

**DESCRIPCIÓN DEL DESARROLLO  
MORFOGÉNICO DE LOS PRÓTALOS Y  
ESPORÓFITOS JOVENES DE *Pteris  
quadriaurita* RETZ. (PTERIDACEAE-  
POLYPODIIDAE) EN TRES SOPORTES  
NATURALES**

**MORPHOGENIC DESCRIPTION OF THE  
DEVELOPMENT OF THE PROTHALUS  
AND THE YOUNG SPOROPHYTE FROM  
*Pteris quadriaurita* RETZ. (PTERIDACEAE-  
POLYPODIIDAE) IN THREE NATURAL  
SUBSTRATES**

**Ballesteros-Montiel, B.J.; M.L. Arreguín-Sánchez, R. Fernández-Nava, y D.L. Quiroz-García.**  
DESCRIPCIÓN DEL DESARROLLO MORFOGÉNICO DE LOS PRÓTALOS Y  
ESPORÓFITOS JOVENES DE *Pteris quadriaurita* RETZ. (PTERIDACEAE-  
POLYPODIIDAE) EN TRES SOPORTES NATURALES.

MORPHOGENIC DESCRIPTION OF THE DEVELOPMENT OF THE PROTHALUS AND  
THE YOUNG SPOROPHYTE FROM *Pteris quadriaurita* RETZ. (PTERIDACEAE-  
POLYPODIIDAE) IN THREE NATURAL SUBSTRATES.

DESCRIPCIÓN DEL DESARROLLO MORFOGÉNICO DE LOS PRÓTALOS Y ESPORÓFITOS JOVENES DE *PTERIS QUADRIAURITA* RETZ. (PTERIDACEAE-POLYPODIIDAE) EN TRES SOPORTES NATURALES

MORPHOGENIC DESCRIPTION OF THE DEVELOPMENT OF THE PROTHALUS AND THE YOUNG SPOROPHYTE FROM *Pteris quadriaurita* RETZ. (PTERIDACEAE-POLYPODIIDAE) IN THREE NATURAL SUBSTRATES

Ballesteros-Montiel, B.J.;  
M.L. Arreguín-Sánchez,  
R. Fernández-Nava,  
y D.L. Quiroz-García.

DESCRIPCIÓN DEL  
DESARROLLO  
MORFOGÉNICO DE LOS  
PRÓTALOS Y ESPORÓFITOS  
JOVENES DE *PTERIS  
QUADRIAURITA* RETZ.  
(PTERIDACEAE-  
POLYPODIIDAE) EN TRES  
SOPORTES NATURALES

MORPHOGENIC  
DESCRIPTION OF THE  
DEVELOPMENT OF THE  
PROTHALUS AND THE  
YOUNG SPOROPHYTE  
FROM *Pteris quadriaurita*  
RETZ. (PTERIDACEAE-  
POLYPODIIDAE) IN THREE  
NATURAL SUBSTRATES

POLIBOTÁNICA

Instituto Politécnico Nacional

Núm. 48: 65-80. Julio 2019

DOI:

10.18387/polibotanica.48.6

B.J. Ballesteros-Montiel

M.L. Arreguín-Sánchez / [luzma1950ipn@gmail.com](mailto:luzma1950ipn@gmail.com)

R. Fernández-Nava

D.L. Quiroz-García

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Departamento de Botánica,  
Instituto Politécnico Nacional. Prolongación Carpio y Plan de Ayala  
Col. Santo Tomás, México DF, CP 11340.

**RESUMEN:** Se describe el desarrollo del prótalo y del esporófito joven de *Pteris quadriaurita* Retz. Los especímenes fueron recolectados en un bosque mesófilo de montaña en Tototla, municipio de Xochicoatlán, estado de Hidalgo, México. Las esporas fueron sembradas en frascos de vidrio de 125 ml con cerámica (barro molido), piedra de río, tela de mosquetero y tres soportes de cultivo (tierra, maquique y musgo), todo previamente esterilizado y cerrado con plástico y alambre de cobre. El ciclo fue isospórico con desarrollo del prótalo tipo *Ceratopteris*. Los gametófitos fueron unisexuados masculinos, unisexuados femeninos y pocos bisexuados. Los esporófitos apogámicos se obtuvieron a los 231 días en musgo y maquique, mientras que en tierra de hoja no se formaron.

**Palabras clave:** apogamia, gametófitos, esporófitos, sustratos naturales, *Pteris*.

**ABSTRACT:** The development of the prothalus and the young sporophyte of *Pteris quadriaurita* Retz. are described. Studied material was collected in a cloud forest in Tototla, Xochicoatlán municipality, State of Hidalgo, México. The spores were sown in glass vessel of 125 ml prepared in the following manner: the glasses were layered with ceramic, river stone, mosquito net and three natural substrates (plant litter, maquique and moss) all previously sterilized and enclosed in plastic bag tied with copper wire. The cycle proved to be isosporeus with prothallial development corresponding to the *Ceratopteris* type. The gametophytes were only male, only female and few hermaphrodites. Young sporophytes were apogamous obtained around 231 days after sowing in moss and maquique, in plant litter, they were nor development.

