

**DESCRIPCIÓN MORFOGÉNICA DE
GAMETÓFITOS Y ESPORÓFITOS
JÓVENES DE *Pleopeltis astrolepis*
(LIEBM.) FOURNIER
(POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE).**

**MORPHOGENIC DESCRIPTION OF
GAMETOPHYTE AND SPOROPHYTE
OF *Pleopeltis astrolepis* (LIEBM.) FOURNIER
(POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE).**

Herrera–Soriano, A.; M. L. Arreguín–Sánchez, J. L. Meza-Padilla, L. Á. Lepe- Becerra, y R. Fernández-Nava.

DESCRIPCIÓN MORFOGÉNICA DE GAMETÓFITOS Y ESPORÓFITOS JÓVENES DE *Pleopeltis astrolepis* (LIEBM.) FOURNIER (POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE).

MORPHOGENIC DESCRIPTION OF GAMETOPHYTE AND SPOROPHYTE OF *Pleopeltis astrolepis* (LIEBM.) FOURNIER (POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE).

DESCRIPCIÓN MORFOGÉNICA DE GAMETÓFITOS Y ESPORÓFITOS JÓVENES DE
Pleopeltis astrolepis (LIEBM.) FOURNIER (POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE)*

MORPHOGENIC DESCRIPTION OF GAMETOPHYTE AND SPOROPHYTE OF
Pleopeltis astrolepis (LIEBM.) FOURNIER (POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE)*

A. Herrera-Soriano

Instituto Politécnico Nacional, CECYT 11 “Wilfrido Massieu” Av. de los Maestros N° 217, Colonia Casco de Santo Tomas, México. Distrito Federal CP 11340.

M. L. Arreguín-Sánchez

Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Plan de Ayala y Carpio, Colonia Santo Tomás, México. Distrito Federal CP 11340.

J. L. Meza-Padilla

L. Á. Lepe-Becerra

Instituto Politécnico Nacional, CECYT 5 “Benito Juárez García” Emilio Dondé No. 1, Colonia Centro, México. Distrito Federal.

R. Fernández-Nava

Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Plan de Ayala y Carpio, Colonia Santo Tomás, México. Distrito Federal CP 11340.

*Proyecto apoyado por la Dirección de Estudios de Posgrado del Instituto Politécnico Nacional, clave 20170731

Herrera-Soriano, A.; M. L. Arreguín-Sánchez, J. L. Meza-Padilla, L. Á. Lepe-Becerra, y R. Fernández-Nava

DESCRIPCIÓN MORFOGÉNICA DE GAMETÓFITOS Y ESPORÓFITOS JÓVENES DE *Pleopeltis astrolepis* (LIEBM.) FOURNIER (POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE). MORPHOGENIC

DESCRIPTION OF GAMETOPHYTE AND SPOROPHYTE OF *Pleopeltis astrolepis* (LIEBM.) FOURNIER (POLYPODIACEAE-POLYPODIIDAE).

POLIBOTÁNICA

Instituto Politécnico Nacional

Núm. 46: 141-153. Julio 2018

DOI:

10.18387/polibotanica.46.9

RESUMEN: Se analiza y describe el desarrollo morfogénico de los gametófitos y esporófitos de *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) Fourn. Es una especie epífita que se distribuye desde México hasta Brasil, el ejemplar se recolectó en San Bartolo Tutotepec, en el estado de Hidalgo, a una altitud de 1,000 m. en un bosque mesófilo de montaña. Las esporas se sembraron en frascos de vidrio con sustratos naturales, uno de ellos en maquique (fibras del tallo de *Cyathea* sp.) y otro en tierra de hoja (comprada en Xochimilco para plantas de jardín).

Se elaboraron frascos germinadores para la siembra de las esporas, al tomar las muestras se apreció que la germinación de las mismas se realizó dentro de los esporangios, el desarrollo del gametófito fue tipo *Drynaria*; en ambos sustratos se obtuvieron gran cantidad de esporófitos. Los prótalos tuvieron forma cordada a cordada-lobulada y fueron bisexuados. Los gametangios se desarrollaron a los 240 días en maquique y a los 330 días en tierra de hoja. Se discuten aspectos ecológicos de las diferencias en el desarrollo.

Palabras claves: desarrollo de gametófitos y esporófitos, hábitat, helechos epífitos, prótalos bisexuales, sustratos naturales.

ABSTRACT: We analyzed and described the morphogenetic development of gametophyte and sporophyte of *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) Fourn. It is an epiphyte species that is distributed from Mexico to Brazil, the specimen was collected in a cloud forest at San Bartolo Tutotepec in the state of Hidalgo, at an altitude of 1,000 meters. The spores were sown in glass franks with natural substrates, some with maquique (fibers of the stem of *Cyathea* sp.) and another in plant litter (bought in Xochimilco for garden plants).

The germination takes place within the sporangia. The gametophyte development was *Drynaria* type in both substrates, a lot of sporophytes were obtained. The gametophytes were chordate to chordate-lobed shaped and prothallus bisexual. The gametangia were developed in 240 days in maquiue and 330 days in plant litter. Ecological aspects of the differences in development are discussed.

Key words: gametophytes and sporophytes development, habitat, epiphytic ferns, prothallus bisexual, natural substrates.

