

Revisión taxonómica del género *Anastrophyllum* (Marchantiophyta, Anastrophyllaceae) para Colombia

Taxonomic revision of the genus *Anastrophyllum* (Marchantiophyta, Anastrophyllaceae) of Colombia

WILSON RICARDO ÁLVARO-A, JAIME URIBE-M.

Universidad Nacional de Colombia – sede Bogotá, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. walvaroa@gmail.com, juribem@unal.edu.co

RESUMEN

En el estudio taxonómico del género *Anastrophyllum* para Colombia se registran cinco especies. *A. auritum*, *A. nigrescens*, *A. piligerum*, *A. stellatum* y *A. tubulosum*. El género *Anastrophyllum* presenta pigmentación pardo-rojiza, rojo-negrucza, ocasionalmente verde; tallos con corteza y médula diferenciadas; ramificación terminal tipo *Frullania*, lateral tipo *Plagiochila* y ventral tipo *Bazzania*; hojas bifidas, cóncavas, asimétricas, margen entera; células con trígonos pequeños a conspicuos. Dioicas; perianto emergente, cilíndrico, plegado desde la base o solamente en la parte distal, con la boca hialina. *Anastrophyllum leptodictyon* es pasado a la sinonimia de *A. auritum*. Para cada una de las especies se proporciona una descripción detallada, ilustraciones, mapas de distribución y una clave donde se destacan principalmente caracteres del gametofito.

Palabras clave. Bosque andino, hepáticas, morfología, páramo.

ABSTRACT

Five species are recognized in the taxonomic study of the genus *Anastrophyllum* for Colombia: *A. auritum*, *A. nigrescens*, *A. piligerum*, *A. stellatum* and *A. tubulosum*. The genus *Anastrophyllum* is characterized by a reddish-brown to red-black, occasionally green, pigmentation; stems with a distinctive cortex and medulla; terminal branching of the *Frullania*, lateral branching of the *Plagiochila*-type and, ventral-intercalary branching of the *Bazzania*-type; leaves always bifid, concave, asymmetric; cells with inconspicuous or large to coarsely nodose trigones. Dioecious; perianth emergent, cylindrical, plicate, with a hyaline mouth. *Anastrophyllum leptodictyon* is synonymized to *A. auritum*. A key to species, based on gametophytic characters is provided and descriptions, illustrations and distribution maps are given for each species.

Key words. Andean forest, liverworts, morphology, paramo.

INTRODUCCIÓN

El género *Anastrophyllum* (Spruce) Steph. es de distribución mundial y presenta 17 especies (Söderström *et al.* 2016), de las cuales, en el presente trabajo, se registran cinco para Colombia. En el neotrópico, es uno de los géneros de hepáticas foliosas característico del páramo y se encuentra comúnmente sobre suelo, turbera o roca; en ocasiones, se le puede encontrar como

epífita en bosques montanos (Gradstein *et al.* 2001).

Los trabajos realizados sobre *Anastrophyllum* en el neotrópico son escasos. Se presentan informaciones preliminares donde solo se identifican las especies utilizando caracteres de la hoja, tales como longitud de los segmentos y forma de la hoja (Vaña 1984) o aparecen en catálogos de especies como: para Perú, seis especies (Menzel 1984),

México, 10 especies ([Fulford y Sharp 1990](#)), Panamá una especie ([Stotler et al. 1998](#)), Brasil tres especies ([Costa 2010](#)), Costa Rica cuatro especies ([Dauphin 2005](#)), Ecuador siete especies ([León-Y et al. 2006](#)), Venezuela una especie ([Morales et al. 2007](#)), Bolivia ocho especies ([Churchill et al. 2009](#)) y Colombia, cinco especies ([Gradstein y Uribe-M. 2016](#)).

Este trabajo presenta información detallada sobre las especies de *Anastrophyllum* estudiadas para Colombia que permite una delimitación clara y precisa de cada una de ellas con la utilización de caracteres morfológicos diagnósticos de tallo (forma apical de los vástagos, tipo de ramificación, corteza del tallo); hoja (forma de las hojas, grado de bifidez, tipo de inserción); células (forma de las células basales de la hoja, trígonos); perianto y cápsula (forma y número de engrosamientos de las células epidérmicas y tipo de bandas de las células internas).

Historia taxonómica

Anastrophyllum fue propuesto por [Spruce \(1876\)](#) como subgénero de *Jungermannia*, basado en colecciones de *Anastrophyllum donnianum* (Hook.) Steph., *A. piligerum* Nees, *A. leucocephalum* Tayl., *A. calocystum* Spruce, *A. schismoides* Mont., *A. puniceum* Nees y *A. monodon* Tayl. y más tarde elevado a nivel de género por [Stephani \(1893-1896\)](#).

[Buch \(1933\)](#) trató el complejo *Lophozioide* con los géneros: *Lophozia*, *Leiocolea*, *Isopaches*, *Barbilophozia*, *Orthocaulis*, *Tritomaria*, *Saccobasis*, *Sphenolobus* y *Anastrophyllum*. Posteriormente, [Schuster \(1951\)](#) circunscribió dentro de la familia Lophoziaceae a los géneros: *Tritomaria*, *Saccobasis*, *Anastrepta*, *Gymnocolea*, *Temnoma*, *Acrobolbus*, *Mesoptychia*, *Lophozia* (incluyendo *Orthocaulis*, *Barbilophozia*, *Isopaches*, *Leiocolea*) y

Anastrophyllum (incluyendo *Sphenolobus*). En este mismo trabajo, Schuster reconoció seis géneros del complejo *Lophozia-Sphenolobus*, donde mantuvo a *Anastrophyllum* y en sentido estricto, lo dividió en dos subgéneros: *Erylobus* y *Euanastrophyllum*.

[Schuster \(1969\)](#) dividió a *Anastrophyllum* en cinco subgéneros: *Acantholobus*, *Anastrophyllum* con sus secciones *Isolobus*, *Anastrophyllum* y *Assimiles*, y *Crossocalyx*, *Eurylobus* y *Schizophyllum* con sus secciones *Bidentes*, *Crenulatae* y *Schizophyllum*. Posteriormente, [Schuster \(2002\)](#) divide al género *Anastrophyllum* en cuatro subgéneros: *Crossocalyx*, *Schizophyllum*, *Zantenia* y *Anastrophyllum*, este último con las secciones *Hypocladopsis*, *Anastrophyllopsis* y *Revolutae*.

En los sistemas de clasificación de [Schuster \(1951\)](#) el género *Anastrophyllum* se ubicó en la familia Lophoziaceae; mientras que en [Grolle \(1983\)](#), la familia Lophoziaceae se trató como subfamilia (Lophozioideae) de Jungermanniaceae. En los estudios moleculares de [Schill et al. \(2004\)](#) y [De Roo et al. \(2007\)](#) no se encontró relación entre las familias Lophoziaceae – Jungermanniaceae.

[Crandall-Stotler et al. \(2009\)](#) propusieron un sistema de clasificación filogenético para las hepáticas que integra datos morfológicos y moleculares y propusieron que las familias Scapaniaceae y Lophoziaceae pueden integrar una sola familia y por regla de prioridad el nombre correcto es Scapaniaceae, dentro de la cual se incluyó al género *Anastrophyllum*.

[Söderström et al. \(2010\)](#) realizaron un estudio molecular en el que evaluaron el clado Lophoziaceae/Scapaniaceae/Cephaloziellaceae. Dentro del clado hay un linaje fuertemente soportado que sería reconocido a nivel de familia. Este clado

presenta muchas especies del género *Anastrophyllum* y la nueva familia que se propone, Anastrophyllaceae, incluye los géneros: *Anastrepta*, *Anastrophyllum*, *Barbilophozia*, *Biantheridion*, *Chandonanthus*, *Crossocalyx*, *Gymnocolea*, *Hamatostrepta*, *Isopaches*, *Neoorthocaulis*, *Orthocaulis*, *Plicanthus*, *Schljakovia*, *Schljakovianthus*, *Sphenolobopsis*, *Sphenolobus*, y *Tetralophozia*. Como conclusión los autores resaltan que “la familia es genética y filogenéticamente muy distinta del resto del clado Scapaniaceae/Lophoziaaceae/Cephalozellaceae pero los caracteres morfológicos que separan la familia no son todavía claros”. También sugieren que el género *Anastrophyllum* puede ser polifilético.

METODOLOGÍA

Se estudiaron 300 ejemplares del género *Anastrophyllum* que incluyeron los ejemplares tipo de once especies, de estos, ocho corresponden a sinónimos. Mediante análisis al microscopio de luz se estudiaron los caracteres morfo-anatómicos que han sido utilizados en los distintos tratamientos de especies de *Anastrophyllum* (Schuster 1969, Schill y Long 2003); además, se incluyó información referente a los caracteres del esporofito tal como el número de estratos de la pared de la cápsula, forma y dimensiones de las células de la pared externa e interna de la cápsula, con el número de engrosamientos nodulares de la pared externa y el tipo de bandas, anulares o semianulares, de la pared interna; caracteres desconocidos para las especies de *Anastrophyllum* registradas para Colombia. El estudio se llevó a cabo en el Herbario Nacional Colombiano (COL) y se obtuvieron ejemplares en préstamo de los herbarios: Herbario del Jardín Botánico de Berlín-Dahlem (B), National History Museum (BM), Herbario del Jardín Botánico de Ginebra (G) y Herbario de la Universidad de Manchester (MANCH). Se revisaron los

ejemplares de *Anastrophyllum* depositados en el Herbario de la Universidad de Tolima (TOLI). Además, se estudiaron ejemplares de las especies que también se encuentran en países limítrofes, con el fin de ampliar el espectro de variación de los caracteres analizados. Se realizaron salidas de campo a diferentes sitios con el objetivo de coleccionar material fresco y fértil para observar oleocuerpos y caracteres del esporofito.

RESULTADOS

Morfología y anatomía

Hábito de la planta. Las especies de *Anastrophyllum* (Figs. 1–8) son plantas pequeñas (0,1 – 2 cm de largo), medianas (2,1 – 4 cm) a grandes (4,1 – 6 cm o más largas). *A. tubulosum* (Nees) Grolle y *A. stellatum* R.M. Schust. alcanzan el tamaño medio y *A. piligerum* (Reinw., Blume & Nees) Steph., *A. nigrescens* (Mitt.) Steph. y *A. auritum* (Lehm.) Steph. llegan a medir 6 o más centímetros de largo. De acuerdo con las formas de crecimiento propuestas por Richards (1984), las especies colombianas de *Anastrophyllum* crecen en tepe. Los tallos son generalmente erectos, rígidos, ocasionalmente subscendentes; distalmente inclinados como *A. nigrescens* (Fig. 3b), *A. piligerum* y *A. auritum* (Fig. 1a) o no inclinados como *A. stellatum* (Fig. 7a) y *A. tubulosum* (Fig. 8a). En términos de cobertura, *A. nigrescens*, *A. tubulosum* y *A. stellatum* cubren grandes extensiones sobre suelo y roca; *A. piligerum* es abundante sobre árboles caídos y corteza de árboles y *A. auritum*, que es la especie más común del género, es muy abundante y es frecuente que se distribuya por el suelo en pequeñas masas de vástagos muy apretados.

