

Licófitas, Joyas Ocultas del Mundo Vegetal

Adrián González-Martínez^{1,2*} y Valeria Barra-Suárez²

¹Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas - Unidad B, Laboratorio de Biología de la Conservación y Desarrollo Sostenible - Laboratorio de Paleobiología. Ave. De los Rectores s/n, Cd. Universitaria, San Nicolás de los Garza, N.L. México. 66455.

²Flora de Nuevo León (@floradenuevoleon)

*Autor para correspondencia: adrian.gonzalezmtz@uanl.edu.mx

Resumen

Las licófitas son uno de los grupos vegetales más antiguos, pero menos conocidos de los que actualmente habitan nuestro planeta. Se estima que aparecieron hace aproximadamente 410 millones de años, pero tuvieron su mayor esplendor entre los periodos Devónico y Carbonífero (entre 387 y 299 millones de años atrás), cuando desarrollaron las primeras formas arborescentes y bosques que se han encontrado en el registro fósil. La debacle ecológica sucedida a finales del Pérmico dio lugar a la desaparición de estos primeros bosques, pero las licófitas se han perpetuado hasta nuestros días como herbáceas pequeñas presentes en climas tropicales, templados, alpinos, desérticos y acuáticos. Se clasifican en tres órdenes monotípicos: Lycopodiales, Isoëtales y Selaginellales con las respectivas familias Lycopodiaceae (con 17 géneros y 497 especies), Isoëtaceae (con un género y 238 especies) y Selaginellaceae (con un género y 762 especies). Son plantas que carecen de flores y semillas, ya que su reproducción es por medio de esporas. Las Lycopodiales son homospóricas (con un solo tipo de espora donde se producen ambos gametofitos), mientras que las Isoëtales y Selaginellales son heterospóricas (con dos tipos de esporas, denominadas comúnmente como femeninas y masculinas, de forma similar a las Fanerógamas). Se estima que en México se distribuyen unas 111 especies en los géneros *Diphasiastrum* (1), *Huperzia* (2), *Lycopodiella* (1), *Lycopodium* (1), *Palhinhaea* (1), *Phlegmariurus* (14), *Pseudolycopodiella* (1), *Spinulum* (1), *Isoetes* (9) y *Selaginella* (80).

Palabras Clave

Licófitas, Lycopodiales, Isoëtales, Selaginellales, heterosporia, Lepidodendrales

Abstract

Lycophytes are one of the oldest but least known plant groups currently inhabiting our planet. It is estimated that they first appeared around 410 million years ago, but they had their greatest splendor during the Devonian and Carboniferous periods (between 387 and 299 million years ago), when they developed the first arborescent forms and forests that have been found in the fossil record. The ecological debacle that occurred at the end of the Permian led to the disappearance of these first forests, but lycophytes have persisted to this day as small herbaceous plants present in tropical, temperate, alpine, desert, and aquatic habitats. They are classified into three monotypic orders: Lycopodiales, Isoëtales, and Selaginellales, with the respective families Lycopodiaceae (17 genera and 497 species), Isoëtaceae (with one genus and 238 species), and Selaginellaceae (with one genus and 762 species). These plants lack flowers and seeds, as their reproduction is by means of spores. Lycopodiales are homosporous (with a single type of spore where both gametes are produced), while Isoëtales and Selaginellales are heterosporous (with two types of spores, commonly known as female and male, like the angiosperms). It is estimated that in Mexico, about 111 species are distributed in the genera *Diphasiastrum* (1), *Huperzia* (2), *Lycopodiella* (1), *Lycopodium* (1), *Palhinhaea* (1), *Phlegmariurus* (14), *Pseudolycopodiella* (1), *Spinulum* (1), *Isoetes* (9) y *Selaginella* (80).

Keywords

Lycophytes, Lycopodiales, Isoëtales, Selaginellales, heterospority, Lepidodendrales

Introducción

El planeta Tierra es hogar de una inmensa variedad de formas de vida como los dinámicos animales, los omnipresentes hongos, las diminutas bacterias, las indestructibles arqueas, los fundamentales protozoarios; pero un reino destaca por su belleza, ubicuidad, e importancia: el reino de las plantas.

Del mundo vegetal obtenemos, entre otras cosas, alimento, medicina, refugio y materiales de construcción, vestimenta, energía y combustible, fragancia, conocimiento a través del papel, protección, defensa y bienestar.

De acuerdo con una revisión de literatura realizada por Hall y Knuth (2019), con sólo ver y estar rodeado de plantas se puede obtener una disminución en el estrés, ansiedad y depresión, mitigación de déficit de atención, estrés postraumático y demencia, además de una notoria mejora en la retención de memoria, autoestima, felicidad y satisfacción.

Comúnmente se relaciona el concepto de las plantas con organismos de exuberante follaje, flores de todos colores y formas, o con gigantescos árboles que cubren a los bosques tropicales lluviosos y los interminables bosques boreales cubiertos de nieve. Pero perdidas entre las rocas de los acantilados, creciendo al fondo de charcos y lagos someros, colgando de las ramas de árboles y arbustos, o bien, creciendo debajo de éstos, vive un grupo de plantas de formas simples, sin flores ni semillas que, en algún momento, crearon los primeros bosques del planeta.

Para hablar de estas enigmáticas plantas, primero tenemos que remontarnos al pasado remoto; tan remoto que muchas de las plantas a las que nos referiremos llevan extintas millones de años. Esto se señala, de forma tradicional, con el símbolo de la daga u obelisco (†), como en el caso de †*Leclercqia scolopendra*.

Historia de las Licófitas

A partir del grupo de las algas multicelulares

(Charophyta), surgen las plantas terrestres o *embriófitas* (Embryophyta), que comenzaron a conquistar los antiguos y desolados continentes hace aproximadamente 515 millones de años (Morris *et al.*, 2018), a finales del periodo Cámbrico (el primer periodo de la era Paleozoica) y comenzaron un largo proceso de diferenciación que continúa hasta nuestros días.

Por un lado, surge un grupo de plantas que carecen de tejidos vasculares (encargados del transporte de agua y nutrientes) y de órganos vegetales desarrollados el cual se conoce bajo el nombre de *briófitas*, que incluye a los antoceros (phylum Anthocerotophyta), las hepáticas (Marchantiophyta) y a los musgos (Bryophyta), donde la alternancia de generaciones, o el ciclo entre las fases haploides y diploides de un organismo, es dominada por el gametofito, el cual es la generación que crea los gametangios sexuales (arquegonios y anteridios).

Por el otro, las plantas que sí poseen tejidos vasculares, órganos bien diferenciados como los tallos y hojas y una dominancia de la fase esporofítica son agrupadas dentro del phylum Tracheophyta, también conocidas como plantas vasculares o *traqueofitas*. Aparecieron hace aproximadamente 450 millones de años, en los límites de los periodos Ordovícico y Silúrico (Morris *et al.*, 2018).

Hacia finales del Silúrico las plantas vasculares comenzaron a desarrollar características más complejas, particularmente en sus esporangios, los órganos donde se forman las esporas. Los primeros grupos que hicieron acto de presencia fueron los de la clase †Rhyniopsida, con los géneros †Rhynia y †Cooksonia (Figura 1). Estos son algunos de los representantes más antiguos presentes en el registro fósil, con ejemplares datados hasta 433 millones de años de antigüedad. Eran plantas muy simples, con cortos tallos dicotómicos de unos pocos centímetros de altura, sin hojas ni raíces.

Las zosterófilas (clase †Zosterophylloids) aparecen hace 420 millones de años, a principios del periodo

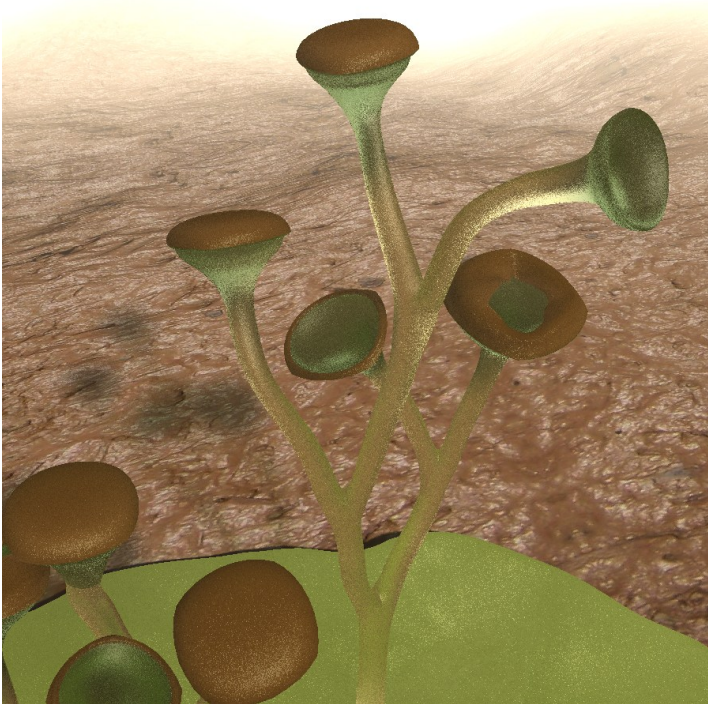


Figura 1. *Cooksonia pertoni*, reconstrucción artística de Smith609 (2008).

