DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y DIVERSIDAD DE LOS MUSGOS NEOTROPICALES

CLAUDIO DELGADILLO M.

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-233,
Del. Coyoacán, 04510 México, D.F., México.

Resumen. Se reconocen 3869 especies y variedades en la flora de musgos de la zona intertropical del Nuevo Mundo. A pesar de las ideas generales sobre sus patrones de distribución, no se han identificado con precisión las regiones de alta diversidad y las de endemismo. Más del 44% de las especies y variedades son endémicas y cerca de 32 géneros contienen 30 o más especies en la región. Para examinar las hipótesis sobre las causas de la diversidad florística y las relaciones de la flora, se deben completar los catálogos básicos de musgos por país o por región y aplicar técnicas modernas de análisis sistemático y biogeográfico.

Palabras clave: Fitogeografía, Neotrópico, musgos

Abstract. Current data indicate that the neotropical moss flora consists of about 3869 species and varieties. Despite our knowledge of its distributional patterns, the areas of high diversity and endemism cannot be precisely identified, yet. More than 44% of the species and varieties are endemic to the neotropics and about 32 genera contain 30 or more species in the area. Basic catalogues of species per country or region along with methods of systematic and biogeographic analyses are necessary to examine our hypotheses on the origins of diversity and the relationships of the flora.

Key words: Phytogeography, neotropics, mosses

La zona intertropical del continente americano es considerada como una región de alta diversidad biológica (Churchill & Linares, 1995). Los musgos están representados por un número de especies comparativamente grande como lo demuestra la proporción entre las especies neotropicales y las reconocidas a nivel mundial. LATMOSS (Delgadillo, Bello y Cárdenas, 1995), en su versión electrónica actualizada, reconoce 3869 especies y variedades de musgos para el área comprendida entre México y el norte de Argentina. No obstante, cuando se cuente con más estudios taxonómicos de la región, el número real de especies neotropicales podría ser substancialmente más bajo. Aun así, el neotrópico todavía puede considerarse como una zona de alta diversidad de musgos pues se estima que, después de los análisis taxonómicos correspondientes, sólo se reconocerán unas 7 000 especies (Touw, 1974) a nivel mundial. Actualmente

se reconocen 12 800 especies en el mundo (Crosby, Magill, Allen y He, 1999), pero el número todavía podría reducirse en un 45%, si las estimaciones de Touw (1974) son correctas.

En esta contribución se intenta mostrar el estado del conocimiento de la diversidad de musgos neotropicales y de su distribución; también se discuten los mecanismos para obtener mejor información florística para establecer una infraestructura básica para estudios regionales en el futuro.

Número de especies

La versión original de LATMOSS (Delgadillo, Bello y Cárdenas, 1995), la base de datos de los musgos neotropicales, incluía más de 4 000 nombres para la flora neotropical. Sin embargo, en los últimos años se han incorporado datos de revisiones taxonómicas

y de tratamientos regionales recientes para México (Sharp, Crum y Eckel, 1994), Centroamérica (Allen, 1994), las Antillas (Buck, 1998), Colombia (Churchill y Linares, 1995) y Surinam (Görts-van Rijn, 1996). Con los conceptos taxonómicos modernos, el número de las especies reconocidas se ha reducido a 3869 y puede continuar disminuyendo cuando se incorporen los datos de monografías en preparación de grupos importantes de la flora neotropical. La descripción de taxa nuevos a partir de zonas poco exploradas no debe producir cambios numéricos dramáticos porque, al mismo tiempo, muchos nombres reconocidos pueden quedar en sinonimia.

Endemismo específico

La distribución de las especies se revisa periódicamente en LATMOSS. La datos publicados recientemente (Delgadillo, 1994) muestran valores altos de endemismo para México y para los países andinos. Esta tendencia se mantiene en los valores actualizados, pero los porcentajes han disminuido para la mayoría de los países (cuadro 1).

