



LAS ESPECIES DE SPLACHNACEAE (BRYOPHYTA) DE TIERRA DEL FUEGO, ARGENTINA: LAS ESPORAS Y SUS MODOS DE DISPERSIÓN

Rosana Solan¹  & M. Raquel Piñeiro^{1,2} 

¹ Cátedra de Palinología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata-UNLP, Calle 64 N° 3, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina; rsolan@fcnym.unlp.edu.ar (autora corresponsal).

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas-CONICET, Argentina.

Abstract. Solan, R. & M. R. Piñeiro. 2021. The Splachnaceae species (Bryophyta) from Tierra del Fuego, Argentina: spores and their dispersion modes. *Darwiniana*, nueva serie 9(2): 254-264.

The Splachnaceae family is a bryological component of the temperate forests of *Nothofagus* in the Fuegian region of Argentina. It is represented by the *Tayloria* genera with three species, *T. dubyi* (endemic), *T. magellanica*, *T. mirabilis*, and *Tetraplodon*, with a single specie *Tetraplodon fuegianus*. They grow on organic substrates of animal origin and are the only family among mosses in the area in which entomochory is observed (i.e. dispersion of spores through insects). From herbarium material, the taxonomic features of gametophytes and sporophytes which allow species to be identified are described. Spores were studied with OM and SEM. Dispersal vectors for *Tayloria mirabilis* and morfo-ecological adaptations associated with entomochory were observed and analyzed. Mosses are differentiated from their leaves and the morphology and color of the sporophyte capsules. The spores, similar in the studied species, are dispersed in sticky masses, they are spheroidal, monoletes, 8-13 μm of diameter with a pitted-reticulate ornamentation. The dispersing agents mostly correspond to the order Diptera. The Splachnaceae family has developed adaptive strategies in relation to substrate (coprophilous gametophytes), in striking and showy sporophytes morphologies and in a particular dispersal mode of the spores by insects. All these morfo-ecological adaptations contribute to an effective action of the dispersing agents in the muscinal biocenosis.

Keywords. Argentina; Bryophyta; entomochory; morphology; spores; *Tayloria*; *Tetraplodon*; Tierra del Fuego.

Resumen. Solan, R. & M. R. Piñeiro. 2021. Las especies de Splachnaceae (Bryophyta) de Tierra del Fuego, Argentina: las esporas y sus modos de dispersión. *Darwiniana*, nueva serie 9(2): 254-264.

La familia Splachnaceae, es un componente briológico de los bosques templados de *Nothofagus* en la región fueguina de Argentina. Se halla representada por los géneros *Tayloria* con tres especies *T. dubyi*, (endémica), *T. magellanica*, *T. mirabilis*, y *Tetraplodon* con una única especie, *Tetraplodon fuegianus*. Crecen sobre sustratos orgánicos de origen animal y son la única familia de musgos en la zona que presenta entomocoria (i.e. dispersión de las esporas a través de insectos). A partir de material de herbario, se describen los caracteres taxonómicos de los gametofitos y esporofitos que permiten identificar a las especies. Las esporas fueron estudiadas con MO y MEB. Se observaron y analizaron los vectores de dispersión de *Tayloria mirabilis* y las adaptaciones morfo-ecológicas asociadas a la entomocoria. Los musgos se diferencian por los filidios y por la morfología y el color de las cápsulas de los esporofitos. Las esporas, similares en las especies estudiadas, se dispersan en masas pegajosas, son esferoidales, monoletes, 8-13 μm de diámetro, con ornamentación foveo-reticulada. Los agentes de dispersión corresponden en su mayoría al orden Diptera. La familia Splachnaceae ha desarrollado estrategias adaptativas en relación al sustrato (gametofitos coprófilos), en la morfología de los esporofitos con llamativas y vistosas cápsulas y en un modo particular de dispersión de las esporas por insectos. Todas estas adaptaciones morfo-ecológicas contribuyen a una acción efectiva de los agentes dispersores en la biocenosis muscinal.

Palabras clave. Argentina; Bryophyta; entomocoria; esporas; morfología; *Tayloria*; *Tetraplodon*; Tierra del Fuego.

INTRODUCCIÓN

Splachnaceae Grev. & Arnes es una familia de briofitas que crece en regiones templado-frías de ambos hemisferios y en zonas de alta montaña tropicales (Churchill & Linares, 1995; Marino et al., 2009; Goffinet, 2012; Cano & Jiménez, 2013; Fife, 2015). Son musgos acrocápicos, verdes, con gametofitos coprófilos que miden 10-40 mm de altura y presentan entomocoria, dispersión de las esporas a través de insectos.

Los gametofitos se desarrollan sobre sustrato orgánico de origen animal que se descompone lentamente y persiste el tiempo suficiente para que el musgo pueda completar su ciclo de vida (Cameron & Wyatt, 1986). Se han observado gametofitos en humus, turba, madera en descomposición, tocones de helechos arborescentes y algunas especies en suelo mineral (Fife, 2015). Recientemente, se ha hallado una especie de *Tayloria* en la isla de Borneo, *T. octoblepharum* (Hook.) Mitt., que crece sobre el orificio de las jarras de *Nepenthes lowii* Hook. f. (Suleiman & Mustapeng, 2019).

La entomocoria se considera una característica distintiva de esta familia. Sin embargo, hay casos de anemocoria ante cambios demográficos del vector biótico, falta de disponibilidad de sustratos, o severidad y restricciones en el hábitat (Cox, 1991; Culley et al., 2002).

Koponen (1990) describió para la familia Splachnaceae las distintas adaptaciones morfológicas y químicas a la entomocoria. Entre estas adaptaciones, son importantes el tipo de sustrato, los esporofitos con cápsulas muy coloridas con modificaciones a nivel de la hipófisis a menudo agrandada, que emanan compuestos volátiles de olores que imitan la materia animal en descomposición. La familia Splachnaceae era la única en la que se había observado este modo de dispersión de las esporas a través de los insectos (Koponen, 1990). Pero Ignatov & Ignatova (2001), observaron en bosques de coníferas de la región Holártica que el musgo *Schistostega pennata* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr (Schistostegaceae Schimp.), tenía adaptaciones particulares a la zoocoria: esporas de formas ovoidales, pegajosas y liberadas en grupos o "racimos". Encontraron además, similitud entre la ornamentación de las esporas de esta especie y las de algunos géneros

de Splachnaceae (*Splachnum* Hedw., *Tetraplodon* Bruch & Schimp. y *Aplodon* R. Br.) descritos por Boros et al. (1993), estrictamente adaptados a la dispersión por insectos. *Schistostega pennata*, además de presentar adaptaciones en las esporas también produce gemas protonemáticas pegajosas que se adhieren con facilidad al cuerpo de insectos y ácaros, y protonemas bioluminiscentes que contribuyen a la atracción de pequeños animales, aumentando así la capacidad de dispersión de esta especie (Edwards, 1978; Charissou, 2015).