Devónico, y se caracterizaron por poseer enaciones (proyecciones con forma de espina), que se consideran los primordios de las hojas. Además, se cree que sus tallos se desenrollaban de forma similar a la de los helechos actuales, en un proceso denominado vernación circinada. Algunos de los géneros más representativos de este grupo son †*Zosterophyllum* (Figura 2), †*Nothia*, †*Anisophyton* y †*Sawdonia* (Gensel, 1992; Steward y Rothwell, 1993).



Figura 2. *Zosterophyllum*, reconstrucción artística de Stefano (2016).

Un poco más tarde, hace aproximadamente 410 millones de años (Morris *et al.*, 2018), surge el grupo de las licófitas (clase Lycopodiopsida). Aunque algunas clasificaciones incluyen a las zosterófilas dentro de éstas, generalmente se les separa por la presencia de hojas verdaderas simples en lugar de enaciones (Figura 3), y por la producción de los esporangios terminales en lugar de en tallos esporangiales independientes (Kenrick y Crane, 1997). A pesar de ello, el género fósil de licófitas †*Asteroxylon* presenta formas transicionales, como hojas no totalmente vascularizadas y carencia de esporófilas, respectivamente (Gensel y Berry, 2001).

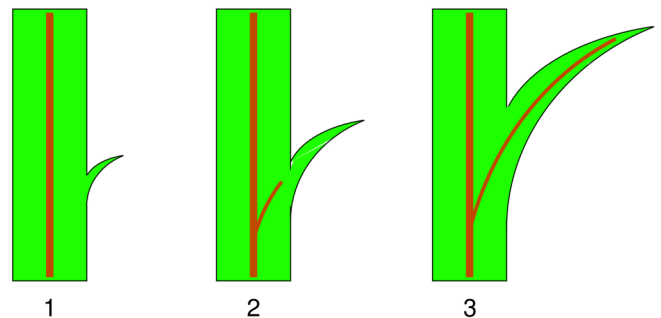


Figura 3. Progresión de las enaciones *Sawdonia* (1), a un estado transicional en *Asteroxylon* (2), para finalmente desarrollar hojas micrófilas en *Leclercqia* (3) (Peter Coxhead, 2019).

A finales del periodo Silúrico y principios del Devónico aparecieron dos géneros cuyos fósiles muestran una innovación, la vascularidad simple en sus hojas con un solo haz vascular al centro que se denominan micrófilas, acomodadas en espiral alrededor de los tallos. †*Baragwanathia* (Figura 4) en lo que actualmente es Norteamérica, Australia, Asia y Europa central, con hojas acintadas que presentaba sus esporangios nacidos en las axilas de las hojas; y †*Drepanophycus* en el norte de Europa, Canadá y África, con hojas parecidas a espinas con los esporangios dispuestos en la axila de la cara superior de hojas especializadas, denominadas esporófilas. Ambos géneros, entre otros, han sido asignados al orden †*Drepanophycales* (Spencer *et al.*, 2020).



Figura 4. *Baragwanathia*, encontrado en Victoria, Australia (Canley, 2012).

La época de mayor esplendor de las licófitas comenzó más o menos a mediados del Devónico, hace 387 millones de años. El orden †Protepidodendrales, ampliamente distribuido, abundante y diverso en aquellos tiempos, se caracterizó por formas foliares más elaboradas con dos, tres, cinco, hasta nueve lóbulos en sus hojas, las cuales se arreglaban de forma helicoidal alrededor de los tallos. Además, sus esporangios eran globosos o ligeramente elongados (no reniformes como en las zosterófilas y †Drepanophycales) y nacían en la superficie adaxial (inferior) de las hojas vegetativas (Gensel y Berry, 2001; Spencer *et al.*, 2020).

De acuerdo con Gensel y Berry (2001), en la familia †Protepidodendraceae se conocen géneros como †*Leclercqia* (Figura 5), †*Minarodendron* y †*Protepidodendron*, caracterizada por sus hojas de

hasta nueve lóbulos. En †Haskinsiaceae, los géneros †*Haskinsia* y †*Artschaliphyton*, cuyas hojas eran pecioladas y lanceoladas a sagitadas. Finalmente, en la familia †*Archaeosigillariaceae*, cuya relación con las otras †Protepidodendrales no se ha aclarado del todo, incluye a †*Archaeosigillaria* y a †*Gilboaphyton*, con hojas laminares y prominentemente dentadas.

Aunque la mayoría de las plantas en este orden eran de talla pequeña, el Devónico tardío vio la aparición de nuevas innovaciones como la heterosporia (producción de dos tipos de esporas, una “masculina” o microspora y otra “femenina” o megaspora) en †*Yuguangia*, además de la producción de crecimiento secundario, similar a la madera, en géneros como †*Longostachys*, con plantas que podían alcanzar hasta 1.5 m de alto, †*Wuxia* y †*Lilingotrobus*. Este último es considerado un precursor de los Isoëtales, que veremos más adelante. Por otro lado, géneros como †*Lepidostrobus*, †*Minostrobus* y †*Sublepidodendron* se han identificado como homospóricos, con un solo tipo de espora (Gensel y Berry, 2001; Garrienne *et al.*, 2018).

El primero de los grupos de licófitas aún existentes hasta nuestros días apareció, de acuerdo con Judd *et al.* (2015), hace aproximadamente 380 millones de



Figura 5. *Leclercqia scolopendra*, fósil (izquierda) y reconstrucción artística (derecha) (Benca, 2014).

años. El orden monotípico Lycopodiales será visto más adelante en el trabajo.

Finalmente, †*Protolepidodendropsis* es uno de los primeros árboles conocidos, con tallos de hasta 4 m de alto y 10 – 20 cm de ancho. Crecían muy cercanos unos de los otros, hasta 20 cm entre plantas, formando lo que podríamos considerar los primeros bosques del mundo a finales del Devónico (Berry y Marshall, 2015).

El último gran momento de apogeo de las licofitas fue el periodo Carbonífero (del latín *carbō*, “carbón”, y *ferō* “poseedor de”), caracterizado por los estratos de roca con abundancia de depósitos de carbón, un mineral nuevo en la Tierra hasta ese momento, presentes entre 359 y 299 millones de años (Figura 6).

El orden †Lepidodendrales, cuyo nombre se puede traducir como “árboles con escamas” debido a las cicatrices escumiformes de las hojas visibles en los fósiles, apareció en este periodo. Estaba compuesto por plantas de porte arbóreo con troncos de hasta

30 m de alto y 1 m de diámetro y con ramificación dicotómica con ramas de distinta longitud, con xilema secundario (pero no floema secundario), un córtex bien desarrollado y raíces robustas. Sus hojas micrófilas eran lineales, de algunos pocos centímetros hasta 2 m de largo, y algunas poseían lígulas. Sus estructuras reproductivas son variables, pero en general se considera que eran heterospóricas, con microgametofitos similares a los de *Selaginella* y megagametofitos similares a los de *Isoetes*, posiblemente sus parientes existentes más cercanos (Thomas y Cleal, 2018; Spencer *et al.*, 2020).

Se conocen diversas familias y géneros dentro de los †Lepidodendrales, donde destaca la familia †Lepidodendraceae y el género †*Lepidodendron* (Figura 7), además de la familia †Sigillariaceae con el género †*Sigillaria* (Figura 8). Habitaban en zonas pantanosas y, al ser los primeros bosques de la historia, aprovecharon las grandes concentraciones de dióxido de carbono (CO₂) en la atmósfera del Carbonífero



Figura 6. Reconstrucción artística de los bosques de Licófitas (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Chaloneria*), Helechos (*Calamites*, *Psaronius*, *Sphenophyllum*), y Pteridospermatofitas (*Lyginopteris*, *Cordaite*, *Callistophyton*) durante el Carbonífero, por Robert Evans en The Botanic Garden of Smith College. Usado con autorización.

para crecer hasta tamaños descomunales nunca vistos, y ser extremadamente prolíficas. El CO₂ capturado por estos árboles se almacenaba en sus tejidos compuestos de celulosa y lignina que, al caer a las aguas ácidas y anóxicas de los pantanos donde vivían, y sin organismos que pudieran descomponer sus biopolímeros, quedaban perfectamente conservados mientras se comprimían por sedimentos y se fosilizaban. Hasta el día de hoy, la mayor parte del carbón mineral explotado para fines industriales y energéticos proviene de estos depósitos del Carbonífero (Thomas y Cleal, 2018; Spencer *et al.*, 2020).



Figura 7. *Lepidodendron*, reconstrucción artística de Bertelink (2016).

El orden monotípico Selaginellales, el segundo de los actualmente existentes aparece en el registro fósil hace aproximadamente 340 millones de años (Banks, 2009) durante el Carbonífero temprano, aunque la datación molecular señala su aparición hace 383 millones de años atrás, a finales del Devónico (Klaus *et al.*, 2017). Algunos géneros fósiles como †*Paurodendron*, †*Selaginellidites*, y †*Selaginellites*, datadas al Carbonífero, Cretácico y Terciario respectivamente, han sido incluidos dentro del género *Selaginella* (Jermy, 1990a).



Figura 8. Árbol de escamas identificado como *Sigiillaria* en Nueva Escocia, Canadá (Rygel, 2010).