Cuadro 1. Endemismo específico en la flora neotropical de musgos

País	spp.	end.	%	Ig
México	977	87	8.9	0.4
Guatemala	555	6	1.1	0.5
Belice	258	0	0.0	0.0
Honduras	212	5	2.4	0.4
El Salvador	217	0	0.0	0.0
Nicaragua	132	0	0.0	0.0
Costa Rica	652	44	6.7	8.6
Panamá	371	8	2.2	1.0
Colombia	1027	99	9.6	0.9
Venezuela	824	108	13.1	1.2
Guyana	229	6	2.6	0.3
Surinam	208	3	1.4	0.2
Guayana Francesa	177	1	0.6	0.1
Ecuador	884	141	15.9	2.0
Perú	938	95	10.1	0.7
Bolivia	1131	296	26.2	2.7
Brasil	1619	753	46.5	0.9
Paraguay	159	42	26.4	1.0
Uruguay	49	2	4.1	0.1
Cuba	372	14	3.8	1.2
Jamaica	289	2	0.7	1.7
Española	470	7	1.5	1.4
Puerto Rico	307	4	1.3	4.5
Antillas Menores	258	6	2.3	5.3

Ig = Índice geográfico (número de especies por cada 10.000 km²).

Por su porcentaje de endemismo, México, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil y Paraguay son florísticamente importantes pues en cada uno el valor se acerca o es superior al 10%. Sin embargo, el porcentaje podría verse como un criterio de evaluación dudoso pues los países neotropicales tienen tamaños diferentes. La comparación mediante un índice geográfico (Ig, número de especies por unidad de área) podría facilitar la determinación de la importancia florística de un país, pero este valor es muy sensible a los cambios en número de especies y presupone que los taxa endémicos están uniformemente distribuidos. No obstante, utilizando este criterio, Costa Rica, Venezuela, Ecuador, Bolivia y los países antillanos aparecen como áreas con más de una especie endémica por cada 10 000 km². Ecuador y Bolivia se mantienen como los países neotropicales de mayor endemismo.

La alta concentración de endemismos en ciertos países puede ser artificial. La exploración briológica en Costa Rica, por ejemplo, ha sido más intensa que en otros países centroamericanos y la publicación reciente de muchas especies nuevas de ese país podría ser responsable de los valores altos de Ig en comparación con otras zonas de la región (cuadro 1). De la misma manera, la importancia de Paraguay como zona de concentración de endemismos es incierta porque su flora de musgos parece mal conocida y muchas especies no han sido re-evaluadas taxonómicamente desde su descripción. Los registros en LATMOSS para Paraguay provienen de obras generales y de tres referencias especiales (Buck, 1985; Crum y Buck, 1988; Kuc, 1998) que sugieren la necesidad de contar con información florística adicional para determinar los valores reales de diversidad y endemismo en ese país. En el caso de las Antillas menores, por razones prácticas se han colocado en una sola unidad geográfica sin equivalente en el macizo continental; su inclusión en esta forma introduce un elemento artificial en el análisis. El uso del índice geográfico presupone que en las Antillas menores los endemismos están igualmente representados a lo largo de una área geográfica estrecha y latitudinalmente muy amplia.

Individualmente, es difícil decidir si el porcentaje o el número de endemismos por unidad de área son criterios válidos para designar zonas de endemismo. La versión actual de LATMOSS contiene registros de presencia de especies por país con base en trabajos publicados; no incluye información de ejemplares de herbario o de unidades geográficas menores, pero esos datos serían útiles para caracterizar las áreas de endemismo con un criterio geográfico-florístico, es decir, utilizando registros individuales de taxa endémicos

para definir sus áreas de distribución. Los límites políticos quedarían en segundo término en tanto que los datos históricos y geológicos servirían para circunscribir las áreas de estudio. De manera preliminar se podría decir que México y Guatemala forman una misma unidad pues la flora de la segunda es una extensión de la del primero, a saber, el 84% de los musgos conocidos de Guatemala están representados en la flora de México. Costa Rica-Panamá-Colombia-Venezuela y Ecuador-Perú-Bolivia podrían considerarse como otras unidades florísticas en consideración de las especies de musgos en la flora regional, el porcentaje de endemismo (cuadro 2) y de su vecindad geográfica.

