

**DESCRIPCIÓN DEL DESARROLLO DEL PROTALO DE TRES ESPECIES CORTICÍCOLAS (*POLYPODIUM COLPODES* KUNZE, *POLYPODIUM ARCANUM* MAXON VAR. *BAKERII* (DAVEN.) MICKEL ET TEJERO Y *PHLEBODIUM INAEQUALE* T. MOORE (POLYPODIACEAE-POLYPODIOPHYTA)**

**DESCRIPTION OF THE DEVELOPMENT OF THE PROTHALLUS OF THREE CORTICOLOUS SPECIES (*POLYPODIUM COLPODES* KUNZE, *POLYPODIUM ARCANUM* MAXON VAR. *BAKERII* (DAVEN.) MICKEL ET TEJERO AND *PHLEBODIUM INAEQUALE* T. MOORE (POLYPODIACEAE-POLYPODIOPHYTA)**

**Sandra Salazar-Aguilar<sup>1</sup>, María de la Luz Arreguín-Sánchez<sup>2</sup>,  
y José Daniel Tejero-Díez<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Facultad de Estudios Superiores, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios núm. 1, col. Los Reyes, Iztacala, Tlanepantla, Estado de México, CP 54090.

<sup>2</sup>Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Departamento de Botánica, Instituto Politécnico Nacional. Plan de Ayala y Prolongación Carpio, col. Santo Tomás, México DF, CP 11340.  
Becaria de COFAA del IPN. Correo electrónico: luzma1950ipn@gmail.com

**RESUMEN**

Se analiza y describe la morfología de la fase sexual de *Polypodium colpodes* Kunze, *P. arcanum* Maxon var. *bakerii* (Daven.) Mickel et Tejero y *Phlebodium inaequale* T. Moore. Se trata de especies epífitas obligadas las dos últimas y facultativa la primera. Los tres taxones comunes en las montañas de México, se recolectaron en la sierra de Iqualatlaco en el estado de Guerrero, México. Las esporas de cada especie se sembraron en frascos de vidrio con sustratos naturales, uno de ellos a base de fibra de maquique (*Cyathea* sp.) y otro en tierra de hoja. La germinación de los tres taxones fue de tipo *Vittaria*; el desarrollo del gametófito tipo *Drynaria* en maquique para las tres especies y tipo *Drynaria* y *Adiantum* para *P. colpodes* y *P. arcanum* en tierra de hoja. *Ph. inaequale* no prosperó en este sustrato.

En las especies y los sustratos se presentaron diversas formas de los gametófitos. El desarrollo de los arquegonios se pudo observar en las tres especies, mientras que los anteridios sólo se apreciaron en *Ph. inaequale* (maquique). El desarrollo de los gametófitos de *P. arcanum* var. *bakerii* comenzó a los 177 días en maquique y a los 77 días en tierra. En *Ph. inaequale* se observaron los prótalos a los 366 días en maquique y en tierra de hoja no se desarrolló. El ciclo en *P. colpodes* desde la formación de las primeras fases de la germinación hasta el esporófito en maquique tardó 331 días y en tierra 270, los esporófitos en *P. colpodes* fueron abundantes en tierra y escasos en maquique. En las tres especies se presentó un desarrollo asexual de los gametófitos. Se discuten aspectos ecológicos de las diferencias en el desarrollo.

**Palabras claves:** esporas, desarrollo de gametófitos, desarrollo de esporófitos, sustratos naturales, hábitat.

**Key words:** spores, gametophyte development, sporophyte development, natural substrates, habitat.

### ABSTRACT

We analyze and describe the morphology of the sexual phase of *Polypodium colpodes* Kunze, *P. arcanum* Maxon var. *bakerii* (Daven.) Mickel et Tejero and *Phlebodium inaequale* T. Moore. They are epiphytes obligates the last two and facultative the first. The three taxa are common in the mountain of México. The specimens were collected from Sierra of Igualatlaco, Guerrero state, México. Their spores were sown in glosses franks with natural substrates, some with maquique fiber stem of *Cyathea* sp. and others in plant litter. The germination in the three species was *Vittaria*-type. The gametophyte development in maquique was *Drynaria*-type and *Adiantum*-type for *P. colpodes* y *P. arcanum* in plant litter. *Ph. inaequale* there are not development in this substrate. In the species and substrates there are different forms of gametophytes. The development of the archegonium were obtained in the three species, but the antheridia only in *Ph. inaequale* (maquique). The gametophyte development of *P. arcanum* var. *bakerii* began at 177 days in maquique and at 77 days in pant litter. *Ph. inaequale* looked at 366 days in maquique and in plant litter there are not development. The cycle of *P. colpodes* presented few sporophytes at 331 days in maquique and in plant litter at 270 days with many sporophytes. The three species presented asexual reproduction of gametophyte. Ecological aspects of the dif-ferences in development are discussed.

### INTRODUCCIÓN

Los helechos (según Christenhusz *et al.*, 2011) son un grupo de plantas que presentan tejido vascular, hojas con varias nervaduras y carecen de semillas. En la actualidad existen alrededor de 10 000 especies en el mundo y en México unas 900 (Mickel y Smith, 2004). Estas plantas crecen en diversos ambientes, pero su mayor diversidad se encuentra en el bosque mesófilo de montaña, en bosque de pino-encino y en selvas altas perennifolias (Tejero-Díez *et al.*, 1998). Conocer el ciclo sexual y su morfogénesis permite tener el conocimiento necesario para el manejo de estas plantas, ya sea para cultivo con fines comerciales o para la preservación de las especies en alguna categoría en riesgo de extinción. A su vez, puede aportar datos de interés taxonómico o ecológico.

Los pteridobiontes presentan ciclos de vida con dos fases pluricelulares independientes y distintas en forma y función, donde la gametofítica es la fase sexuada. Las esporas son estructuras microscópicas unicelulares, cuyas dimensiones oscilan desde menos de 25 a más de 100  $\mu\text{m}$ . La viabilidad de éstas y su crecimiento es un factor básico para el establecimiento exitoso de la fase esporofítica en un hábitat después de la dispersión. De acuerdo con Nayar y Kaur (1968) las esporas presentan cuatro tipos de germinación: *Osmunda*, *Vittaria*, *Anemia* e *Hymenophyllum*. La formación posterior del gametófito se realiza de diferentes

formas en los helechos isospóricos según lo señala Nayar y Kaur (1969) mencionando los tipos: *Ceratopteris*, *Kaulinia*, *Marattia*, *Osmunda*, *Aspidium*, *Adiantum* y *Drynaria*. La formación de los gametangios (anteridios y arquegonios) se realiza a partir de alguna de las células del prótalo que comienza a diferenciarse (Rodríguez-Ríos, 1973).

### ANTECEDENTES

Se conocen varios estudios morfogénicos de la fase sexuada de Polypodiaceae como los de Steil, 1921; Pickett & Thayer, 1927; Heilbronn, 1932; Rakin, 1934; Stokey, 1959; Nayar, 1961, 1962, 1964, 1968, 1969; Atkinson & Stokey, 1964, 1970; Nayar y Raza, 1970; Nayar y Kaur, 1971; Chandra, 1979; Bhattacharyya y Sen, 1992; Reyes-Jaramillo y Pérez-García, 1994. Reyes-Jaramillo *et al.*, 1996; Chiou y Farrar, 1977a, 1977b; Pérez-García *et al.*, 1998; Ramírez y Pérez-García, 1998; Monroy, 2001; Reyes-Jaramillo *et al.*, 2003; Ranker & Haufler, 2008; Vázquez-Pérez *et al.*, 2012. De los taxones estudiados en este trabajo como *Polypodium colpodes* Kunze, *P. arcanum* Maxon var. *bakerii* (Daven.) Mickel *et* Tejero (sensu Tejero-Díez y Pacheco, 2004) y *Ph. inaequale* T. Moore (= *Polypodium pleurosorum* Kunze ex Mett.) (sensu Tejero-Díez *et al.*, 2009) no se tienen antecedentes.

El interés de este estudio se realza al considerar las dificultades de posición taxonómica entre *Polypodium* y *Phlebodium inaequale* planteado por Tejero-Díez *et al.* (2009) y contribuir al conocimiento de la ecología de la colonización de forófitos de tres especies rizomatosas colonizadoras en la primera fase del ciclo de vida de esta

familia de helechos, ya que las especies seleccionadas medran en estos sustratos-ambiente en las montañas de México; una de ellas (*P. colpodes*) en forma facultativa (cortícola/rupícola) de clima semicálido y las dos restantes (*P. arcanum* y *Ph. inaequale*) cortícolas estrictas en clima templado, subhúmedos el primero y húmedo el segundo.