Ramificaciones. Las plantas de *Anastrophyllum* presentan muy pocas ramificaciones o no son ramificadas. Crandall (1969) afirma que hay tres tipos de

ramificación en *Anastrophyllum*, terminal tipo *Frullania*, lateral tipo *Plagiochila* y ventral tipo *Bazzania*. En los ejemplares estudiados se observaron los tipos: terminal tipo *Frullania*, lateral-intercalar de tipo *Plagiochila* y ventral-intercalar de tipo *Bazzania*. La ramificación terminal de tipo *Frullania* se encontró frecuentemente en las especies *A. auritum*; la lateral-intercalar de tipo *Plagiochila* en *A. stellatum* y *A. tubulosum* y la ramificación ventral-intercalar de tipo *Bazzania*, en *A. piligerum* y *A. nigrescens*. Ninguno de los ejemplares de *Anastrophyllum* tiene sobre un mismo vástago dos o más tipos de ramificación, pero es posible encontrar más de un tipo de ramificación en vástagos diferentes, razón por la cual, no es un carácter informativo que permita diferenciar especies. Con la ramificación terminal de tipo *Frullania* es frecuente encontrar una hoja ovada, no dividida, al inicio de cada rama, sobre la parte media del tallo, en la cara dorsal de la planta. La ramificación lateral-intercalar de tipo *Plagiochila* y ventral-intercalar de tipo *Bazzania* presentan un collar en la base de las ramas. En el presente estudio las ramificaciones se observaron en plantas completas y alejadas de periantos. De acuerdo con [Crandall \(1969\)](#) las ramificaciones de tipo *Plagiochila* y *Bazzania* usualmente se presentan en innovaciones subflorales, donde se desarrollan en la base de los periantos. Además, la ramificación terminal de tipo *Plagiochila* puede formarse en plantas decapitadas.

Anatomía del tallo. En las especies de *Anastrophyllum* se diferencia una corteza y una médula. Las células de la corteza son subisodiamétricas a oblongas, con pigmentación rojiza, de menor tamaño que las de la médula y de paredes gruesas. La médula presenta células subisodiamétricas a hexagonales, de paredes delgadas e hialinas. *A. stellatum* (Fig. 7c), *A. tubulosum* (Fig.

8c) y *A. nigrescens* (Fig. 3f) presentan dos hileras de células corticales y *A. auritum* (Fig. 1c) y *A. piligerum* (Fig. 5a) además de tener entre 2-3 hileras en la corteza, son las de mayor diámetro del tallo.

Rizoides. Los rizoides son unicelulares, hialinos, se distribuyen en la base de las plantas como en *A. piligerum*, *A. nigrescens* y *A. stellatum* o a lo largo del tallo como en *A. auritum* y *A. tubulosum*.

Hojas. Las hojas en *Anastrophyllum* están dispuestas en dos filas (Figs. 1a, 3a, 4a, 7a, 8a). Las hojas son divididas, desde corto bifidas en *A. nigrescens* con 1/5 la longitud de la lámina (Figs. 3c, 3d), a profundamente bifidas como en *A. piligerum* que son más de 1/2 la longitud de la lámina (Fig. 4b); cóncavas en *A. tubulosum*, *A. auritum* y *A. piligerum* a fuertemente cóncavas en *A. nigrescens* (Fig. 3e) y *A. stellatum*; asimétricas, ovadas, ovado-cuadradas, ovado-triangulares, ovado-lanceoladas, anchamente ovadas o redondo-cuadradas (Figs. 1b, 3c, 3d, 3e, 4b, 7b, 8b); segmentos angosto-trianguulares, largo triangulares o anchamente triangulares, desiguales y como en el caso de *A. piligerum*, el segmento ventral sobreponiendo al segmento dorsal (Fig. 4b); el ápice obtuso a agudo hasta largo-acuminado, el margen entero y la base sin dientes o con un diente, muy rara vez con dos. La inserción de las hojas en *Anastrophyllum* es compleja. La observación de este carácter, dorsiventralmente, debe hacerse en la mitad del tallo. En las especies estudiadas la mitad ventral de la inserción es oblicua y la mitad dorsal subtransversal o transversal. En *A. auritum*, *A. piligerum* y *A. nigrescens* la línea de inserción dorsal es decurrente sobre el tallo.

Células de las hojas. Las células en *Anastrophyllum* tienen paredes gruesas, porosas en *A. auritum* y *A. tubulosum* a

fuertemente porosas en *A. piligerum* y *A. stellatum*. En la base tienen células alargadas (Figs. 1d, 5c, 8d); en la parte media de la hoja, las células son subisodiamétricas a alargadas (Figs. 1e, 3g, 5b, 7d) y en la parte apical, subisodiamétricas y porosas (Figs. 4c, 7e, 8e). En *Anastrophyllum* se encuentran triángulos grandes, muy notorios. Los oleocuerpos son de tamaño mediano a grandes, entre 3–8 x 2–6 µm, esféricos a ovoides o más largos que anchos, finamente granulados, de color gris-azuloso, en número de (1-) 2–5 (-7) por célula.

Androecio y ginoecio. Las especies de *Anastrophyllum* estudiadas son dioicas, con androecios y ginoecios terminales sobre el tallo. Presentan innovaciones como ramificaciones nuevas a partir de la base del perianto ventrales de tipo *Bazzania* o terminales de tipo *Plagiochila*. Las ramas anteridiales están dispuestas en forma de espiga. Las brácteas son similares a las hojas, fuertemente cóncavas, imbricadas, orientadas verticalmente y con 2–3(-4) anteridios por bráctea (Fig. 7g). *Anastrophyllum stellatum* presenta ramas anteridiales de hasta 10 series de brácteas y *A. tubulosum* tiene hasta 36. Las brácteas femeninas rodean el perianto (Figs. 1f, 4d, 7h, 8f), están organizadas en 2–3 pares, de mayor tamaño que las hojas, divididas 2–4 veces, con la base y segmentos dentados. Ocasionalmente, en algunos ejemplares de *A. piligerum* y *A. stellatum*, se encuentra una bracteóla, en el lado ventral, connada a la base de una bráctea, de forma y tamaño muy variable en cada ejemplar observado.

Perianto. El perianto es exerto, cilíndrico (Figs. 1f, 4d, 7h, 8f), plegado desde la base a distalmente plegado como en *A. tubulosum* y *A. nigrescens*, con 3–6 quillas (Figs. 1g, 4e, 7i), dorsiventralmente aplanado a terete, con la boca hialina, lobada y espinoso-ciliada.

Cápsula. Las cápsulas son ovoides a oblongas, con dehiscencia en cuatro

valvas, con pigmentación rojo oscura a rojo-negruzca. La pared de la cápsula tiene de 3–5 capas de células (Fig. 5d), con engrosamientos presentes en las paredes radiales y tangenciales de todas las capas de células; las células epidérmicas son subcuadradas a corto rectangulares, con engrosamientos nodulares sobre paredes longitudinales y transversales (Figs. 1h, 3i, 5e, 8g); las células internas son alargadas, con bandas anulares y semianulares (Figs. 3j, 5f, 8h); esporas ovoides, finamente papilosas; eláteres biespiralados.

Tratamiento taxonómico

Anastrophyllum (Spruce) Steph.

Jungermannia subg. *Anastrophyllum*
Spruce, J. Bot. British and Foreign 14:234, 1876.

Anastrophyllum (Spruce) Steph., Hedwigia 32:140. 1893.

Especie tipo: *Anastrophyllum donianum* (Hook.) Steph.

Plantas de tamaño pequeño a grande, erectas o ascendentes con tallos bastante rígidos, de color pardo-rojizo, rojo o rojo oscuro, ocasionalmente verdes. **Tallos** simples, pocas veces ramificados, no inclinados a fuertemente inclinados en la parte distal; ramificación terminal de tipo *Frullania*, lateral-intercalar de tipo *Plagiochila* o ventral-intercalar de tipo *Bazzania*; en corte transversal, de forma suboval, con corteza y médula diferenciadas, las de la corteza con paredes gruesas y las de la médula con paredes delgadas. **Hojas** bífidas, cóncavas, canaliculadas, asimétricas, la mitad ventral de la inserción oblicua, la mitad dorsal de la inserción subtransversal o transversal. **Células** papilosas, estrioladas, verruculosas; de paredes gruesas; con triángulos conspicuos; las basales alargadas, (10–) 16–58 (–86) x (6–) 8–20 (–24) µm, mediales subcuadradas a alargadas, (6–) 10–44 (–50) x (6–) 8–20

µm, apicales subsidiamétricas, 6–26 (–30) x 6–24 (–26) µm; oleocuerpos granulados, (1–) 2–5 (–7) por célula. **Yemas** poligonales a estrelladas, gris-amarillentas, distribuidas en grupos en la parte distal de las hojas. **Diocas. Androecio** en espiga; brácteas imbricadas y fuertemente cóncavas; con 2–3 (–4) anteridios por bráctea; pedúnculo anteridial en dos filas. **Ginoecio** con brácteas más grandes que las hojas; brácteas bífidas a cuadrífidas, segmentos dentados. **Perianto** emergente, plegado desde la base o solamente en la parte distal, terete a ligeramente dorsiventralmente aplanado; boca hialina, lobada y ciliada a ciliado-dentada. **Esporofito** con seta hialina. **Cápsula** con paredes de 3–5 estratos; células epidérmicas con engrosamientos nodulosos, las internas con bandas anulares a semianulares; esporas esféricas y papilosas; eláteres biespiralados.

Comentarios: El género *Anastrophyllum* presenta amplia distribución alrededor del mundo y se estima que cuenta con aproximadamente 28 especies. En el catálogo de hepáticas y antoceros de Colombia (Uribe-M. y Gradstein 1998) se registraron 10 especies del género. En el neotrópico se establece sobre roca, suelo o turbera en ecosistemas paramunos, o en ocasiones como epífita en bosques montanos (Gradstein *et al.* 2001). Este género suele confundirse con *Isotachis*, especialmente en el campo, pero a diferencia de éste, *Anastrophyllum* carece de anfigastos. Difiere de *Cephalozia* por el número definido de las células de la corteza (cerca de 15 en *Cephalozia*, numerosas en *Anastrophyllum*) y células de las hojas con paredes no porosas en *Cephalozia*. Se distingue de *Cephalozia* por la ausencia de trígonos, hojas dentadas en casi todas las especies de este género, a excepción de *C. granatensis* (J.B. Jack) Fulford, y células de las hojas con paredes no porosas.

En las especies de *Anastrophyllum* estudiadas para Colombia, muy raras veces se encontraron anfigastos ubicados en las ramas (1–2 por rama), nunca sobre el tallo. Según Schuster (1969), *Anastrophyllum* presenta anfigastos reducidos a papilas mucilaginosas. En el presente estudio se encontraron anfigastos ovado-lanceolados, de 400–650 (–960) x 240–580 (–820) µm, no divididos, ápice agudo, margen entera y base sin dientes o rara vez con un diente en cada lado.