INTRODUCCIÓN

(Mickel, J. & Smith, 2004) mencionan que México tiene una alta riqueza de licofitas y helechos compuesta por 124 géneros y 1,008 especies. (p. 1). Autores como (Christenhusz, Zhang, & Schneider, 2011) consideran que a nivel mundial se presentan 45 familias y 280 géneros (p. 8) siendo una de las familias más numerosas las Polypodiaceae con 64 géneros (p. 18-19). (Moran, 1995) indica “que las Polypodiaceae es una familia grande y diversa no puede ser definida por la presencia de una sola característica. Sin embargo, varias características están muy relacionadas; por ejemplo, numerosas especies tienden a presentar rizomas rastreros, escamosos, dorsiventrales, con hojas dispuestas en dos series en la superficie dorsal. Las hojas están articuladas a filopodios cortos y caen en la madurez sin dejar rastro. Los soros son a menudo amplios y redondeados con esporas monoletes”. (p. 333). De acuerdo con (Mickel, J., & Beitel, 1988), p. 8-9 y (Mickel, 1992), p. 128-129 dividen a la familia Polypodiaceae en dos subfamilias: Polypodioideae con los géneros *Campyloneurum*, *Niphidium*, *Plecuma*, *Phlebodium* y *Polypodium* y la Pleopeltoideae con *Pleopeltis* y *Microgramma*, además se incluye a *Pleopodium* constituido por híbridos de *Polypodium* x *Pleopeltis*. (Christenhusz et al., 2011) dividen a la familia en cinco subfamilias considerado al género *Pleopeltis* en Polypodioideae (p. 18-19).

(Reyes-Jaramillo, I., Pérez-García, & Mendoza-Ruiz, 2003) indican que “*Pleopeltis* comprende helechos epífitos con hojas simples o pinnatífidas. Es esencialmente un género americano, la mayoría de las especies se encuentran en México, por lo que podría pensarse que ha sido un centro de diversificación importante” (p. 321). (Mickel, J. & Smith, 2004) citan para México a *P. angusta*, *P. astrolepis*, *P. conzattii*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*, *P. mexicana*, *P. polylepis* y *P. revoluta*. Los taxones se encuentran en altitudes desde los 150 hasta los 3100 m en zonas abiertas de las selvas altas perennifolias y bosques templados de *Quercus* (p. 368-469).

(Smith, A. R. & Tejero-Díez, 2014) encontraron evidencias provenientes de estudios morfológicos, citológicos y de secuenciación de genes en *Polypodiaceae* que proporcionaron información que implicaba que el género *Pleopeltis* requería redefinirlo con el propósito de incluir otros géneros y especies de la familia que presentan escamas peltadas en las hojas tales como algunas secciones de *Polypodium* y taxones de *Dicranoglossum*, *Microphlebodium*, *Neurodium* y *Pseudocolysis*. Después de revisar todas las especies de Polypodiaceae y de acuerdo con las evidencias morfológicas, los autores mencionados, reconocieron que varios taxones de los grupos antes referidos pertenecen a *Pleopeltis*. Con la redefinición de *Pleopeltis*, ahora comprende 90 especies. En particular *P. astrolepis* es un taxón que no sufrió cambios nomenclaturales (p. 45-48).

ANTECEDENTES

Entre las publicaciones que aportan datos relacionados con la fase sexual del género *Pleopeltis* destacan, (Atkinson, 1964) mencionando el tipo de desarrollo protálico tipo Kaulinia para la subfamilia Pleopeltidoideae (p. 184). (Bhattacharyya, A. K. & Sen,

1992) mencionan los tiempos de desarrollo de cuatro especies de *Pleopeltis* desde el inicio del filamento, del meristemo para formar la escotadura, la formación de los tricomas, además de anteridios y arquegonios (p. 71). (Hooper, A. E. & Haufler, 1997) estudiaron la diversidad genética y la reproducción de seis taxones de *Pleopeltis* (Polypodiaceae) encontrando altos niveles de polimorfismo en las poblaciones y bajas tasas de autofecundación (p. 1668-1672). (Reyes-Jaramillo, I., Pérez-García, & Mendoza-Ruiz, 2003) mencionan como tipos de germinación *Vittaria* y *Pleopeltis*, con gametófitos de forma cordada, unisexuales o bisexuales sin la formación de esporófitos (p. 321). (Viviani, D., Santos, M. & Randi, 2009) describen la formación de esporófitos en cultivo de la especie *Pleopeltis lepidopteris* (p. 739).

La justificación de este estudio se basa en las observaciones realizadas por este grupo de trabajo durante salidas al campo por más de 10 años en sitios como el Valle de México, el estado de Hidalgo y el estado de Morelos, donde paulatinamente se aprecia la desaparición o reducción de varias poblaciones de especies de helechos epífitos, debido posiblemente al cambio climático y/o a la contaminación que ocurre en varias zonas debido a asentamientos humanos y a la construcción de corredores industriales, razón por la cual, el propósito del presente estudio es describir el desarrollo morfogénico de los gametófitos y de los esporófitos de *Pleopeltis astrolepis* en condiciones de cultivo en dos sustratos naturales (maquique y tierra de hoja) como una forma de conocer la biología reproductiva de esta especie y su eventual cultivo o reintroducción.

MATERIALES Y MÉTODO

Los esporófitos de los cuales se tomaron las esporas para el seguimiento del desarrollo morfogénico se muestran en (Lámina 1, Fig. 12), en el sitio de recolecta se presentó como planta epífita. (Mickel, J. & Smith, 2004) indican que se distribuye en Estados Unidos de América (Florida), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Grandes Antillas, Guatemala, Guyana Francesa, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Perú, Trinidad y Tobago, Venezuela. En México se ha recolectado en los estados de Campeche, Chiapas, Coloma, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz y Yucatán (p. 470-471).