El colapso de estos primigenios bosques tropicales habría ocurrido, de acuerdo con Falcon-Lang y Dimichele (2010), tras una serie de eventos de glaciación, sequías prolongadas y la creciente competencia con las pteridospermatofitas (grupo polifilético con características transicionales como frondas similares a las de los helechos, pero con producción de semillas) y coníferas. Estos cambios climáticos al final del Carbonífero y durante el Pérmico permitieron la adaptación de las licófitas a una mayor variedad de ambientes. La extinción masiva del Pérmico-Triásico que marcó el fin del Paleozoico y el comienzo del Mesozoico eliminó los pocos bosques de licófitas que permanecían en los trópicos, pero permitió la diversificación de otros grupos.

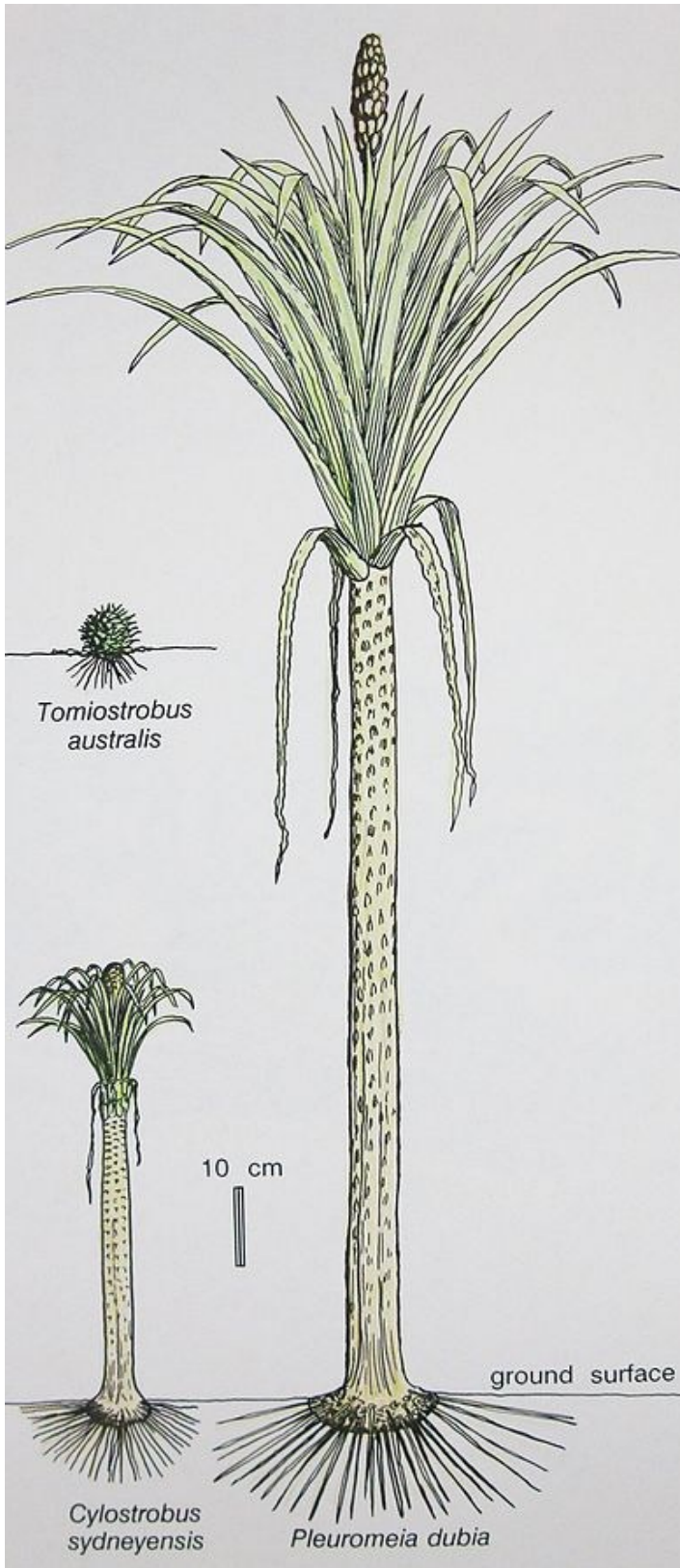


Figura 9. Reconstrucciones artísticas de *Pleuromeia dubia*, *Cylostrobus sydneyensis* y *Tomiostrobus australis* (Retallack, 2016).

El tercer y último orden monotípico de licófitas existentes, Isoëtales, apareció hace aproximadamente 250 millones de años. El género tipo no aparecería hasta mucho después, pero en el inter, †*Pleuromeia* fue el último género de licófitas con características arborescentes, llegando a medir más de 2 m de alto (Figura 9). Sus hojas eran triangulares y se acomodaban helicoidalmente alrededor del tallo (Looy *et al.*, 2021). *Isoetes* L. surgió a principios del Jurásico, y se ha mantenido prácticamente sin cambios desde entonces (Wood *et al.*, 2020; Wilkström *et al.*, 2022).

Clase Lycopodiopsida

Taxonomía y Diversidad

De acuerdo con PPG I (2016)* y Bánki *et al.* (2025), la clase Lycopodiopsida actualmente comprende tres órdenes monotípicos, tres familias, 19 géneros y cerca de 1497 especies descritas.

El clado de las licófitas es hermano del resto de las plantas vasculares, que conforman el clado de las eufilófitas (helechos y plantas con semilla). Estas relaciones, así como aquellas dentro de la clase Lycopodiopsida, se muestran en la Figura 10.

Descripción

Las especies actuales pertenecientes a la clase Lycopodiopsida son todas herbáceas, generalmente pequeñas (raramente superando 1 m de alto). Sus tallos de ramificación dicotómica presentan vascularidad de tipo protostela (con un núcleo central de xilema rodeado por floema) en la mayoría de los casos, aunque también puede ocurrir el tipo sifonostela (con un núcleo central de tejido medular rodeado por xilema y floema).

Las hojas de las licófitas, conocidas como micrófilas (en contraste con las megáfilas) son muy simples,

*(Grupo para la Filogenia de las Pteridofitas)

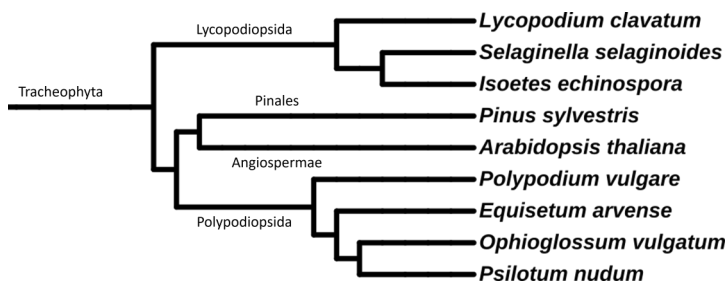


Figura 10. Relaciones filogenética entre diversos géneros representativos de plantas vasculares (Tracheophyta). Dentro de las licófitas (Lycopodiopsida), los géneros heterospóricos *Selaginella* e *Isoetes* forman un clado hermano al género homospórico *Lycopodium*. Generado en iTOL (Interactive Tree of Life) a partir de secuencias de NCBI Taxonomy.

con una sola vena de tejido vascular al centro. Por lo general acomodadas en espiral o en cuatro series, son lineares, aunque también se presentan formas ovadas a orbiculares, en color verde con algunos tonos azulados, rojizos o pardos. En Lycopodiales y Selaginellales las hojas pueden ser morfológicamente distintas, mientras que en Isoëtales todas las hojas son iguales.

Las raíces de las licófitas surgen de forma lateral en el eje embriónico. En Lycopodiales, las raíces subsecuentes se generan en los tallos, en Isoëtales en la región basal de la planta, mientras que en Selaginellales únicamente se producen a partir de un órgano exclusivo de la familia, el rizóforo (Figura 11). Ramifican dicotómicamente al igual que los tallos.

Los representantes de los órdenes Selaginellales e Isoëtales presentan un órgano del cual poco se sabe; la lígula es un minúsculo apéndice que se presenta en la axila adaxial entre la micrófila y el esporangio, y se muestra como una pequeña proyección compuesta por cuatro partes: la vaina, el glosopodio, el cuerpo y el ápice. La lígula de las hojas de *Selaginella* tienen un origen multicelular, mientras que en *Isoetes* surgen de una sola célula epidérmica. Se ha especulado que la lígula tuvo una función de producción y almacenamiento de mucílago, con el fin de evitar la desecación de las micrófilas o de los esporangios.



Figura 11. El rizóforo es un órgano exclusivo del género *Selaginella*. Se produce en los nodos de las ramificaciones dicotómicas (arriba) y es a partir de este que se desarrollan las raíces (abajo). Tienen gravitropismo positivo, pero su función específica no está bien definida.

Hábitat

Las licófitas modernas son cosmopolitas, habitando todos los continentes con excepción de la Antártida. Su mayor diversidad se encuentra en los trópicos y zonas templadas, aunque también se les encuentra en zonas áridas y entre la vegetación alpina. Pueden ser terrestres, epífitas, rupícolas o acuáticas (Ambrose, 2018; Spencer *et al.*, 2020).