**Key words:** apogamy, gametophytes, sporophytes, natural substrates, *Pteris*.

## INTRODUCCIÓN

(Arreguín-Sánchez, Fernández-Nava, Palacios-Chávez, & Quiroz-García, 2001) indican que los helechos son plantas cormófitas que presentan tres tipos de ciclos de vida con predominancia del esporófito, donde el gametófito es totalmente independiente del esporófito y requieren del agua externa para su reproducción (p. 11). (Mickel & Smith, 2004) consideran que existen alrededor de 10,000 especies a nivel mundial y en México 900 (p. 1). (Mendoza-Ruíz & Pérez-García, 2009) han observado

que la distribución de estas plantas está condicionada por la luz, temperatura, humedad y la tolerancia a estos elementos son los que marcan los tipos de vegetación donde se encuentran (p. 5). (Salazar-Aguilar, Arreguín-Sánchez, & Tejero-Díez, 2015), indican que en México su mayor diversidad se localiza en los bosques mesófilos de montaña, en bosques de pino-encino y en selvas altas perennifolias (p. 22). (Salazar-Aguilar, Arreguín-Sánchez, & Tejero-Díez, 2015) sostienen que el estudio de los ciclos de vida y su desarrollo morfogénico permite obtener datos para el manejo de estas criptógamas vasculares, para su cultivo comercial, preservación de los taxones, además de aportar datos de interés taxonómico o ecológico debido a que las esporas que se encuentran en los esporangios, al momento de dispersarse y caer en un medio apropiado son elementos básicos para el establecimiento del esporófito (p. 22).

(Nayar & Kaur, 1971) describen seis tipos de germinación en las esporas: *Anemia*, *Osmunda*, *Vittaria*, *Gleichenia*, *Cyathea* e *Hymenophyllum* (p. 299-301). Así también (Nayar & Kaur, 1969) consideran en los helechos isospóricos, la formación de los prótalos a través de sucesivas divisiones de las esporas para formar los siguientes tipos de desarrollo protálico: *Ceratopteris*, *Kaulinia*, *Marattia*, *Osmunda*, *Aspidium*, *Adiantum* y *Drynaria* (p. 180-185). (Rodríguez-Ríos, 1973) considera que la formación de anteridios y arquegonios se realiza a partir de alguna de las células del prótalo que comienzan a diferenciarse (p. 9).

(Mickel & Smith, 2004) mencionan que el género *Pteris* es pantropical, cuenta con alrededor de 250 especies a nivel mundial, de las cuales 60 son americanas. Se caracteriza por incluir especies terrestres, con menor frecuencia epífitas, rizomas cortos, rastreros a erectos con escamas, frondes de medianos a grandes, estípites glabros, hojas pinnadas o más divididas, láminas membranosas a coriáceas, glabras en su mayoría, soros con esporangios y parafisos marginales protegidos por un indusio continuo interno y sobre éste un margen reflejo, esporas triletes generalmente con un anillo ecuatorial (p. 533).

(Tejero-Díez & Torres-Díaz, 2012) consideran que *Pteris quadriaurita* presenta una amplia distribución debido a que es un taxón introducido a la República Mexicana favorecido por horticultores o por personas que la pasaron a nuestro país, escondiendo las partes reproductoras. La planta es nativa de Australia, Nueva Zelanda y Polinesia ya naturalizada en México (p. 119).

## ANTECEDENTES

(Tryon & Tryon, 1982) realizaron trabajos taxonómicos y florísticos del género *Pteris* considerando seis grupos: *Pteris chilensis*, *P. deflexa*, *P. altissima*, *P. quadriaurita*, *P. haenkeana*, *P. longifolia* y *P. cretica* (p. 335-338). En investigaciones florísticas que consideran a *Pteris* dentro de las áreas de estudio se encuentran las de (Smith, A. R., 1981) p. 56-57, para Chiapas, (Mickel & Beitel, 1988) p. 320-327, para Oaxaca, además a nivel de México ha sido estudiado por (Mickel & Smith, 2004), p. 533-544. En Mesoamérica se realizó la revisión del género para la zona (Moran, 1995), p.140-144. Arreguín-Sánchez, M. L., Palacios-Chávez, R., y Quiroz-García, D. L. (1997), realizaron un trabajo palinológico que describe la morfología de las esporas de *Pteris* para México (p. 67-78).