En comparación con África tropical, los valores neotropicales de Ig no son muy diferentes (cuadro 2). Sin embargo, los valores para la zona andina son más altos que los de las otras áreas, incluyendo África tropical y el Reino Unido. Se espera que con la revisión taxonómica de géneros y con otros estudios florísticos, las diferencias en porcentaje de endemismo y en el valor de Ig entre países disminuyan; a través de esos estudios, se puede determinar la distribución de taxa problemáticos (*Brachythecium*, *Dicranella*, *Rhynchostegium*, entre otros) y la identidad real de especies que actualmente se listan como diferentes en varias zonas. Este es el caso de muchas especies de Bolivia que eran consideradas como endémicas hasta que se situaron en la sinonimia de otras en revisiones taxonómicas recientes o se determinó que su área de distribución también incluía a los países circunvecinos. De manera similar, muchas especies de Costa Rica podrían aparecer en otras partes de Centroamérica cuando los estudios taxonómicos y florísticos tengan una cobertura similar en esos países.

A pesar de servir como referencia, el porcentaje o el número de endemismos por unidad de área tienen un valor limitado para identificar las zonas florísticamente importantes. Según los datos de los cuadros 1 y 2, los países andinos, Brasil, Cuba y La Española son zonas de concentración de endemismos. Sin embargo, se necesitan evaluaciones cuantitativas de la diversidad briológica y la definición de las zonas de concentración de esa diversidad (cf. Humphries, *et al.*, 1995) y abordar aspectos de la evolución y la filogenia de las especies endémicas para avanzar en el conocimiento del origen y distribución de la brioflora neotropical. Por el momento, a través de los datos de LATMOSS se pueden realizar comparaciones florísticas entre países para que, con los valores de endemismo, en el futuro se puedan hacer diagnósticos de la relación de sus floras.

Por su similitud florística Costa Rica y Panamá están más estrechamente relacionadas con la flora de México que con la de Sudamérica, mientras que Colombia y

Cuadro 2. Los musgos y las áreas de endemismo específico en el neotrópico.

Área	spp.	end.	%	Ig
México-Guatemala	1061	93	8.8	0.4
C.Rica-Panamá-Colombia-Venezuela	1501	259	17.3	1.2
Ecuador-Perú-Bolivia	1788	532	29.7	1.7
Neotrópico	3869	1729	44.7	1.0
África tropical	2788	2156	77.3	1.2*
Reino Unido	745	12	1.6	0.5*

*Datos extra-americanos según O'Shea (1997)

Venezuela mantienen relaciones más cercanas con los otros países andinos (figura 1). El dendrograma de la figura 1 compara la flora de musgos de los países neotropicales con base en un análisis de aglomerados (UPGMA) de los valores del índice de similitud de Jaccard. En general, los países mantienen posiciones similares a las de su arreglo geográfico. La idea de que México y Guatemala forman una unidad florística está apoyada por su posición en el dendrograma, pero Costa Rica y Panamá están alejados de los países andinos y, por su similitud florística, no podrían considerarse como miembros de esa unidad. Las islas del Caribe se agrupan entre sí, pero los países centroamericanos tienen un comportamiento variable. Honduras y Nicaragua forman un grupo intermedio cercano a las Antillas. Esta situación puede ser un reflejo del bajo número de especies reconocidas, pero podría relacionarse con eventos históricos que ligan a las Antillas con Centroamérica (cf. Steere, 1985). En este ejemplo, la sobreposición de los valores de endemismo indican que los valores más altos se localizan en México y en los países andinos. La similitud y relación florísticas, aunadas a los valores de endemismo, podrían utilizarse para identificar regiones florísticas.