Los gametofitos y las raíces de esporofitos de algunas especies de licófitas tienen una muy fuerte relación con hongos de la familia Densosporaceae (Mucoromycotina), pero son muy propensas al ataque de hongos parásitos (Perez-Lamarque *et al.*, 2022). Se ha encontrado que insectos de los órdenes Diptera (moscas y mosquitos), Hemiptera (chinches, pulgones y cigarras), Lepidoptera (mariposas y polillas) y Thysanoptera (trips) se alimentan de licófitas (Fuentes-Jacques *et al.*, 2022).

Ciclo de Vida

Las licófitas carecen de semillas, flores o frutos, que son resultado de una compleja evolución hacia ambientes más áridos y por la necesidad de las plantas por extender el tiempo de vida de sus embriones, proporcionándoles grandes cantidades de almidones y cubiertas gruesas. En su lugar, estas plantas llevan a cabo su reproducción mediante esporas. Las esporas se generan en estructuras denominadas esporangios, los cuales nacen en la cara adaxial o superior de las micrófilas (esporófilas).

Los esporangios en Selaginellales y algunas especies de Lycopodiales se agrupan en una estructura especial la cual recibe el nombre de estróbil, compuesto por micrófilas que presentan adecuaciones para acomodar a los esporangios, conocidas como esporófilas. Los estróbilos surgen en los extremos distales de los tallos. En otras especies, los esporangios pueden ocurrir de forma alternante con zonas de hojas vegetativas. Por otro lado, en Isoëtales ocurren en el espacio ensanchado de la base de cada hoja. Los esporangios de las licófitas surgen a partir de múltiples células epiteliales, por lo que son considerados eusporangios.

Estas plantas presentan dos tipos de configuración de esporas. El orden Lycopodiales es monosporangiado y homospórico; es decir, cuentan con un solo tipo de esporangio que produce un solo tipo de espóra. Esta espóra, al presentarse las condiciones adecuadas, germina en un gametofito minúsculo, micoheterótrofo y no fotosin-

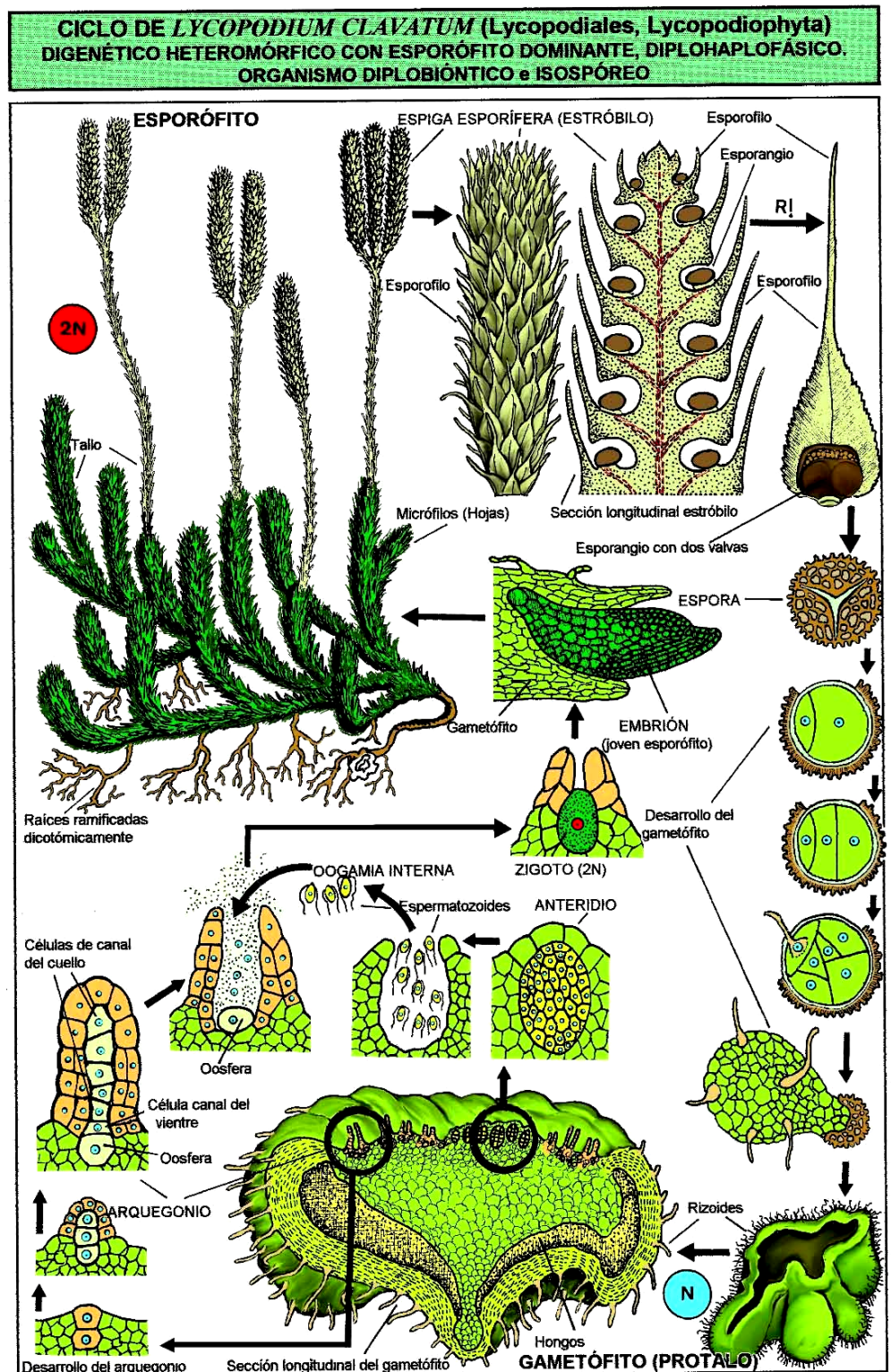


Figura 12. Ciclo de vida de *Lycopodium clavatum*.

tético, en estado adulto los gametofitos son bisexuales, con arquegonios donde se forman los gametos femeninos (oosferas) y anteridios donde se producen los gametos masculinos (anterozoides) (Figura 12).

Por otro lado, los órdenes Selaginellales e Isoëtales son bisporangios y heterosporicos, es decir, con dos tipos de esporangios: megasporangios con megasporas y microsporangios con microsporas. La germinación es endosporica; las megasporas germinan en megagametofitos donde se forman los gametos femeninos (oosferas) en sus arquegonios, y las microsporas en microgametofitos que generan a los masculinos (anterozoides) en sus anteridios (Figura 13).

En todas las licófitas, los anterozoides son motiles y requieren de por lo menos una fina capa de agua en el sustrato para poder nadar y alcanzar las oosferas. En Lycopodiales y Selaginellales, estos anterozoides son biflagelados, mientras en Isoëtales son multiflagelados. Una vez que los gametos hacen contacto, se forma un cigoto, posteriormente origina un embrión que eventualmente se transformará en el esporofito, que es la fase dominante y visible de estas plantas, y el ciclo comenzará de nuevo. De forma general se considera que las fases gametofítica y esporofítica son plantas independientes dentro de la misma especie.