### MATERIAL Y MÉTODO

Los datos de campo de las especies estudiadas fueron las siguientes: *P. arcanum* var. *bakerii* se recolectó en el km 8 de Filo de Caballo hacia puerto El Gallo, sierra de Igualatlaco, municipio de Heliodoro Castillo, estado de Guerrero, México, bosque mesófilo de montaña, epífito. *P. colpodes* km. 28 Filo de Caballo hacia puerto El Gallo, sierra de Igualatlaco, municipio de Heliodoro Castillo, estado de Guerrero, México, bosque mixto de pino-encino con elementos tropicales, epipétrico. *Ph. inaequale* km 13 de Filo de Caballo hacia puerto El Gallo, sierra de Igualatlaco, municipio de Heliodoro Castillo, estado de Guerrero, México, bosque mesófilo de montaña, epífito. El material fue colectado por S. Salazar y D. Tejero-Díez con los números de registro 29412 al 29415 en octubre del 2003 y se encuentran depositados en los herbarios IZTA, ENCB.

La mayoría de los trabajos que estudian la biología de la fase sexual de los helechos se llevan a cabo bajo condiciones de cultivo en medios minerales ideales y estandarizados (por ejemplo en Polypodiaceae Chiou y Farrar, 1997; Pérez-García *et al.*, 2001 y Chiou *et al.*, 2002). Sin embargo, dado que las condiciones del sustrato en los organismos epífitos y rupícolas es

muy disímil y de carácter oligotrófico, ello generalmente afecta el desarrollo de los gametófitos (Farrar *et al.*, 2008), es posible entonces que muchos aspectos de la variabilidad natural del desarrollo del gametófito queden sin conocer. Para explorar la anterior hipótesis, este estudio pretendió describir la expresión fenotípica de la fase sexual de las dos especies de *Polypodium* y una de *Phlebodium* epífitos pretendiendo imitar el sustrato original de crecimiento de las especies seleccionadas. Para ello, se utilizaron los sustratos de tierra de hoja (a manera de un histosol de dosel) y maqui que (fibra del tallo de *Cyathea* sp.) imitando el sustrato inerte de la corteza de un forófito. Para la descripción de las esporas se midieron diez de ellas por cada especie y fueron tratadas con la técnica de Plá Dalmau (1961). Las esporas fueron sembradas con la técnica de Montoya-Casimiro *et al.* (2000), la cantidad de esporas por cada frasco fue de 0.25 g, las tinciones se realizaron con safranina acuosa de acuerdo con los tiempos y formas de la técnica citada. Las fotomicrografías se tomaron en un microscopio estereoscópico marca Stemi SV-11 Zeiss con cámara digital SONY DXC-151 A (640 x 480 a líneas) y en un microscopio óptico marca Axiophot 1 Zeiss con cámara digital ZUS-47 DE. El programa para procesarlas es KS-400 Zeiss. Las diferentes etapas del desarrollo morfogénico se ilustran con las fotomicrografías ordenadas conforme a las secuencias en que se presentaron. Las descripciones de cada una de ellas se realizaron de acuerdo con la secuencia de los eventos reproductivos. La fase gametofítica inicia con la germinación de la espora, se consideró gametófito joven cuando el talo aún no formaba la escotadura y gametófito adulto cuando apareció el meristemo que le

confiere la forma cordada. En las figuras 1, 2, 4, 5 y 7 las líneas delgadas corresponden a 60  $\mu\text{m}$  y las líneas gruesas a 1 mm.

## RESULTADOS

### Descripción del desarrollo morfogénico de *Polypodium colpodes* en maqui que (figs. 1, 3 y cuadro 3)

**Espora:** monolete, ovada, con ornamentación verrugada poco prominente, en promedio de 62.5  $\mu\text{m}$  de largo por 45.3  $\mu\text{m}$  de ancho en vista proximal, y en vista lateral de 63.2  $\mu\text{m}$  de largo por 40.5  $\mu\text{m}$  de profundidad.

**Germinación:** se presentó a los 52 días después de la siembra, fue de tipo *Vittaria* formando un ángulo de 90° con respecto al rizoide.

**Fase filamentosa:** se encontró a partir de los 52 días con seis células y a los 80 días el filamento contaba con ocho células y rizoides poco nítidos.

**Gametófitos jóvenes:** las primeras etapas se presentaron a los 80 días y la mayor abundancia entre los 164 y 177 días disminuyendo la abundancia a los 192.

**Gametófitos adultos:** esta fase se observó de los 136 a los 150 días, de los 177 a los 477 días, la mayor abundancia fue entre los 315 y 351 días. Se presentaron tricomas en el margen a partir del día 136 al mismo tiempo que se inició la formación de rizoides ventrales. Los prótalos fueron cordados, lobados, semicirculares, cordados-alados, espatulados, ovados, presentaron tricomas unicelulares en el margen, desarrollo tipo *Drynaria*.

**Tricomas:** se presentaron de los 136 a los 477 días, son unicelulares y se encuentran en el margen del gametófito. En este mismo periodo de tiempo se aprecian gran



cantidad de rizoides en la parte ventral, éstos son de diversos tamaños y en algunas de estas fases son mucho más grandes que el gametófito como ocurre desde los 269 a los 477 días. Durante los días 269, 379 y 415 coincide la presencia de arquegonios con una gran cantidad de rizoides que los protegen.

**Anteridios:** no fue posible observarlos.

**Arquegonios:** se observaron a los 269, 379 y 415 días, en cada intervalo se presentó un estadio de madurez más avanzado y se apreciaron hasta dos células del canal de cuello y seis células del cuello.

**Reproducción asexual de los gametófitos:** se presentó a los 150, 213 a 255, 315 a 331 y de los 393 a los 477 días, con mayor abundancia de los 315 a los 331 días y posteriormente de los 415 a los 477 días. Los gametófitos producto de la reproducción asexual mostraron diferentes formas: alargados-cordados, lobados-semicirculares, cordados-asimétricos, asimétricos-lobados.

**Esporófito:** sólo se obtuvo uno pobremente desarrollado a los 331 días.

#### **Descripción del desarrollo morfogénico de *P. colpodetes* en tierra de hoja (figs. 2 y 3, y cuadro 3)**

**Germinación:** se presentó a los 119 días y al igual que en el soporte anterior fue de tipo *Vittaria*.

**Fase filamentosa:** no se observó esta etapa, seguramente fue muy rápida y en la siguiente toma de muestras después de la germinación ya se encontraron gametófitos jóvenes.

**Gametófito joven:** se presentó de los 119 a los 147 y después a los 196 días, siendo la mayor abundancia a los 119 días. A partir de los 196 días se presentaron gametófitos espatulados-alargados, no se observan tri-

comas marginales pero sí presentan varios rizoides.

**Gametófito adulto:** a los 119 días se observó un gametófito cordado-semicircular. Posteriormente se presentaron de los 168 hasta los 306 y 334 a los 432 días con mayor abundancia a los 196 y 210 días; se encontraron diferentes formas de gametófitos, cordados, cordados-alados, lobados, flabelados, semicirculares. Se presentaron dos tipos de desarrollo del gametófito, el tipo *Adiantum* en el intervalo de los 119 a 168 días y el tipo *Drynaria* entre los 196 y a los 432 días.

**Tricomas:** se presentaron de los 196 a los 432 días, unicelulares y marginales, teniendo su mayor abundancia a los 270 y de los 348 a los 432 días. También se presentaron rizoides ventrales muy abundantes desde los 119 días hasta los 432, con los arquegonios inmersos entre éstos.

**Anteridios:** no se observaron.

**Arquegonios:** se apreciaron a los 168 días, en estado inmaduro, posteriormente se observaron entre seis y ocho células del canal del cuello.

**Reproducción asexual de los gametófitos:** se presentó a los 210 días y posteriormente de los 286 a 306 y de 334 hasta los 397 días, con mayor abundancia de los 348 a los 397 días. Este fenómeno da lugar a diferentes formas de gametófitos como los flabelados, con pequeñas protuberancias en el margen, semicirculares-lobados, alargados-ovados, cordados-alargados, semicirculares con pliegues y protuberancias.

**Esporófito:** se presentó a partir de los 270 días con láminas alargadas flabeladas y venación dicotómica, a los 286 días con láminas flabeladas, con o sin venación evidente y a los 432 días se observaron los últimos esporófitos.