Géneros importantes

De acuerdo con los registros en LATMOSS, la flora neotropical incluye 472 géneros; 94 de ellos contienen 10 o más especies y variedades; 32 están representados por 30 o más especies y algunos como *Campylopus*, *Fissidens*, *Lepidopilum*, *Macromitrium* y *Sphagnum* tienen más de 100 especies en la región. Le siguen en importancia *Sematophyllum* y *Bryum* s. str., con 68 y 90 especies, respectivamente. Para géneros como *Anomobryum*, *Callicostella*, *Mielichhoferia* y *Mittenotham-*

nium no existe acuerdo sobre su validez o circunscripción taxonómica y no hay monografías regionales recientes. En el caso de géneros como *Brachymenium*, *Didymodon*, *Orthotrichum*, *Philonotis*, *Syntrichia*, *Syrrophodon* y *Trichostomum* recientemente se completaron las monografías regionales correspondientes. En breve se concluirán las revisiones taxonómicas de otros grupos como *Fissidens* y *Grimmia* con lo que una parte importante de la flora podría utilizarse en estudios y análisis de otra índole.

Géneros endémicos

De acuerdo con Miller (1982), Schofield (1992), Delgadillo (1993c) y Churchill, *et al.* (1995), los géneros listados en la cuadro 3 son enteramente neo-

tropicales. A pesar de su número, la mayoría son grupos monotípicos o segregados sin aceptación taxonómica generalizada, como sucede con los géneros *Alli-niellopsis*, *Hydropogon* e *Hydropogonella*. Otros, como *Acritodon*, *Aloinella* y *Bryomanginia*, representan linajes independientes de los de otras regiones que por sus características peculiares y por el número de especies justifican plenamente su segregación como grupos taxonómicos a nivel genérico (véase cuadro 3).

Patrones de distribución

Herzog (1926, 1932) reconoció al neotrópico como una región florística de alto nivel, el Reino Neotropical. Sus límites y características generales fueron revisadas e ilustradas por Miller (1982) cuando no

Figura 1. Análisis de aglomerados (UPGMA) de los valores del índice de similitud de Jaccard para los países neotropicales. Se incluyen los datos de Argentina y Chile representados en LATMOSS.

existían catálogos recientes o manuales florísticos y cuando las discusiones fitogeográficas apenas estaban en preparación. La discusión de Schofield (1992) sólo agrega detalles al conocimiento de esta vasta región, pero muestra el paralelismo de los reinos reconocidos para las briofitas y para las plantas vasculares.

La mayor parte de las publicaciones sobre la distribución de los musgos neotropicales describe aspectos de la fitogeografía local o regional. Para las islas del Caribe se pueden citar las de Crosby (1969), Steere (1985), Pócs (1988), Buck (1990) y Delgadillo (1993a), sobre la distribución y la historia de la brioflora. Estas describen los patrones de distribución de los musgos y sugieren que la flora de las Antillas ha estado en aislamiento por mucho tiempo lo cual ha dado lugar a numerosos endemismos y a una flora con afinidades más importantes hacia el norte de Sudamérica.

Desde la identificación de un patrón de distribución común entre México (y Guatemala) con el este de Norteamérica (Sharp, 1946), ha habido numerosas contribuciones fitogeográficas que describen las relaciones de la flora de musgos mexicanos con las de otras regiones (e.g., Crum, 1951; Pursell y Reese, 1970; Sharp 1984). Esta flora contiene alrededor de 977 especies y variedades de musgos distribuidos en ambientes muy variables (Delgadillo, 1993c); excepto por los endemismos, la flora se comparte con los países adyacentes, con África, Asia (Sharp y Iwatsuki, 1965; Delgadillo, 1993b) y con otras áreas remotas. En general, se distinguen tipos de distribución neotropical y templada, algunos de los cuales han sido revisados de manera especial (Delgadillo, 1987a; Sharp, 1984). Se ha establecido que zonas como el Eje Neovolcánico y el Plano Costero del Golfo (Pursell y Reese, 1970; Delgadillo, 1987b, 1988) son críticas para la comprensión de los eventos históricos que han afectado la distribución local y continental de los musgos.