De las aproximadamente 73 especies que componen a la familia Splachnaceae, cerca de la mitad dispersa sus esporas a través de insectos. Sin embargo, este hecho está sólo demostrado para taxa de las regiones boreales de Europa y América del Norte (Koponen, 1978; Goffinet et al., 2004; Marino et al., 2009; Glime, 2017).

Para el hemisferio sur, son escasos los trabajos publicados sobre las especies de esta familia (Jofre et al., 2010, 2011; Mighell, 2011; Piñeiro & Solan, 2018). No obstante, Koponen (1977, 1990), Goffinet et al. (2004) y Glime (2017), ya habían advertido la falta de pruebas empíricas y experimentos de captura que permitan comprobar la dispersión de esporas a través de insectos en las especies del hemisferio sur.

En muchos grupos de briofitas, los caracteres de las esporas han resultado de utilidad para la sistemática (Buck, 1979; Luiz-Ponzo, 1995; Luiz-Ponzo & Barth, 1998; Estébanez et al., 2006; Khoshraveh & Kazempour, 2007; Piñeiro, 2017; Piñeiro et al., 2021). Sin embargo, para Splachnaceae no existen descripciones detalladas de los caracteres morfológicos de sus esporas.

En el cono sur de América del Sur, en la región fueguina argentina la familia Splachnaceae se halla representada por 2 géneros y 4 especies (Matteri & Schiavone, 2002): *Tayloria* Hook., con tres especies *T. dubyi* Broth. (endémica de esta región), *T. magellanica* (Brid.) Mitt. y *T. mirabilis* (Cardot) Broth., y *Tetraplodon* con una especie *T. fuegianus* Besch. Estas especies desarrollan gametofitos coprófilos, cuyos sustratos y hábitats han sido descritos por varios autores (Marino et al., 2009; Goffinet, 2012). *Tayloria dubyi* es un musgo turfófilo obligado, crece sobre estiércol de *Lama guanicoe* Müller (guanaco) y de *Chloephaga picta* Gmelin (Cauquén común) ave endémica de América del Sur (Jofre et al., 2010; Matteri & Schiavone, 1991).

Tayloria magellanica habita en sitios cerrados de bosques caducifolios, crece sobre estiércol de guanaco, y como musgo turfófilo facultativo (Matteri & Schiavone, 1988, 1991). *Tayloria mirabilis* crece en bordes de bosques perennifolios y caducifolios, sobre estiércol de guanaco, de *Licalopex culpaeus* Molina (zorro colorado), de roedores y de ganado, a veces asociada a *T. dubyi* (Matteri, 1985). *Tetraplodon fuegianus* habita en bosques abiertos, sobre huesos o estiércol de animales, a veces asociada a *Tayloria dubyi* (Matteri, 1985).

Además de gametofitos coprófilos, los musgos de estas especies presentan esporofitos con características particulares. Para la especie *Tayloria dubyi* se conoce la fenología de los esporofitos (Jofre et al., 2010) y en un estudio posterior, Jofre et al. (2011) comprobaron para esta misma especie la atracción de insectos. Sin embargo, no existen trabajos que incluyan al resto de las especies, ni estudios empíricos que demuestren este tipo de dispersión de esporas a través de insectos.

Este trabajo tiene como propósito estudiar y describir los caracteres morfológicos de los gametofitos, esporofitos y las esporas que permitan identificar a cada una de las especies mencionadas para la región. A su vez, se describirán las características morfo-ecológicas generales en relación a los sustratos particulares y modos de dispersión, y se realizará un estudio de campo de los agentes dispersores que visitan los esporofitos de *Tayloria mirabilis*, única especie hallada con poblaciones fértiles, en la zona de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

El análisis y la descripción de los caracteres morfológicos se realizó sobre material de herbario. Se seleccionaron ejemplares de las especies de Splachnaceae de la región fueguina, del herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (BA, acrónimo siguiendo a Thiers, 2021), Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

Los gametofitos y esporofitos se estudiaron siguiendo técnicas usuales de micro-histología vegetal con lupa binocular y montaje de preparados para la observación al Microscopio Óptico (MO). De los ejemplares de cada una de las especies, se analizaron de 15 a 20 filidios y 10 esporofitos por ejemplar. Se determinaron los siguientes caracteres

morfológicos de los gametofitos: longitud de los filidios, forma de la lámina, tipo de ápice, margen y costa. En ejemplares fértiles se observaron y describieron cápsulas para las que se consideraron los siguientes caracteres: longitud, forma de la cápsula, morfología y color de la hipófisis y urna. Durante las observaciones con lupa y MO se tomaron fotografías con un dispositivo móvil Samsung Galaxy J7 modelo SM-J700M.

El estudio palinológico se realizó con MO y Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) con y sin tratamiento químico. Se observaron 25-30 esporas de cada especie y se analizaron los siguientes caracteres: modo de dispersión, forma, diámetro, tipo de lesura y ornamentación. Las esporas fueron acetolizadas (Erdtman, 1960), durante 2 minutos. Las observaciones se hicieron utilizando un MO Olympus CH-2.

Para el análisis con MEB, dado que las esporas de estos musgos son pequeñas (8-13 μm) y de paredes delgadas, fueron hidratadas con agua destilada (24 hs), fijadas en formaldehído, alcohol, ácido acético-FAA (20 días), deshidratadas en series graduadas de alcohol etílico (20-70%) y secadas por Punto Crítico. Las muestras fueron metalizadas con oro-paladio y montadas sobre cinta bifaz. Las fotografías fueron tomadas con cámara de un microscopio JEOL, JSMT-100.

La terminología para describir los caracteres morfológicos de los gametofitos y esporofitos se basó en Magill (1990), Malcolm & Malcolm (2006) y Calzadilla & Churchill (2014). Para las esporas se utilizó Kremp (1965), Olesen & Mogensen (1978), Clarke (1979), Mogensen (1981, 1983), Brown & Lemmon (1990) y Punt et al. (2007). Se utiliza el término entomocoria para hacer referencia al síndrome de dispersión, que incluye todo el conjunto de caracteres involucrados en la atracción de los insectos y dispersión de las esporas (Lewis et al., 2014).

El estudio de campo de los agentes de dispersión fue realizado sobre cinco poblaciones fértiles de *Tayloria mirabilis* halladas en el sotobosque de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser, en la Reserva Provincial Laguna Negra, Depto. Tolhuin, Tierra del Fuego, Argentina (54°31' S, 67°10' O) a 30 m de altitud.