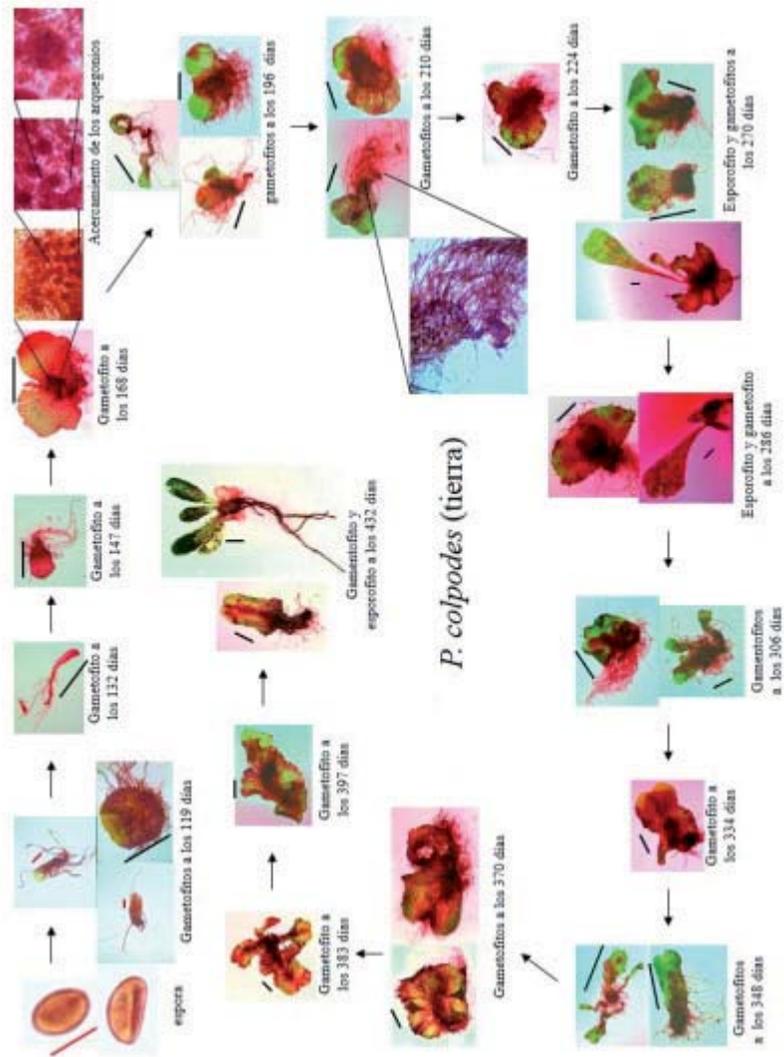
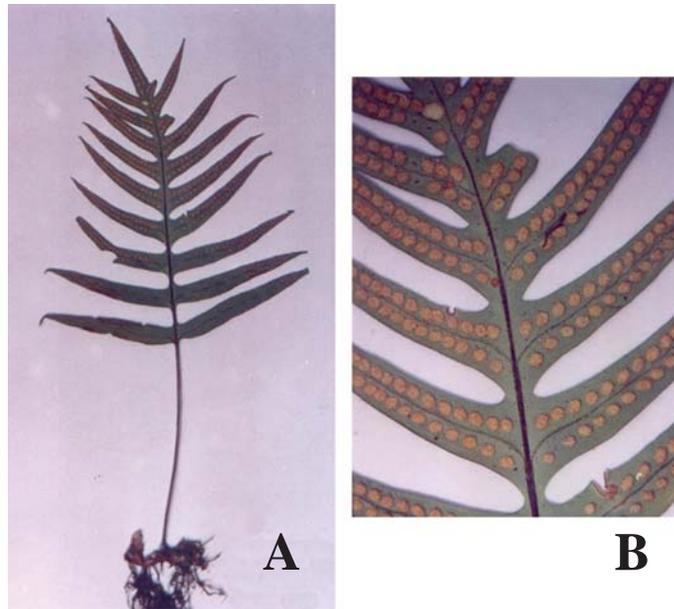


Fig. 2. *P. colpodes* en tierra.



**Fig. 3.** *Polypodium colpodes*: A. Esporófito adulto. B. Fragmento con esporangios.

**Descripción del desarrollo protálico de *P. arcanum* var. *bakerii* en maquique (figs. 4 y 5, y cuadro 3)**

**Espora:** monolete, ovada, el tamaño de las esporas en promedio es de 82.29  $\mu\text{m}$  de largo por 61.19  $\mu\text{m}$  de ancho en vista proximal, y de 85  $\mu\text{m}$  de largo por 63  $\mu\text{m}$  de profundidad en vista lateral con ornamentación reticulada y lúmenes de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$ .

**Germinación:** se presentó a los 150 días después de la siembra y fue de tipo *Vittaria*.

**Fase filamentosa:** se encontró a los 150 días con 16 células.

**Gametófito joven:** se apreció a los 177 días.

**Gametófito adulto:** se observó de los 177 hasta los 442 días. El desarrollo fue tipo *Drynaria* con muchos rizoides; algunos prótalos presentaron una base angosta de células con pocos rizoides y otros fueron lobados con una gran cantidad de rizoides. Las formas de los gametófitos fueron espatulados, cordados, cordados asimétricos, lobados, semicirculares, reniformes y alargados.

**Tricomas:** se presentaron en el margen de los prótalos desde los 150 hasta los 442 días teniendo su mayor abundancia de los 366 a los 442 días, todos unicelulares. A partir de los 366 días y hasta los 442 se apreciaron gran cantidad de rizoides ventrales, y en algunas etapas de desarrollo como la que se

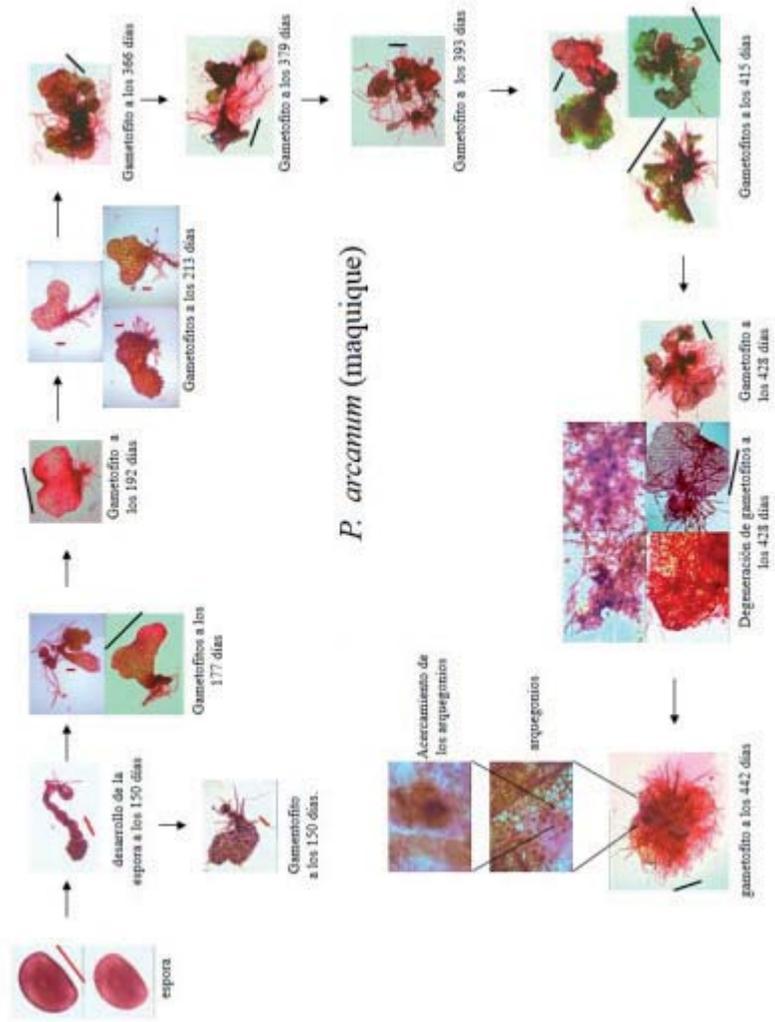


Fig. 4. *P. arcantum* en maquique.