**Clave para las especies del género
Anastrophyllum presentes en Colombia**

1. Plantas en la parte apical curvadas a secundas. Hojas con la base dorsal amplia y extendida sobre el tallo, decurrente; hojas secundas anticalmente **2**
- 1'. Plantas en la parte apical no curvadas. Hojas con la base dorsal no extendida ampliamente sobre el tallo, no decurrente; hojas no secundas anticalmente **4**
2. Hojas corto bífidas, 1/5 la longitud de la lámina. Perianto plegado distalmente. Cápsula en corte transversal en tres estratos..... **2 *A. nigrescens***
- 2'. Hojas divididas de 1/3–1/2 o más profundamente bífidas. Perianto plegado desde la base. Cápsula en corte transversal con cuatro a cinco estratos..... **3**
3. Hojas profundamente bífidas; más de 1/2 la longitud de la lámina; márgenes de la hoja sobrepuestos en el seno; ápice terminando en una súbula hialina; base antical sin dientes. Células mediales más largas que anchas. Usualmente sobre cortezas y ramas de árboles..... **3 *A. piligerum***
- 3'. Hojas bífidas entre 1/3–2/5 la longitud de la lámina; márgenes de la hoja sobrepuestos en el seno; ápice agudo a acuminado; base antical generalmente con un diente. Células mediales

- ±isodiamétricas. Usualmente sobre suelo o rocas.....1 *A. auritum*
4. Hojas del tallo con la mitad distal escuarrosas. Hojas ovado-trianguulares, más largas que anchas, 1.3–1.4:1, asimétricas, dobladas longitudinalmente con los segmentos el uno sobre el otro, segmentos angostos. Yemas presentes, estrelladas, dispuestas en la parte distal de la hoja. Perianto plegado desde la base y no curvado.....4 *A. stellatum*
- 4'. Hojas del tallo con la mitad distal erecto-patentes. Hojas ovado-oblongas, ovado-redondeadas o subcuadradas, ± tan largas como anchas, 1,1–1,2:1, ± simétricas, cóncavas, segmentos anchos. Yemas ausentes. Perianto plegado distalmente y curvado... 5 *A. tubulosum*
1. *Anastrophyllum auritum* (Lehm.) Steph., Sp. Hep. 2: 120. 1901; *Jungermannia aurita* Lehm., Linnaea 4: 368. 1829. Tipo: Sur África, Montes Tabla, *Ecklon s.n.* (holótipo S, isótipo H-SOL, W-Lindenb. Hep. 250) ([Vaña et al. 2013](#)) **Figs. 1, 2**
A. capillaceum Steph., Arq. Mus. Nac. Rio de Janeiro 13: 110. 1903. Tipo: Brasil, Sierra de Itatiaya, 2200 m, s.c. ([Gradstein & Costa 2003](#)).
A. crebrifolium (Taylor & Hook. f.) Steph., Hedwigia 32:140. 1893. Tipo: Tierra de Fuego, Cabo de Hornos, s.c. (isótipo, G!, BM!, MANCH!).
A. glaziovii Steph., Sp. Hepat. 2: 121. 1901. Tipo: Brasilia, *Glaziou 4534* (holótipo, G!).
A. leptodictyon Herzog, Hedwigia 74: 86. 1934. Tipo: Colombia, Tequendama, 2200 – 2400 m, 1929, *Troll 2124* (isótipo, B!), *syn. nov.*
A. leucocephalum (Taylor) Steph., Hedwigia 32: 140.1893. Tipo: Ecuador, Cayambe, *Jameson s.n.*, 1827. (isótipo, G!, BM!).

A. leucostomum (Taylor) Steph., Hedwigia 32: 140.1893. Tipo: Perú, *Jameson s.n.* (isótipo, G!, BM!).

Plantas pequeñas a grandes, de 1,5–6 cm de largo x 0,6–1,2 mm de ancho, pardo-rojizas, rojas o rojo oscuras. **Tallos** subascendentes a ascendentes, poco ramificados; ramificación terminal de tipo *Frullania*; diámetro del tallo de 152–232 x 104–144 µm; células corticales dispuestas en dos o tres hileras, subisodiamétricas, de 4–8 (–10) x 4–6 (–10) µm, paredes gruesas, lisas, pardo-oscuras; las de la médula subisodiamétricas, de 12–22 x 8–16 µm, paredes delgadas, lisas e hialinas.

Hojas asimétricas, cóncavas, ovadas, anchamente ovadas hasta ovado-lanceoladas, de (560–) 600–1100 (–1400) x (440–) 480–980 (–1060) µm, bifidas entre 1/3–2/5 la longitud de la lámina; seno en forma V ó U; ápice agudo a acuminado, que termina en uno a tres células, margen entero, base del segmento dorsal decurrente, sin o con un diente, inserción ventral oblicua, inserción dorsal transversal. **Hoja que subtiende a la rama** ovado-lanceolada, de 460–500 x 320–420 µm, asimétrica, no dividida, ápice agudo a acuminado, uniseriado con uno a tres células, margen entero, base decurrente con un diente. **Células** de paredes gruesas, papilosas, porosas, con trigonos grandes y confluentes; las basales alargadas, de (12–) 18–30 (–40) x (6–) 8–10 (–18) µm; mediales alargadas, de (12–) 18–24 x 8–12 µm; apicales subisodiamétricas, de 6–12 (–18) x 6–10 (–14) µm; oleocuerpos esféricos a ovales, granulosos, dos a cinco por célula de 4–5 x 3–4 µm. **Rizoides** distribuidos desde la base hasta cerca al ápice de la planta, hialinos. **Dioicas**. **Androecio** no visto. **Ginoecio** con brácteas más grandes que las hojas; brácteas subcuadradas a anchamente ovadas, de 1,2–1,6 x 1–1,3 mm, asimétricas, bifidas, trifidas o cuadrifidas, dispuestas en dos pares, ápice con un acumen uniseriado de uno a ocho células, bases y segmentos con dientes. **Perianto** cilíndrico, de 2,5–4,2

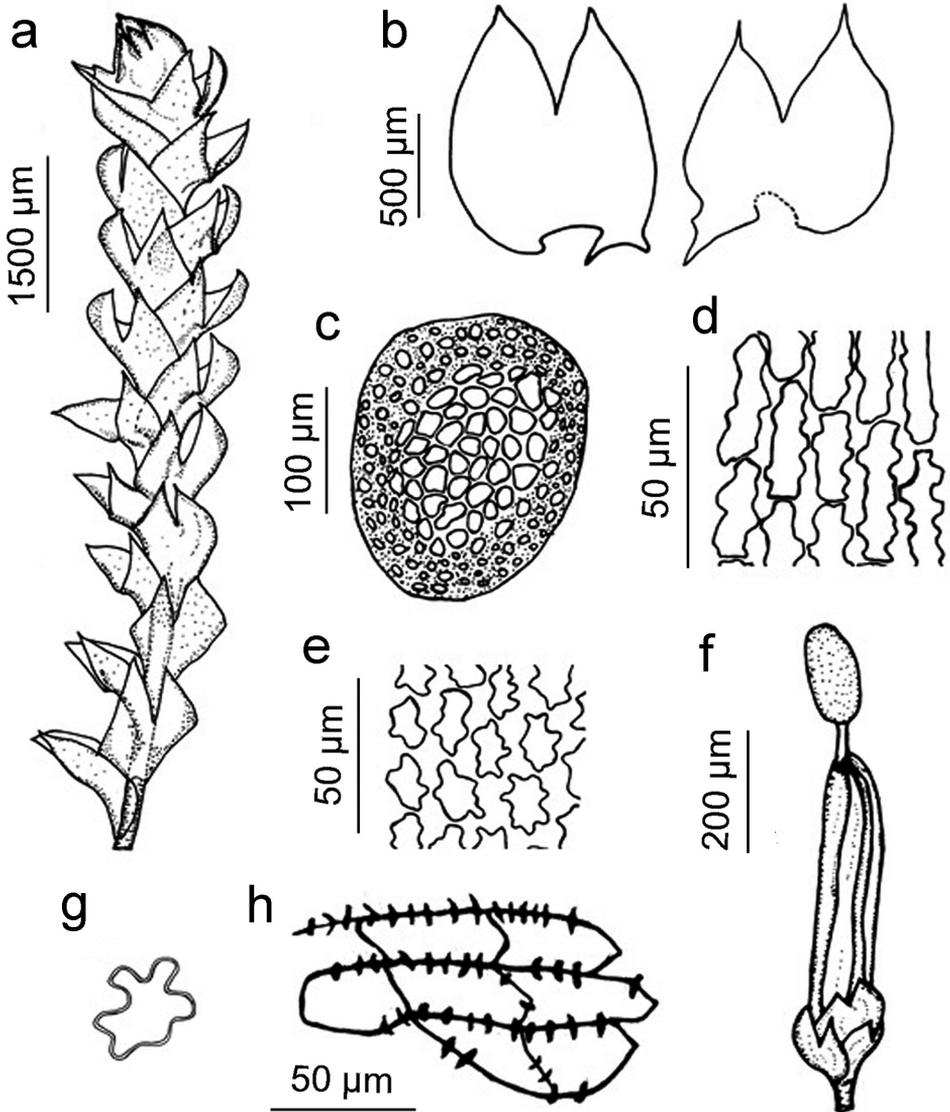


Figura 1. *Anastrophyllum auritum* (Spruce) Steph. **a.** Hábito de la planta. **b.** Hojas. **c.** Corte transversal de tallo. **d.** Células basales de la hoja. **e.** Células mediales de la hoja. **f.** Perianto. **g.** Quillas del perianto en la parte media. **h.** Células de la epidermis de la cápsula. W.R. Alvaro Alba 1237 (COL), J. Aguirre & A.M. Cleef 4542 (COL).

x 0,7–1,3 mm, con cuatro a seis quillas, plegado desde la base, boca hialina, lobada y espinoso-ciliada. **Seta** de 1,2 a 1,8 cm de

largo, hialina. **Cápsula** ovoide, rojo oscura; pared de la cápsula de 36 µm de ancho, de 4–5 capas de células, engrosamientos en

las paredes radiales y tangenciales de todas las capas de células; células epidérmicas subcuadradas a corto rectangulares, de (10–) 26–40 x 16–24 (–34) μm con 3–5 (–6) engrosamientos nodulares sobre paredes longitudinales y dos a tres engrosamientos nodulares en paredes transversales; células internas, alargadas, de 84–104 x 10–24 (–30) μm , con 11–14 bandas semianulares por célula; esporas de 14–16 μm , finamente papilosas; eláteres biespiralados.

Distribución y ecología. Pantropical. Crece en elevadas altitudes en Borneo, Nueva Guinea y África. En América tropical, probablemente ocupa un área de distribución continua a lo largo de las cordilleras desde México hasta Tierra del Fuego con una presencia disyunta en las montañas del oriente de Brasil (Vaña 1984). En Colombia se distribuye en la franja andina y alto andina de las tres cordilleras, desde los bosques

andinos hasta el superpáramo, entre 2130 – 4540 m. Crece sobre suelo, corteza y ramas de arbustos y árboles, afloramientos rocosos y materia orgánica en descomposición. Se encuentra cubriendo grandes extensiones en muchos de los sustratos anteriormente mencionados, principalmente en el suelo, donde crece sola, cerca de otros briófitos y líquenes como *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Sphagnum* spp., *Stephaniella* sp., *Plagiochila* sp., *Alectoria* sp., *Parmelia* spp., *Thamnolia* sp., *Cladonia* spp., *Dyctyonema* sp., *Siphula* sp. y *Luzula* sp. o formando asociaciones con *Anastrophyllum tubulosum* (Nees) Grolle, *Anastrophyllum nigrescens* (Mitt.) Steph., *Breutelia* sp., *Campylopus* sp., *Lepidozia macrocolea* Spruce, *Adelanthus lindenbergianus* (Lehm.) Mitt., *Riccardia* sp., especies de *Sphagnum* y *Herbertus acanthelium* Spruce.

Comentarios. *Anastrophyllum auritum* puede ser confundido con *A. tubulosum*, sin embargo, se diferencia de esta última por la base antical decurrente sobre el tallo, las células de la hoja más pequeñas y el número de estratos de la cápsula.