La colecta se realizó en el municipio de San Bartolo Tutotepec, en el estado de Hidalgo en las coordenadas 20° 40'12" de latitud Norte 98° 20'09" de longitud Oeste, a una altitud de 1,000 m en un bosque mesófilo de montaña. Los helechos se recolectaron el 18 de septiembre de 2001, son plantas epífitas que crecen sobre tallos de encinos (*Quercus*) y se tuvo especial cuidado de que estos ejemplares fueran fértiles y presentaran los soros maduros. En sobres de papel blanco se colocaron muestras de láminas foliares con soros y además se recolectó un ejemplar completo de la planta que se herborizó. El ejemplar de referencia se encuentra depositado en el Herbario (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional y se identificó con literatura especializada como la de (Smith, 1981); (Mickel, J., & Beitel, 1988) p. 284-289; p. 339-343; (Moran, 1995) p. 346-349 y (Mickel, J. & Smith, 2004) p. 467-475.

El material recolectado se colocó en sobres de papel blanco y se dejaron durante 15 días en un lugar seco y oscuro. Posteriormente se realizó la siembra según la técnica de (Montoya-Casimiro, M. C., Álvarez-Varela, R., Pérez-Hernández, S., & Arreguín-Sánchez, 2000), para ello se utilizaron frascos de vidrio de 150 ml, en los cuales se depositó una capa de piedra de río, barro molido, un círculo de mosquitero y encima de este, a cinco frascos se les colocó maquique molido y a otros cinco tierra de hoja. Posteriormente en cada frasco se sembró 0.2 g de esporas y los frascos germinadores se cubrieron con una bolsa de plástico sujeta con alambre de cobre. De los cinco frascos de cada sustrato donde se propagaron las esporas, en cuatro de ellos se tomaron muestras

del desarrollo morfogénico y uno quedó como testigo. Cada 15 días se tomaron muestras y se elaboraron preparaciones permanentes fijando las estructuras en formol al 2% por 48 hrs, posteriormente se tiñeron con safranina, el montaje se realizó con una mezcla de maíz-agua 1:1 y trazas de fenol y se sellaron con barniz transparente, las laminillas se etiquetaron (p. 328-330). Con esta serie de preparaciones se realizó el seguimiento del desarrollo morfogénico llevando una bitácora.

El experimento se suspendió una vez que los esporófitos tenían alrededor de 5 cm de altura. Con base en las preparaciones fijas se describieron las diferentes etapas del desarrollo, las medidas que se citan en las descripciones corresponden a las mínimas y máximas y entre paréntesis el promedio entre estos extremos (no tratándose de media estadística). Para la toma de fotomicrografías se eligieron las mejores preparaciones que se tomaron en un microscopio compuesto xiophot 1 Zeiss, con cámara digital ZVS-47DE y estereoscópico Stemi SAV- Zeiss con cámara digital SONY DXC ISIA (640x 480 líneas) y el programa de captura y procesamiento de imágenes KS-400 ZEISS.

RESULTADO

Esporas: Son de color café claro, monoletes, de forma elipsoidal de 40(42)57 μm de largo, por 25.3(35.6)42.2 μm de profundidad, exina es de 5.1 μm de grosor, nexina de 1 μm , sexina de 2.3 μm y perina de 1.8 μm de grosor, ornamentación granular a verrugada. (lám. 1, fig. 1).

Germinación y fase filamentosa: Las esporas se sembraron el 29 de abril del 2002 y las primeras etapas de la germinación comenzaron a los 15 días después de la siembra, momento en que se veían células que iban emergiendo de la cabeza del esporangio, esto se continuó observando hasta los 36 días en maqui que y 52 días en tierra de hoja, posteriormente se apreciaron filamentos constituidos de 7 a 10 células, cada filamento midió entre 170(261.8)527 μm de largo. Los filamentos presentaron rizoides unicelulares hialinos, que midieron 93.5(102)127.25 μm de largo, los cuales se extrajeron de los esporangios para la observación (lám. 1, fig. 2).

Gametófito joven, fase espatulada o fase laminar: Esta etapa se consideró cuando aún no se termina de formar la escotadura del prótalo. El desarrollo correspondió al tipo *Drynaria* descrito por (Nayar, B.K., & Kaur, 1971), p. 340-341. Se obtuvo a los 106 días en maqui que y a los 149 días en tierra de hoja, los gametófitos midieron 56(68.2)120 μm de largo por 25(28.7)42.5 μm de ancho, se observan numerosos rizoides unicelulares, hialinos y cortos distribuidos hacia la parte proximal de los prótalos de 17(28)34 μm de largo (lám. 1, fig. 3). En esta etapa comienza una gran actividad celular hacia el extremo distal donde se empiezan a diferenciar las células del meristemo.

Gametófito adulto o cordado: Esta fase se consideró cuando se tiene bien diferenciada la escotadura formando un gametófito cordado. Para este mismo periodo se encontraron gametófitos en distintas etapas de desarrollo de 0.8(1.2)1.5 mm de largo por 0.9(2)3 mm de ancho (lám. 1, fig. 4). La escotadura midió en promedio de 0.3 mm de ancho (fig. 5) y en el margen se apreció la formación de tricomas glandulares evidentes formados por dos células (lám. 1, fig. 6). Los rizoides fueron más largos, delgados y abundantes. Esta etapa se encontró a los 240 días en maqui que y en tierra de hoja a los 300 días.

También se localizaron gametófitos cordados-lobulados (lám. 1, fig. 7) formados por 2 a 6 lóbulos, midieron de 1.1(1.3)1.6 mm de largo por 1(3)4 mm de ancho, presentaron tricomas glandulares, marginales constituidos por dos células. Los rizoides son numerosos, hialinos y unicelulares. En ambos gametófitos cordados y cordados-lobulados se presentaron gametangios.