En cada población con esporofitos maduros, se instalaron trampas de confección casera (Marino, 1991; Jofre et al., 2011), a 3 cm del suelo, sin el agregado de sustancias adicionales, durante

ocho días (desde el 14 al 22 de enero de 2019) y se hicieron recambios cada dos días consecutivos. Los vectores capturados se observaron con lupa binocular y se clasificaron en morfotipos para su posterior determinación. Algunos vectores fueron lavados en agua destilada para liberar y obtener muestras de las partículas adheridas a sus cuerpos. A partir del residuo obtenido por centrifugado, se montaron preparados para su observación con MO y toma de fotografías.

El estudio de campo se realizó bajo la autorización de la Dirección General de Áreas Protegidas y Biodiversidad, Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina (Resolución Subs. P. A. y S. No. 0027/2019).

Material examinado

Tayloria dubyi Broth.

ARGENTINA. **Tierra del Fuego**. Depto. Ushuaia, Bahía Buen Suceso, X-1971, *Matteri 1106* (BA 21121); Bahía Valentín, 15-X-1971, *Matteri 1143* (BA 21166); Bahía Valentín, 16-X-1971, *Matteri 1155* (BA 21167); Isla de los Estados, Bahía Hoppner, 8-XI-1971, *Matteri 1632* (BA 21685); Isla de los Estados, Bahía Crossley, 18-X-1971, *Matteri 1699* (BA 21751).

Tayloria magellanica (Brid.) Mitt.

ARGENTINA. **Tierra del Fuego**. Depto. Ushuaia, Bahía Buen Suceso, X-1971, *Matteri s/n* (BA 21145); Isla de los Estados, Bahía Flinders, 7-X-1971, *Matteri 1568* (BA 21622); Isla de los Estados, Bahía Hoppner, 25-X-1971, *Matteri 1353* (BA 21405); Isla de los Estados, Bahía Hoppner, 9-XI-1971, *Matteri s/n* (BA 21684); Isla de los Estados, Puerto Parry, 11-XI-1971, *Matteri 1673* (BA 21726). CHILE. **XII Región Magallanes y la Antártica Chilena**. Prov. Magallanes, Dpto. Última Esperanza, Pto. Toro, 16-I-1977, *Matteri s/n* (BA 40440).

Tayloria mirabilis (Card.) Broth.

ARGENTINA. **Tierra del Fuego**. Depto. Ushuaia, Ushuaia Monte Olivia, 30-I-1948, *Guarrera & Moreau s/n* (BA 10654). Depto. Tolhuin, Cabo San Pablo, 27-I-1929, *Roivainen s/n* (BA 20123); Reserva Provincial Laguna Negra, 22-I-2019, *Solan 33* (Herbario del CADIC s/n). **Neuquén**. Dpto. Los Lagos, Lago Espejo, 15-I-1947, *Capurro s/n* (BA 10730); Parque Nacional Nahuel Huapi, s/fecha, *Eskuche 196-15* (BA 22399); Parque Nacional Nahuel Huapi, 11-IV-1965, *Eskuche s/n* (BA 45053). CHILE. **XII Región Magallanes y la Antártica Chilena**. Prov. Magallanes, Dpto. Última Esperanza, 25-I-1977, *Matteri s/n* (BA 40442).

Tetraplodon fuegianus Besch.

CHILE. **XII Región Magallanes y la Antártica Chilena**. Prov. Magallanes, Dpto. Última Esperanza, Pto. Toro, 20-I-1977, *Matteri s/n* (BA 40450); Pto. Bellavista, I-1977, *Matteri s/n* (BA 40447); Pto. Bellavista, 12-I-1977, *Pisano s/n* (BA 40446).

RESULTADOS

Gametofitos

En los gametofitos, los filidios tienen una longitud, forma, tipo de ápice y nervio que permiten identificar a cada especie (Tabla 1 y Fig. 1A-J). Se destaca la reducida longitud (1,8-2 mm) que presentan los filidios de *Tayloria dubyi* (Fig. 1A, B) en relación a las otras especies estudiadas. *T. magellanica* y *T. mirabilis* presentan filidios con margen denticulado (Fig. 1B, C, H, I) y *Tayloria dubyi* y *Tetraplodon fuegianus* tienen margen entero (Fig. 1G, J). *Tetraplodon fuegianus*, es la única especie con costa excurrente y ápice subulado (Fig. 1F, J). *Tayloria mirabilis* es la especie con mayor variabilidad en el tipo de costa, puede o no llegar al ápice, ser percurrente o excurrente corto (Fig. 1C-E).

Tabla 1. Caracteres de los filidios de las especies de Splachnaceae de la región fueguina argentina.

	<i>Tayloria</i>			<i>Tetraplodon</i>
	<i>T. dubyi</i>	<i>T. magellanica</i>	<i>T. mirabilis</i>	<i>T. fuegianus</i>
-Longitud (mm)	1,8 - 2	5 - 7	3 - 5	2 - 5
-Forma	Oblongo-lanceolada	Ovado-lanceolada	Ovado-lanceolada	Ovado-lanceolada
-Ápice	Obtuso	Acuminado	Acuminado a subulado	Subulado
-Margen	Entero	Denticulado	Denticulado	Entero
-Costa	Simple, subpercurrente	Simple, subpercurrente	Simple, subpercurrente, percurrente o excurrente	Excurrente