Material examinado: COLOMBIA. **Boyacá:** Duitama, Páramo de La Rusia, 3500 m, 26 oct 1988, R. Schuster 88–1149 (COL). Guicán, Nevado del Cocuy, filo este sobre la laguna La Pintada, 4300 – 4700 m, 8 jun 1959, H. Bischler 2840 (COL). Sierra Nevada del Cocuy, Alto Valle Lagunillas, quebrada La Bocatoma, 4200 m, 28 sep 1972, P. Florschütz 4068 (COL). **Caldas:** Manizales, bajando desde El Refugio hacia la Laguna del Otún, 4300 m, 14 sep 1984, E. Linares et al. 1450 (COL). **Casanare:** carretera Socha-Samacá (pasando Páramo de Pisba), 3000 – 3250 m, 15 ago 1982, J. Aguirre et al. 2868, 2869, 2909 a (COL). **Cauca:** Volcán Puracé, Laguna de San Rafael y alrededores, 3300 m, 6 ene 1972, A. Cleef & A. Fernandez-P. 589 a (COL). **Chocó:** Pico

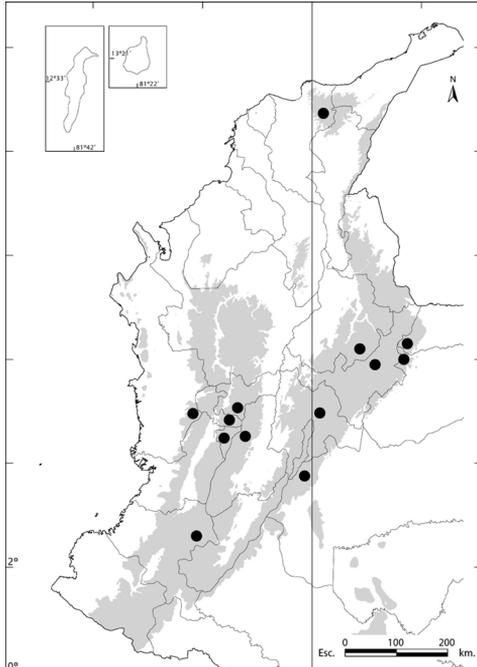


Figura 2. Distribución geográfica de *Anastrophyllum auritum* en Colombia (●)

“Belisario”, Macizo del Tatamá propiamente dicho, páramo, 4100 m, *J. Aguirre & A. Cleef 4542* (COL). **Cundinamarca:** Fómeque, PNN Chingaza, 3450 m, 23 sep 1982, *E. Santana & S. Gradstein 196* (COL). Usme, Parque Nacional Sumapaz, Pantano de Andabobos, 3770 m, 11 dic 2010, *W. Alvaro 1237* (COL). **Meta:** Macizo de Sumapaz, Laguna La Guitarra (lado nor-oeste), 3420 m, 5 jul 1981, *J. Aguirre 2182* (COL). **Quindío:** Salento, vereda Navarco Alto, estación piscícola, camino a La Línea, 2960-3000 m, 4 nov 1991, *J. Uribe & A. Bonilla 2175* (COL). **Risaralda:** Santa Rosa de Cabal, camino real entre termales de Santa Rosa y hacienda La Sierra, 3670 m, 10 mar 1986, *J. Wolf 798* (COL). **Santander:** Charalá, Corregimiento Virolín, Vereda El Volcán, 2130 m, 27 oct 1988, *G. Hässel de Menéndez 5851* (COL). Páramo de Almorzadero, 3880 m, 17-18-19 nov 1978, *J. Aguirre 1045* (COL). **Tolima:** Ibagué, Corregimiento de Juntas, Finca el Silencio a la Finca el Rancho, 2600 m, 17 jul 2004, *L. Campos 168* (COL). Santa Isabel, hacienda o finca EL Ochoral, a lo largo de la quebrada Las Domas, 2970 m, 28 jul 1980, *J. Aguirre 1553* (COL).

Otros especímenes estudiados: COSTA RICA. **San José:** Parque Nacional Chirripé, Cerro Chirripó, 3815 m, 22 mar 1983, *A. Chaverri et al. 1123* (B). Cordillera de Talamanca, Buena Vista, 3460 m, 9 mar 1971, *H. Ruhbier 341* (B). VENEZUELA. **Mérida:** Sierra Nevada, Teleférico, Loma Redonda, camino hacia Los Nevados, 4070 m, 29 jun 1972, *A. Cleef & O. Huber 4793* (COL). ECUADOR. **Loja:** carretera Loja-Saraguro, km 6 al N de Saraguro, 2900-2970 m, 3 oct 2003, *H. Kürschner & G. Parolly 03-334* (B). **Zamora-Chinchipe:** Cordillera oriental, cordillera Numbala entre Loja y Zamora, Reserva Biológica San Francisco, 2470-2650 m, 27 ago 2001, *H. Kürschner et al. 01-844* (B). **Carchi:**

Páramo de El Ángel, carretera Tulcán – El Ángel, aprox. 16 km al S de Tulcán, 3350 m, 4 abr 1976, *S. Gradstein et al. 3404* (B). PERÚ. **Amazonas:** Chachapoyas, Cajamarca-Chachapoyas, 3450 m, 7 sep 1982, *G. Philippi 2279* (B). Chachapoyas, Cordillera Central, carretera entre Leimebamba y Balsas, 3500 m, 17 sep 1995, *H. Kürschner et al. 483* (B). **San Marín:** La Rioja, Chachapoyas-Moyobamba, carretera Rioja y Balsapata, 2300 m, 10 sep 1982, *J. Frahm et al. 1249* (B). BOLIVIA. **Tarija:** Padacaya, Parque Nacional Tariquia û RNFFT, Achirales, 1550-1700 m, 15 nov 2004, *S. Churchill et al. 23683* (COL). CHILE. **Islas Juan Fernández:** Masafuera, debajo de la Cima de Los Inocentes, 1 dic 1965, *R. Hatcher & J. Engel 576* (B).

2. *Anastrophyllum nigrescens* (Mitt.) Steph., *Hedwigia* 32: 140. 1893; *Jungermannia nigrescens* Mitt., *Hooker's J. Bot. Kew Gard. Misc.* 3: 358, 1851. Tipo: Ecuador, Pichincha, *Jameson s.n.* (isótipo, G!, BM!). **Figs. 3, 6**

Jungermannia hamata Gottsche & Hampe, *Linnaea* 27:554. 1854. Tipo: Perú, Sachapata, *Lechler 3100, 3110*. (sintipos, G!, BM!).

Anastrophyllum paramicola R.M.Schust., *Beih. Nova Hedwigia* 119: 316, 2002. Tipo: Ecuador. Hiperpáramo, cresta de la carretera desde Pifo a Papallacta, *Schuster RMS 93-220* (holótipo F). ([Váña et al. 2013](#)).

Plantas pequeñas a grandes, de 2-10 cm largo x 1-1,5 mm de ancho, pardo-rojizas a negruzcas. **Tallos** ascendentes, con la parte distal fuertemente inclinada, poco ramificados; ramificación terminal de tipo *Frullania* ó ventral-intercalar de tipo *Bazzania*; tallo ovalado de diámetro 152 x 224 µm; células corticales dispuestas en dos

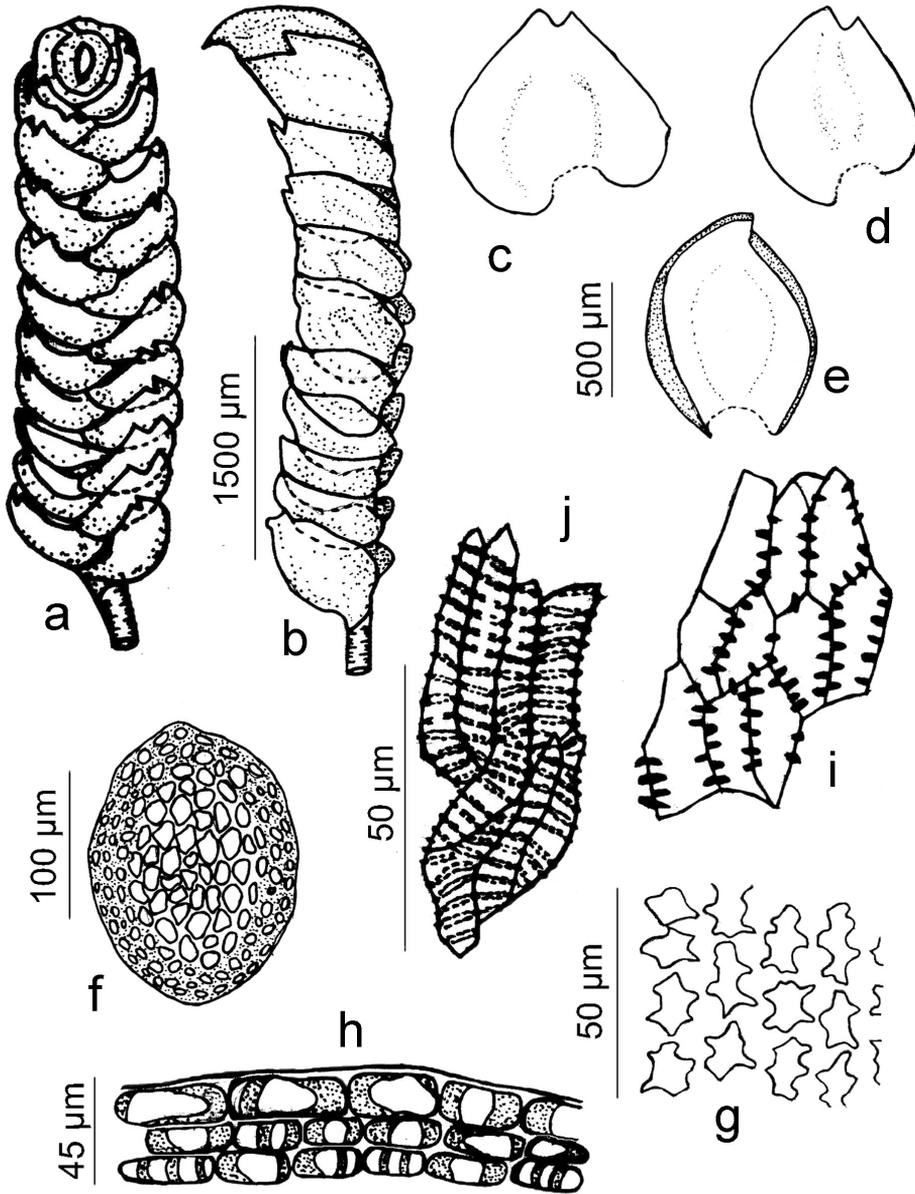


Figura 3. *Anastrophyllum nigrescens* (Mitt.) Steph. **a.** Hábito de la planta en la cara ventral. **b.** Hábito de la planta en vista lateral. **c-e.** Hojas. **f.** Corte transversal del tallo. **g.** Células de la parte media de la hoja. **h.** Corte transversal de la cápsula. **i.** Células de la epidermis de la cápsula. **j.** Células internas de la cápsula. *W.R. Alvaro Alba 1238 (COL); J. Aguirre & J. Molano 3357 (COL).*

hileras, subsodiamétricas, de 6–10 (–12) x 4–8 μm , paredes gruesas, no porosas, pardoscuras; las de la médula subsodiamétricas, de (8–) 12–16 (–20) x 8–12 (–16) μm , paredes delgadas, no porosas e hialinas.

Hojas asimétricas, fuertemente cóncavas, anchamente ovadas, de 575–950 x 600–1050 μm , bifidas hasta 1/5 la longitud de la lámina; seno obtuso; ápice agudo, que termina en una o dos células, margen entero, base dorsal decurrente, sin o con un diente, inserción ventral oblicua, inserción dorsal transversal. **Células** de paredes gruesas, porosas, estrioladas, con trígonos grandes y confluentes; las basales alargadas, de (10–) 16–34 (–44) x 6–12 (–16) μm ; las mediales subsodiamétricas, de (6–) 10–18 x (6–) 8–14 μm ; apicales subsodiamétricas, de 6–12 (–16) x 6–12 μm ; oleocuerpos alargados a ovals, granulados, 1 a 3 por célula de 3–4 x 1–2 μm . **Rizoides** distribuidos desde la base hasta la parte media de la planta, hialinos.