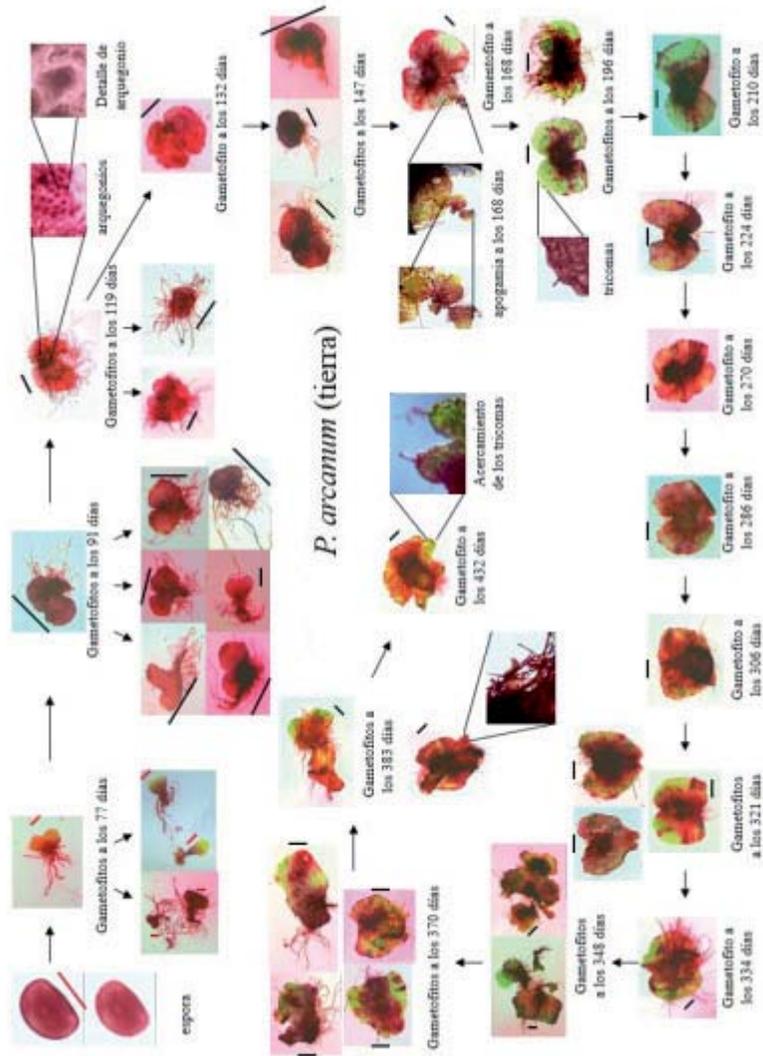


Fig. 5. *P. arcanum* en tierra.

presenta a los 442 días son muy numerosos y sobrepasan el tamaño del gametófito y entre ellos se encuentran los arquegonios.

**Anteridios:** no se observaron.

**Arquegonios:** se apreciaron a los 442 días en estado inmaduros, posteriormente se reconocieron seis células del cuello y dos células del canal del cuello.

**Reproducción asexual de los gametófitos:** se presentó de los 366 a los 428 días originando gametófitos de forma espatulada, cordada y reniforme con gran cantidad de rizoides.

**Esporófito:** no se desarrolló, y a los 428 días se presentaron varios gametofitos en estado de degeneración.

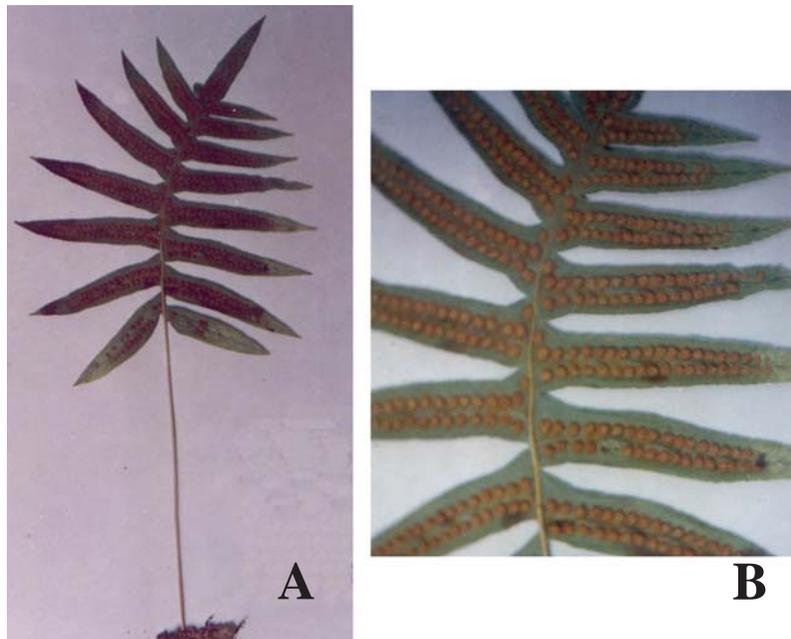
**Descripción del desarrollo protálico de *P. arcanum* en tierra (figs. 5 y 6, y cuadro 3)**

**Germinación:** se presentó a los 77 días después de la siembra y fue de tipo *Vittaria*.

**Fase filamentosa:** no se observó esta etapa, probablemente fue muy rápida y en la siguiente toma de muestras después de la germinación ya se encontraron gametofitos jóvenes.

**Gametófito joven:** se presentaron a los 77, 147 y 370 días.

**Gametófito adulto:** se apreció de los 77 hasta los 432 días, con mayor abundancia de los 77 a los 119 días y 321 días,



**Fig. 6.** *Polypodium arcanum*: A. esporófito maduro. B. Fragmento con esporangio.

presentaron diversas formas como: cordados, lobados asimétricos, semicirculares, alados, alados-semicirculares, cordados-alados. La mayoría presentaron desarrollo tipo *Drynaria* y pocos con desarrollo tipo *Adiantum* encontrándose entremezclados en las diferentes fases de desarrollo.

**Tricomas:** se presentaron de los 77 a los 432 días, marginales, además en casi todos los prótalos se apreciaron gran cantidad de rizoides ventrales y cuando se observaron arquegonios estaban inmersos en estas estructuras epidérmicas.

**Anteridios:** no se observaron.

**Arquegonios:** se apreciaron a los 119 días, con dos células del canal del cuello y seis células del cuello y posteriormente no se volvieron a observar.

**Reproducción asexual de los gametófitos:** se encontró a partir de los 168, 270, 348 a 383 días, con mayor abundancia a los 168 y de los 348 a los 383 días, dando lugar a distintas formas de gametófitos; cordados-alados, semicirculares, anchamente ovados, cordados, cordados-asimétricos y reniformes, todos con muchos rizoides.

**Esporófitos:** no se observaron.

#### **Descripción del desarrollo protálico de *Ph. inaequale* en maquique (fig. 7, y cuadro 3).**

**Espora:** monolete, ovada, tamaño de las esporas en promedio de 37  $\mu\text{m}$  de largo por 26  $\mu\text{m}$  de ancho en vista proximal, 39  $\mu\text{m}$  de largo por 28  $\mu\text{m}$  de profundidad en vista lateral con verrugas prominentes.

**Germinación:** fue muy tardía, se tomaron varias muestras sin resultados, al considerar que no se iban a obtener estructuras reproductoras de esta especie se abandonó el seguimiento, pero no se desecharon los frascos germinadores y fue hasta los 366

días que se apreciaron gametófitos casi todos con la escotadura formada.

**Gametófito adulto:** se pudo observar de los 366 hasta los 476-477 días, teniendo su mayor abundancia a los 366 días, con una gran cantidad de rizoides, las formas que se presentaron fueron alargadas cordadas, cordadas asimétricas, alargadas lobuladas, espatuladas, el desarrollo fue tipo *Drynaria*.

**Anteridios:** se presentaron a los 415 días en estado maduro. Fue posible observarlos expulsando a los anterozoides.

**Arquegonios:** se presentaron a los 415 días, observándose de dos a cuatro células del canal del cuello.

**Reproducción asexual de los gametófitos:** se presentó de los 366 a los 476-477 días, siendo muy abundantes en todo este lapso de tiempo. Los prótalos que se observaron tenían diferentes formas: cordados-alargados, alargados-lobulados y alargados.

**Tricomas:** se presentaron en todos los gametófitos y durante todo el periodo que se muestreo, éstos fueron unicelulares y marginales. También se apreciaron gran cantidad de rizoides durante el desarrollo de estos prótalos, iguales o más largos que estos, entre ellos se encontraban ambos gametangios inmaduros.