Para el norte de Sudamérica Churchill y Linares (1995) y Gradstein, van Reenen y Griffin (1989) discuten, bajo diferentes nombres, patrones de distribución similares. Esencialmente, estos autores reconocen grupos de especies de filiación tropical y templada en los que es notable la participación de taxa andinos y endémicos a Colombia o al norte de Sudamérica. Sus resultados son similares a los expuestos por Robinson (1986) para Venezuela; este último indica que los musgos venezolanos pueden segregarse en dos entidades principales, a saber, la flora Andina y la de las tierras altas de la Guayana ("Guayana Highlands"). La primera es una extensión de la flora de Colombia y Ecuador, mientras que la segunda contiene elementos andinos, de las Indias Occidentales y posiblemente de África y Asia y podría albergar muchos endemismos como en el caso de las plantas vasculares.

Cuadro 3. Géneros endémicos al neotrópico

Género	spp.	Distribución
<i>Acritodon</i>	1	México
<i>Aligrimmia</i>	1	Perú
<i>Aloinella</i>	6	México, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia
<i>Allioniellopsis</i>	1	Ecuador
<i>Amblytropis</i>	4	Costa Rica, Colombia, Ecuador
<i>Bryomanginia</i>	1	México
<i>Callicostellopsis</i>	1	Venezuela
<i>Cladostomum</i>	2	Brasil
<i>Colobodontium</i>	2	Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Perú, Brasil
<i>Coscinodontella</i>	1	Perú
<i>Curviramea</i>	1	México
<i>Diploneuron</i>	1	Cuba, Jamaica
<i>Flabellidium</i>	1	Bolivia
<i>Gertrudiella</i>	1	Bolivia
<i>Gradsteinia</i>	1	Colombia
<i>Holomitriopsis</i>	1	Venezuela
<i>Hydropogon</i>	1	Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil
<i>Hydropogonella</i>	1	Venezuela, Guyana, Surinam, Bolivia, Brasil
<i>Hymenolomopsis</i>	1	México
<i>Kingiobryum</i>	1	Colombia, Venezuela
<i>Koponenia</i>	1	Bolivia
<i>Leptodontiella</i>	1	Perú
<i>Mandoniella</i>	1	Bolivia
<i>Phyllodrepanium</i>	1	Centro, Sudamérica, Antillas
<i>Polymerodon</i>	1	Bolivia
<i>Porotrichopsis</i>	1	Colombia, Bolivia
<i>Pseudohyophila</i>	1	Perú
<i>Schliephackea</i>	2	Costa Rica, Panamá, Colombia
<i>Schroeterella</i>	1	Bolivia
<i>Sciuroleskea</i>	2	Ecuador, Perú
<i>Spiridentopsis</i>	1	Panamá, Guyana, Brasil
<i>Stenocarpidiopsis</i>	1	Ecuador, Perú
<i>Stenodesmus</i>	1	Ecuador
<i>Stenodictyon</i>	2	Centro, Sudamérica, Antillas
<i>Steyermarkiella</i>	1	Venezuela
<i>Streptotrichum</i>	1	Bolivia
<i>Trachydontium</i>	1	Ecuador

Con respecto a las Guayanas, Gradstein, Montfort y Cornelissen (1990) señalan que la mayoría de las briofitas están ampliamente distribuidas en América tropical y que las remanentes pueden incluirse en cinco elementos de distribución regional, incluyendo uno del Caribe. De acuerdo con sus resultados, el número de especies de musgos en el bosque tropical lluvioso es menor que el de las hepáticas en esa parte del continente.

Gradstein y Weber (1982) reconocen siete patrones de distribución en la flora briológica de las Islas Galápagos; sobresale entre ellos el elemento del Caribe que liga a dos zonas geográficamente distantes.