Diocis. Androecio no visto. **Ginoecio** con brácteas más grandes que las hojas; brácteas anchamente ovadas, de 1160 x 840 μm , asimétricas, bifidas, trifidas o cuadrifidas, de 1/5 la longitud de la lámina, dispuestas en dos pares, ápice acuminado terminando en cuatro células uniseriadas, bases y segmentos con dientes. **Perianto** cilíndrico, de 2,2–2,3 cm x 680–720 μm , con cuatro a seis quillas, plegado distalmente, boca hialina, lobada y dentada. **Seta** hialina de hasta 1 cm de largo.

Cápsula ovoide, rojo-negruzca; pared de la cápsula de 45 μm de ancho, con tres capas de células, engrosamientos presentes en las paredes radiales y tangenciales de todas las capas de células; células epidermales subcuadradas a corto rectangulares, de 26–52 x 16–28 (–36) μm ; células internas, alargadas, de 32–40 x 18–26 μm , con bandas semianulares; esporas de 16–15 μm , finamente papilosas; eláteres biespiralados de 7 μm de diámetro.

Distribución y ecología. Neotropical. Se registra en Costa Rica, Bolivia, Colombia y Ecuador (Vaña 1984). En Colombia se distribuye en la franja paramuna de las cordilleras central y oriental, entre 3300 – 4320 m. Crece en vertientes pantanosas dominadas por *Chusquea* sp., *Calamagrostis effusa* (Kunth) Steud., *Carex* sp., *Espeletia killipii* Cuatrec., *Senecio flosfragans* Cuatrec., *Puya goudotiana* Mez, *Geranium* sp., *Swallenochloates sellata* (Munro) McClure, *Espeletia grandiflora* Bonpl. y especies de *Sphagnum*. Se establece sobre suelo, roca, materia orgánica en descomposición, a orillas de quebradas y dentro de turberas, donde frecuentemente está asociada a *Sphagnum* spp., *Riccardia* spp., *Adelanthus lindenbergianus* (Lehm.) Mitt., *Breutelia* sp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Lepidozia macrocolea* Spruce, *Anastrophyllum auritum* (Lehm.) Steph. y *Herbertus* sp.

Comentarios. Esta especie se caracteriza por la coloración, generalmente, rojo-negruzca, ápice de la planta fuertemente inclinado, hojas fuertemente cóncavas, anchamente ovadas y corto bifidas, 1/5 la longitud de la lámina.

Material examinado. COLOMBIA.

Arauca: Sierra Nevada del Cocuy, quebrada El Playón, Hoya S. Luis, 1.5 km al NNE de la finca El Playón, subpáramo, 3540 m, 13 mar 1973, *A. Cleef 9139* (COL). **Boyacá:** Guicán, Nevado del Cocuy, filo este sobre la Laguna La Pintada, 4300–4700 m, 8 jun 1959, *H. Bischler 2836* (COL). Cordillera Oriental, al SN del Cocuy, valle Lagunillas Pozo de La Loma, 4000 m, 14 abr 1982, *P. Kuhry 148* (COL). **Casanare:** carretera Socha-Sácama (pasando Páramo de Pisba), 3300 m, 15 de ago de 1982, *J. Aguirre et al. 2903* (COL). **Cundinamarca:** Chisacá, Páramo de Sumapaz, aprox. 1 km al N de la laguna Grande, 3700 m, 11 may 1972,

A. Cleef 3586 (COL, B). Usme, Parque Nacional Natural Sumapaz, Laguna de Chisacá, zona de turbera a 4 m del borde de la laguna, costado oriental, 3730 m, 11 dic 2010, *W. Alvaro* 1238 (COL). **Meta:** Macizo de Sumapaz, alrededores Laguna La Guitarra y el Sorbedero, 3490 m, 6 jul 1981, *J. Aguirre* 2209 (COL). Páramo de Sumapaz, Cerro Nevado del Sumapaz, superpáramo del lado W, cerca del límite con el páramo propiamente dicho, 4070 m, 20 ene 1973, *A. Cleef* 8134, 8140 c (COL). **Tolima:** Nevado del Tolima, vertiente sur del volcán, 4000 m, 12 ago 1975, *T.v.d. Hammen & R. Jaramillo* 3226 (COL).

Otros especímenes estudiados: COSTA RICA. **San José:** Cordillera de Talamanca, Cerro de la Muerte, Páramo Buena Vista at Panamerican Highway (Km 87), sur de Highway, 3250 m, 20 ene 2000, *I. Holz* CR 00-203 (B). ECUADOR. **Pichincha:** *Jameson* s.n. (BM). Napo-Pastaza: alrededores de Los Llanganati, entre Ainchilibí y río Portrero, al este de Romo Páramo, 3500-3620 m, 30 ago 1959, *H. Barclay & P. Juajibioy* 9170 (COL). BOLIVIA. **Cochabamba:** Chapare (Tablas), 3400 m, may 1911, *T. Herzog* s.n. (MANCH).

3. *Anastrophyllum piligerum* (Reinw., Blume & Nees) Steph., Hedwigia 32: 140. 1893; *Jungermannia piligera* Reinw., Blume & Nees, Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 12: 414. 1824. Tipo: Java, *Blume* s.n. (holótipo, G!; isótipo, E). **Figs. 4–6**

Jungermannia biapiculata Hook f. & Taylor, J. Bot. 4:81. 1845. Tipo: África, Islas Ascensión, viaje de H.M.S. Erebus & Terror (isótipo, MANCH!).

Jungermannia imbricata Wilson ex Gottsche, Lindenb. & Nees Syn. Hep. :80.

1844. Tipo: Sri Lanka, Ceylan, *Wilson* 296. (isótipo, MANCH!).

Plantas pequeñas a grandes, de 1,8–8 cm de largo x 0,8–4,1 mm de ancho, verdes oscuras, verde amarillentas o pardodoradas, rara vez con pigmentación rojiza. **Tallos** subsacubitos, simples a poco ramificados; ramificación ventral-intercalar de tipo *Bazzania*; tallo ovalado de diámetro 120–208 x 200–304 (–336) μm , células corticales dispuestas en dos a tres hileras, subsisodiamétricas, de paredes gruesas, lisas, pardo-rojizas, de 6–12 (–16) x 4–10 (–12) μm ; las de la médula subsisodiamétricas, hialinas, de (10–) 14–22 (–24) x 6–16 (–22) μm . **Hojas** imbricadas, cóncavas, asimétricas, ovadas, de (420–) 1000–1660 (–1800) x (500–) 940–1600 (–1700) μm , profundamente bifidas, más de 1/2 de la longitud de la lámina; senos sobrepuestos, segmentos anchamente ovado-trianguulares a largo-trianguulares, el ventral más grande que el dorsal y fuertemente curvado, el dorsal superpuesto al ventral; ápice subulado, hialino, que termina en dos a tres células; margen entero, base sin dientes; la base dorsal decurrente y curvada; inserción ventral oblicua, inserción dorsal transversal. **Células** de paredes gruesas, porosas, papilosas, las basales alargadas, de (24–) 28–58 (–86) x 8–18 μm ; las mediales alargadas, de (16–) 20–44 (–50) x 8–16 μm ; las apicales subsisodiamétricas, de 10–14 (–22) x 6–14 μm ; trígonos grandes; oleocuerpos esféricos a ovoides, granulados, de cinco a siete por célula, de 8–14 x 6 μm . **Rizoides** distribuidos desde la base hasta la parte media de la planta, hialinos. **Dioicas.** **Androceo** no visto. **Brácteas** femeninas más grandes que las hojas, dispuestas en dos a tres pares, asimétricas, cóncavas, anchamente ovadas, de (1040–) 1600–2200 x (840–) 1500–2140 μm , bifidas a trifidas, margen ondulada, segmentos dentados; bractéola corto-oblonga, ápice redondo-

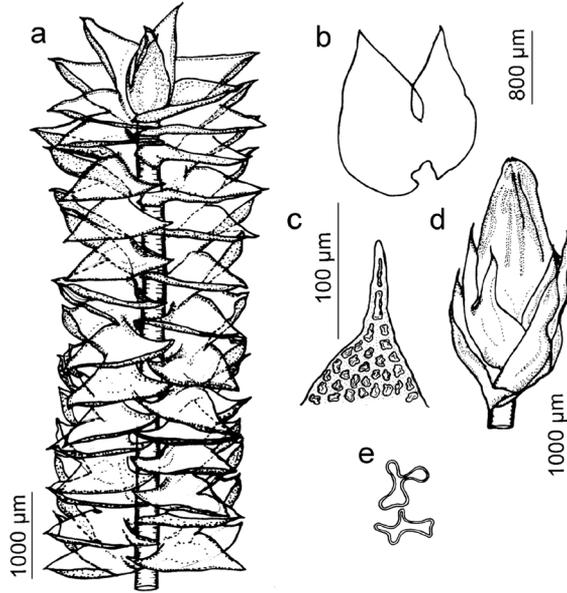


Figura 4. *Anastrophyllum piligerum* (Reinw., Blume & Nees) Steph. **a.** Hábito de la planta en la cara ventral. **b.** Hoja. **c.** Células del ápice de la hoja. **d.** Perianto y brácteas femeninas. **e.** Quillas del perianto en la parte media. *W.R. Alvaro Alba 1251, 1252, 1253 (COL).*

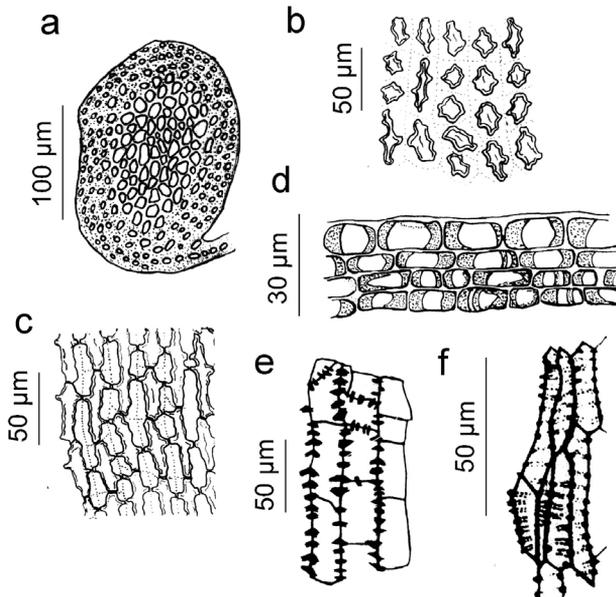


Figura 5. *Anastrophyllum piligerum* (Reinw., Blume & Nees) Steph. **a.** Corte transversal del tallo. **b.** Células mediales de la hoja. **c.** Células basales de la hoja. **d.** Corte transversal de la cápsula. **e.** Células de la epidermis de la cápsula. **f.** Células internas de la cápsula. *W.R. Alvaro Alba 1251, 1252, 1253 (COL).*

apiculado, margen entera, connada a la base de una bráctea. **Perianto** cilíndrico, de 1,9–3,2 mm x 720–1100 μm , plegado desde la base, con tres a cinco quillas, boca hialina, lobulada y con cilios. **Seta** hialina de 4 mm de largo. **Cápsula** ovoide, rojo oscura, de 1300 x 500 μm ; pared de la cápsula de 30 μm de ancho, con cinco estratos; células epidérmicas rectangulares, de 44–64 x 10–20 μm , con engrosamientos nodulares, de 4–8 por célula; las células internas, alargadas, de 32–48 x 16–20 μm , con engrosamientos nodulosos, de 3(–5) por célula. **Esporas y eláteres** no vistos.

Distribución y ecología. Pantropical. Abundante en el sur oriente de Asia, alcanzando Madagascar, Seychelles y Rodesia. En Latinoamérica se ha registrado en algunas localidades del oriente de Brasil y esporádicamente en Perú, Bolivia,

Venezuela, Cuba y Jamaica (Vaña 1984). En Colombia se distribuye en bosques subandinos a alto-andinos de la cordillera central y oriental, entre los 1600–3755 m. Crece principalmente sobre cortezas y ramas de árboles; aunque se le puede encontrar sobre rocas, suelo y materia orgánica en descomposición, en áreas de bosque a borde de camino y al interior de éstos.