**Esporófitos:** no se desarrollaron.

#### **DISCUSIÓN**

El desarrollo de las diferentes etapas varió dependiendo del sustrato: en *P. colpodes* el cambio de fases en tierra fué más rápido que en maquique, aunque el esporófito se desarrolló primero en tierra de hoja a los 270 días y, 61 días después en maquique, donde se encontró un esporófito pobremente desarrollado. En *P. arcanum* var. *bakerii* las fases del desarrollo gametofítico fueron más rápidas en tierra y en *Ph. inaequale*

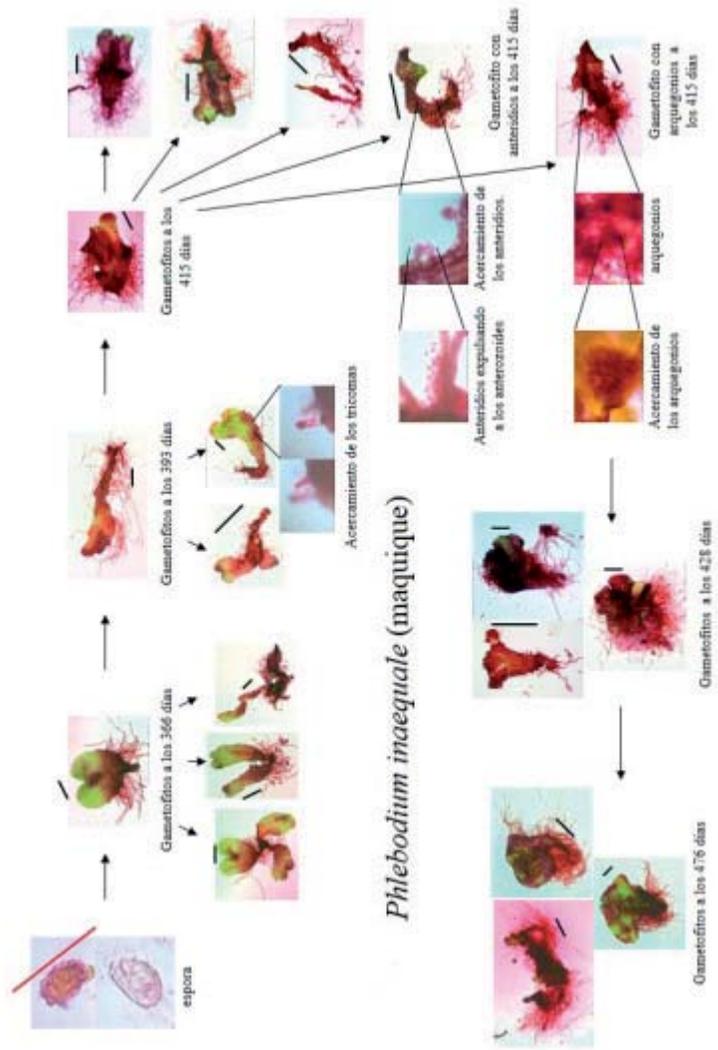


Fig. 7. *Ph. inaequale* en maquique.

sólo se desarrolló en maquiue. En estas dos especies no se formaron esporófitos (cuadro 1).

El tiempo de germinación de las esporas fue de 50 a 150 días y el advenimiento de los prótalos adultos de 77 a 366 días. Por otra parte, el número de células del filamento y la variación en la forma del prótalo aparecen más o menos igual en los estudios comparados (cuadro 2).

Un aspecto importante de ese trabajo, es que en *P. arcanum* var. *bakerii* y *P. colpodes*, se obtuvieron dos tipos de desarrollo del gametófito, el tipo *Drynaria* y el *Adiantum*. Otro evento interesante es que no se encontraron diferencias significativas en la morfogénesis del gametófito entre las especies de *Poypodium* y *Phlebodium* para apoyar o refutar el trabajo de Tejero-Díez *et al.* (2009). La variación, ya observada en estudios como los de Dassler (1995); Pérez-García *et al.* (2001) en la gametogénesis de esta familia de plantas vasculares, más bien puede interpretarse como un desarrollo plástico al ambiente y por lo tanto, tiene un uso limitado como carácter taxonómico o filogenético (Chiou y Farrar, 1977b; Ranker y Haufler, 2008).

Sólo en *P. colpodes* se obtuvieron esporófitos, en las otras dos especies únicamente se desarrollaron gametófitos sin la obtención de esporófitos. La expresión sexual de los gametófitos como la dioecia, protoginia, protandria entre otros, observados en este y otros estudios (Chiou y Farrar, 1977, Chiou *et al.*, 2002), aparentemente es producto de una interacción compleja de anteridiógenos con los factores ambientales naturales (Watkins *et al.*, 2007) o bien, puede deberse a la forma de cultivo, ya que de acuerdo con Rubin *et al.* (1985), los prótalos que cre-

cen en agar y luz tienden a ser femeninos, y entre las especies de helechos epífitos en hábitats de bajo disturbio, los prótalos tienden a ser de mayor tamaño y longevos tal como se muestra en este trabajo (Chiou *et al.*, 2002).

En medios de cultivos naturales, la formación de anteridios en las diferentes especies estudiadas por otros autores (cuadro 2) varió desde los 27 a los 330 días, los arquegonios se presentaron de los 40 a los 180 días; en todos los taxones primero se desarrollaron anteridios y después arquegonios. El tiempo de formación del esporófito (en las especies que lo desarrollaron, cuadro 2) varió de los 90 a los 940 días. Contrariamente, los polipodios seleccionados en este estudio aparentemente no desarrollaron anteridios y por lo tanto, no se observaron esporófitos, a excepción de *P. colpodes* en sustrato de tierra de hoja. Autores como Bell (1992) explican la falta de desarrollo de alguno de los gametangios al estrés del medio o bien al origen híbrido de esa planta.

Se apreció la multiplicación vegetativa de los prótalos a partir de yemas en las tres especies estudiadas en los dos sustratos, en contraste con lo que Vázquez-Pérez *et al.*, 2012 observaron en medios nutritivos donde sólo dos de siete especies presentaron esta característica. La multiplicación asexual de los gametófitos en especies epífitas de Polypodiaceae parece ser una cualidad ampliamente distribuida que tiene un carácter adaptativo en este grupo de plantas, cuyo microambiente es muy distinto al de los helechos terrestres (Dassler, 1995).

Los gametófitos de los helechos epífitos que crecen entre el musgo, líquenes y otras

**Cuadro 1.** Comparación de las diferentes etapas de desarrollo en las tres especies estudiadas.

<b>Especie</b>	<b><i>Polypodium colpodes</i> (maquique)</b>	<b><i>Polypodium colpodes</i> (tierra)</b>	<b><i>Polypodium arcanum</i> var. <i>bakerii</i> (maquique)</b>	<b><i>Polypodium arcanum</i> var. <i>bakerii</i> (tierra)</b>	<b><i>Phlebodium inaequale</i> (maquique)</b>
Germinación	52 días	119 días	150 días	77 días	no se observó
Fase filamentosa	52 a 80 días	no se observó	150 días	no se observó	no se observó
Gametofito joven	80, 164 a 192 días	119 a 147 y 196 días	177 días	77, 147 y 370 días	no se observó
Fase cordada (con diferenciación de meristemo)	136 a 477 días	119, 168 a 432 días	177 a 442 días	77 a 432 días	366, 393 a 477 días
Tricomas	136 a 477 días	196 a 432 días	150 a 442 días	77 a 432 días	366 a 477 días
Anteridios	no se observaron	no se observaron aunque posiblemente se presentaron por la formación de esporofitos	no se observaron	no se observaron	415 días
Arquegonios	269, 379 y 415 días	168 días	442 días	119 días	415 días
Reproducción asexual de los gametofitos	150, 213 a 255, 315 a 331 y 393 a 477 días	210, 286 a 306 y 334 a 397 días	366 a 428 días	168, 270 y 348 a 383 días	366 a 476-477 días
Esporófito	Sólo uno a los 331 días	270, 286 y 432 días	no se obtuvo	no se obtuvo	no se obtuvo
Tipo de desarrollo del gametofito	<i>Drynaria</i>	<i>Drynaria</i> y <i>Adiantum</i>	<i>Drynaria</i>	<i>Drynaria</i> y <i>Adiantum</i>	<i>Drynaria</i>

plantas vasculares instaladas en troncos y ramas de los forófitos hace que las interacciones intraespecíficas sean complejas (Shorina, 2001 y Chioi *et al.*, 2002), y, por lo tanto, su existencia está ligada a los fenómenos de longevidad, multiplicación vegetativa y dioecia-alogámia (genogámia), según Ranker (1992) y Haufler *et al.* (1995), de esta forma se incrementan las oportunidades para la interacción de poblaciones originados de diferentes esporófitos.

Los tiempos que se exhiben en el desarrollo de las distintas etapas de crecimiento de los prótalos y la variación morfológica es observada como evidencia de la plasticidad en la fase del gametófito de las especies estudiadas (cuadros 1 y 3). Estas observaciones contrastan notablemente con las descripciones estándar que se observan en muchos trabajos realizados en medios nutritivos (Nayar y Kaur, 1971; Pérez-García *et al.*, 2001).