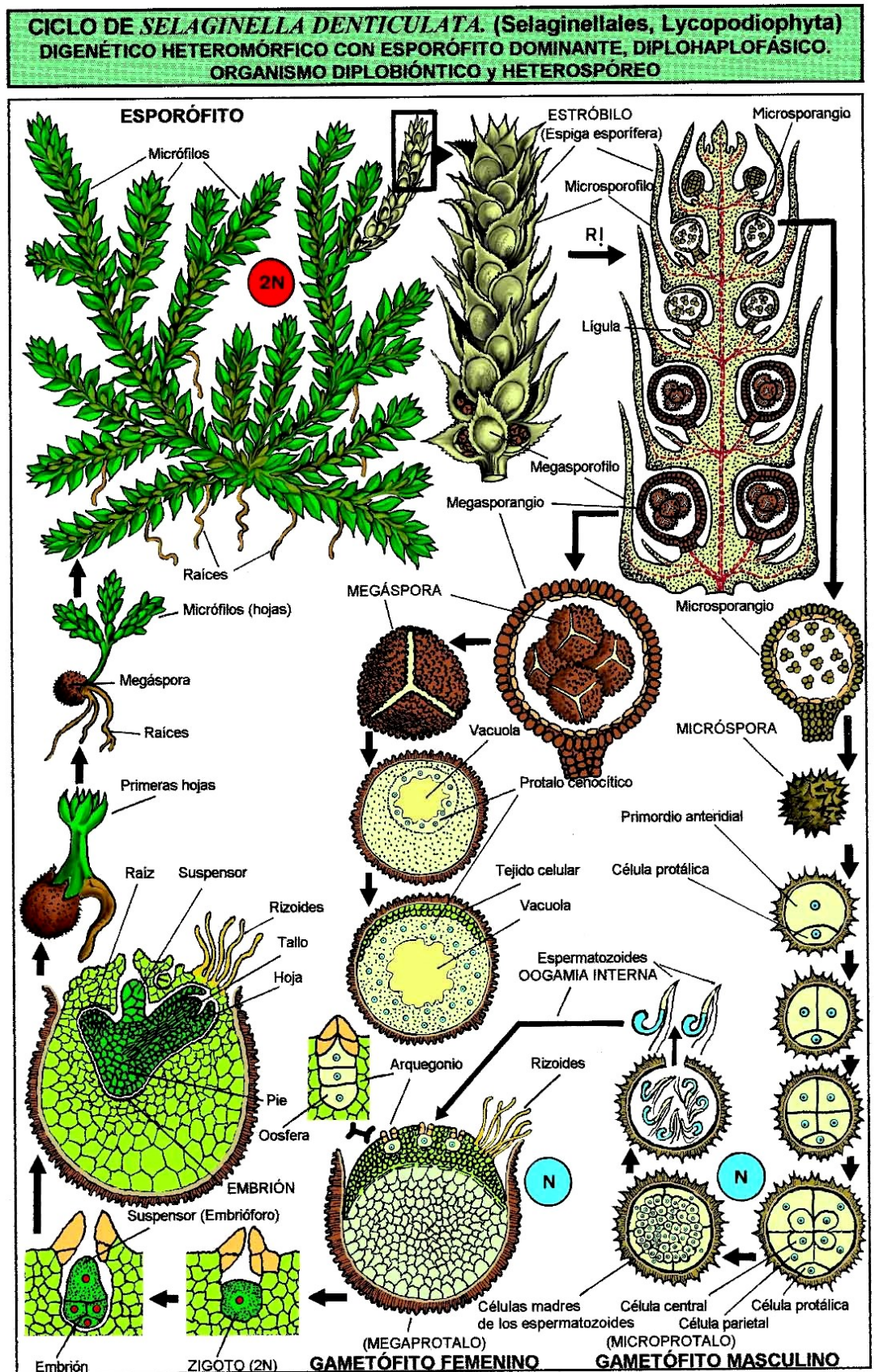


Figura 13. Ciclo de vida de *Selaginella denticulata*, representativo de las licófitas heterosporicas.

Importancia Económica

A lo largo de la historia se les han dado usos diversos. Las esporas de algunas especies son inflamables una vez secas, y han sido utilizadas en la fabricación de pirotecnia y efectos especiales (Cobb y Foster, 1956), como relleno para poros en madera de laudaría, lubricante hipoalergénico, agente antiapelmazante, estabilizador en productos lácteos, así como talco, cicatrizante y antiinflamatorio bajo el nombre de “polvo de lycopodio” o “azufre vegetal” (Illana-Esteban, 2007). Por otro lado, a las hojas, tallos e incluso plantas completas de diversas especies se les atribuyen propiedades medicinales para tratar padecimientos renales y hepáticos, como anticancerígenos, diuréticos, antibacteriales, antipiréticos y para tratar enfermedades venéreas (Santos-Reginaldo *et al.*, 2020). Las plantas son atractivas, y existen variedades con follaje iridiscente, rojizo o azul. Especies de las tres familias se utilizan comúnmente en terrarios tropicales como plantas ornamentales.

ORDEN LYCOPODIALES

Orden Lycopodiales. Una familia, 17 géneros y 497 especies.

Descripción equivalente a la familia Lycopodiaceae, de acuerdo con Øllgaard (1990). Son plantas herbáceas perennes o anuales; terrestres o epífitas; de crecimiento generalmente indefinido. Sus tallos son elongados, subterráneos, reptantes, ascendentes, erectos o colgantes, con ramificación dicotómica isotoma (con ramificaciones de igual tamaño, como por ejemplo en *Huperzia* [Figura 14]) o anisótomas (con ramificaciones desiguales, como en *Lycopodium*

[Figura 15]), o bien, arrossetadas a partir de un tubérculo (en *Phylloglossum* [Figura 16]).

Hojas micrófilas simples, no liguladas, lineares a acinatas, arregladas en espiral, ampliamente helicoidales o decusadas; isófilas o anisófilas (distintas a lo largo de la planta), homófilas o heterófilas (distintas distal y proximalmente); generalmente glabras; con



Figura 14. *Huperzia lucidula*, mostrando sus ramificaciones isótomas, micrófilas lineares y esporangios reniformes (Marcum, 2022).



Figura 15. *Lycopodium clavatum*, con sus ramificaciones anisótomas y prominentes estróbilos (Easonyu, 2022).

láminas de color verde; ligeramente succulentas a delgadas. Esporófilas similares o ligeramente distintas a las hojas vegetativas, perennes o efímeras. Raíces con ramificación dicotómica producidas en la base o a lo largo de los tallos postrados.

Los estróbilos pueden ser simples o ramificados, péndulos a erectos sobre un pedúnculo delgado. Esporangios reniformes a subglobosos. Plantas homospóricas, con esporas no fotosintéticas, tetrahédricas, triletes.

Familia Lycopodiaceae

Familia Lycopodiaceae. Cuatro subfamilias (Bánki *et al.*, 2025)

Subfamilia Lycopodielloideae

Brownseya (Kunze) Li Bing Zhang,
L.D.Sheph., D.K.Chen, X.M.Zhou &
H.He (1 sp.)

Lateristachys Holub (3 spp.)

Lycopodiella Holub (16 spp.)

Palhinhaea Franco & Vasc. (27 spp.)

Pseudolycopodiella Holub (16 spp.)

Subfamilia Lycopodioideae

Austrolycopodium Holub (7 spp.)

Dendrolycopodium A.Haines (5 spp.)

Diphasiastrum Holub (26 spp.)

Diphasium C.Presl ex Rothm. (4 spp.)

Lycopodium L. (7 spp.)

Pseudodiphasium Holub (1 sp.)

Pseudolycopodium Holub (1 sp.)

Spinulum A.Haines (2 spp.)

Subfamilia Lycopodiastroideae

Lycopodiastrum Holub ex R.D.Dixit (1 sp.)

Subfamilia Huperzioideae

Huperzia Bernh. (61 spp.)

Phlegmariurus Holub (309 spp.)

Phylloglossum Kunze (1 sp.)



Figura 16. *Phylloglossum drummondii*, inconspicua licófitas endémica a Nueva Zelanda y Australia, con sus hojas lineares y estróbilo que alcanza 5 cm de alto (Campbell, 2015).

ORDEN ISOËTALES

Orden Isoëtales. Una familia, un género, 238 especies.

Descripción equivalente a la familia Isoëtaceae, de acuerdo con Jermy (1990b). Son plantas herbáceas perennes o anuales; acuáticas o terrestres únicamente en zonas de suelos saturados. Con tallos similares a cormos o pseudobulbos, arrosados, con una corteza exterior, generalmente con numerosos vástagos creciendo alrededor de la base.

Hojas micrófilas de 2-100 cm de largo, hasta 10 mm de ancho; filiformes, triangulares o teretes (cilíndricas); con ápices largos y agudos; generalmente glabras; de color verde claro al estar frescas y húmedas. Liguladas adaxialmente, por encima del esporangio. Hojas fértiles (poseedoras de esporangios viables) de producción continua o estacional.

Sin estróbilos. Esporangios producidos en la base de la cara adaxial de las hojas; ovoides a subglobosos; parcialmente septados o con trabéculas transversales. Al ser plantas heterospóricas, presentan esporas de dos tipos, generalmente en esporangios distintos (aunque pueden producirse ambos tipos en el mismo esporangio); megasporas triletes con pronunciadas crestas ecuatoriales, equinadas, rugosas a levigatas microsporas monoletes de aproximadamente una décima parte del tamaño de las megasporas, monoletes, equinadas, tuberculadas a papiladas.

Familia Isoëtaceae

Familia Isoëtaceae. Un género, 238 especies. Descripción equivalente al género *Isoëtes* (Figuras 17 y 18).

Isoëtes L. (238 spp.)



Figura 17. *Isoëtes duriei*, licófito acuática con aspecto similar a un pasto o cebolla (Labeyrie, 2022).

ORDEN SELAGINELLALES

Orden Selaginellales. Una familia, un género, 762 especies.

Descripción equivalente a la familia Selaginellaceae, de acuerdo con González-Martínez (2024). Son plan-

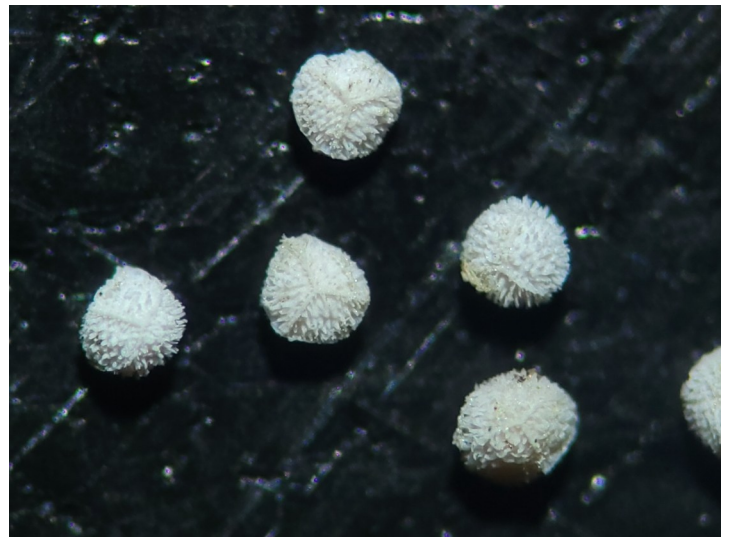


Figura 18. Megasporas de *Isoëtes echinospora*. El epíteto *echinospora* significa “esporas espinosas” (Brinker, 2021).

tas herbáceas perennes o anuales; terrestres, rupícolas o raramente epífitas o hemiepífitas; de crecimiento indefinido sólo restringido por las temporadas o condiciones ambientales. Sus tallos son postrados, extendidos y reptantes, decumbentes, cespitosos, caulescentes, erectos, o formando rosetas; articulados (con la presencia de un engrosamiento o constricción en los nudos) o no; generalmente ramificados pseudo-dicotómicamente; algunas especies flageliformes (con los ápices de las ramas terminales alargados y adelgazados).

