaces de reproducirse asexualmente a partir de cualquier fragmento de su gametofito (Best, 1901; Glime, 2007; Hartmann y Jenkins, 1984; Longton, 1994; Longton y Schuster, 1983; Wyatt, 1982, 1994). En contraste, en Alemania 86% de las especies que producen yemas son dioicas, mientras que en Japón son más del 20% y en América del Norte 76% (Glime, 2007).

La distribución geográfica de las especies depende de los tipos de reproducción en cada una. Las esporas son el mecanismo más efectivo para colonizar nuevos hábitats (Longton, 1994; Wyatt, 1994) de manera que el área de distribución de las especies que producen esporas es más amplia que la de especies que no producen esporofitos (Gemmell, 1950). Por ejemplo, las especies británicas que no producen esporofitos, muestran una distribución muy estrecha o altamente disyunta (Longton y Schuster, 1983). Por ello, desde un punto de vista teórico, se podría sugerir que la tendencia a la mayor producción de esporofitos en las especies monoicas podría estar ligada a una menor frecuencia de aparición de estructuras asexuales en las especies mexicanas (tabla 3) y a áreas de distribución más amplias. En general, en las 13 familias mejor representadas en la flora de musgos mexicanos, las especies monoicas confirman la tendencia a formar menos propágulos asexuales. Sin embargo, no se puede demostrar que sus áreas de distribución sean más amplias pues los datos geográficos son limitados para muchas especies. Además, existen consideraciones ecológicas e históricas que pueden influir sobre el tamaño del área ocupada por las especies de musgos. En las hepáticas, Laenen et al. (2015) no encontraron correlación entre la frecuencia de producción de propágulos vegetativos y la condición dioica o entre el tamaño del área de distribución y la condición sexual en las especies monoicas.

La presente contribución muestra que la condición sexual en los musgos mexicanos sigue los patrones que se han observado en otras regiones. Hay áreas de investigación potencial que no se han revisado para las especies tropicales y que sería deseable explorar para nuestra flora. La

condición sexual está significativamente relacionada con los cromosomas sexuales, el nivel de ploidía y los cambios en las características de los cromosomas (Crawford et al., 2009; Jesson et al., 2011). Ciertas diferencias genéticas pueden dar lugar a diferencias en la expresión sexual. De la misma manera, la investigación sobre las condiciones ambientales que afectan de forma diferente a las plantas masculinas y a las femeninas o el desequilibrio en las proporciones de masculinas y femeninas (Bisang et al., 2006; Glime, 2007) son temas que se podrían revisar para entender la biología de las especies tropicales.

### Agradecimientos

A Eberto Novelo, por la revisión y crítica a una versión preliminar del manuscrito.

### Referencias

- Anderson, L. E. (1980). Cytology and reproductive biology of mosses. En R. J. Taylor y A. E. Leviton (Eds.), *The mosses of North America* (pp. 37–76). San Francisco: AAAS – Pacific Division.
- Best, G. N. (1901). Vegetative reproduction of mosses. *The Bryologist*, 4, 1–3.
- Bisang, I., Eehrlén, J. y Hedenäs, L. (2006). Reproductive effort and costs of reproduction do not explain female-biased sex ratios in the moss *Pseudocalliergon trifarium* (Amblystegiaceae). *American Journal of Botany*, 93, 1313–1319.
- Bowker, M. A., Stark, L. R., McLetchie, D. N. y Mishler, B. D. (2000). Sex expression, skewed sex ratios, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *American Journal of Botany*, 87, 517–526.
- Crawford, M., Jesson, L. K. y Garnock-Jones, P. J. (2009). Correlated evolution of sexual system and life-history traits in mosses. *Evolution*, 63, 1129–1142.
- Crum, H. (2001). Structural diversity of bryophytes. Ann Arbor, Michigan: University of Michigan Herbarium.
- Churchill, S. P. (1987). Systematics and biogeography of *Jaffuelobryum* (Grimmiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 45, 691–708.
- Deguchi, H. (1977). Small male branches of *Ptychomitrium* (Grimmiaceae) arised from the base of vaginula inside the perichaetial leaf circle. *Miscelanea Bryologica et Lichenologica*, 7, 177–179.
- Deguchi, H. y Takeda, Y. (1986). Reproductive phenology of four species of *Ptychomitrium*. *Proceedings of the Bryological Society of Japan*, 4, 73–78.
- Delgadillo-Moya, C. (2010). Latmoss 2010. Briologia Mexicana. Recuperado el 15 de junio de 2016 de: [www.ibiologia.unam.mx/briologia/www/index/](http://www.ibiologia.unam.mx/briologia/www/index/)
- Doyle, W. T. (1970). *The bryology of higher cryptogams*. London: The Macmillan Co.
- During, H. J. (1979). Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, 5, 2–18.