### CONCLUSIONES

Si bien es difícil explicar cada una de las observaciones, en lo general se puede afirmar que el medio epifítico de clima estacional donde se desarrollaron las especies estudiadas, adquieren ventajas adaptativas, por ejemplo, el retardo en la germinación (para alcanzar las lluvias invernales o las veraniegas después de la esporulación en otoño) y la formación de posibles bancos de esporas en el histosol del dosel (Dassler, 1995; Moran, 2004). Igualmente, la multiplicación vegetativa, la variación en los procesos de desarrollo de la morfología del gametófito y la dioecia observada en las especies estudiadas, son una cualidad probablemente adaptativa de

los helechos epífitos. En este microhábitat, por demás xérico (o por lo menos de niveles de humedad muy variables tanto en el día como a lo largo del año) la interacción entre gametófitos vía anteridiógenos, así como la transferencia de anterozoides, puede ser significativamente difícil, comparativamente con respecto a los helechos terrestres (Dassler, 1995; Farrar *et al.*, 2008).

Entre los helechos epífitos de Polypodiaceae se han observado sistemas de autofertilización (tanto autogamia como geitonogamia), sin embargo, los estudios de electroforesis de enzimas indican que esta forma de vida en realidad tiende a tener altos grados de alogamia (genogamia) como lo indican (Ranker, 1992; Haufler *et al.*, 1995). De acuerdo a Chiou y Farrar (1997), la genogamia en los helechos epífitos de las polipodiáceas es el producto de la larga vida y la multiplicación vegetativa de sus gametófitos, que de esta forma incrementan las oportunidades para la interacción entre poblaciones de gametófitos originados de diferentes esporófitos. Lo anterior, permite concebir un sistema adaptativo que tiene como principal función nivelar las tasas de fertilización oogonial en ambientes adversos y lejanos así como asegurar una buena cantidad de poblaciones de esporófitos por alogamia, seguramente para disminuir la endogamia. Las colonias de gametófitos y el sistema de integración por anteridiógenos juegan un doble papel en los helechos epífitos de Polypodiaceae, por un lado, el papel anteriormente citado para evadir o disminuir la endogamia en colonias de helechos que crecen sobre forófitos cercanos y por otro los gametófitos resultado de la dispersión de esporas aisladas a gran distancia (entre forófitos alejados y tal vez en medios alterados). En el último caso, los

**Cuadro 2.** Comparación de los ciclos de vida entre diferentes especies de *Polypodium* (en la actualidad varias de estas especies pertenecen a *Pleopeltis*, *Polypodium*, *Phlebodium* y *Pectuma*).

Especie	Autor y años	Tiempo de germinación (días)	Núm. de células del filamento	Inicio del gametofito cordado (días)	Forma del gametofito	Sexo del gametofito	Tiempo de aparición de gametangios anteridios/arquegonios	Tricomas	Inicio del desarrollo del esporofito (días)	Medio de cultivo	Otras características
<i>P. irioides</i> Poir.	Steil, 1921	no se menciona	no se menciona	no se menciona	no se menciona	no se menciona	no se menciona	no se menciona	940	solución de beyrinck	ninguna
<i>P. vulgare</i> L. <i>P. occidentale</i> Hooker	Pickett & Thayer, 1927	7	4	no se menciona	cordado espantado	no se menciona	130/137-140 días	tricomas marginales	149	solución de Knop y suelo	ninguna
<i>P. polypodioides</i> (L.) Watt	Rakin, 1934	10	no se menciona	no se menciona	espatulados cordados	anteridios arquegonios	56 días/70 días	no se menciona	no se menciona	musgo molido	ninguna
<i>P. pectinatum</i> L.	Stokey, 1959	no se menciona	4-8	no se menciona	cordado	bisexuado	no se menciona	unicelular	se formó	no se menciona	ninguna
<i>P. plumula</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Stokey, 1959	no se menciona	4-8	no se menciona	cordado	bisexuado	no se menciona	no se presentó	no se formó	no se menciona	ninguna
<i>P. amoenum</i> Wall	Nayar, 1962	30	8 a 10	90	cordado	no se menciona	60 a 90 días/no se menciona	tricomas marginales, unicelulares, papilados superficie del protalo con tricomas multicelulares, ramificados	90 a 150	solución de knop	ninguna
<i>P. chinoides</i> Spreng.	Atkinson & Stokey, 1970	no se menciona	3 a 6 por filamento	45	cordado	bisexual	330/180 días	tricomas simples en el margen ramificados en la superficie del protalo	no se menciona	barro con musgo y sol de knop	ninguna

Cuadro 2. Continuación.

Especie	Autor y años	Tiempo de germinación (días)	Núm. de células del filamento	Inicio del gametofito cordado (días)	Forma del gametofito	Sexo del gametofito	Tiempo de aparición de gametangios anteridios/ arqueogonios	Tricomas	Inicio del desarrollo del esporofito (días)	Medio de cultivo	Otras características
<i>P. vulgare</i> L.	Nayar & Raza, 1970	no se menciona	6 a 8	no se menciona	cordado	no se menciona	no se menciona	unicelular	no se menciona	no se menciona	ninguna
<i>P. vulgare</i> L. var. <i>occidentale</i> Hooker	Nayar & Raza, 1970	21 a 30	6 a 8	49	cordados otros tipos	no se menciona masculino	no se menciona	margen con tricomas unicelulares, papilados, tricomas de la superficie del prótalo multicelulares ramificados	no se menciona	medio de agar con nutrientes en cajas de Petri	ninguna
<i>P. lepidotrichum</i> (Fee) Maxon	Reyes & Pérez-García, 1994	no se menciona	4 a 5	no se menciona	cordiforme y reniforme	bisexuado	no se menciona	unicelular	no se formó	no se menciona	ninguna
<i>P. subpeltatum</i> Hooker	Momroy, 2001	14	14	74	espatulado cordado	anteridios y arqueogonios unisexuados	ambos 165 días	multicelulares ramificados en la superficie ventral del prótalo	419	maquique	ninguna
<i>P. fraternum</i> Schltdl. et Cham.	Vázquez-Pérez <i>et al.</i> (2012)	6-8	3 a 8	70-75	espatulado-cordiforme	no se menciona	no se menciona	unicelulares, secretores y bicelulares no secretores, se distribuyen en el borde y superficie laminar	no se menciona	medio de Thompson	ninguna

Cuadro 2. Continuación.

Especie	Autor y años	Tiempo de germinación (días)	Núm. de células del filamento	Inicio del gametofito cordado (días)	Forma del gametofito	Sexo del gametofito	Tiempo de aparición de gametangios anteridios/arquegonios	Tricomas	Inicio del desarrollo del esporofito (días)	Medio de cultivo	Otras características
<i>P. furfuraceum</i> Schldl. et Cham.	Vázquez-Pérez <i>et al.</i> (2012)	6-8	3-8	70-78	espatulado-cordiforme a cordiforme	no se menciona	no se menciona	unicelulares, marginales	no se menciona	medio de Thompson	ninguna
<i>P. lepidorichum</i> (Fée) Maxon	Vázquez-Pérez <i>et al.</i> (2012)	6-8	3-8	70-75	espatulado-cordiforme a cordiforme	masculino y femenino	160-170/70-75 días	unicelulares en el margen, abundantes	no se menciona	medio de Thompson	reproducción asexual de los gametofitos
<i>P. plebeium</i> Schldl. et Cham.	Vázquez-Pérez <i>et al.</i> (2012)	6-8	3-8	42-46	espatulados-cordiformes	bisexuados	42-46/63-68 días	unicelulares, secretores y bicelulares no secretores, se distribuyen en el borde y superficie laminar	no se menciona	medio de Thompson	ninguna
<i>P. polypodioides</i> var. <i>acutolare</i> Weath.	Vázquez-Pérez <i>et al.</i> (2012)	6-8	3-8	40-45	espatulado-cordiforme	no se menciona	no se menciona	unicelulares, secretores y bicelulares no secretores, se distribuyen en el borde y superficie laminar	no se menciona	medio de Thompson	ninguna
<i>P. polypodioides</i> (L.) Watt var. <i>polypodioides</i>	Vázquez-Pérez <i>et al.</i> (2012)	6-8	3-8	27-32	espatulado-cordiforme a cordiforme	bisexuados	27-36/40-45 días	unicelulares en el margen	no se menciona	medio de Thompson	ninguna

Cuadro 2. Continuación.