Además de las anteriores, hay publicaciones que cubren aspectos especiales de la fitogeografía neotropical. Gradstein *et al.* (1989) reconocieron que las briofitas observan una zonación particular a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera Central de Colombia. Sus resultados parecen indicar que la riqueza de especies y la composición fitogeográfica se modifican con la elevación; el número mayor de especies se presenta entre los 1 200 y los 3 800 m y que la proporción de los elementos tropicales y templados es variable según la altitud. Churchill (1991) ha obtenido resultados similares; sugiere que no hay diferencia notable en la riqueza de especies entre las zonas tropicales y templadas, después de comparar la flora de musgos de Colombia con la del este de Norteamérica. La zonación altitudinal de las briofitas también ha sido observada en otras áreas tropicales del mundo (Frahm y Gradstein, 1991).

Delgadillo (1993b) ha revisado la relación de la flora neotropical con la de África. Se han detectado conjuntos de especies restringidos a Norte o Sudamérica que se comparten con África y que podrían representar remanentes de patrones gondwanianos o laurásicos. No se excluye la posibilidad de dispersión a gran distancia, pero es probable que la distribución disyunta entre el neotrópico y África haya sido afectada por eventos posteriores a la separación continental que permitieron la permanencia de taxa comunes a esas áreas. Los refugios propuestos por Frahm (1990) para *Campylopus*, también pueden explicar patrones de amplia distribución altitudinal de especies disyuntas en otros géneros.

Perspectivas de análisis

Desde el punto de vista briológico, la información disponible sobre la historia y la distribución de los musgos neotropicales todavía es fragmentaria. Aunque por la importancia de los trabajos terminados o en proceso, los musgos pueden considerarse como bien conocidos, hay indicaciones de que todavía exis-

ten vacíos importantes en la información florística regional. Desde luego, hay muchas zonas que son virtualmente desconocidas en todos los países latinoamericanos. En México, por ejemplo, hay estados que sólo aparecen esporádicamente en los listados de especies; hasta hace poco los musgos de Guanajuato y Zacatecas eran casi totalmente desconocidos y Aguascalientes y Querétaro permanecen en esa situación. Churchill y Linares (1995) refieren una situación similar para Colombia. Además, con los rearrreglos taxonómicos de grupos importantes y la descripción de taxa que se esperan como producto de los estudios monográficos, se pueden modificar las estadísticas y los datos de distribución de la flora regional. Los datos del cuadro 1 muestran que en Paraguay y Uruguay y en la mayor parte de los países centroamericanos se necesita atención urgente para completar los catálogos florísticos.

LATMOSS es una aproximación al número de especies de musgos neotropicales; su utilidad podría incrementarse con datos de ejemplares o con información sobre la distribución precisa de las especies. Por razones prácticas, se podrían preparar nuevas bases de datos para la información florística regional; en los nuevos catálogos se podrían citar con precisión las localidades de colecta, incluyendo coordenadas geográficas, para identificar los patrones y la extensión de las áreas de distribución. Además, para optimizar el contenido de tales catálogos, se sugiere:

- a) Promover estudios taxonómicos que incluyan géneros o familias bien representados en la zona intertropical americana. El proyecto de la Flora Neotropica es una opción importante para dar a conocer los estudios monográficos; se puede acudir a otras revistas para publicar listados florísticos regionales, por estado o por país.
- b) Establecer intercambios de ejemplares de herbario que reflejen, en lo posible, conceptos taxonómicos modernos; los responsables de monografías regionales podrían participar en la distribución de material fidedigno.
- c) Establecer bases de datos regionales con información sobre herbarios, ejemplares y recursos bibliográficos. Idealmente, para confrontar o intercambiar información, tales bases de datos podrían operar con sistemas compatibles a través de las redes internacionales de comunicación.
- d) Determinar las zonas de alta diversidad o endemismo en las que se apliquen técnicas de muestreo idóneas para reconocer diversidad local, distribución altitudinal, etcétera.