Hojas micrófilas, liguladas adaxialmente; lineares a orbiculares; arregladas en numerosas filas espirales de hojas pequeñas y lineares (isófilas) o en cuatro filas paralelas y dorsoventrales: dos filas laterales de hojas extendidas, dos filas medias de hojas ascendentes y con hojas axilares simétricas cubriendo los nudos ventralmente (anisófilas); laxas a fuertemente apesadas al tallo; con ápices obtusos a largamente aristados; márgenes enteros a largamente ciliados, hialinos, amarillentos o verdosos; con bases decurrentes a adnatas (isófilas), auriculadas, no auriculadas, a peltadas y usualmente con las acroscópicas más grandes que las basiscópicas en las hojas medias

y laterales (anisófilas), glabras a pubescentes; láminas verdes adaxialmente, a veces con grupos de células hialino-plateadas llamadas idioblastos y de color variable abaxialmente (verdes, plateadas, estramíneas a rojizas); ligeramente succulentas a cartáceas.

Presentan un órgano “intermedio” entre tallos y raíces, denominado rizóforo, exclusivo al género; con geotropismo positivo, con color y grosor de importancia taxonómica; exclusivamente en la base de los tallos o a lo largo de éstos; ramificados dicotómicamente al hacer contacto con el sustrato y a partir de los cuales se generan raíces verdaderas.



Figura 19. *Selaginella apoda*, licófito terrestre nativa de Norteamérica (Graham, 2022).

Estróbilos generalmente terminales, aunque pueden ser laterales o con regresión a crecimiento vegetativo; tetragonales, raramente aplanados o cilíndricos; compuestos de esporófilas (hojas diferenciadas) aquilladas y generalmente lanceoladas; arregladas en espiral o en cuatro filas, uniformes o dimórficas; con una lígula adaxial de mayor tamaño a la de las hojas vegetativas. Esporangios cortamente peciolados, soli-



Figura 20. *Selaginella selaginoides*, licófito terrestre y rupícola de las zonas templadas del hemisferio norte. A pesar de ser la especie tipo del género, es la que más difiere del resto ya que no posee estróbilos bien definidos ni rizóforos (Ibáñez, 2021).

tarios y fijados al raquis del estróbilo, dehiscentes por medio de aperturas distales.

Al ser plantas heterospóricas, presentan esporangios y esporas de dos tipos; megasporangios con 4 megasporas tetraédricas triletes, amarillas, pardas a blancas (que germinan en gametofitos femeninos) y microsporangios con centenas de microsporas tetraédricas triletes, rojizas, anaranjado a amarillas (que germinan en gametofitos masculinos). Ambos tipos pueden estar ornamentados por papilas, verrugas, rugosidades o espinas en las superficies y en las crestas. La cantidad y distribución de micro y megasporangios por estróbilo es variable y suele utilizarse como característica diagnóstica. A las esporófilas que albergan microsporangios se les denomina microsporoófilas, y a las que sostienen a los megasporangios, se les llama megasporófilas.



Figura 21. *Selaginella novoleonensis*, licófita arrose-tada terrestre nativa de México y Centroamérica, comúnmente confundida con la famosa “flor de pe-ña” o “rosa de Jericó” (*Selaginella lepidophylla*) (González-Martínez, 2024).

Familia Selaginellaceae

Familia Selaginellaceae. Un género, 762 especies. Descripción equivalente al género *Selaginella* (Figura 19).

Selaginella P.Beauv. (762 especies)

De acuerdo con Weststrand & Korall (2016), se puede dividir en siete subgéneros.

Selaginella subg. *Selaginella* P.Beauv. (2 spp.)
[Figura 20]

Selaginella subg. *Rupestrae* Weststrand & Korall
(50 spp.)

Selaginella subg. *Lepidophyllae* (Li Bing Zhang & X.M.Zhou) Weststrand & Korall (3 spp.)
[Figura 21]

Selaginella subg. *Gymnogynum* (P.Beauv.)
Weststrand & Korall (40 spp.)

Selaginella subg. *Exaltatae* Weststrand & Korall
(3 o 6 spp.)

Selaginella subg. *Ericetorum* Jermy (6 spp.)

Selaginella subg. *Stachygynandrum* (P.Beauv. ex Mirb.) Baker (aprox. 600 spp.)

Las licófitas en México

De acuerdo con Mickel y Beitel (1988), Mickel y Smith (2004), Villaseñor (2016), Tejero-Díez (2019), Madrigal-González y Bedolla-García (2021), Patiño-Siciliano (2021) y Bánki *et al.* (2025), las especies de licófitas enlistadas en la Tabla 1 se distribuyen dentro del territorio mexicano.

Conclusión

Las licófitas son plantas que han estado presentes en nuestro planeta por cientos de millones de años. En su momento, llegaron a ser las especies vegetales dominantes en los ecosistemas terrestres y formaron los primeros bosques conocidos, mientras que en la actualidad son inconspicuas entre el follaje tropical, en acantilados y pedregales desérticos. Su necesidad de agua líquida para la reproducción puede considerarse un factor limitante para su dispersión, que es superada por las plantas con semillas y algunos helechos. A pesar de su relativa rareza, se han encontrado usos medicinales e industriales para estas plantas, particularmente de sus esporas. México alberga alrededor de 111 de las casi 1500 especies conocidas de este grupo, donde la familia Selaginellaceae (género *Selaginella*), la más diversa de las licófitas, cuenta con 80 de sus 762 especies distribuidas dentro del territorio nacional.

Agradecimientos

Dedicamos este trabajo a la memoria, obra y vida del Dr. Sergio Moreno Limón†, por introducirnos a este maravilloso tema con su particular estilo en la clase de Biodiversidad de Criptógamas. Asimismo, agradecemos al Dr. Iván A. Valdespino Quintero, la Dra. Susana Favela Lara y al Dr. Sergio M. Salcedo Martínez por su apoyo en la investigación del género *Selaginella* en Nuevo León.

Referencias

Ambrose B.A. (2018). The Morphology and Development of Lycophytes. Annual Plant Reviews Online 45: 91-114. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0488>

Tabla 1. Listado de especies de licófitas (clase Lycopodiopsida) pertenecientes a las familias Lycopodiaceae, Isoëtaceae Selaginellaceae presentes en México. La distribución dentro del territorio mexicano se indica con los siguientes acrónimos estatales: Aguascalientes (AGS), Baja California (BCN), Baja California Sur (BCS), Campeche (CAM), Chiapas (CHIS), Chihuahua (CHIH), Ciudad de México (CDMX), Coahuila de Zaragoza (COAH), Colima (COL), Guanajuato (GTO), Guerrero (GRO), Hidalgo (HGO), Jalisco (JAL), Estado de México (MEX), Michoacán de Ocampo (MICH), Morelos (MOR), Nayarit (NAY), Nuevo León (NL), Oaxaca (OAX), Puebla (PUE), Querétaro (QRO), Quintana Roo (QNR), San Luis Potosí (SLP), Sinaloa (SIN), Sonora (SON), Tabasco (TAB), Tamaulipas (TAM), Tlaxcala (TLX), Veracruz de Ignacio de la Llave (VER), Yucatán (YUC), Zacatecas (ZAC).

NOMBRE	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO
Familia Lycopodiaceae	
<i>Diphasiastrum thyoides</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Holub	CHIS, HGO, OAX, PUE, VER
<i>Huperzia beiteliana</i> Mickel	SLP, OAX
<i>Huperzia javanica</i> (Sw.) Fraser-Jenk.	HGO, OAX
<i>Lycopodium clavatum</i> L. var. <i>aristatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Spring	CHIS, COL, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, OAX, PUE, QRO, SLP, VER
<i>Palhinhaea cernua</i> (L.) Franco & Vasc.	CHIS, COL, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, NAY, OAX, PUE, TAB, VER
<i>Phlegmariurus bradeorum</i> (Christ) B.Øllg.	CHIS
<i>Phlegmariurus capillaris</i> (Sodirol) B.Øllg.	CHIS
<i>Phlegmariurus crassus</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) B.Øllg.	OAX
<i>Phlegmariurus cuernavacensis</i> (Underw. & F.E.Lloyd) B.Øllg.	CHIS, COL, DGO, GRO, JAL, MEX, MICH, MOR, OAX, PUE, SIN, VER
<i>Phlegmariurus dichotomus</i> (Jacq.) W.H.Wagner	CHIS, OAX, PUE, SLP, TAM, VER
<i>Phlegmariurus hartwegianus</i> (Spring) B.Øllg.	CHIS
<i>Phlegmariurus hippurideus</i> (Christ) B.Øllg.	CHIS, OAX
<i>Phlegmariurus linifolius</i> (L.) B.Øllg.	CHIS, GRO, OAX, PUE, VER
<i>Phlegmariurus mexicanus</i> (Herter) B.Øllg.	CHIS, OAX
<i>Phlegmariurus mollicomus</i> (Spring) B.Øllg.	OAX
<i>Phlegmariurus myrsinites</i> (Lam.) B.Øllg.	CHIS, GRO, OAX, PUE, VER
<i>Phlegmariurus orizabae</i> (Underw. & F.E.Lloyd) B.Øllg.	CHIS, OAX, VER
<i>Phlegmariurus pithyoides</i> (Schltdl. & Cham.) B.Øllg.	CHIS, COL, GRO, JAL, OAX, SLP, TAM, VER
<i>Phlegmariurus pringlei</i> (Underw. & F.E.Lloyd) B.Øllg.	CHIS, COL, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, OAX, SIN, VER
<i>Phlegmariurus reflexus</i> (Lam.) B.Øllg.	CHIS, GRO, HGO, JAL, MEX, OAX, PUE, VER
<i>Phlegmariurus taxifolius</i> (Sw.) Á. Löve & D. Löve	CHIS, CDMX, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, OAX, PUE, SLP, SIN, TAM, VER
<i>Phlegmariurus willsonii</i> (Underw. & F.E.Lloyd) B.Øllg.	OAX
Familia Isoëtaceae	
<i>Isoëtes cubana</i> Engelm. ex Baker	YUC
<i>Isoëtes howellii</i> Engelm.	BCN, BCS