Especie	Autor y años	Tiempo de germinación (días)	Núm. de células del filamento	Inicio del gametofito cordado (días)	Forma del gametofito	Sexo del gametofito	Tiempo de aparición de gametangios anteridios/arquegonios	Tricomas	Inicio del desarrollo del esporofito (días)	Medio de cultivo	Otras características
<i>P. rhodopleuron</i> Kunze	Vázquez-Pérez <i>et al.</i> (2012)	6-8	3-8	60-90	espatulado-cordiforme	masculinos	100-142 días	unicelulares, secretores y bicelulares no secretores, se distribuyen en el borde y superficie laminar	no se menciona	medio de thompson	reproducción asexual de los gametofitos
<i>P. colpodoides</i> Kunze	Salazar-Aguilar <i>et al.</i> (presente estudio)	52	6	136	cortados, lobulados, semicirculares, cordados-alados, espatulados y ovados	unisexualado	no se observaron aunque pudieron presentarse/ 168 días	algunos presentaron marginales unicelulares y otros no	a partir de los 270 días	tierra de hoja	reproducción asexual de los gametofitos
<i>P. colpodoides</i> Kunze	Salazar-Aguilar <i>et al.</i> (presente estudio)	119	No se observó	119	cortada, cordada-alada, lobado, flabelada, semicircular	unisexualado	no se observaron aunque pudieron presentarse/ 168 días	algunos presentaron marginales unicelulares y otros no	a partir de los 270 días	tierra de hoja	reproducción asexual de los gametofitos
<i>P. arcantium</i> Maxon var <i>bakerii</i> (Daven.) Mickel <i>et</i> Tejero	Salazar-Aguilar <i>et al.</i> (presente estudio)	150	16	177	espatulado, cordado, cordado asimétrico, lobado, semicircular, reniforme, alargado	unisexualado	no presentat/ 442 días	marginales unicelulares	no se formó	maquique	reproducción asexual de los gametofitos

**Cuadro 2.** Conclusión.

Especie	Autor y años	Tiempo de germinación (días)	Núm. de células del filamento	Inicio del gametofito cordado (días)	Forma del gametofito	Sexo del gametofito	Tiempo de aparición de gametangios anteridios/ arqueogonios	Tricomas	Inicio del desarrollo del esporofito (días)	Medio de cultivo	Otras características
<i>P. arcanum</i> Maxon var. <i>bakerii</i> (Daven.) Mickel et Tejero	Salazar- Aguilar <i>et al.</i> (presente estudio)	77	no se observó	77	cortado, lobado asimétrico, semicircular, alados, alado semicircular, cordados alados.	unisexual	no presentó / 119 días	la mayoría presentaron marginales unicelulares y otros no	no se formó	tierra de hoja	reproducción asexual de los gametofitos
<i>P. pleurosorum</i> Kunze ex Mett	Salazar- Aguilar <i>et al.</i> (presente estudio)	no se observó	no se observó	366	alargado cordado, cordado asimétrico, alargados lobulados, espatulado.	unisexual	41.5 días/ 41.5 días	marginales unicelulares	no se formó	maquique	reproducción asexual de los gametofitos

**Cuadro 3.** Cronograma de desarrollo en las diferentes especies estudiadas en este trabajo.

Especies/ medio	Fase	Tiempo (días)		52	80	136	150	164	177	192	213	255	269	315	331	351	366	379	393	415	428	442	477	
<i>Polypodium colpodes</i> (maquique)	germinación		x																					
	filamentosa	x	x																					
	gametofito joven		xx					xxx	xxx	x														
	gametofito cordado o de otras formas pero ya diferenciado el meristema (escotadura)				x	xx	xx		x	xx	x	x	x	xxx	x	xxx	xxx		x	xx	xx	xx	xx	
	anteridios																							
	arqueogonios										xx								xx	xxx				
	reproducción asexual de los gametofitos						x				x	x			xxx	xxx			xx	xxx	xxx	xxx	xxx	
	esporofito															x								
	tricomas marginales y rizoides					x	xxx			x	xx	xx	xx	x	xx	x	xx		x	xx	xx	x	x	x
	<i>P. arcantum</i> (maquique)	germinación						x																
filamentosa							x																	
gametofito joven																								
gametofito cordado o de otras formas pero ya diferenciado el meristema (escotadura)									x	x	xxx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	x	x	xx	xx	xx	x	
anteridios																								
arqueogonios																						xx		
reproducción asexual de gametofitos																	xxx		xx	xx	xx	xx		
esporofito																								

Cuadro 3. Continuación.

Especies/ medio	Tiempo (días)		52	80	136	150	164	177	192	213	255	269	315	331	351	366	379	393	415	428	442	477	
	Fase																						
<i>P. pleurosorum</i> (maquique)	tricomas marginales y rizoides					X		X	X	X	XX	XX	XX	XX	XX	XXX	XXX	XX	XXX	XXX	XXX		
	germinación filamentosa																						
	gametofito joven																						
	gametofito cordado o de otras formas pero con meristema diferenciado (escotadura)															XXX		XX	XX	XX	XX	X	
	anteridios																		XXX				
	arquegonios																		XXX				
	reproducción asexual de gametofitos																XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	
	esporofito																						
	tricomas marginales y rizoides																						
	germinación filamentosa					X																	
<i>P. colpodes</i> (tierra)	gametofito joven					X																	
	gametofito cordado o de otras formas pero con meristema diferenciado (escotadura)								X	XXX	X	XX	X	XX		X	XX	XX	XX	XX	XX	X	
	anteridios																						
	arquegonios																						
	reproducción asexual de gametofitos																						
									X														

Cuadro 3. Conclusión.

Especies/ medio	Tiempo (días)		Fase																		
	52	80	136	150	164	177	192	213	255	269	315	331	351	366	379	393	415	428	442	477	
esporofito tricomas marginales y rizoides							X	X	X	X	X										X
										XXX							XXX	XXX	XXX		
germinación filamentosa	X																				
gametofito joven gametofito cordado o de otras formas pero con meristemo diferenciado (escotadura)	X				X																
<i>P. arcuatum</i> (tierra)		XXX	XXX	X	XX	X	X	X	X	X	X	X	XXX	X	X	X	X	X		X	
anteridios																					
arquegonios reproducción asexual de gametofitos		XX																			
						XXX				X						XXX	XX	XXX			
esporofito tricomas marginales y rizoides																					
	X	XXX	XX	XXX	XXX	X	XXX	X	X	XX	XX	XX	XXX	XX	XXX	XXX	XXX	XXX		XXX	

xxx = muy abundante. Se refiere cuando en el muestreo la predominancia es de una fase en particular. xx = abundancia media. Se refiere cuando la abundancia en el muestreo es aproximadamente la mitad de la fase muy abundante. x = poca abundancia cuando en el muestreo hay algunas fases diferentes.

gametófitos deben ser capaces de producir esporófitos mediante la autogamia dada la ausencia cercana de otras colonias, esto a partir de gametófitos bisexuados y que, por consiguiente, formarán colonias con una baja carga genética (Chiou, *et al.*, 2002).

Por último, otra posible explicación a esta multiplicación asexual del prótalo, según Bell (1992) puede deberse al estrés del medio o al origen híbrido de algunas plantas. Cualquiera que sea la explicación de este fenómeno, ya sea por vía ecología de los gametófitos, estrés del cultivo o fenómenos de hibridación aún queda mucho que observar, explorar y experimentar para poder ofrecer respuestas contundentes. Seguramente trabajos futuros que integren en la ecología de poblaciones ambas partes del ciclo de vida de especies de helechos epífitos podrán arrojar más luz sobre estos aspectos.