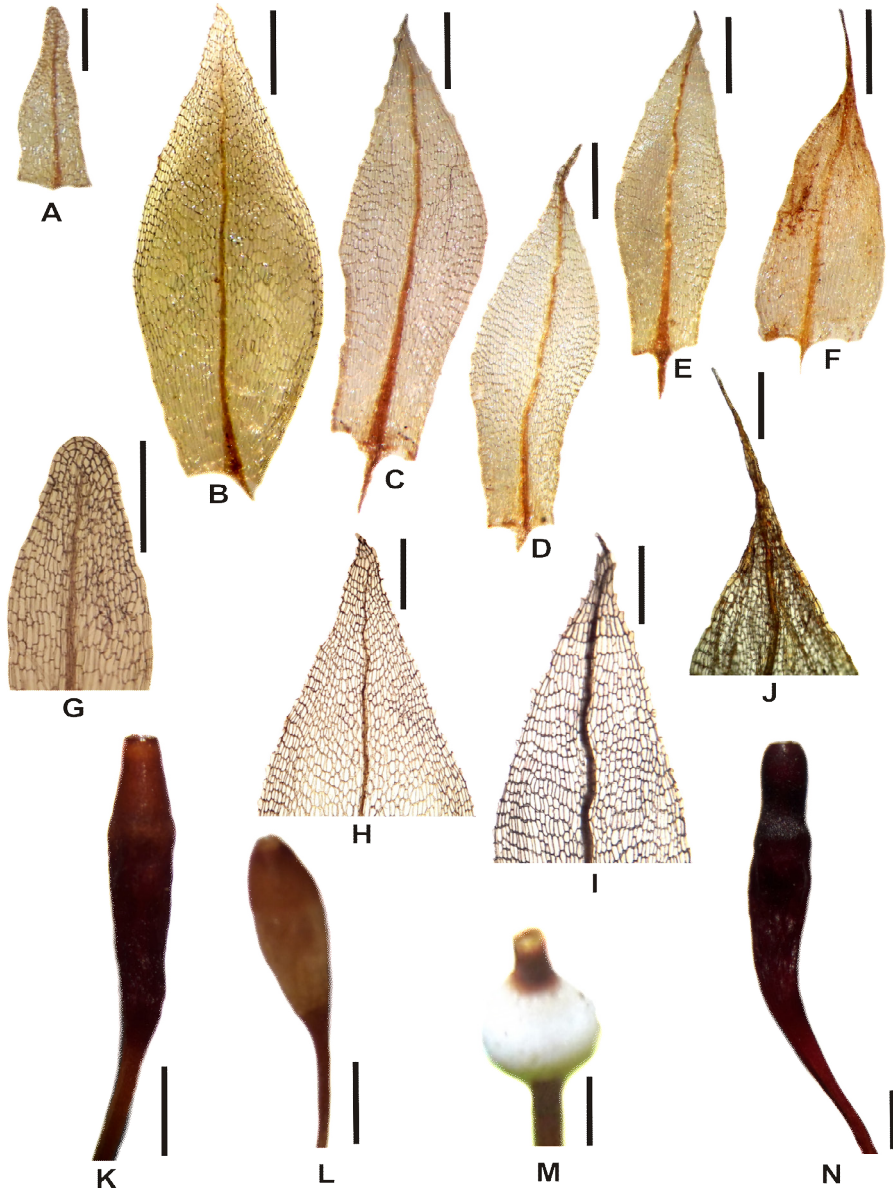


Fig. 1. Filidios y Cápsulas, vistos bajo lupa binocular y MO. *Tayloria dubyi* (A, G, K): **A**, aspecto general del filidio con forma oblongo-lanceolada, costa simple y ápice obtuso. Se observa el reducido tamaño del filidio. **G**, detalle del margen entero, costa subpercurrente y ápice obtuso del filidio. **K**, aspecto general de la cápsula con forma cilíndrica, hipófisis elongada de color marrón oscuro y urna marrón rojizo. *T. magellanica* (B, H, L): **B**, aspecto general del filidio con forma ovado-lanceolada, margen denticulado, costa simple y ápice acuminado. **H**, detalle del margen denticulado, costa subpercurrente y ápice acuminado del filidio. **L**, aspecto general de la cápsula con forma oblonga, hipófisis elongada más clara que la urna de color marrón. *T. mirabilis* (C, D, E, I, M): **C**, **D**, **E**, aspecto general del filidio con forma ovado-lanceolada, margen denticulado, costa simple y ápice acuminado a subulado; **C**, costa subpercurrente; **D**, costa percurrente; **E**, costa excurrente. **I**, detalle del margen denticulado, costa percurrente y ápice acuminado a subulado del filidio. **M**, aspecto general de la cápsula con forma cónica, hipófisis expandida y de llamativo color blanco. *Tetraplodon fuegianus* (F, J, N): **F**, aspecto general del filidio con forma ovado-lanceolada, costa simple excurrente y ápice subulado. **J**, detalle del margen entero, costa excurrente y ápice subulado del filidio. **N**, aspecto general de la cápsula con forma cilíndrica, hipófisis elongada de color marrón oscuro a negro. Escalas: 0,5 μ m (G-J); 1 mm (A-F, K-N). Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/958/1225>

Tabla 2. Caracteres de las cápsulas de las especies de Splachnaceae de la región fueguina argentina.

	<i>Tayloria</i>			<i>Tetraplodon</i>
	<i>T. dubyi</i>	<i>T. magellanica</i>	<i>T. mirabilis</i>	<i>T. fuegianus</i>
-Longitud (mm)	3 - 4	2 - 3	1,5 - 2	4 - 5
-Forma	Cilíndrica	Oblonga	Cónica	Cilíndrica
-Hipófisis	Elongada, marrón oscuro	Elongada, más clara que la urna	Expandida, notoriamente blanca	Elongada, marrón oscuro
-Urna	Marrón rojizo	Marrón	Marrón	Marrón oscuro a negro

Esporofitos

En los esporofitos, la longitud y forma de las cápsulas, morfología y color de la hipófisis y urna, permiten distinguir a las especies (Tabla 2 y Fig. 1K-N). Se destaca la forma cónica y el llamativo color blanco de la hipófisis en *Tayloria mirabilis*, que las hace fácilmente distinguibles entre las comunidades del sotobosque (Figs. 1M y 3A). Las únicas especies que presentan esporofitos con cápsulas cilíndricas y mayor longitud (3-5 mm), son *Tayloria dubyi* y *Tetraplodon fuegianus*, en esta última, las cápsulas son mucho más oscuras, casi negras (Fig. 1K, N).

Esporas

Las esporas de las cuatro especies estudiadas se liberan en masa, son esferoidales, monoletes y con ornamentación foveo-reticulada (Tabla 3 y Fig. 2A-S). Sobre la superficie, presentan una sustancia adhesiva y pegajosa (Fig. 2Q-S). En algunos casos, como en la especie *Tayloria dubyi*, esta sustancia fue tan persistente que dificultó la obtención de superficies "limpias" para su estudio y toma de buenas fotografías con MEB (Fig. 2E, I).

A nivel de la lesura se observa en algunos casos, que la ornamentación disminuye hasta desaparecer, observándose una superficie casi psilada (Fig. 2F-H).

En *Tayloria magellanica* y *Tetraplodon fuegianus*, la forma de la lesura varía desde alargada a casi circular (Fig. 2F, H, Q, R, S). Si bien las especies estudiadas comparten un mismo patrón escultural foveo-reticulado, se visualizan algunas diferencias a nivel de las foveas. Éstas son circulares y de tamaño reducido en *Tayloria dubyi* (Fig. 2M), tienen formas irregulares y poliédricas en *T. magellanica* (Fig. 2N), tienen formas irregulares e isodiamétricas en *Tayloria mirabilis* (Fig. 2O), y son regulares e isodiamétricas en *Tetraplodon fuegianus* (Fig. 2P).