Gametangios: Se diferenciaron en la porción central del prótalo que comenzó a engrosarse formando un cojinete en donde fue posible observar rizoides y gametangios. En la zona cercana a la escotadura se apreciaron arquegonios y hacia los rizoides los anteridios (lám. 1, fig.8).

Anteridios: Se formaron a partir de los 240 días en maquiue y a los 330 días en tierra de hoja, son de forma esférica, de 42 μm de diámetro, por cada anteridio se localizaron de 18 a 35 anterozoides maduros (lám. 1, fig. 9). Se distribuyen de la zona de los rizoides, hacia el margen del gametófito.

Arquegonios: Se observaron arquegonios maduros a partir de los 240 días en maquiue y a los 330 en tierra de hoja, son de forma elíptica a ovalada, midieron 46 μm de largo por 39 μm de ancho (lám.1, fig. 10). Se distribuyeron de la parte central hacia la escotadura del gametófito. Los anteridios y arquegonios se mezclan en la parte central de los prótalos. Se pudieron contar de 5 a 13 arquegonios por gametófito, encontrando muchos más anteridios.

Esporófito: Los primeros esporófitos emergieron a los 341 días en maquiue y en tierra de hoja a los 400 días, encontrándose aun restos del gametófito. Por cada prótalo se obtuvieron uno o dos esporófitos que midieron de 9(13.5)16 mm de largo por 1(1.3) 2 mm de ancho, la lámina es entera, con un pecíolo muy corto que es un rasgo característico de la especie, venación dicotómica y presencia de escamas (lám. 1, fig. 11). En la lámina 1, figura 12 derecha se muestra el esporófito adulto recolectado en el campo del cual se obtuvieron las muestras de las esporas.