Comentarios. Se diferencia de las otras especies del género por presentar hojas con el margen antical fuertemente curvado; el grado de bifidez más de $\frac{1}{2}$ la longitud de la lámina; el segmento dorsal superpuesto al segmento ventral y el ápice subulado e hialino. Es la única especie del género que crece en áreas de bosques subandinos.

Material examinado. COLOMBIA. **Huila:** Acevedo, Macizo colombiano, Cuenca del río Suaza, PNN “Cueva de los Güacharos”, sitio El Robledal, 1800 m, 29 nov 2001, *J. Castillo 2517a* (COL). **Putumayo:** “El Mirador”, cerca 50 km al este de San Francisco, 2100 m, 5 ago 1965, *R. Merrill & A. Guevara C-1110* (COL). **Risaralda:** Santa Rosa de Cabal, camino real entre Termale de Santa Rosa y finca Berlín, selva andina, 2740 m, 31 may 1986, *J. Wolf 1006* (COL). Santa Rosa de Cabal, Valle de la Quebrada Betánia, hacienda La Sierra, 3755 m, 25 ene 1980, *G. v. Reenen & A. Cleef 900* (COL). **Santander:** Suaita, San José de Suaita, Fundación San Cipriano, quebrada Palo Grande, 1600 m, 8 nov 1998, *J. Uribe 3358* (COL). Charalá, corregimiento de Virolín, Vereda El Palmar, ramal de La Primavera, carretera vía Río Guillermo, margen izquierda a borde de camino, 1850 m, 21 ene 2011, *W. Alvaro 1251, 1252, 1253* (COL).

Otros especímenes estudiados: CUBA. *Wright s.n.* (MANCH). PERÚ. **Campana:** Andesperuanos, *s.c.* (MANCH), (BM).

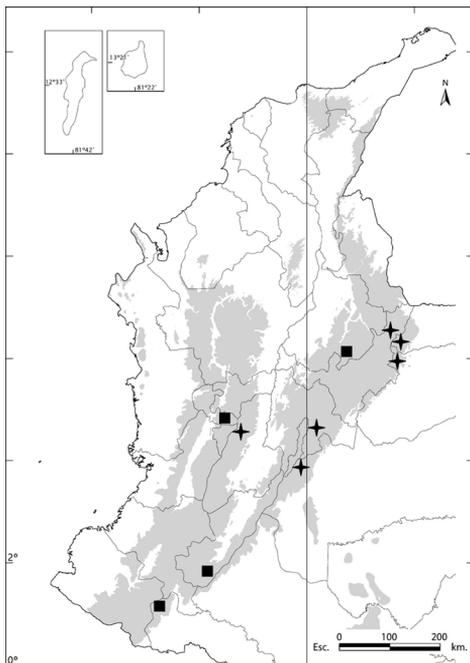


Figura 6. Distribución geográfica de *Anastrophyllum nigrescens* (✚) y *Anastrophyllum piligerum* (■) en Colombia

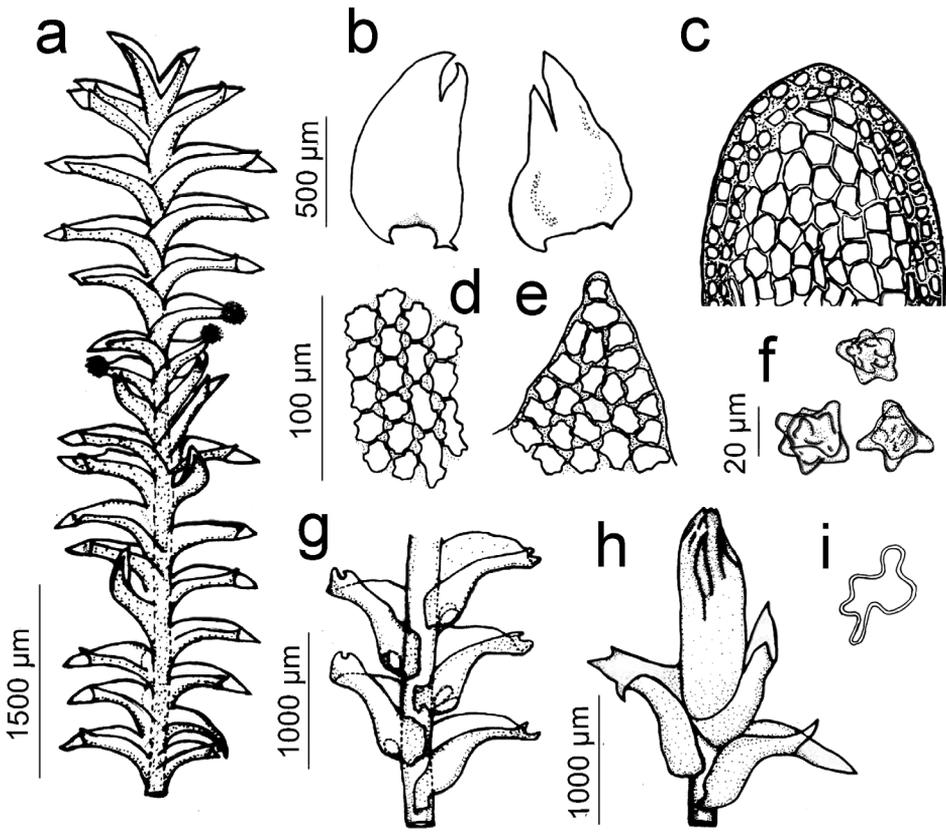


Figura 7. *Anastrophyllum stellatum* R.M. Schust. **a.** Hábito de la planta con yemas en la parte apical de las hojas. **b.** Hojas. **c.** Corte transversal del tallo. **d.** Células mediales de la hoja. **e.** Células apicales de la hoja. **f.** Yemas. **g.** Brácteas masculinas con anteridios. **h.** Perianto y brácteas femeninas. **i.** Quillas en la parte media del perianto. *J. Aguirre & S.R. Gradstein 1412 (COL); J. Aguirre et al. 2910 (COL)*

BRASIL. **Brasilia:** Itathy, *Puiggari s.n.* (BM). Río grande, *Kimerz s.n.* (BM). *Sellow s.n.* (BM). Caraça, *Wainio s.n.* (BM). Petropolis, *Ule 384* (BM). Serra Geral, *Ule 232* (BM). **Rio de Janeiro:** *Glazioui 4534* (BM).

4. *Anastrophyllum stellatum* R.M. Schust. *Phytologia* 39: 243. 1978. Tipo: Venezuela. Estado Táchira: Páramo de Tamá, 3140 m, *Schuster & Ruiz-Teran 76-1900* (holótipo, F). **Figs. 7, 9**

Plantas pequeñas a medianas, frágiles, de 1,8–4 cm de largo x 1,9–2,2 mm de ancho, pardo-rojizas a rojo oscuras. **Tallos** ascendentes, rara vez ramificados; ramificación lateral-intercalar de tipo *Plagiochila*; tallo de (88–) 120–160 (–208) x (112–) 168–200 (–224) µm; células corticales dispuestas en 2 hileras, subisodiamétricas a alargadas, de paredes gruesas, lisas, pardas, de 6–12 x 4–10 µm;

las de la médula hexagonales a irregulares, de paredes delgadas, no porosas, hialinas, de (10–) 16–20 (–26) x 8–16 (–22) μm . **Hojas** distantes a imbricadas, asimétricas, canaliculadas, dobladas longitudinalmente, ovado-trianguulares, de (640–) 760–820 (–940) x (400–) 540–680 μm , bífidas de 1/4–1/3 la longitud de la lámina; seno en forma de U, segmentos triangulares, el ventral curvado y más grande que el dorsal; ápice agudo a obtuso, que termina en una a dos células, margen entero, base del segmento dorsal débilmente decurrente, sin o hasta con dos dientes, inserción ventral oblicua, inserción dorsal transversal. **Células** de paredes gruesas, porosas, verruculosas; las basales alargadas, de (14–) 20–30 (–40) x 8–12 (–16) μm ; mediales alargadas, de (10–) 20–28 (–40) x 8–12 (–16) μm ; apicales subsidiamétricas, de 10–16 x 8–14 μm ; trígonos grandes y nodulosos. **Yemas** poligonales a estrelladas, de 18–21 (–23) x 19–23 μm , gris-amarillentas y distribuidas en grupos en la parte distal de las hojas. **Diocas.** **Androecio** en espiga con 10 pares de brácteas imbricadas y fuertemente cóncavas; brácteas ovadas, de 700–740 x 660–680 μm , con dos anteridios por bráctea, corto bífidas, de 1/5 la longitud de la lámina, base dorsal decurrente y con 1(–2) dientes, base ventral fuertemente arqueada; anteridios de 250 x 160–175 μm , pedúnculo anteridial con cinco células de alto por 1(–2) de ancho. **Ginoecio** con brácteas más grandes que las hojas y dispuestas en 1(–2) pares; brácteas asimétricas, cóncavas, ovado-lanceoladas, de 900–920 x 720–740 μm , bífidas a trifidas, margen entera, con un diente en la base; bractéola subcuadrada, ápice corto-bífido, márgenes dentadas, connada a la base de una bráctea. **Perianto** cilíndrico, de 1800 x 480 μm , plegado desde la base, con cinco quillas, boca hialina, lobulada y dentada.

Distribución y ecología. Según observaciones de [Váña \(1984\)](#), se conoce

en México, Venezuela, Colombia, Perú y Bolivia. En Colombia se encuentra en la franja paramuna de las cordilleras central y oriental, entre 3500–4200 m. Crece sobre suelo y roca, a orilla de carretera, barranco de quebradas y cerca de pantanos dominados por *Diplostephium revolutum* S.F. Blake, *Chusquea* sp., *Senecio flosfragans* Cuatrec., especies de *Sphagnum*, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Lepidozia* sp. y *Herbertus* sp.

Comentarios. Esta especie presenta brácteas masculinas dispuestas en espigas de hasta 10 pares, con dos anteridios por bráctea.

Material examinado. COLOMBIA. **Boyacá:** carretera Socha-Sácama, Páramo de Pisba, ca. 3500 m, 15 ago 1982, *J. Aguirre et al.* 2910 (COL) (B). **Casanare:** carretera Socha-Sácama (pasando Páramo de Pisba), 15 ago 1982, *J. Aguirre et al.* 2910 (COL). **Caldas:** Nevado del Ruíz, superpáramo, 4200 m, 14 oct 1972, *P. Florschuetz* 4294 (COL). **Cundinamarca:** Páramo de Palacio, lagunas de Buitrago y alrededores, filo divisorio situado entre las lagunas de Siecha y Buitrago, 3750 m, 24 may 1972, *A. Cleef & R. Jaramillo* 4023, 4024 (COL). Páramo de Cruz Verde, vertiente pantanoso cerca de la orilla NW de la laguna El Verjón, 3500 m, 27 abr 1972, *A. Cleef* 3261a (COL). **Meta:** Páramo de Sumapaz, cerro nevado de Sumapaz, páramo propiamente dicho del flanco NW, 3715 m, 21 ene 1973, *A. Cleef* 8204 (COL). **Risaralda:** Santa Rosa, alrededores de la finca La Sierra, 3720 m, 23 jul 1980, *J. Aguirre & S. Gradstein* 1412 (COL). **Tolima:** Santa Isabel, desde El Ochoral al Nevado del Tolima, 3650 m, 29 jul 1980, *J. Aguirre* 1638 (COL).