Tabla 1. Continuación....

NOMBRE	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO
<i>Isoëtes mexicana</i> Underw.	CHIH, CDMX, DGO, GTO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, QRO, ZAC
<i>Isoëtes montezumae</i> A.A.Eaton	AGS, CHIS, GTO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAT, ZAC
<i>Isoëtes orcuttii</i> A.A.Eaton	BCN
<i>Isoëtes pallida</i> Hickey	CAM, GRO, OAX
<i>Isoëtes pringlei</i> Underw.	CHIS, JAL, MEX
<i>Isoëtes tamaulipana</i> Mora-Olivo, A.Mend & Mart.-Aval.	TAM
Familia Selaginellaceae	
<i>Selaginella acutifolia</i> (Stolze) Valdespino	GTO, OAX, QRO
<i>Selaginella apoda</i> (L.) Spring	CHIS, HGO, JAL, MEX, OAX, PUE, TAM, VER
<i>Selaginella arizonica</i> Maxon	BCN, BCS, CHIH, NL, SON
<i>Selaginella arsenei</i> Weath.	CHIH, GTO, GRO, HGO, QRO, SLP, SON, VER
<i>Selaginella arsiada</i> Valdespino	QRO, VER
<i>Selaginella asprella</i> Maxon	BCN
<i>Selaginella barnebyana</i> Valdespino	CHIS
<i>Selaginella basipilosa</i> Valdespino	OAX
<i>Selaginella bernoullii</i> Hieron.	CHIS, OAX
<i>Selaginella bigelovii</i> Underw.	BCN, BCS
<i>Selaginella breedlovei</i> Valdespino	CHIS
<i>Selaginella carnerosana</i> T.Reeves	COAH, NL
<i>Selaginella chiapensis</i> A.R.Sm.	CHIS, OAX
<i>Selaginella cinerascens</i> A.A.Eaton	BCN
<i>Selaginella convoluta</i> (Arn.) Spring	CAM, YUC
<i>Selaginella corrugis</i> Mickel & Beitel	OAX
<i>Selaginella cuneata</i> Mickel & Beitel	OAX
<i>Selaginella delicatissima</i> Linden ex A. Braun	AGS, CHIS, CHIH, COAH, COL, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, NL, OAX, PUE, QRO, SLP, SIN, SON, TAM, VER, ZAC
<i>Selaginella eremophila</i> Maxon	BCN, COAH, NL, SON, ZAC
<i>Selaginella eurynota</i> A.Braun	CHIS, COL, GRO, JAL, NAY, OAX
<i>Selaginella extensa</i> Underw.	HGO, JAL, MOR, OAX, PUE, QRO, SLP, TAM, VER, ZAC
<i>Selaginella finitima</i> Mickel & Beitel	CHIS, OAX, TAB, VER
<i>Selaginella flagellata</i> (L.) Spring	CHIS, COL, GRO, OAX, VER
<i>Selaginella flexulosa</i> Spring	CHIS, GRO, HGO, MICH, OAX, PUE, VER
<i>Selaginella guatemalensis</i> Baker	CHIS, OAX
<i>Selaginella gypsophila</i> A.R.Sm. & T.Reeves	NL, SLP
<i>Selaginella harrisii</i> Underw. & Hieron.	CHIS, OAX, TAB

Tabla 1. Continuación....

NOMBRE	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO
<i>Selaginella hirtifolia</i> Valdespino	CAM, CHIS, GRO, HGO, MEX, MICH, MOR, OAX, QRO, SLP, TAM, VER, YUC
<i>Selaginella hoffmannii</i> Hieron.	CHIS, COL, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, OAX, PUE, QRO, SIN, VER
<i>Selaginella huehuetenangensis</i> Hieron.	CHIS
<i>Selaginella illecebrosa</i> Alston	CHIS, GRO, MOR, OAX, TAB, VER
<i>Selaginella landii</i> Greenm. & N.Pfeiff.	JAL, MEX, MOR, NAY, OAX, PUE, ZAC
<i>Selaginella lepidophylla</i> (Hook. & Grev.) Spring	AGS, BCN, BCS, CHIS, CHIH, COAH, COL, CDMX, DGO, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, NL, OAX, PUE, QRO, SLP, SIN, SON, TAM, TLX, VER, ZAC
<i>Selaginella lindenii</i> Spring	CHIS, OAX, TAB
<i>Selaginella lineolata</i> Mickel & Beitel	COL, GRO, HGO, JAL, MEX, NAY, OAX, QRO, SLP, SIN, VER
<i>Selaginella macrathera</i> Weath.	CHIH, SON
<i>Selaginella marginata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Spring	DGO, GRO, JAL, NAY, SIN, VER
<i>Selaginella martensii</i> Spring	CHIS, HGO, MEX, OAX, PUE, QRO, SLP, VER
<i>Selaginella mickelii</i> Valdespino	CHIS, OAX, TAB, VER
<i>Selaginella minima</i> Spring	NAY, OAX
<i>Selaginella mixteca</i> Mickel & Beitel	OAX, PUE
<i>Selaginella moritziana</i> Spring ex Klotzsch	CHIS, OAX
<i>Selaginella mosorongensis</i> Hieron.	OAX, VER
<i>Selaginella mutica</i> D.C.Eaton ex Underw.	CHIH
<i>Selaginella nothohybrida</i> Valdespino	GRO, HGO, OAX
<i>Selaginella novoleonensis</i> Hieron.	CHIH, COAH, GRO, NL, OAX, SON
<i>Selaginella oaxacana</i> Spring	CHIS, OAX, VER
<i>Selaginella orizabensis</i> Hieron.	VER
<i>Selaginella pallescens</i> (C.Presl) Spring	AGS, BCN, BCS, CHIS, CHIH, COAH, COL, CDMX, DGO, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, NL, OAX, PUE, QRO, SLP, SIN, SON, TAM, TLX, VER, YUC, ZAC
<i>Selaginella parishii</i> Underw.	COAH, NL, PUE, ZAC
<i>Selaginella peruviana</i> (Milde) Hieron.	CHIH, COAH, CDMX, DGO, GTO, HGO, JAL, MEX, MICH, OAX, NL, SON, VER
<i>Selaginella pilifera</i> A.Braun	CHIH, COAH, NL, QRO, SLP, SON, TAM
<i>Selaginella polyptera</i> Valdespino	CHIS, HGO, OAX, SLP, VER
<i>Selaginella popayanensis</i> Hieron.	CHIS, GRO, OAX
<i>Selaginella porphyrospora</i> A.Braun	CHIS, COL, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, OAX, PUE, SIN, SON, VER
<i>Selaginella prolifera</i> Valdespino	CHIS, GRO, OAX

Tabla 1. Continuación....