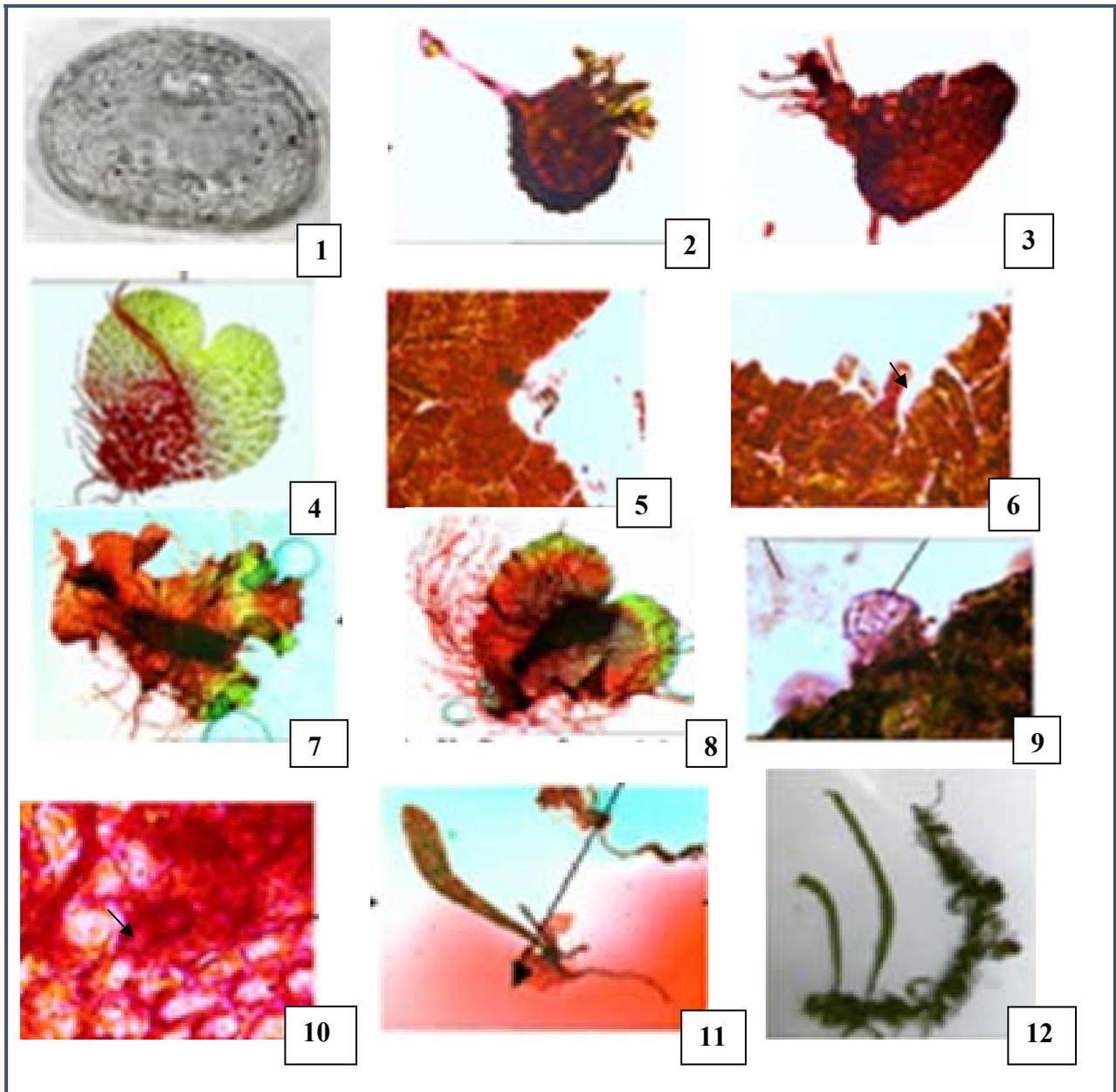
DISCUSIÓN

Se elaboró el cuadro 1 que compara los resultados de este trabajo con los datos de la bibliografía consultada. Con base en este cuadro se encontró que en todas las especies las esporas son monoletes, el tipo de ornamentación presente fue la lisa, granulosa, verrugada o tuberculada. El tiempo de germinación se presentó entre los 5 y los 15 días dependiendo de los taxones y el medio de cultivo o sustrato. El menor tiempo de germinación se obtuvo en *Pleopeltis percusa* en medio de Moore y el mayor tiempo en *P. astrolepis* en sustratos de tierra de hoja y maquiue. Los tipos de germinación citados fueron el Pleopeltis y Vittaria. El número de células del filamento varió de 2-3 hasta 7-10.

La fase laminar o gametófito joven se obtuvo a partir de los 9 y hasta los 149 días (cuadro 1). Los gametófitos adultos o cordados se obtuvieron entre los 30 y 60 días en esporas cultivadas en medios nutritivos de Thompson modificado por Klekowski, medio de Moore y medio de Mohr modificado. Esta misma fase de desarrollo se inició entre los 240 y 300 días en la especie de estudio, la primera fecha en maquiue y la segunda en tierra de hoja.

La forma de los prótalos varió según los taxones de cordado-espátulado, cordado-alargado, cordado-reniforme, cordado y cordado-lobulado, en la especie de estudio se encontraron los cordados y cordados-lobulados. Los tipos de desarrollo protálico citados para los taxones del cuadro 1 fueron Drynaria y Ceratopteris y en este trabajo fue tipo Drynaria.

En varias especies (cuadro 1) se describe la presencia de tricomas en el margen del gametófito y en cuanto a la sexualidad se han encontrado tres variantes: bisexuados, unisexuados femeninos y masculinos, y unisexuados solo femeninos. En el presente trabajo los prótalos fueron bisexuados y con tricomas marginales.



LAMINA 1. Etapas del desarrollo morfológico de *P. astrolepis*: 1. Espora. 2. Esporangio con esporas en germinación emergiendo los filamentos. 3. Gametófito joven o fase espatulada. 4. Gametófito maduro o cordado. 5. Detalle de la escotadura. 6. Tricoma glandular del margen del gametófito. 7. Gametófito cordado-lobado bisexuado. 8. Gametófito cordado bisexuado. 9. Anteridio con anterozoides. 10. Arquegonio. 11. Esporófito joven con restos de gametófito. 12. Esporófito adulto que sirvió de base para el estudio morfológico.

La formación de gametangios masculinos según las especies del cuadro 1 fue a partir de los 27 y hasta los 330 días y los femeninos de los 34 a los 330 días. El desarrollo de los esporófitos jóvenes se menciona solo en *P. lepidopteris* cuyas esporas se cultivaron en medio de Mohr modificado y se obtuvieron entre los 283 y 343 días. En el presente trabajo se desarrollaron en maqui que a los 341 días y en tierra de hoja a los 400 días, obteniéndose gran cantidad de esporófitos en ambos sustratos, por lo que es la segunda especie de *Pleopeltis* en que se producen esporófitos bajo condiciones de cultivo.

La posible explicación de que esta planta se haya desarrollado 60 días más rápido en maqui que en tierra de hoja, podría deberse a que es una planta recolectada en un bosque mesófilo de montaña y además es epífita. El tipo de vegetación donde existe este elemento es en este tipo de vegetación debido a la presencia de helechos arborescentes, y es sabido que el maqui es el material idóneo para plantas epífitas, razones por las que se considera que el desarrollo del esporófito fue más rápido en este sustrato.

Al comparar los datos de *P. astrolepis* descritos por (Bhattacharyya, A. K. & Sen, 1992), p. 71; (Reyes-Jaramillo, I., Pérez-García, & Mendoza-Ruiz, 2003), p. 325 y los obtenidos en el presente trabajo se encontraron varias diferencias: los autores antes citados mencionan tiempos de germinación de 5 a 12 días, en el presente estudio se presentó a los 15 días. El desarrollo protálicos fue más corto, entre los 11 y 45 días, en este trabajo, los periodos fueron de 106 a 149 días. La germinación de las esporas en *P. astrolepis* en este trabajo fue dentro de los esporangios, característica que no se cita en otras investigaciones. (Reyes-Jaramillo, I., Pérez-García, & Mendoza-Ruiz, 2003) mencionan que pasaron los esporangios a través de un tamiz para eliminar restos de los mismos y de hojas, para sembrar solo esporas (p. 322).

Los autores de la presente investigación consideran que esto pudo influir en la formación de los esporófitos, al permanecer las esporas en el interior de los esporangios en las primeras etapas de germinación, obtienen quizás de esta forma protección contra las inclemencias ambientales y posiblemente con los restos del tapete o tejido nutricio pudieron asegurar el desarrollo de los prótalos hasta alcanzar la madurez sexual y la consecuente formación del esporófito. Es notorio que en la especie de estudio todas las esporas germinaron dentro del esporangio.