Paralelamente se debe promover el estudio de otros aspectos de la brioflora neotropical. Además de su alta

diversidad, el neotrópico alberga numerosos taxa que ilustran estrategias de vida, procesos biológicos peculiares y formas con estructura y reproducción únicas. Así, por ejemplo, los géneros *Acaulon*, *Archidium*, *Astomum*, *Bryocephospora*, *Bruchia*, *Phascum*, *Pleuridium* y *Trachycarpidium* son musgos cleistocárpicos de vida efímera; sus esporas maduran al final de la estación de lluvias y se liberan cuando se desintegra la pared del esporofito en la época seca. En *Aloina* (Pottiaceae) y *Polytrichum* (Polytrichaceae) las hojas tienen una lámina que cubre filamentos o lamelas que incrementan el área fotosintética para la absorción de CO₂ sin incrementar la pérdida de agua (cf. Proctor, 1984). Las briofitas son fuente de recursos biológicos aprovechables y su papel en los ecosistemas tropicales aún no está bien caracterizado; intervienen en la acumulación de Carbono y Nitrógeno (cf. Wolf, 1993; Clark, et al., 1998) y otros elementos en los bosques montanos neotropicales. Por tal importancia biológica, estos organismos requieren protección individual y como parte de las comunidades vegetales. Además, se deben continuar los estudios relacionados con las hipótesis sobre la evolución y filogenia de nuestros taxa pues con la excepción de casos aislados (e.g., La Farge-England, 1998; Zomlefer, 1993), el análisis cladístico de briofitas neotropicales ha sido más bien incidental o con relación a grupos de alto nivel (e.g., Churchill, 1981). Los estudios sobre vicarianza permitirían revisar las ideas sobre la historia y la evolución de la brioflora neotropical.

Agradecimientos

A María de los Angeles Cárdenas S., por su apoyo en el procesamiento de datos. Dos revisores anónimos proporcionaron valiosa crítica a una versión preliminar del manuscrito.

Literatura Citada

- Allen B. 1994. Moss flora of Central America. Part 1. Sphagnaceae-Calymperaceae. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 49:1-242.
- Buck W.R. 1985. A preliminary list of the mosses of Paraguay. *Candollea* 40: 201-209.
- Buck W.R. 1990. Biogeography of the Greater Antillean mosses. *Tropical Bryology* 2:35-48.
- Buck W.R. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 82:1-400.
- Churchill S.P. 1981. A phylogenetic analysis, classification and synopsis of the genera of the Grimmiaceae (Musci). En: Funk, V.A. y D.R. Brooks (eds.), *Advances in Cladistics. Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, New York, 127-144.
- Churchill S.P. 1991. The floristic composition and elevational distribution of Colombian mosses. *Bryologist* 94: 157-167.
- Churchill S.P., D. Griffin III & M. Lewis. 1995. Moss diversity of the tropical Andes. En: Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, New York, 335-346.
- Churchill S.P. y Linares C. E.L. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis. Introducción a la flora de musgos de Colombia*, Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural. Bogotá, Colombia.
- Clark K.L., y Nadkarni N.M. 1998. Growth, net production, litter decomposition, and net nitrogen accumulation by epiphytic bryophytes in a Tropical Montane Forest. *Biotropica* 30:12-23.
- Crosby M.R. 1969. Distribution patterns of West Indian mosses. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56:409-416.
- Crosby M.R., R.E. Magill, B. Allen y S. He. 1999. *A checklist of the mosses*. Missouri Botanical Garden. St. Louis.
- Crum H.A. 1951. The Appalachian-Ozarkian element in the moss flora of Mexico with a check-list of all known Mexican mosses. Ph.D. Dissertation. University of Michigan. Ann Arbor. 504 pp.
- Crum H.A. y Buck W.R. 1988. A contribution to the *Sphagnum* (Sphagnaceae) flora of Paraguay. *Brittonia* 40:188-194.
- Delgadillo M., C. 1987a. The Meso-American element in the moss flora of Mexico. *Lindbergia* 12:121-124.
- Delgadillo M., C. 1987b. Moss distribution and the phyto-geographical significance of the Neovolcanic Belt of Mexico. *Journal of Biogeography* 14:69-78.
- Delgadillo M., C. 1988. Floristic corridors for moss distribution across the Neovolcanic Belt of Mexico. I. The Tuxpan corridor. *Journal of Bryology* 15:165-175.
- Delgadillo M., C. 1993a. The Antillean Arc and the distribution of neotropical mosses. *Tropical Bryology* 7:7-12.
- Delgadillo M., C. 1993b. The Neotropical-African moss disjunction. *Bryologist* 96: 604-615.
- Delgadillo M. C. 1993c. Diversity in the Mexican bryoflora. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. New York, 365-375.
- Delgadillo M., C. 1994. Endemism in the Neotropical moss flora. *Biotropica* 26:12-16.
- Delgadillo M., C., Bello B. y Cárdenas S. A. 1995. LATMOSS, A catalogue of neotropical mosses. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 56:1-191.
- Frahm J.-P. 1990. The origin and distribution of Neotropical species of *Campylopus*. *Tropical Bryology* 3:1-18.
- Frahm J.-P. y Gradstein S.R. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.