5. *Anastrophyllum tubulosum* (Nees) Grolle, *J. Hattori Bot. Lab.* 28:101. 1965; *Jungermannia tubulosa* Nees Enum. Pl. Crypt. Jav.: 32. 1830. Tipo: Brasil (cf. cit.). **Figs. 8, 9**

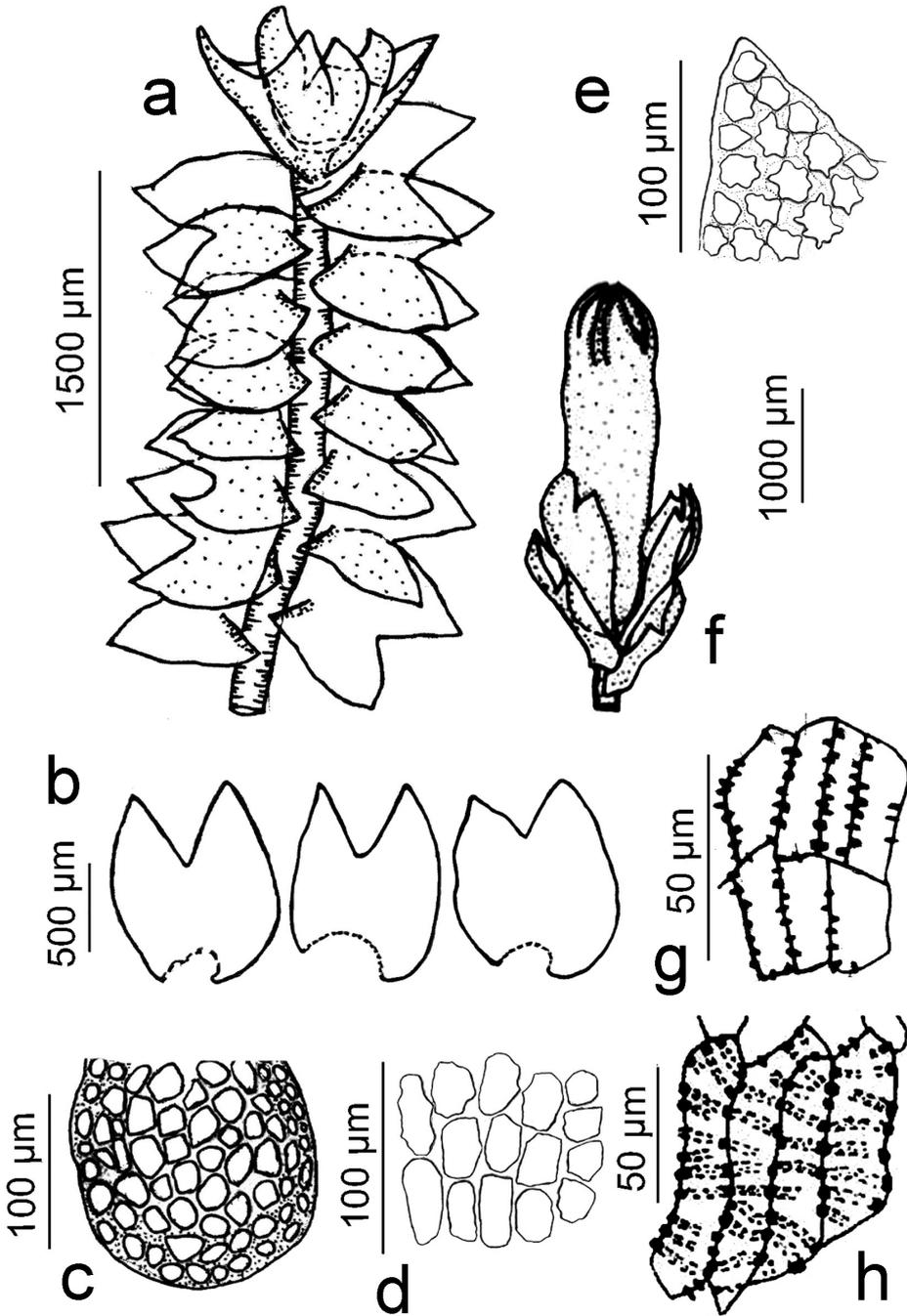


Figura 8. *Anastrophyllum tubulosum* (Nees) Grolle. **a.** Hábito de la planta en la cara ventral. **b.** Hojas. **c.** Corte transversal del tallo. **d.** Células basales de la hoja. **e.** Células apicales de la hoja. **f.** Perianto y brácteas femeninas. **g.** Células de la epidermis de la cápsula. **h.** Células internas de la cápsula. *A. Schäfer-Verwimp* 9603 (COL); *A.M. Cleef* 3028 (COL).

Anastrophyllum adulterinum (Gottsche) Steph., Hedwigia 32: 140. 1893; *Jungermannia adulterina* Gottsche, Ann. Sci. Nat., Bot. (ser. 5) 1: 117. 1864. Tipo: Venezuela “Valenciam venezuelae invenit D. Fendler”. (sintipo, BM!).

Anastrophyllum conforme (Lindenb. & Gottsche) Steph., Hedwigia 32: 140. 1893; *Jungermannia conformis* Lindenb. & Gottsche, Syn. Hepat.: 665. 1847. Tipo: México, en trapiche de la Concepción y arriba de Talea. *Liebman s.n.* (isotipo, G!). *Anastrophyllum pusillum* Steph. Sp. Hepat. 6: 108. 1917. Tipo: Bolivia, *Mandon*. (holotipo, G!).

Plantas pequeñas a medianas, de 1,5–3 cm de largo x 600–1400 µm de ancho, pardo-rojizas. **Tallos** subscendentes, poco ramificados; ramificación lateral de tipo *Plagiochila*, ocasionalmente ventral-intercalar de tipo *Bazzania*; tallo suborbicular, de 200 x 160 µm; células corticales dispuestas en dos hileras, subsodiamétricas, de 8–14 (–18) x 8–14 µm, paredes gruesas, lisas, pardo-rojizas; las de la médula subsodiamétricas a irregulares, de (14–) 18–26 (–28) x 10–16 (–20) µm, paredes delgadas, lisas e hialinas. **Hojas** asimétricas, cóncavas, ovado-oblongas, ovado-redondeadas o subcuadradas, de (420–) 600–1000 x (320–) 500–900 (–1100) µm, bífidas entre 1/4–1/3 la longitud de la lámina; seno agudo; ápice obtuso a agudo, que termina en 1(–2) células, margen entero, base no decurrente y sin dientes, inserción ventral oblicua, inserción dorsal transversal. **Células** de paredes gruesas, papilosas, verruculosas, con trígonos grandes; las basales alargadas, de (22–) 30–40 (–46) x 16–20 (–24) µm, con paredes no porosas; mediales subsodiamétricas, de 18–24 x 14–20 µm, de paredes porosas; apicales subsodiamétricas, porosas, de (10–) 16–26

(–30) x (14–) 18–24 (–26) µm. **Dioicas**. **Androecio** en espiga con 36 pares de brácteas y con 3(–4) anteridios por bráctea; brácteas ovadas, de 540–660 x 820–860 µm fuertemente cóncavas, ápice agudo, base sin dientes; anteridios de 240–155 µm; pedúnculo anteridial con ocho células de alto por dos de ancho. **Ginoecio** con brácteas más grandes que las hojas, con dos a tres pares de brácteas; brácteas subcuadradas, de 860–1120 (–1520) x 1000–1160 (–1480) µm, asimétricas, bífidas, ápice agudo, bases y segmentos enteros. **Perianto** cilíndrico, de 1,9–3,5 x 0,6–1,1 mm, terete, algo curvado, plegado distalmente, con cinco quillas, boca hialina, lobada y dentada. **Seta** de 1,2 cm de largo. **Cápsula** oblonga, rojo oscura; pared de la cápsula de 30 µm de ancho, de tres capas de células, engrosamientos presentes en las paredes radiales y tangenciales de todas las capas de células; células epidermales subcuadradas a corto rectangulares, de (16–) 26–36 x (20–) 24–30 (–38) µm con dos a tres engrosamientos nodulares sobre paredes longitudinales y uno a dos engrosamientos nodulares en paredes transversales; células internas, alargadas, de 70–100 x 12–24 µm, con 7–11 bandas semianulares por célula; esporas de 8–16 µm, finamente papilosas; eláteres biespiralados de 4–6 µm de diámetro.

Distribución y ecología. Se ha colectado en México, Costa Rica, Panamá, Jamaica, Guadalupe, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y en las montañas del oriente de Brasil ([Váña 1984](#)). En Colombia se distribuye desde el bosque subandino hasta la franja paramuna, entre 2000–4400 m. Se establece sobre suelo y roca, a orillas de carretera y entre comunidades de frailejón-pajónal.

Comentarios. Presenta variaciones en la forma de las hojas y se asemeja a *A. auritum*, pero se distingue por la base antical de las hojas sin dientes y no decurrente sobre el

tallo, el perianto terete, plegado distalmente, algo curvado y la pared de la cápsula en tres estratos.

Material examinado. COLOMBIA. **Boyacá:** Pajarito, Insp. Policía Corinto, camino a Comijoque, 2000 m. 23 jun 1988, *F. Forero 97* (COL). **Caldas:** Nevado del Ruiz, superpáramo, arenas 3 km al sur del refugio, cabeceras Quebrada Las Nereidas, 4400 m, 18 mar 1972, *A. Cleef & H. Hart 2456 b* (COL). **Casanare:** Sácama, carretera que va desde Sácama hasta la Inspección de Policía “El Arenal”, 2200 m, 18 ago 1982, *J. Aguirre et al. 3143-B* (COL). **Cauca:** Macizo Colombiano, Páramo de Las Papas, Cerros y alrededores de las lagunas La Magdalena y Santiago, 3530–3630 m, 5–19 sep 1958, *H. Bischler 672* (COL). **Cundinamarca:** Sibaté, entre

alto San Miguel y la Agudita, 2440 m, 6 jun 1983, *L. Cruz 415* (COL). Fómeque, Parque Nacional Natural Chingaza, 3200 m, 14 dic 1982, *E. Santana 487* (COL). **Huila:** Macizo Colombiano, Páramo de Las Papas, Cerros y alrededores de las lagunas La Magdalena y Santiago, 3530–3630 m, 5–19 sep 1958, *H. Bischler 672* (COL). **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, 2300 m, 12 ene 1967, *S. Winkler C 229* (COL). Sierra Nevada de Santa Marta, 2000 m, 16 ene 1967, *S. Winkler C 80* (COL). **Meta:** Páramo de Sumapaz, Hoya de la quebrada Sitiales, filo Sitiales entre las lagunas La Guitarra y La Primavera, 4040 m, 26 ene 1972, *A. Cleef 1163* (COL). **Risaralda:** Pereira, Parque Regional Natural UCUMARI, alrededores hacienda Ceilan, La Cascada, 2500 m, 10–17 jun 1989, *J. Uribe et al. 707* (COL).

Otros especímenes estudiados: PERÚ. **San Martín:** Prov. Rioja, carretera Chachapoyas-Moyobamba km 387, 1900 m, 31 ago 1982, *J. Frahm et al. 669* (B). BRASIL. **Brasilia:** Minas Gerais, *Lindberg s.n.* (BM), *Hampe s.n.* (BM). **San Pablo:** Sierra de Bocaina, San José de Barreiro, 1500 m, 16 abr 1988, *A. Schäfer-Verwimp 9603* (B) (COL).