- Fulford, M. y Sharp, A. J. (1990). The leafy Hepaticae of Mexico: one hundred and twenty-seven years after C. M. Gottsche. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 63, 1–86.
- Gemmell, A. R. (1950). Studies the Bryophyta. I. The influence of sexual mechanism on varietal production and distribution of British musci. *New Phytologist*, 49, 64–71.
- Glime, J. M. (2007). *Bryophyte ecology*. Volume 1. Physiological Ecology. Sexual Strategies. Michigan Technological University. Recuperado el 13 de junio, 2016 de: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.
- Glime, J. M. (2013). Ecophysiology of development: gametogenesis. In *Bryophyte Ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Recuperado el 24 de noviembre, 2016 de: <http://www.bryoecol.mtu.edu/chapters/5-8Gametogenesis.pdf>.
- Hartmann, E. y Jenkins, G. I. (1984). Photomorphogenesis of mosses and liverworts. En A. F. Dyer y J. G. Duckett (Eds.), *The experimental biology of Bryophytes* (pp. 203–228). London: Academic Press.
- Ignatov, M. S., Ignatova, E. A., Afonina, O. M. y Teleganova, V. V. (2009). Moss diversity in Russia: general overview and analysis of the distribution of dioicous species. En S. I. Golovatch, O. L. Makarova, A. B. Babenko y L. D. Penev (Eds.), *Species and communities in extreme environments* (pp. 303–318). Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press.
- Jesson, L. K., Cavanagh, A. P. y Perley, D. S. (2011). Polyploidy influences sexual system and mating patterns in the moss *Atrichum undulatum sensu lato*. *Annals of Botany*, 107, 135–143.
- Laenen, B., Machac, A., Gradstein, S. R., Shaw, B., Patiño, J., Désamoré, A. et al. (2015). Geographical range in liverworts: does sex really matter? *Journal of Biogeography*, 43, 627–635.
- Laenen, B., Machac, A., Gradstein, S. R., Shaw, B., Patiño, J., Désamoré, A. et al. (2016). Increased diversification rates follow shifts to bisexuality in liverworts. *New Phytologist*, 210, 1121–1129.
- Longton, R. E. (1994). Reproductive biology in bryophytes. The challenge and opportunities. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 76, 159–172.
- Longton, R. E. (1997). Reproductive biology and life-history strategies. *Advances in Bryology*, 6, 65–101.
- Longton, R. E. (2006). Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction? *Lindbergia*, 31, 16–23.
- Longton, R. E. y Schuster, R. M. (1983). Reproductive biology. En R. M. Schuster (Ed.), *New manual of bryology*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 1, 386–462.
- McDaniel, S. F. y Perroud, P. F. (2012). Invited perspective: bryophytes as models for understanding the evolution of sexual systems. *The Bryologist*, 115, 1–11.
- Ramsay, H. P. y Berrie, G. K. (1982). Sex determination in bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 52, 255–274.
- Sharp, A. J., Crum, H. y Eckel, P. M. (1994). The moss flora of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 69, 1–1113.
- Vanderpoorten, A. y Goffinet, B. (2009). *Introduction to bryophytes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vitt, D. H. (1968). Sex determination in mosses. *The Michigan Botanist*, 7, 195–203.
- Wyatt, R. (1982). Population ecology of bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 52, 179–198.
- Wyatt, R. (1994). Population genetics of bryophytes in relation to their reproductive biology. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 76, 147–157.
- Wyatt, R. y Anderson, L. E. (1984). Breeding systems in bryophytes. En A. F. Dyer y J. G. Duckett (Eds.), *The experimental biology of bryophytes* (pp. 39–64). London: Academic Press.