En el análisis de resultados que se muestra en el cuadro 1, *P. astrolepis* se describe con gametófitos bisexuados según (Bhattacharyya, A. K. & Sen, 1992), p. 69 y unisexuados femenino (Reyes-Jaramillo, I., Pérez-García, & Mendoza-Ruiz, 2003), p. 326; en el presente trabajo se encontraron prótalos bisexuados. La explicación a esta discrepancia de resultados puede deberse al medio o sustrato ocupado en el laboratorio, aunque al tratar de exponer estas diferencias con base en las condiciones naturales de los prótalos, quizás las respuestas están vinculadas al hábito de crecimiento epífitico de las especies de *Pleopeltis*.

Los prótalos de los helechos epífitos que crecen entre el musgo, líquenes y otras plantas vasculares situadas en troncos y ramas de los forófitos tienen interacciones intraespecíficas complejas, (Shorina, 2001), p. 164-167; (Chiou, W. L., 2002), p. 65, (Farrar, D. E., Dassler C., 2008), p. 222-230 y su existencia está ligada a los fenómenos de longevidad, multiplicación vegetativa y dioecia-alogámia (genogámia); (Ranker, 1992); (Haufler, C. H., Windman, M. D. & Rabe, 1995), p. 131, (Salazar-Aguilar, S., Arreguín-Sánchez, M. L. & Tejero-Díez, 2015), p. 36, indican que de esta forma se incrementan las oportunidades para las interacciones de poblaciones originadas de diferentes esporófitos, aunque también autores como (Andrews, 1993) observó autofecundación en *P. astrolepis* (p. 106).

Con los resultados del presente trabajo y los obtenidos a partir de la revisión bibliográfica, es posible explicar características tales como la longevidad de las esporas al continuar dentro de los esporangios, las primeras etapas de la germinación, desarrollo de los filamentos clorofílicos y la presencia de prótalos bisexuados, podrían asegurar la autofecundación, además de una

alogamia o reproducción cruzada que es la idónea para que se efectúe la recombinación genética.

Los prótalos unisexuados de *P. astrolepis* citados por (Reyes-Jaramillo, I., Pérez-García, & Mendoza-Ruiz, 2003) pueden asegurar una dioicia-alogámia (p. 326), sus resultados son semejantes a los de (Viviani, D., Santos, M. & Randi, 2009) para *P. lepidopteris* en el sentido que describen solo prótalos femeninos (p. 739) y la formación de esporófitos no apogámicos, lo que implicaría el desarrollo de un número muy reducido, de gametófitos unisexuados masculinos o bien bisexuados, y de esta forma, se promovería una fertilización cruzada. Es probable que los procesos de diferenciación sexual en los prótalos puedan estar relacionados con la autofertilización y la genogamia como lo indican (Hooper, A. E. & Haufler, 1997), p. 1668-1669 para otros taxones de Polypodiaceae epífitos.

La multiplicación vegetativa en las especies de *Pleopeltis* pudiera ocurrir a través de los rizomas. La formación de esporófitos apogámicos no se menciona en ninguno de los taxones del cuadro 1, tampoco se ha observado reproducción vegetativa de los gametófitos que es otra de las adaptaciones que se encuentran en Polypodiaceae epífitas, que es un mecanismo para asegurar la longevidad del prótalo. (Bell, 1992) asume que la apogamia se presenta como una respuesta a los medios de cultivo, aunque también puede indicar la presencia de individuos de origen híbrido o poliploides (p.S 124, S126).

(Bhattacharyya, A. K. & Sen, 1992) refieren que en *Pleopeltis* no observaron esporófitos y los arquegonios son pocos en número, muchos de ellos abortan y tienen las células del canal del cuello y célula ventral anormales; en los arquegonios normales, el cuello está doblado y obstruyen la fertilización. También existe la tendencia a producir tantos anteridios como arquegonios abortados y así, son pocos los cigotos que se producen a través de fertilización entre gametos (p. 71 y p. 74). (Hooper, A. E. & Haufler, 1997) hacen referencia a la dificultad de obtener esporófitos en condiciones de laboratorio, nunca se ha visto que produzca esporófitos en el laboratorio, incluso después de un año de crecimiento y riego regular (p. 1671). Al respecto se considera que la formación de gametangios abortivos puede presentarse en algunas etapas sexuales de algunas especies del género para evitar la autofertilización, y considerando nuevamente el microhábitat de los organismos epífitos, estos eventos podrían estar ligados a la interacción entre gametófitos vía anteridiógenos y a la transferencia de anterozoides (Dassler, 1995), p. 134-135; (Farrar, D. E., Dassler C., 2008), p. 236; (Salazar-Aguilar, S., Arreguín-Sánchez, M. L. & Tejero-Díez, 2015) p. 34 y 36).

(Nayar, B. K. & Kaur, 1969) mencionan que en la subfamilia Pleopeltoideae el desarrollo protálico es tipo Kaulinia, sin embargo, los datos obtenidos en la presente investigación y los citados en la bibliografía, indican que este tipo de desarrollo no se ha observado en las especies de *Pleopeltis* hasta ahora estudiadas (p. 182).

Finalmente, las características de desarrollo morfogénico más destacables en *P. astrolepis* son: germinación de las esporas dentro del esporangio, desarrollo protálico tipo *Drynaria*, gametófitos cordados y cordado-lobulados, bisexuados, formación de esporófitos en condiciones de laboratorio en un periodo comprendido entre 341 y 400 días y la obtención de gran cantidad de esporófitos.

Cuadro 1. Comparación del desarrollo morfogénico en diferentes especies de *Pleopeltis* (se citan en orden alfabético de las especies).