DISCUSIÓN

Las especies de *Anastrophyllum* se distribuyen sobre las tres cordilleras y en una misma área de páramo es posible encontrar dos o tres especies del género. En Colombia *A. auritum*, *A. piligerum* y *A. tubulosum* se distribuyen desde la franja andina (1600–2400 m) hasta la zona de páramo (3300–4540 m); mientras que, *A. nigrescens* y *A. stellatum* se encuentran exclusivamente en páramo (3300–4320 m). La mayoría de las especies de *Anastrophyllum* es posible encontrarlas en los sustratos: suelo, corteza y ramas de árboles, roca y materia orgánica en descomposición. Sin embargo, crecen con mayor frecuencia en ciertos

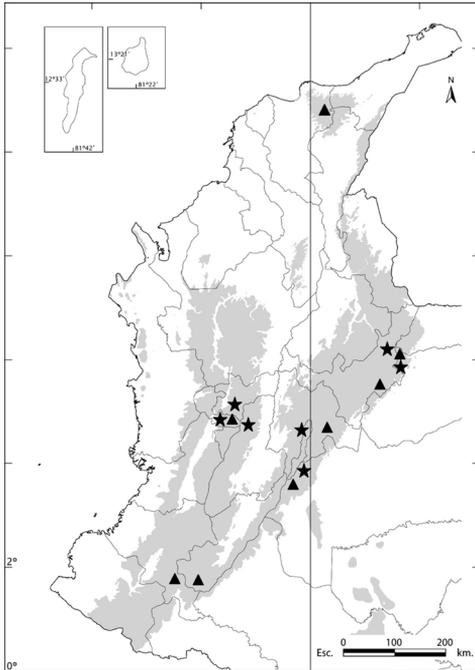


Figura 9. Distribución geográfica de *Anastrophyllum stellatum* (★) y *Anastrophyllum tubulosum* (▲) en Colombia

sustratos: *A. auritum* y *A. nigrescens* se establecen principalmente sobre suelo cerca a turberas dominadas por pajonales, frailejones y *Sphagnum* spp., donde crecen en forma de tepe formando grandes masas y en ocasiones asociadas a otros musgos y líquenes; *A. piligerum* coloniza frecuentemente las cortezas y ramas de árboles, desde la base hasta las ramas del dosel a 4 m de altura; en áreas de bosques subandinos, a orilla de camino o al interior de los bosques; *A. stellatum* y *A. tubulosum* crecen principalmente sobre suelo y roca a orilla de caminos y ocasionalmente cerca de pantanos. Casi todas las especies de *Anastrophyllum* prefieren los sitios expuestos, excepto *A. piligerum* que se protege de la radiación directa por la sombra que proyectan las hojas de los árboles donde habita y de ahí que sea la única especie que presenta frecuentemente una coloración verde amarillenta, verde oscura o pardodorada. Las demás especies del género tienen una coloración pardo-rojiza, rojo oscuro o rojo-negrucza que de acuerdo con Herzog (1926 en Schill y Long 2003) este tipo de tonalidad actúa como un protector contra la fuerte radiación particularmente presente en los páramos y ayuda a mantener una temperatura alta durante periodos muy fríos.

Entre los caracteres del género que permiten separar especies se encuentran: el tallo curvado o recto en la parte distal. Las especies *A. auritum*, *A. nigrescens* y *A. piligerum* presentan vástagos curvados; mientras que *A. stellatum* y *A. tubulosum* presentan vástagos rectos en la parte distal. Los mismos grupos de estas especies también se presentan en el carácter base del segmento dorsal de las hojas, el cual es decurrente sobre el tallo para el primer grupo de especies y no decurrente para el segundo. La hoja bífida, caracter utilizado por Vaña (1984), representa el grado de división de los segmentos de la hoja y en

algunas especies muestra una marcada variación como *A. piligerum* con hojas profundamente bífidas, hasta $\frac{1}{2}$ o más de la longitud de la lámina y *A. nigrescens* con hojas corto bífidas, $\frac{1}{5}$ la longitud de la lámina. Otros caracteres complementarios a este último y que distinguen a las especies son: la forma de las hojas y forma del ápice de los segmentos de la hoja. En este estudio se aporta información sobre caracteres de la cápsula como son: el número de estratos de la pared de la cápsula; forma y dimensiones de las células de la pared externa e interna de la cápsula, con el número de engrosamientos nodulares de la pared externa y el tipo de bandas, anulares o semianulares, de la pared interna. Este carácter no fue posible observarlo en *A. stellatum* debido a que los ejemplares revisados no tienen estructuras reproductivas y no fue posible encontrarlo en estado fértil en su hábitat natural. Los caracteres del género que no son informativos por cuanto no permiten separar especies y se presentan en varias especies son: el tipo de ramificación, número de hileras de la corteza del tallo, formas de las células, trigonos, oleocuerpos y número de quillas del perianto.

PARTICIPACIÓN DE LOS AUTORES

WAA Salidas de campo, toma de datos de las especies de *Anastrophyllum* y análisis de la información. JUM análisis de resultados, elaboración del manuscrito como artículo y revisión de las versiones finales del manuscrito.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia, al Instituto de Ciencias Naturales y en especial

al Herbario Nacional Colombiano (COL). A los herbarios: Herbario del Jardín Botánico de Berlín-Dahlem (B), British Museum (BM), Herbario del Jardín Botánico de Ginebra (G) y Herbario de la Universidad de Manchester (MANCH), por el préstamo de ejemplares de *Anastrophyllum*. El primer autor agradece a Laura Victoria Campos por sus enseñanzas y su colaboración en las distintas fases de la tesis. A todas las personas que muy amablemente nos colaboraron con información valiosa para las salidas de campo: Bethsy Viviana Rodríguez, Fredy Niño, Astrid Caro, Iván J. Alvaro (padre), Manuel Galvis y Mayelli Huérfano. A Wilber Ruiz y Carolina Rojas, quienes colaboraron con el primer autor como auxiliares de campo. A Juan Carlos Benavides por su colaboración en el envío de literatura especializada sobre el género *Anastrophyllum*. A Noris Salazar (STRI, Panamá) y Jaime Aguirre-C. (ICN, Bogotá) por los comentarios y correcciones al trabajo.

LITERATURA CITADA

- Buch H. 1933. Vorarbeiten zu einer Lebermoosflora Fennoscandias. I. Ein Versuch zur Aufspaltung der Gattungen *Lophozia* Dum. und *Sphenobolus* Steph. Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 8 "1932": 282–297.
- Costa DP. 2010. Briófitas. En: Forzza RC, Baumgratz JF, Bicudo CE, Carvalho A Jr, Costa A, Costa DP, Hopkins M, Leitman PM, Lohmann LG, Costa L, Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Nadruz MA, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz LP, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter B y Zappi D, editores. Catálogo de plantas e fungos do Brasil. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. p. 452–521.
- Crandall B. 1969. Morphology and development of branches in the leafy hepaticae. Beih. Nova Hedwigia 30:1–261.
- Crandall-S B, Stotler R, Long DG. 2009. Phylogeny and classification of the Marchantiophyta. Edinburgh J. Bot. 66(1):155–198. doi: 10.1017/S0960428609005393.
- Churchill S, Sanjines N, Aldana C. 2009. Catálogo de las briófitas de Bolivia: diversidad, distribución y ecología. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Missouri Botanical Garden-Museo Noel Kempff Mercado.
- Dauphin G. 2005. Catalogue of Hepaticae and Anthocerotae of Costa Rica. Trop. Bryol. 26:141–218. doi:10.11646/bde.26.1.17.
- De Roo R, Hedderson T, Söderström L. 2007. Molecular insights into the phylogeny of the leafy liverwort family Lophoziaceae Cavers. Taxon 56(2):301–314.
- Fulford M, Sharp A. 1990. The leafy hepaticae of México: one hundred and twenty-seven years after C.M. Gottsche. Mem. New York Bot. Gard. 63:1–86.
- Gradstein SR, Churchill SP, Salazar N. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. Mem. New York Bot. Gard. 86:1–577.
- Gradstein SR, Costa DP. 2003. The hepaticae and Anthocerotae of Brazil. Mem. New York Bot. Gard. 87:1–318.
- Gradstein SR, Uribe-M. J. 2016. Marchantiophyta (Hepáticas). En: Bernal R, Gradstein SR, Celis M, editores. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Volumen I. Bogotá: Editorial Universidad Nacional de Colombia. p. 282–352.
- Grolle R. 1983. Hepaticae of Europe including the Azores: an annotated list of species. J. Bryol. 12:403–459.
- León-Y S, Gradstein SR, Wegner C. 2006. Hepáticas (Marchantiophyta) y Antoceros (Anthocerotophyta) del Ecuador, catálogo. Quito: Publicaciones del Herbario QCA. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Menzel M. 1984. Katalog der lebermoose von Perú. Willdenowia 14:473–523.
- Morales T, García M, Avendaño N. 2007. Especies venezolanas de hepáticas (Marchantiophyta) pertenecientes al Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Cryptog. Bryol. 28(1):41–77.
- Richards PW. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. En: Schuster RM, editor. New manual of bryology. Hattori Botanical Laboratory. Japan. p. 1233–1270.
- Schill D, Long DG. 2003. A revision of *Anastrophyllum* (Spruce) Steph. (Jungermanniales, Lophoziaceae) in the

- Himalayan region and Western China. *J. Hattori Bot. Lab.* 94:115–157.
- Schill D, Long DG, Moeller M, Squirrell J. 2004. Phylogenetic relationships between Lophoziaceae and Scapaniaceae based on chloroplast sequences. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot Gard.* 98:141–149.
- Schuster RM. 1951. Notes on Nearctic Hepaticae III: A conspectus of the family Lophoziaceae with a revision of the genera and subgenera. *Am. Midl. Nat.* 45:1–117.
- Schuster RM. 1969. The Hepaticae and Anthocerotae of North America II. New York: Columbia University Press.
- Schuster RM. 2002. Austral Hepaticae. Part II. *Beih. Nova Hedwigia* 119:1–606.
- Söderström L, De Roo R, Hedderson T. 2010. Taxonomic novelties resulting from recent reclassification of the Lophoziaceae/Scapaniaceae clade. *Phytotaxa* 3:47–53. doi: 10.11646/phytotaxa.3.1.7.
- Söderström L, Hagborg A, von Konrat M, Bartholomew S, Bell D, Briscoe L, Brown E, Cargill DC, Costa DP, Crandall-S BJ, Cooper ED, Dauphin G, Engel JJ, Feldberg K, Glennly D, Gradstein SR, He X, Heinrichs J, Hentschel J, Ilkiu-B AL, Katagiri T, Konstantinova NA, Larrain J, Long DG, Nebel M, Pócs T, Puche F, Reiner-Drehwald E, Renner M, Sass-Gyarmati A, Schäfer-V A, Segarra JG, Stotler RE, Sukkharak P, Thiers BM, Uribe J, Vána J, Villarreal JC, Wigginton M, Zhang L, Zhu R. 2016. World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys* 59:1–828. doi: 10.3897/phytokeys.59.6261.
- Stotler R, Salazar N, Gradstein SR, Mc Guinness W, Whittemore A, Chung C. 1998. A checklist of the hepatics and anthocerotae of Panamá. *Trop. Bryol.* 15:167–195.
- Spruce R. 1876. On *Anomoclada*, a new genus of hepaticae, and on its allied genera, *Odontoschisma* and *Adelanthus*. *J. Bot.* 14:230–235.
- Stephani F. 1893-1896. Hepaticarum species novae, I-IV. *Hedwigia* 32:137–147.
- Uribe-M. J, Gradstein SR. 1998. Catalogue of the hepaticae and anthocerotae of Colombia. *Bryophytorum Bibliotheca* 53:1–99.
- Vána J. 1984. *Anastrophyllum* (Spruce) Steph. In Latin America-preliminary information. Praha: Proceedings of the Third Meeting of the Bryologists from Central and East Europe.
- Vána J, Söderström L, Hagborg A, Konrat M. 2013. Notes on Anastrophyllaceae (Marchantiophyta). *Phytotaxa* 81(1):26–32. doi: 10.11646/phytotaxa.81.1.9.

Recibido: 14/03/2017

Acceptado: 25/10/2017