Agentes de dispersión en *Tayloria mirabilis*

Para el estudio de los agentes de dispersión de esta especie, se capturaron más de 200 ejemplares de Arthropoda en las trampas colocadas sobre cinco poblaciones fértiles (Fig. 3B-E). De éstos, el 97% corresponden a moscas (Insecta, Diptera) y el 3% restante a pseudoscorpiones (Arachnida, Pseudoscorpionida). Entre las moscas se diferenciaron cuatro morfotipos, uno identificado como *Palpibracus* Rondani (Muscidae) que apareció en una proporción de 52% y otro identificado como *Fannia* Robineau-Desvoidy (Fanniidae) que apareció en un 41% (Tabla 4). Los dos morfotipos restantes (M3 y M4), presentes en un 4%, no pudieron ser aún identificados.

Tabla 3. Caracteres de las esporas de las especies de Splachnaceae de la región fueguina.

	<i>Tayloria</i>			<i>Tetraplodon</i>
	<i>T. dubyi</i>	<i>T. magellanica</i>	<i>T. mirabilis</i>	<i>T. fuegianus</i>
-Dispersión en masas	✓	✓	✓	✓
-Forma esferoidal	✓	✓	✓	✓
-Diámetro (µm)	9-11	12-13	9-12	8-12
-Monolete	✓	✓	✓	✓
-Ornamentación foveo-reticulada	✓	✓	✓	✓

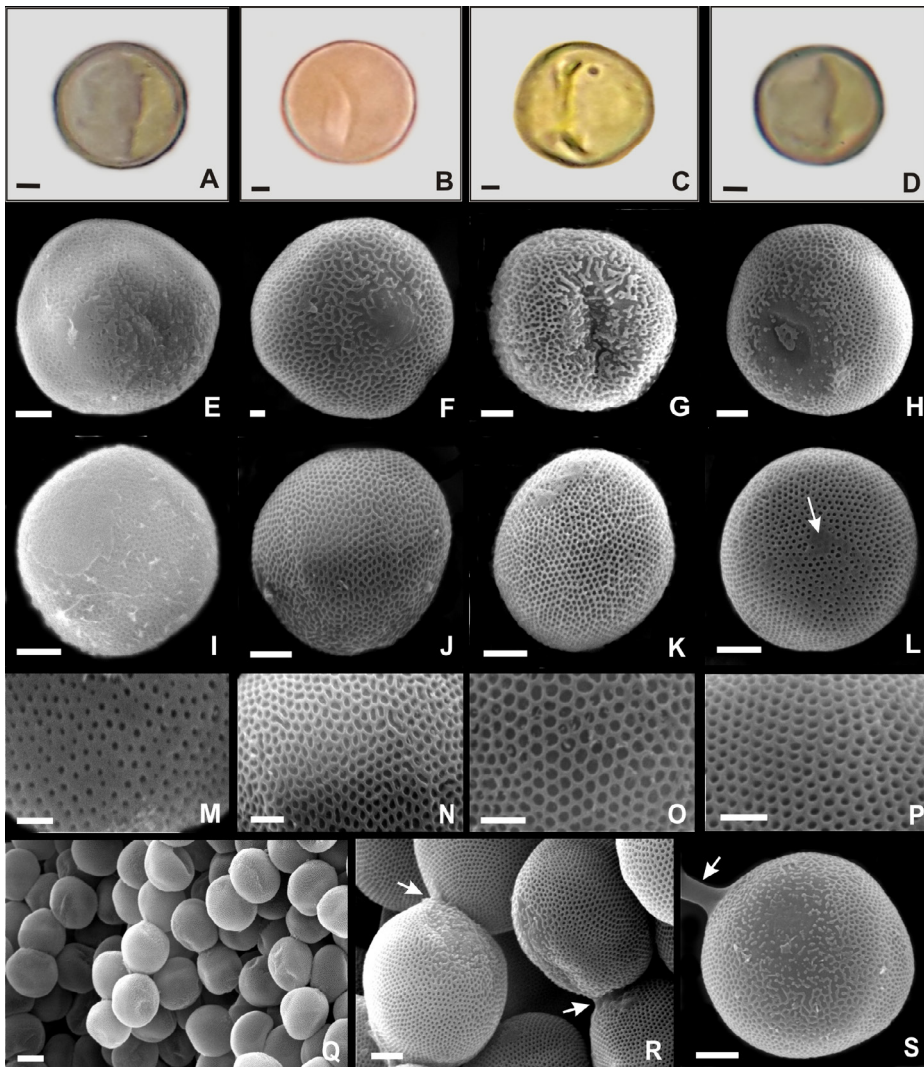







Fig. 2. Esporas de Splachnaceae. *Tayloria dubyi* (A, E, I, M): **A**, espora con MO en la que se observa la lesura monolette. **E**, vista proximal con MEB en la que se visualiza a nivel de la lesura diferencias en la ornamentación. **I**, vista distal con MEB en la que se observa con dificultad la ornamentación debido a la presencia de sustancias adhesivas que tapizan la superficie de la espora. **M**, detalle de la ornamentación foveo-reticulada en la que se observan foveas circulares y de reducido tamaño. *T. magellanica* (B, F, J, N, Q, R): **B**, espora con MO en la que se observa la lesura monolette. **F**, vista proximal con MEB en la que se visualiza a nivel de la lesura cómo la superficie es casi psilada y la forma de la lesura alargada a circular. **J**, vista distal con MEB. **N**, detalle de la ornamentación foveo-reticulada en la que se observan foveas con formas irregulares y poliédricas. **Q**, aspecto general de una masa de esporas unidas por la presencia de una sustancia pegajosa entre ellas; se observa la forma de la lesura alargada a circular. **R**, detalle de la masa de esporas en la que se observa la sustancia pegajosa entre las esporas (Flechas) y la forma de la lesura alargada a circular. *T. mirabilis* (C, G, K, O): **C**, espora con MO en la que se observa la lesura monolette. **G**, vista proximal con MEB en la que se observa cómo cambia la ornamentación a nivel de la lesura. **K**, vista distal con MEB. **O**, detalle de la ornamentación foveo-reticulada en la que se observan foveas de formas irregulares e isodiamétricas. *Tetraplodon fuegianus* (D, H, L, P, S): **D**, espora con MO en la que se observa la lesura monolette. **H**, vista proximal con MEB en la que se observa cómo cambia la ornamentación a nivel de la lesura, haciéndose casi psilada y la forma de la lesura alargada a circular. **L**, vista distal con MEB en la que se pueden visualizar áreas tapizadas por la sustancia pegajosa (Flecha). **P**, detalle de la ornamentación foveo-reticulada con foveas de formas regulares e isodiamétricas. **S**, detalle de una espora en vista proximal en la que se visualiza la sustancia pegajosa que mantiene adheridas a las esporas (Flecha) y la forma de la lesura alargada a circular. Escalas: 1 µm (M-P); 2 µm (A-I, R, S); 5 µm (Q).