- Görts-van Rijn A.R.A. (ed.) 1996. Flora of the Guianas. Series C: Bryophytes. Fasc. 1. Musci III. Royal Botanic Gardens. Kew. Pp 363-490.
- Gradstein S.R., Montfoort D. y Cornelissen J.H.C. 1990. Species richness and phytogeography of the bryophyte flora of the Guianas, with special reference to the lowland forest. *Tropical Bryology* 2:117-126.
- Gradstein S.R., van Reenen G.B.A. y Griffin III D.. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica* 38:439-448.
- Gradstein S.R. y Weber W.A. 1982. Bryogeography of the Galapagos Islands. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52:127-152.
- Herzog T. 1926. *Geographie der Moose*. Jena.
- Herzog T. 1932. Geographie. En: Verdoorn, F. (ed.), *Manual of Bryology*. Martinus Nijhoff. The Hague, 273-296.
- Humphries C.J., Williams P.H. y Vane-Wright R.I. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:93-111.
- Kuc M. 1998. A supplement to the moss flora of Paraguay. *Tropical Bryology* 15:161-165.
- La Farge-England C. 1998. The infrageneric phylogeny, classification, and phytogeography of *Leucoloma* (Dicranaceae, Bryopsida). *Bryologist* 101:181-220.
- Miller H.A. 1982. Bryophyte evolution and geography. *Biological Journal of the Linnean Society* 18:145-196.
- O'Shea B.J. 1997. The mosses of sub-Saharan Africa 2. Endemism and biodiversity. *Tropical Bryology* 13:75-85.
- Pócs T. 1988. Biogeography of the Cuban bryophyte flora. *Taxon* 37:615-621.
- Proctor M.C.F. 1984. Structure and ecological adaptation. En: Dyer, A.F. y J.G. Duckett (eds.), *The experimental biology of bryophytes*. Academic Press. New York, 9-37.
- Pursell R.A. y Reese W.D. 1970. Phytogeographical affinities of the mosses of the Gulf Coastal Plain of the United States and Mexico. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 33:115-152.
- Robinson H. 1986. Notes of the bryogeography of Venezuela. *Bryologist* 89:8-12.
- Schofield W.B. 1992. Bryophyte distribution patterns. En: Bates, J.W. y A.M. Farmer (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press. Oxford, 103-130.
- Sharp A.J. 1946. Informe preliminar sobre algunos estudios fitogeográficos efectuados en México y Guatemala. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 7:35-44.
- Sharp A.J. 1984. Geographical relationships in the bryoflora of Mexico. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 56:15-17.
- Sharp A.J., H.A. Crum & P.M. Eckel (eds.). 1994. The moss flora of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 69:1-1113.
- Sharp A.J. y Iwatsuki Z. 1965. A preliminary statement concerning mosses common to Japan and Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 52:452-456.
- Steere W.C. 1985. On the continental affiliations of the moss flora of Hispaniola. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 11:155-173.
- Touw A. 1974. Some notes on taxonomic and floristic research on exotic mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 38:123-128.
- Wolf J.H.D. 1993. Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests, Colombia. Ph. D. dissertation. University of Amsterdam.
- Zomlefer W. 1993. A revision of *Rigodium* (Musci: Rigodiaceae). *Bryologist* 96:1-72.