Especie	Tipo de espora	Ornamentación de la espora	Germinación (días) y tipo	Número de células del filamento	Fase laminar o gametófito joven (días)	Gametofito adulto o cordado (días)	Forma del gametofito y desarrollo protalico	Presencia de tricomas en el gametofito	Sexo del gametofito	Aparición de gametangios (días) anteridios/ arquegonios	Esporofito (días)	Medio de cultivo	Referencia bibliográfica
<i>P. angusta</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	monoete	lisas a levemente tuberculadas	7-12 Tipo Pleopeltis	2-3	7	47	cordiforme-espatulados tipo Ceratopteris	N/M	unisexual femenino	NF/47	NF	Thompson modificado por Klekowski (1969)	Reyes-Jaramillo <i>et al.</i> , (2003).
<i>P. astrolepis</i> (Liebm.) Fournier	monoete	lisas a levemente tuberculadas	7-12 Tipo Vittaria	2-5	12-45	60	cordiforme espatulado, tipo Drynaria	N/M	unisexual femenino	NF/40-130	NF	Thompson modificado por Klekowski (1969)	Reyes-Jaramillo <i>et al.</i> , (2003).
<i>P. astrolepis</i> (Liebm.) Fournier	n/m	n/m	5	N/M	11	30	cordados-alargados	Sí	bisexual	27/34	No se observa	Moore	Bhattacharya & Sen (1992)
<i>P. astrolepis</i> (Liebm.) Fournier	monoete	verrugosa y granulosa	15 germinación de las esporas dentro de los esporangios	7 a 9	106	240	cordados y cordados-lobulados, tipo Drynaria	Sí	bisexual	240/240	341	maquique	(presente estudio)
<i>P. astrolepis</i> (Liebm.) Fournier	monoete	verrugosa y granulosa	15 germinación de las esporas dentro de los esporangios	7 a 10	149	300	cordados y cordados-lobulados tipo Drynaria	Sí	bisexual	330/330	400	tierra de hoja	(presente estudio)
<i>P. crassinervata</i> (Fée) T. Moore	monoete	lisas a levemente tuberculadas	7-12 Tipo Vittaria	2-5	12-45	60	cordiforme, tipo Drynaria	N/M	unisexual, femeninos y masculinos	50-130/40-130	NF	Thompson modificado por Klekowski (1969)	Reyes-Jaramillo <i>et al.</i> , (2003).
<i>P. lepidopteris</i> (Langsd. & Fisch) de la Sota	monoete	papilado granular	15	4-7	15	45	cordiforme Tipo Drynaria	Sí	unisexual	no fueron observados anteridios/60 y 120	283 y 343	Sol. Nutritiva de Mohr (1956)	Viviani <i>et al.</i> (2009)

Cuadro 1. Conclusión.

Especie	Tipo de espora	Ornamentación de la espora	Germinación (días) y tipo	Número de células del filamento	Fase laminar o gametófito joven (días)	Gametofito adulto o cordado (días)	Forma del gametofito y desarrollo protalico	Presencia de tricomas en el gametofito	Sexo del gametofito	Aparición de gametangios (días) anteridios/ arquegonios	Esporofito (días)	Medio de cultivo	Referencia bibliográfica
<i>P. macrocarpa</i> (Willd.) Kaulf.	N/M	N/M	6	N/M	10	30	cordados-alargados	Sí	bisexuado	27/30	no se observa	Moore	Bhattacharyya y Sen (1992)
<i>P. macrocarpa</i> (Willd.) Kaulf.	monoete	lisas a levemente tuberculadas	7-12 tipo Vittaria	2-7	12-45	60	cordiforme, tipo Ceratopteris	N/M	unisexualado, femeninos y masculinos	50-130/40-130	NF	Thompson modificado por Klekowski (1969)	Reyes-Jaramillo <i>et al.</i> (2003).
<i>Pleopeltis mexicana</i> (Fée) Mickel & Beitel	monoete	lisas a levemente tuberculadas	7-12 tipo Pleopeltis	2-5	12-45	60	cordiforme espatulado, tipo Ceratopteris	N/M	unisexualado, femeninos y masculinos	50-130/40-130	NF	Thompson modificado por Klekowski (1969)	Reyes-Jaramillo <i>et al.</i> (2003).
<i>P. pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston	N/M	N/M	6	N/M	11	30	cordados-alargados	Sí	bisexuado	29/36	no se observa	Moore	Bhattacharyya y Sen (1992)
<i>Pleopeltis percusa</i> (Cav.) Hook.	N/M	N/M	5	N/M	9	30	cordados-alargados	Sí	bisexuado	27/30	no se observa	Moore	Bhattacharyya y Sen (1992)
<i>P. polylepis</i> (Roemer ex Kunze) T. Moore	monoete	lisas a levemente tuberculadas	7-12 tipo Vittaria	2-4	12-45	60	cordiforme reniforme, tipo Drynaria	N/M	unisexualado femenino	NF/40-130	NF	Thompson modificado por Klekowski (1969)	Reyes-Jaramillo <i>et al.</i> (2003).
<i>P. revoluta</i> (Spreng. ex Willd.) A. R. Smith	monoete	lisas a levemente tuberculadas	7-12 tipo Vittaria	2-4	N/M	N/M	cordiforme, tipo Drynaria	N/M	unisexualado femenino	NF/40-130	NF	Thompson modificado por Klekowski (1969)	Reyes-Jaramillo <i>et al.</i> (2003).

N/M No se menciona; NF no se forman.

CONCLUSIONES

Al comparar los datos del desarrollo morfogénico de *P. astrolepis* con los de otros autores se encontraron varias diferencias con respecto al tiempo de germinación, formación de prótalos jóvenes, adultos y la sexualidad de los mismos, explicando estas discrepancias con base en las condiciones de laboratorio y en especial, a aspectos ecológicos de los prótalos de plantas epífitas.