Tabla 4. Cantidades y porcentajes de vectores capturados en poblaciones de *Tayloria mirabilis*. Pa, *Palpibracus* (Muscidae), Fa, *Fannia* (Fanniidae), M3-M4, morfotipos de moscas (Diptera), Ar, pseudoescorpiones (Pseudoscorpionida); P1-P5, poblaciones fértiles de *T. mirabilis*. Escala: 1 mm.

					
	Pa	Fa	M3	M4	Ar
P1	41	4	0	0	0
P2	36	47	0	4	3
P3	8	2	1	0	0
P4	17	25	0	0	3
P5	5	4	3	4	0
%	52,71	40,39	1,97	1,97	2,96
Total			97%		3%

En el campo se pudieron observar y fotografiar los vectores que visitan y posan sobre las cápsulas de los esporofitos de *Tayloria mirabilis* (Fig. 3A). En el residuo obtenido luego del lavado de los vectores, se observaron esporas de Splachnaceae adheridas en las patas y otras partes del cuerpo (Fig. 3: F-H).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies de Splachnaceae estudiadas para la región, se pueden distinguir unas de otras tanto a partir de caracteres gametofíticos como esporofíticos. En cuanto a las esporas, Splachnaceae es una familia de musgos que no presenta variabilidad entre los distintos taxa, al menos en las especies descritas hasta el momento.

Existe una similitud en cuanto a la forma, tamaño y tipo de ornamentación, entre las esporas de las especies fueguinas y las esporas de otras especies de Splachnaceae del hemisferio norte (*Aplodon wormskioldii* (Hornem.) R. Br. y *Splachnum ampullaceum* Hedw.) descritas por Boros et al. (1993). Es interesante destacar que esporas de musgos pertenecientes a familias diferentes, pero estrictamente adaptadas a la entomocoria, presentan un mismo patrón escultural. Por ejemplo, Schistostegaceae, con la especie *Schistostega pennata* (Ignatov & Ignatova, 2001) y las especies estudiadas de Splachnaceae (*Aplodon wormskioldii*, *Splachnum ampullaceum*, *Tayloria dubyi*, *T. magellanica*, *T. mirabilis* y *Tetraplodon fuegianus*) presentan un patrón escultural foveo-reticulado.

Coincidimos con Lewis et al. (2014) en describir como entomocoria, al modo en que se dispersan las esporas de estos musgos incluyendo todo el conjunto de caracteres involucrados, desde los llamativos colores y olores que emanan las cápsulas, según lo determinó Koponen (1990), hasta los caracteres adaptativos que presentan las esporas para la dispersión. Hasta el momento para Splachnaceae no se conocen reportes de protonemas pegajosos ni bioluminiscentes asociados a zoocoria, como los observados por Ignatov & Ignatova (2001) en Schistostegaceae.

Para la especie *Tayloria mirabilis* se comprobó de manera empírica que los esporofitos efectivamente atraen a los agentes de dispersión, los que, al visitar y posarse sobre sus cápsulas, llevan pegadas entre sus patas u otras partes del cuerpo, las masas de esporas. Los vectores observados en *Tayloria mirabilis* para la región fueguina argentina, moscas de *Palpibracus* sp. (Muscidae) y moscas de *Fannia* sp. (Fanniidae), suman una nueva familia, Fanniidae, al registro de moscas que visitan esporofitos de Splachnaceae para América del Sur: Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae y Tachinidae, descritas por Jofre et al. (2011) y Glime (2017).

Los pseudoescorpiones (Arachnida) hallados en las trampas, podrían deberse a la atracción de los dípteros atrapados, ya que son arácnidos terrestres de hábitos depredadores que viven en el sotobosque, bajo hojarasca, corteza de troncos, y sobre musgos (Lencinas et al., 2015). Sin embargo, por el momento, no pueden descartarse como posibles vectores de Splachnaceae.