#### LITERATURA CITADA

- Atkinson, L.R., y A.G. Stokey, 1964. "Comparative morphology of the gametophyte of homosporous fern". *Phytomorphology*, **14**: 51-70.
- \_\_\_\_\_, 1970. "Gametophyte of *Polypodium chnoodes*". *Phytomorphology*, **20**: 363-367.
- Bhattacharyya, A.K., y T. Sen, 1992. "Structure and ontogenia of gametophytes of *Lepisorus* (J. Sm.) Chiang and *Pleopeltis* Willdenow". *Indian Fern J.*, **9**: 66-75.
- Bell, P.R., 1992. "Apospory and apogamy: implications for understanding the plant life cycle". *Int. J. Pl. Sci.*, **53**(3): 126-136.
- Chandra, P., 1979. "Gametophytes morphology of the fern genus *Drynariopsis* (Polypodiaceae)". *Amer. Fern J.*, **69**: 111-118.
- Chiou, W.L., y D.R. Farrar, 1997a. "Comparative morphology of selected species of the family Polypodiaceae". *Amer. Fern J.*, **83**(3): 77-86.
- \_\_\_\_\_, 1997b. "Antheridiogen production and response in Polypodiaceae species". *Amer. J. Bot.*, **84**: 633-640.
- Chiou, W.L.; D.R. Farrar, y T.A. Ranker, 2002. "The mating systems of some epiphytic Polypodiaceae". *Amer. Fern J.*, **92**: 65-79.
- Christenhusz, M.J.M.; X. Chun Z., y H. Schneider, 2011. "A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns". *Phytotaxa*, **19**: 7-54.
- Dassler, C.L., 1995. "Significance of gametophyte form in tropical, epifitic ferns". Ph. D. dissertation Iowa State University.
- Ames Farrar, D.E.; C. Dassler, J.E. Watkins, y C. Skelton, 2008. "Gametophyte ecology". Ranker, T.A. y C.H. Haufler (ed.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press. 222-256.
- Haufler, C.H.; M.D. Windman, y E.W. Rabe. 1995. "Reticulate evolution in the *Polypodium vulgare* complex". *Syst. Bot.*, **20**: 89-109.
- Heilbronn, A., 1932. "Diploid prothallia from spores of te-tetraploid *Polypo-*

- dium aureum*". *Ver. Deut. Bot. Ges.*, **50**: 289-299.
- Mickel, J.T., y A.R. Smith, 2004. "The Pteridophytes of México". *Mem. N.Y. Bot. Gard.*, **88**: 1-1054.
- Monroy, F.M.G., 2001. "Descripción de los ciclos de vida de *Polypodium subpetiolatum* Hooker (Polypodiaceae) y *Mildella intramarginalis* var. *intravarginalis* Kaulfuss ex Link, (Adiantaceae)". Tesis profesional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas Instituto Politécnico Nacional. México DF, 56 pp.
- Montoya-Casimiro, M. del C., R. Álvarez-Varela, S. Pérez- Hernández, y M. de la L. Arreguín-Sánchez, 2000. "Ciclos biológicos de *Blechnum occidentale* L. var. *occidentale* (Blechnaceae-Pteridophyta) y *Thelypteris resinifera* (Desv.) Proctor (Thelypteridaceae-Pteridophyta)". *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, **46**(3): 317-339.
- Moran, R.C., 2004. *A natural history of ferns*. Timber Press. Portland & Cambridge. 301 pp.
- Nayar, B.K., 1961. Studies in Polypodiaceae-VIII. "Morphology of *Lepisorus excavatus* (Bory) Ching". *Sci. & Cul.*, **27**: 345-347.
- \_\_\_\_\_, 1962. "Morphology of spores and protalli of some species of Polypodiaceae". *Bot. Gaz.*, **123**: 223-232.
- Nayar, B.K., 1964. "Ferns of India XVI: Lemmaphyllum". *Bull. Natl. Bot. Gards.*, **106**: 1-15.
- Nayar, B.K., y R. Kaur, 1968. "Spore germination in homosporous fern". *J. Palynology*, **4**: 1-14.
- Nayar, B.K., 1969. "Morphology of the adult prothallus of homosporous ferns and its taxonomic significance". *J. Kerala Acad. Biol.*, **3**: 41-55.
- Nayar, B.K., y R. Kaur, 1969. "Types of prothalli development in homosporous fern". *Phytomorphology*, **19**: 179-188.
- \_\_\_\_\_, 1971. "Gametophytes of homosporous ferns". *Bot. Rev.*, **37**: 295-239.
- Nayar, B.K., y F. Raza, 1970. "The prothalli of some Polypodiaceae-II. *Lepisorus loriformis*, *L. Thunbergianus*, *Polypodium vulgare* y *Weatherbya accedens*". *J. Indian Bot.Soc.*, **49**: 81-86 (30).
- Pérez-García, B., R. Riba, A. Mendoza, e I. Reyes, 1998. "Compared gametophytic development of three species of *Phlebodium* (Polypodiaceae s. str.)". *Rev. Biol. Trop.*, **46**: 1059-1067.
- Pérez-García, B., A. Mendoza, y R. Riba. 2001. "Development of sexual phase of *Pseudocolysis bradeorum* (Polypodiaceae)". *Amer. Fern J.*, **91**(4): 214-226.
- Pickett F.L., y L. Thayer, 1927. "The gametophytic development of certain ferns. *Polypodium vulgare* var. *occidentales* and *Pellea densa*". *Bull. Torrey Bot. Club.*, **54**: 249-255.
- Plá Dalmau, J.M., 1961. *Polen*. Talleres Gráficos Gerona. 526 p.

- Rakin, D.T., 1934. "The life history of *Polypodium polypodioides* (L.) Hitch, specially spermatogenesis", *J. Elisha Mitchell. Sci. Soc.*, **49**: 303-328.
- Ramírez, M. del R. y B. Pérez-García. 1998. "Fase gametofítica del helecho *Microgramma nitida* (Polypodiaceae)". *Rev. Biol. Trop.*, **46**:587-593.
- Ranker, T.A., 1992. "Genetic diversity of endemic Hawaiian epiphytic ferns: implications for conservation". *Selbyana*, **13**: 131-137.
- Ranker, T.A., y C.H. Haufler, 2008. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press. 7-16 p.
- Reyes-Jaramillo I. y B. Pérez-García, 1994. "Morfología y estrategias reproductivas del gametofito de *Polypodium leptotrichum* (Feé) Maxon (Polypodiaceae)". *Acta Bot. Méx.*, **28**: 71-78.
- Reyes-Jaramillo, I., B. Pérez-García, y A. Mendoza, 1996. "Desarrollo del gametofito y del esporofito joven de *Niphidium crassifolium* (Filicales: Polypodiaceae s. str.)". *Rev. Biol. Trop.*, **44**: 485-490.
- \_\_\_\_\_, 2003. "Morfogénesis de los gametófitos de especies mexicanas de *Pleopeltis* (Polypodiaceae, subfamilia Pleopeltoideae)". *Rev. Biol. Trop.*, **51**(2): 321-332.
- Rodríguez-Ríos, R., 1973. "Morfología de los protalos y esporófitos jóvenes de algunas especies chilenas de *Blechnum* (Polypodiaceae)". *Bayana Bot.*, **22**: 21-30.
- Rubin, G., D.S. Robson, y D.J. Paolillo. 1985. "Effects of population density on sex expression in *Onoclea sensibilis* L. on agar and ashed soil". *Ann. Bot.*, **55**: 205-215.
- Shorina, N.I., 2001. "Population biology of gametophytes in homosporous Polypodiophyta. Russ". *J. Ecol.*, **32**: 164-169.
- Steil, W.N., 1921. "The development of prothalia and anteridia from the sex organs of *Polypodium irioides*". *Bull. Torrey Bot. Club*, **48**: 271-284.
- Stokey, A.G., 1959. "*Polypodium pectinatum* and *P. plumula*-Polypodiaceae or Grammitidaceae". *Amer. Fern J.*, **49**: 142-146.
- Tejero-Díez, J.D.; S. Aguilar, R., M. del P. Granillo, V., G.N. Pozos, B., R. Rico, M., y L.A.M. Abundiz, B., 1998. *Plantae. Introducción al estudio de las plantas con embrión*. 2da. ed. Universidad Nacional Autónoma de México. Campus Iztacala. Los Reyes Iztacala. Tlalnepantla, Estado de México. 220 pp.
- Tejero-Díez, J.D., y L. Pacheco. 2004. "Taxa nuevos, nomenclatura, redefinición y distribución de las especies relacionadas con *Polypodium colpodes* Kunze (Polypodiaceae, Pteridophyta)". *Acta Bot. Mex.*, **67**: 75-115.
- Tejero-Díez, J.D.; J.T. Mickel y A.R. Smith, 2009. "A hybrid *Phlebodium* (Polypodiaceae, Polypodiophyta) and its influence on the circumscription of the genus". *Amer. Fern J.*, **99**(2): 109-116.

- Vázquez-Pérez, N., A. Mendoza-Ruíz y B. Pérez-García. 2012. "Morfogénesis de la fase sexual de siete taxa epífitos de *Polypodium* (Polypodiaceae) de México". *Acta Bot. Mex.*, **98**: 5-21.
- Watkins, Jr. M.; K. Mack, y S.S. Mulkey, 2007. "Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns". *Am. J. Bot.*, **94**(4): 701-708.

Recibido: 9 mayo 2011. Aceptado: 10 junio 2014.