Las características del desarrollo morfogénico de *P. astrolepis* son la germinación de las esporas dentro del esporangio, desarrollo protálico tipo *Drynaria*, gametófitos cordados y cordado-lobulados, bisexuados y formación de abundantes esporófitos entre los 341 en maquique y 400 días en tierra de hoja.

Es la segunda vez que se logra el desarrollo del esporofito de una especie de *Pleopeltis* en condiciones de cultivo.

LITERATURA CITADA

- Andrews, E. G. (1993). Autopolyploidy in *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) Fourn. (Polypodiaceae). *Amer. J. Bot. (Supplement)*, 80, 106.
- Atkinson, L. R. & A. G. S. (1964). Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. *Phytomorphology*, 14(1), 51–70.
- Bell, P. R. (1992). Apospory and apogamy: implications for understanding the plant life cycle. *Int. J. Pl. Sci.*, 53(3), 126–136.
- Bhattacharyya, A. K. & Sen, T. (1992). Structure and ontogeny of gametophytes of *Lepisorus* (J. Sm.) Ching and *Pleopeltis* Willd. *Indian Fern J.*, 9, 66–75.
- Chiou, W. L., F. D. R. & R. T. A. (2002). The mating systems of some epiphytic Polypodiaceae. *Amer. Fern J.*, 92(65–79).
- Christenhusz, M. J. M., Zhang, X. C., & Schneider, H. (2011). A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa*, 19, 7–54. <https://doi.org/10138/28042>
- Dassler, C. L. (1995). *Significance of gametophyte form in tropical, epifitic ferns*. Ph. D. Dissertation. Retrieved from <http://lib.dr.iastate.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=11773&context=rtid>
- Farrar, D. E., Dassler C., W. J. E. & S. C. (2008). *Gametophyte ecology*. En: Ranker, T. A. & Haufler C. H. (ed.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press.
- Haufler, C. H., Windman, M. D. & Rabe, E. W. (1995). Reticulate evolution in the *Polypodium vulgare* complex. *Syst. Bot.*, 20, 89–109.
- Hooper, A. E. & Haufler, C. H. (1997). Genetic diversity and breeding system in a group of neotropical epiphytic fern (*Pleopeltis*; Polypodiaceae). *Amer. J. Bot.*, 84, 1664–1674.
- Mickel, J., & Beitel, J. M. (1988). Pteridophyte Flora of Oaxaca, México. *N.Y. Bot. Gard.*, (46).
- Mickel, J. & Smith, A. R. (2004). The Pteridophytes of Mexico. *Mem. New York Bot. Gard*, 88, 1–1054. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300094942>
- Mickel, J. T. (1992). *Pteridophytes*. In: McVaugh, R. (W. R. Anderson, gen. ed.). *Flora Novogaliciana. A descriptive account of the vascular plants of Western México*. (R. McVaugh, Ed.). Ann Arbor: The University of Michigan Herbarium.
- Montoya-Casimiro, M. C., Álvarez-Varela, R., Pérez-Hernández, S., & Arreguín-Sánchez, M. L. (2000). Ciclos biológicos de *Blechnum occidentale* L. var. *occidentale* (Blechnaceae-Pteridophyta) y *Thelypteris resinifera* (Desv.) Proctor (Thelypteridaceae-Pteridophyta). *An. Esc. Nac. Biol., Méx.*, 46(3), 317–319.

Recibido:
9/agosto/2017

Aceptado:
18/enero/2018

- Moran, R. C. (1995). *Pleopeltis*. En: *Psilotaceae a Salviniaceae*. (S. Davidse, G., Sousa, M. & Knapp, Ed.), *Flora Mesoamericana* (Vol. 1). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Nayar, B. K. & Kaur, S. (1969). Types of prothallia development in homosporous fern. *Phytomorphology*, 19(2), 179–188.
- Nayar, B.K., & Kaur, S. (1971). Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev.*, 3(3), 295–396.
- Ranker, T. A. (1992). Genetic diversity of endemic Hawaiian epiphytic ferns: implications for conservation. *Selbyana*, 13, 131–137.
- Reyes-Jaramillo, I., Pérez-García, & Mendoza-Ruiz, A. (2003). Morfogénesis de los gametofitos de especies mexicanas de *Pleopeltis* (Polypodiaceae, subfamilia Pleopeltoideae). *Rev. Biol. Trop.*, 51(2), 321–332.
- Salazar-Aguilar, S., Arreguín-Sánchez, M. L. & Tejero-Díez, J. D. (2015). Descripción del desarrollo del prótalo de tres especies corticícolas (*Polypodium colpodes* Kunze, *Polypodium arcanum* Maxon var. *bakerii* (Daven.) Mickel et Tejero y *Phlebodium inaequale* T. Moore (Polypodiaceae-Polypodiophyta). *Polibotánica*, 39, 21–48.
- Shorina, N. I. (2001). Population biology of gametophytes in homosporous Polypodiophyta. *Russ. J. Ecol.*, 32, 164–169.
- Smith, A. R. & Tejero-Díez, J. D. (2014). *Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties. *Botanical Sciences*, 92(1), 43–58.
- Smith, A. R. (1981). *Flora of Chiapas. Part. 2. Pteridophytes*. (D. E. Breedlove, Ed.). San Francisco, California: California Academy of Sciences.
- Viviani, D., Santos, M. & Randi, A. M. (2009). Desenvolvimento inicial de *Pleopeltis lepidopteris* (Polypodiaceae-Polypodiopsida). *Rodriguésia*, 60(4), 735–746.