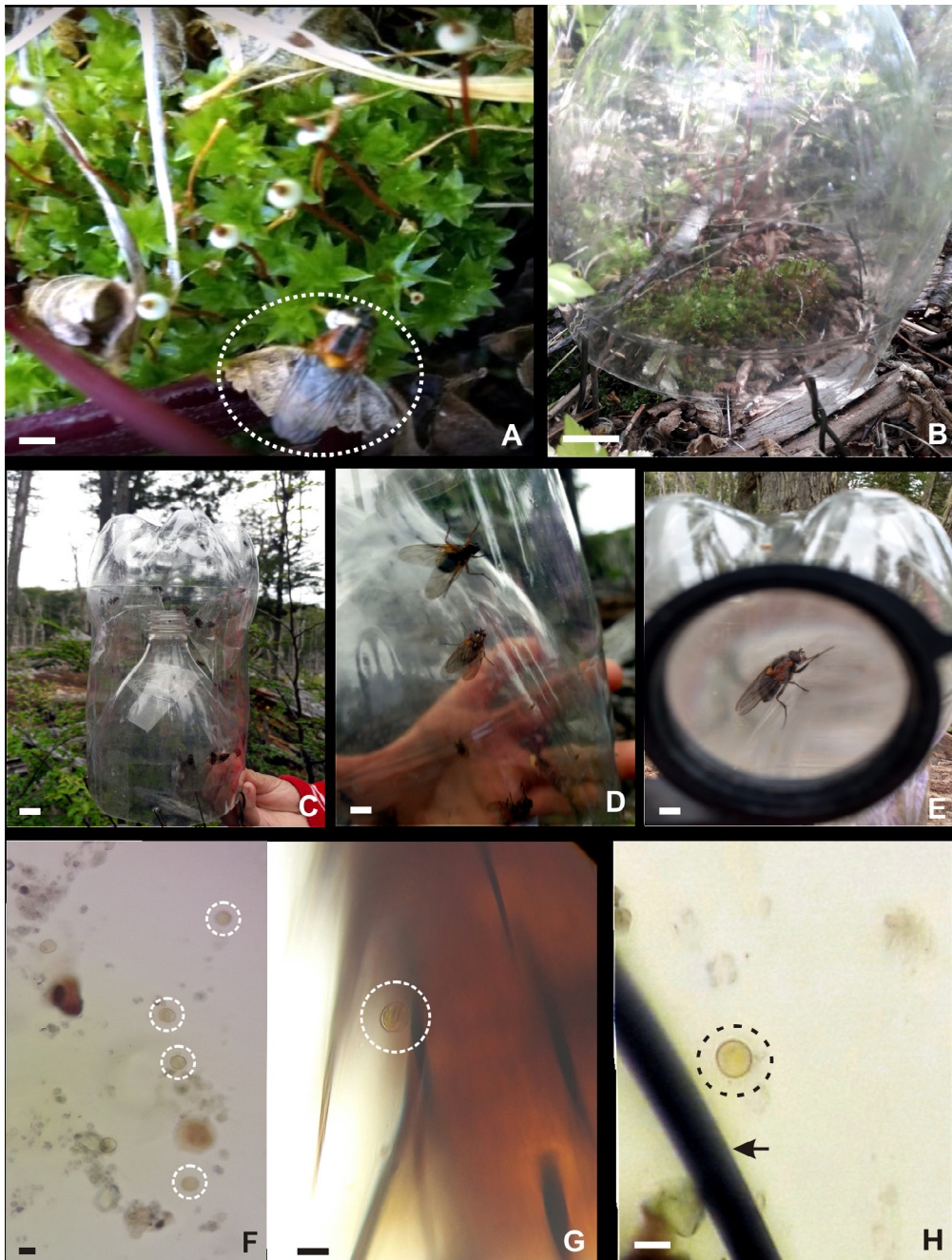


Fig. 3. Trampas y agentes de dispersión de *Tayloria mirabilis* (A-E). **A**, población fértil de *T. mirabilis* en la que se observan las cápsulas con hipófisis de llamativo color blanco y una mosca posada sobre el esporofito (círculo). **B**, detalle de trampa colocada sobre una población de *T. mirabilis*. **C**, trampa en la que se observan varias moscas atrapadas en su interior. **D**, detalle de la trampa en la que se visualizan dos moscas atrapadas. **E**, detalle con lupa de una mosca en el interior de la trampa. Esporas con MO en el cuerpo de los dípteros (F-H). **F**, esporas del residuo obtenido del lavado de los vectores (círculos). **G**, espora adherida al pelo de una mosca (círculo). **H**, detalle de una espora (círculo) adherida al pelo de una mosca (flecha). Escalas: 10 μ m (F); 15 μ m (G, H); 0,5 mm (A, C, D, E); 1 mm (B). Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/958/1225>

Se puede concluir para la especie *Tayloria mirabilis*, Splachnaceae del hemisferio sur, que los resultados obtenidos aportan pruebas empíricas sobre la dispersión de esporas a través de insectos. La presencia de gametofitos coprófilos, cápsulas atractivas para los vectores de dispersión y la dispersión de esporas con superficies pegajosas y en masa, conlleva complejas interacciones ecológicas que contribuyen a una efectiva acción de los agentes dispersores dentro de la biocenosis muscinal.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras desean expresar su agradecimiento a Patricia Sarmiento, del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata; Andrea Coradeghini, del Herbario Nacional de Plantas Celulares, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires; Gonzalo Márquez por su apoyo y estímulo en la realización de esta investigación; Sonia Fontana por la revisión del manuscrito; Luciano D. Patitucci, División Entomología, MACN "Bernardino Rivadavia" y M. Cecilia Domínguez, Laboratorio de Entomología, IADIZA, CONICET, Mendoza, por su colaboración en la determinación de los morfotipos de Díptera; Vanessa Lencinas, CADIC, CONICET y a la Dir. Gral. Áreas Protegidas y Biodiversidad, Ushuaia, Tierra del Fuego por el apoyo brindado para realizar el trabajo de campo en la región.

BIBLIOGRAFÍA

- Boros, A.; M. Jarai-Komlódi, Z. Tóth & S. Nilson. 1993. *An atlas of recent European Bryophyte Spores*. Budapest.
- Brown, R. C. & B. E. Lemmon. 1990. *Sporogenesis in bryophytes*. In: Blackmore, S. & R. B. Knox (eds.), *Microspores, evolution and ontogeny*: 55-94. Acad. Press, London.
- Buck, W. R. 1979. A re-evaluation of the Bruchiaceae with the description of a new genus. *Brittonia* 31 (4): 469-742.
- Calzadilla, E. & S. P. Churchill. 2014. Glosario ilustrado para musgos neotropicales. La Rosa Editorial Santa Cruz de la Sierra. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Cameron, R. G. & R. Wyatt. 1986. Substrate restriction in entomophilous Splachnaceae: role of spore dispersal. *The Bryologist* 89: 279-284. DOI: <https://doi.org/10.2307/3243199>
- Cano, M. J. & J. A. Jimenez. 2013. *Brachymitrium laciniatum* (Splachnaceae) rediscovered in South America. *Polish Botanical Journal* 58(1): 231-235. DOI: <https://doi.org/10.2478/pbj-2013-0023>
- Charissou, I. 2015. La mousse lumineuse *Schistostega pennata* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr en France et en Europe. *Bulletin Société Botanique du Centre-Ouest* 45: 15-26.
- Churchill, S. P. & E. L. Linares. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la Flora de Musgos de Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana: 12: 1-924. Part 2: 455-924.
- Clarke, G. C. S. 1979. *Spore morphology and bryophyte systematics*. In: Clarke, G. C. S. & J. G. Duckett (eds.) *Bryophyte Systematics*. Systematics Association Special Volume 14: 231-250. Academic Press London.
- Cox, P. A. 1991. *Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal pollinated angiosperms*. Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B 333: 217-224.
- Culley, T. M.; S. G. Weller & A. K. Sakai. 2002. Evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 361-369.
- Edwards, S. R. 1978. Protonemal gemmae in *Schistostega pennata* (Hedw.) Web. et Mohr. *Journal of Bryology* 10: 69-72.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54: 561-564.
- Estébanez, B.; T. Yamaguchi & H. Deguche. 2006. Ultrastructure of the spore in four Japanese species of *Ptychomitrium* Fűrnr. (Musci). *Grana* 45: 61-70.
- Fife, A. J. 2015. Splachnaceae. In Heenan P. B.; I. Breitwieser & A. D. Wilton. *Flora of New Zealand - Mosses* 18. Manaaki Whenua Press. Lincoln. <https://doi.org/10.7931/B16P49>
- Glime, J. M. 2017. *Adaptive Strategies: Spore Dispersal Vectors*. Chapt. 4-9. En: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*. Volume 1. Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Goffinet, B. 2012. Australian Mosses Online 53. Splachnaceae. Australian Biological Resources Study, Canberra. Version 22 June 2012. http://www.anbg.gov.au/abrs/Mosses_online/53_Splachnaceae.html
- Goffinet, B.; A. J. Shaw & C. J. Cox. 2004. Phylogenetic inferences in the dung moss family Splachnaceae from analysis of cpDNA sequence data and implications for the evolution of entomophily. *American Journal of Botany* 91: 748-759. <https://www.jstor.org/stable/4123759>
- Ignatov, M. S. & E. A. Ignatova. 2001. On the zoochory of *Schistostega pennata* (Schistostegaceae, Musci). *Arctoa* 10: 83-96. DOI: <https://doi.org/10.15298/arctoa.10.09>
- Jofre, J.; F. Massardo, R. Rozzi, B. Goffinet, P. Marino, R. Raguso & N. P. Navarro. 2010. Fenología de *Tayloria dubyi* (Splachnaceae) en las turberas de la Reserva de Biósfera Cabo de Hornos. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 195-206. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2010000100012>