NOMBRE	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO
<i>Selaginella pulcherrima</i> Liebm.	CHIS, GRO, HGO, OAX, VER
<i>Selaginella reflexa</i> Underw.	CHIS, GRO, HGO, JAL, NL, QRO, SLP, TAM, VER
<i>Selaginella ribae</i> Valdespino	DGO, GRO, NL, TAM
<i>Selaginella rupincola</i> Underw.	AGS, CHIH, COAH, CDMX, DGO, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MOR, OAX, PUE, QRO, SLP, SIN, SON, TAM, ZAC
<i>Selaginella rzedowskii</i> Lorea-Hem.	GRO, MOR
<i>Selaginella sartorii</i> Hieron.	CHIS, CHIH, DGO, GTO, GRO, JAL, MEX, MOR, NAY, NL, OAX, PUE, SLP, SON, TAM, VER, ZAC
<i>Selaginella schaffneri</i> Hieron.	GTO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, SLP, ZAC
<i>Selaginella schiedeana</i> A.Braun	CHIS, GRO, HGO, MEX, MICH, OAX, PUE, QRO, SLP, TAM, VER
<i>Selaginella schizobasis</i> Baker	CHIS, OAX, TAB, VER
<i>Selaginella sellowii</i> Hieron.	CDMX, DGO, GTO, HGO, JAL, MEX, MOR, OAX, PUE, QRO, SLP, SIN, SON, TAM, VER, ZAC
<i>Selaginella sertata</i> Spring	CAM, CHIS, COL, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, NAY, OAX, SIN, VER
<i>Selaginella silvestris</i> Aspl.	CHIS, COL, HGO, JAL, MEX, OAX, PUE, VER
<i>Selaginella simplex</i> Baker	GRO, NAY, OAX
<i>Selaginella stellata</i> Spring	CHIS, COL, GRO, HGO, JAL, OAX, PUE, TAB, VER
<i>Selaginella stenophylla</i> A.Braun	HGO, NL, PUE, QRO, SLP, TAM, VER
<i>Selaginella steyermarkii</i> Alston	CHIS
<i>Selaginella subrugosa</i> Mickel & Beitel	OAX
<i>Selaginella tarda</i> Mickel & Beitel	COL, DGO, GRO, JAL, MEX, MICH, NAY, OAX, SIN
<i>Selaginella tenella</i> (P.Beauv.) Spring	CHIS, COL, DGO, GRO, HGO, JAL, MEX, JAL, MEX, NAY, OAX, SIN, VER
<i>Selaginella tuberosa</i> McAlpin & Lellinger	OAX
<i>Selaginella umbrosa</i> Lem. ex Hieron.	CHIS, OAX, YUC
<i>Selaginella underwoodii</i> Hieron.	CHIH, SON
<i>Selaginella viridissima</i> Weath.	CHIH, COAH
<i>Selaginella wrightii</i> Hieron.	CHIH, COAH, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, NL, OAX, PUE, QRO, SLP, SON, TAM, TLX, VER, ZAC

Bánkim O., Roskov Y., Döring M., Ower G., Hernández Robles D.R., Plata Corredor C.A., Stjernegaard Jeppesen T., Örn A., Pape T., Hobern D., Garnett S., Little H., DeWalt R.E., Ma K., Miller J., Orrell T., Aalbu R., Abbott J., Aedo C., et al. (2025). Catalogue of Life (Version 2025-01-17). Catalogue of Life, Amsterdam, Netherlands. <https://doi.org/10.48580/dgmv5>

Banks J.A. (2009). *Selaginella* and 400 million years of separation. Annual Review of Plant Biology 60: 223-238. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092851>

Berry C.M., Marshall J.E.A. (2015). Lycopsid forests in the early Late Devonian paleoequatorial zone of Svalbard. Geology 43 (12): 1043-1046. <https://doi.org/10.1130%2FG37000.1>

Cobb B., Foster L.L. (1956). *A Field Guide to Ferns and their related families: Northeastern and Central North America with a section on species also found in the British Isles and Western Europe*. Peterson Field Guides. Houghton Mifflin. 215.

Falcon-Lang H.J., Dimichele W.A. (2010). What happened to the coal forests during Pennsylvanian glacial phases? Palaios 25(9): 611-617.

Field A.R., Testo W., Bostock P.D.B., Holtum J.A.M., Waycott M. (2016). Molecular phylogenetics and the morphology of the Lycopodiaceae subfamily Huperzioideae supports three genera: *Huperzia*, *Phlegmariurus* and *Phylloglossum*. Molecular Phylogenetics and Evolution 94: 635-657.

- Fuentes-Jacques L.J., Hanson-Snortum P., Hernández-Ortiz V., Díaz-Castelazo C., Mehlreter K. (2022). A global review and network analysis of phytophagous insect interactions with ferns and lycophytes. *Plant Ecology* 223(1): 27-40. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01187-5>
- Garrienne P., Cascales-Minana B., Prestianni C., Steemans P., Cheng-Sen L. (2018). *Lilingostrobus chaloneri* gen. et sp. nov., a Late Devonian woody lycopsid from Hunan, China. *PLoS ONE* 13 (7). e0198287. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198287>
- Gensel P.G. (1992). Phylogenetic Relationships of the Zosterophylls and Lycopsids: Evidence from Morphology, Paleoecology, and Cladistic Methods of Inference. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79(3): 450-473. <https://doi.org/10.2307/2399750>
- Gensel P.G., Berry C.M. (2001). Early lycophyte evolution. *American Fern Journal* 91(3): 74-98.
- González-Martínez A. (2024). Descripción y Apuntes Taxonómicos de *Selaginella* subg. *Lepidophyllae*, con Énfasis en el Noreste de México [Tesis de Licenciatura]. Facultad de Ciencias Biológicas – Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Hall C., Knuth M. (2019). An Update of the Literature Supporting the Well-Being Benefits of Plants: A Review of the Emotional and Mental Health Benefits of Plants. *Journal of Environmental Horticulture* 37(1): 30-38. <https://doi.org/10.24266/0738-2898-37.1.30>
- Illana-Esteban C. (2007). Etnobotánica de los helechos del género *Lycopodium*. *Quercus* 256: 24-27.
- Jermy A.C. (1990a). *Selaginellaceae*. En Kubitzki K. y Green, P. S. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants – Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag. 39-45.
- Jermy A.C. (1990b). *Isoetaceae*. En Kubitzki K. & Green, P. S. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants – Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag. 26-31.
- Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E., Stevens P., Donoghue M.J. (2015). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach* (3a ed.). Sinauer Associates, Inc. 611 pp.
- Kenrick P., Crane P.R. (1997). *The Origin and Early Diversification of Land Plants: a Cladistic Study*. Smithsonian Books. 441 pp
- Klaus K. V., Schulz C., Bauer D.S., Stützel T. (2017). Historical biogeography of the ancient lycophyte genus *Selaginella*: early adaptation to xeric habitats on Pangea. *Cladistics* 33: 469-480. <https://doi.org/10.1111/cla.12184>
- Looy C.V., van Konijnenburg-van, Cittert J.H.A., Duijnste I.A.P. (2021). Proliferation of Isoëtalean Lycophytes During the Permo-Triassic Biotic Crises: A Proxy for the State of the Terrestrial Biosphere. *Frontiers in Earth Science* (9): 55. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.615370>
- Madrigal-González D., Bedolla-García B.Y. (2021). Fascículo 220 - Familia Selaginellaceae. En Rzedowski J., Hernández-Ledesma, P. (eds.) *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología, A. C. 10 pp.
- Mickel J.T., Beitel J. (1988). *Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico*. *Memories of the New York Botanical Garden* Vol. 46. The New York Botanical Garden. 1054 pp.
- Mickel J.T., Smith A.R. (2004). *The Pteridophytes of Mexico*. *Memories of the New York Botanical Garden* Vol. 88. The New York Botanical Garden. 568 pp.
- Morris J.L., Puttick M.N., Clark J.W., Donoghue P.C. (2018). The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115 (10): E2274-E2283. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Øllgaard B. (1990). *Lycopodiaceae*. En Kubitzki K. y Green P.S. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants – Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag. 31-39.
- Patiño-Siciliano A. (2021). Fascículo 224 - Familia Isoëtaceae. En Rzedowski J., Hernández-Ledesma P. (eds.) *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología, A. C. 10 pp.
- Perez-Lamarque B., Laurent-Webb L., Bourceret A., Maillet L., Bik F., Cartier D., Labolle F., Holveck P., Epp D., Selosse M.A. (2022). Fungal microbiomes associated with Lycopodiaceae during ecological succession. *Environmental Microbiology Reports*: 1-10. <http://dx.doi.org/10.1111/1758-2229.13130>
- PPG I (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54 (6), 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Santos-Reginaldo F.P., de Matos-Costa I.C., Brandt-Giordani R. (2020). Selaginellaceae: traditional use, phytochemistry and pharmacology. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 19(3): 247-288. <https://blacpma.mse-editions.cl/index.php/blacpma/article/view/44/38>
- Spencer V., Nemec-Venza Z., Harrison C.J. (2020). What can lycophytes teach us about plant evolution and development? Modern perspectives on an ancient lineage. *Evolution & Development* 23(3): 174-196. <https://doi.org/10.1111/ede.12350>
- Steward W.N., Rothwell G.W. (1993). *Paleobotany and The Evolution of Plants* (2a ed.). Cambridge University Press.
- Tejeros-Díez J.D. (2019). Fascículo 211 - Familia Lycopodiaceae. En Rzedowski J., Hernández-Ledesma P. (eds.) *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología, A. C. 23 pp.
- Thomas B.A., Cleal C.J. (2018). Arborescent lycophyte growth in the late Carboniferous coal swamps. *New Phytologist* 218(3): 885-890. <https://doi.org/10.1111/2Fnp.14903>
- Villaseñor J.L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Weststrand S., Korall P. (2016). A subgeneric classification of Selaginella (Selaginellaceae). *American Journal of Botany* 103 (12): 2160-2169. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600288>
- Wilkström N., Larsén E., Khodabandeh A., Rydin C. (2022). No phylogenomic support for a Cenozoic origin of the “living fossil” *Isoetes*. *American Journal of Botany* 110(1): e16108. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16108>
- Wood D., Besnard G., Beerling D.J., Osborne C.P., Christin P.A. (2020). Phylogenomics indicates the “living fossil” *Isoetes* diversified in the Cenozoic. *PLoS ONE* 15(6): e0227525. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227525>