- Jofre, J.; B. Goffinet, P. Marino, R. A. Raguso, S. S. Nihei, F. Massardo & R. Rozzi. 2011. First evidence of insect attraction by a Southern Hemisphere Splachnaceae: The case of *Tayloria dubyi* Broth. in the Reserve Biosphere Cape Horn, Chile. *Nova Hedwigia* 92: 317-326. DOI: <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0092-0317>
- Khoshravesh, R. & Sh. Kazempour Osaloo. 2007. Spore morphology of certain mosses of northern Tehran, Iran: Taxonomical and ecological implications. *The Iranian Journal of Botany* 13:150-159.
- Koponen, A. K. 1977. *Tayloria* subgen. *Pseudotetraplodon*, subgen. nov., and new combinations in *Brachymitrium*, *Moseniella* and *Tayloria* (Splachnaceae, Musci). *Annales Botanici Fennici* 14: 193-196.
- Koponen, A. 1978. The peristome and spores in Splachnaceae and their evolutionary and systematic significance. *Bryophytorum Bibliotheca* 13: 533-549.
- Koponen, A. 1990. Entomophily in the Splachnaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104: 115-127. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02214.x>
- Kremp, G. O. W. 1965. Morphologic Encyclopedia of Palynology. The University of Arizona Press, Tucson.
- Lencinas, M. V.; G. Kreps, R. Soler, P. L. Peri, A. Porta, M. Ramirez & G. Martínez Pastur. 2015. *Neochelanos michaelsoni* (Pseudoscorpiones: Chernetidae) as a potential bioindicator in managed and unmanaged *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego. *Journal of Arachnology* 43: 406-412. <http://dx.doi.org/10.1636/0161-8202-43.3.406>
- Lewis, L. R.; R. Rozzi & B. Goffinet. 2014. Direct long-distance dispersal shapes a New World amphitropical disjunction in the dispersal-limited dung moss *Tetraplodon* (Bryopsida: Splachnaceae). *Journal of Biogeography* 41: 2385-2395. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02214.x>
- Luizi-Ponzo, A. P. 1995. *Morfologia de Esporas da Família Dicranaceae* (Bryopsida-Bryophyta). M. Sc. Dissert. Museum Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ, Rio de Janeiro, Brazil.
- Luizi-Ponzo, A. P. & O. M. Barth. 1998. Spore morphology of some Bruchiaceae species (Bryophyta) from Brazil. *Grana* 37: 222-227.
- Magill, R. E. 1990. *Glossarium Polyglottum Bryologiae*. A multilingual glossary for bryology. Missouri Botanical Garden, St. Louis, 297 pp.
- Malcolm, B. & N. Malcolm. 2006. *Mosses and other Bryophytes an illustrated glossary*. Micro-Optics Press, 228 pp.
- Marino, P. 1991. Dispersal and coexistence of mosses (Splachnaceae) in patches habitats. *Journal of Ecology* 79: 1047-1060. <https://doi.org/10.2307/2261097>
- Marino, P.; R. Raguso & B. Goffinet. 2009. The ecology and evolution of fly dispersed dung mosses (Family Splachnaceae): Manipulating insect behaviour through odour and visual cues. *Symbiosis* 47: 61-76. <https://doi.org/10.1007/BF03182289>
- Matteri, C. M. 1985. Catálogo de los Musgos. In: Boelcke, O.; D. M. Moore & F. A. Roig (eds.). *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina, 265-297.
- Matteri, C. M. & M. M. Schiavone. 1988. Comunidades Muscinales del suelo de los bosques de *Nothofagus* fueguinos. En Simposio sobre *Nothofagus*. Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas & Naturales 4: 25-36.
- Matteri, C. M. & M. M. Schiavone. 1991. La Vegetación Muscinal de Bahía Buen Suceso, Tierra del Fuego, Argentina. *The Bryologist* 94(4): 368-376. DOI: <https://doi.org/10.2307/3243825>
- Matteri, C. M. & M. M. Schiavone. 2002. Catálogo de los musgos (Bryophyta) de la región Fueguina en Argentina y Chile. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n. s. 4: 111-138. <http://revista.macn.gob.ar/ojs/index.php/RevMus/article/view/5>
- Mighell, K. 2011. Investigations in *Tayloria mirabilis* spore dispersal via dipterans in the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. Conference Paper. Conference: 96th ESA Annual Convention.
- Mogensen, G. S. 1981. The biological significance of morphological characters in bryophytes: the spore. *The Bryologist* 84: 187-207.
- Mogensen, G. S. 1983. The spore. In: R. M. Schuster (ed.), *New Manual of Bryology. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 1: 325-342.
- Olesen, P. & G. S. Mogensen. 1978. Ultrastructure, histochemistry and notes on germination stages of spores in selected mosses. *The Bryologist* 81: 493-516. <https://doi.org/10.2307/3242337>
- Piñeiro, M. R. 2017. Esporas de *Funaria hygrometrica* y *Entosthodon laxus* (Funariaceae, Bryophyta) para la región de Tierra del Fuego, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52 (1): 39-44.
- Piñeiro, M. R. & R. Solan. 2018. Estudio de gametofitos, esporofitos y esporas de las Splachnaceae (Bryophyta) de Tierra del Fuego, Argentina. Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología. XVII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Paraná, Entre Ríos, Número 18: 89.
- Piñeiro, M. R.; R. Solan & S. L. Fontana. 2021. Las esporas de *Acrocladium auriculatum* y *Lepyrodon lagurus* (Bryophyta) de la región fueguina de Argentina. *Darwiniana*, nueva serie 9(1): 55-62. DOI: <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2021.91.925>
- Punt, W.; P. P. Hoen, S. Blackmore, S. Nilsson & A. Le Thomas. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143: 1-81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Suleiman, M. & A. M. A. Mustapeng. 2019. The discovery of a dung-loving moss *Tayloria octoblepharum* (Splachnaceae) on 'toilet pitchers' in Borneo. *Malayan Nature Journal* 71(1): 17-20.
- Thiers, B. 2021 [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sycamore.nybg.org/science/ih>