Se han publicado varios estudios de la fase gametofítica del género de varias especies entre los que destacan las investigaciones de (Mehra, 1938) p. 202-210; (Crotty, 1967) p.105-117; (Cohen & Crotty, 1979) p. 179-182; (Laird & Sheffield, 1986) p. 139-143; (Gremmrich, 1988) p. 159-164; (Beri & Bir, 1993) p. 73-78; (Mendoza, Pérez-García, Reyes-Jaramillo, & Ricci, 1995) p. 51-57; (Huang, Chou, Hsieh, Wang, & Chiou, 2006) p. 261-268; (Letelier & Penailillo, 2007) p. 93-97; (Prada, Moreno, & Gabriel y Galan, 2008) p. 14-25; (Zhang, Shi, Zhang, & Jiang, 2008) p. 33-41; (Tanco, Martínez, & Bonomo, 2009) p. 10-17; (Martínez, 2010) p. 89-102; (Huang, Hsu, S-Y., Hsieh-Mei, & Chiou, 2011) p. 79-87; (Chao, Lui, Chiang, & Chiou, 2012) p. 1-7; (Martínez, Prada, Tanco, & Bonomo, 2013) p. 46-52; (Baskaran,

Jeyachandran, & Meighias, 2014) p. 2350-2358; (Puspitasari, Chikmawati, & Praptosuwiryo, 2015) p. 98-104.

El propósito de este trabajo es describir y comparar el desarrollo morfogénico de los gametófitos y esporófitos jóvenes de *Pteris quadriaurita* en condiciones de cultivo en tres sustratos naturales (maquique, tierra de hoja y musgo), recomendando el mejor de ellos para su reproducción y en consecuencia infiriendo los aspectos positivos para el desarrollo de la planta.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Trabajo de campo

El ejemplar fue recolectado en Tototla, municipio de Xochicoatlán, Hidalgo, Bosque Mesófilo de Montaña, 1680 m.s.n.m. 15 de marzo de 2013, colector B. J. Ballesteros (fig. 1) y el ejemplar recolectado se encuentra depositado en el herbario ENCB, además se recolectaron frondes con esporas maduras que se colocaron en sobres de papel blanco.

Las muestras de esporas de *P. quadriaurita* se tomaron de tres organismos que tenían soros maduros los que fueron colocados en sobres de color blanco para traerlos al laboratorio, además se recolectó un ejemplar para su identificación y resguardo en el herbario ENCB.

### Trabajo de laboratorio

Ya en el laboratorio se identificaron los ejemplares y se contó el número de espора que contenían cinco esporangios tomados al azar, en los cuales se encontró 32 esporas por esporangio.



**Fig. 1.** *Pteris quadriaurita*. Izquierda, fotografía tomada en el sitio de recolecta, Tototla, municipio de Xochicoatlán, Hidalgo. Derecha, muestra de un esporófito que se obtuvo en este trabajo.

Después de la recolecta en campo se realizó el sembrado de las esporas con la técnica de (Montoya-Casimiro, Álvarez-Varela, Pérez-Hernández, & Arreguín-Sanchez, 2000). Las esporas se sembraron en quince frascos de vidrio de 125 ml y se utilizaron cinco por sustrato. En total, por cada sustrato se sembraron 0.03 g de material que resultó de raspar los soros, los cuales se entremezclaron en 0.5 g de arena de río esterilizada y este material se dividió por partes iguales en cada uno de los cinco frascos de cada soporte. El propósito de mezclar las esporas con la arena de río y esparcirlas en los frascos, es para qué, en las primeras etapas de desarrollo, los puntos a muestrear sean donde se encuentra la arena y ya en el microscopio estereoscópico, esta muestra en una caja de Petri y formol al 2% podamos apreciar las esporas que están germinando y el inicio de la fase gametofítica para posteriormente realizar las preparaciones fijas.

Las condiciones en que se mantuvieron los quince frascos germinadores fueron con luz natural en el invernadero a una temperatura de 20 a 25°C y cada frasco contenía 2 ml del agua de la que se esterilizó cada sustrato. Se tomaron muestras de un frasco por sustrato cada 15 días en condiciones de asepsia, uno se quedó como testigo y los otros germinadores se abrían una vez que se hubiera agotado el material biológico del anterior, la cantidad de muestra que se tomaba cada dos semanas era la que se alcanzaba a obtener con unas pinzas de punta fina y se tomaban al azar del frasco, una muestra por cada frasco. El material se fijaba en formol al 2% por 48 horas y posteriormente se teñía con safranina acuosa. Con lo anterior se realizaron preparaciones permanentes que se montaron con una mezcla de miel de maíz, agua 1:1 y trazas de fenol, cada preparación se etiquetó con la fecha en que se fijó el material de cada soporte. La serie de preparaciones se observaron, interpretaron, se tomaron medidas y fotomicrografías tanto al microscopio óptico como en el microscopio estereoscópico.

Cada una de las etapas correspondientes del desarrollo morfogénico como germinación, fase filamentosa, laminar y esporofítica fueron observadas y descritas de acuerdo a las características de cada una de ellas, en la fase filamentosa: largo de los filamentos, número de células y rizoides; fase laminar: gametófito joven, largo, ancho, número de rizoides, gametófito adulto, largo, ancho, forma, sexualidad, número de rizoides; anteridios y arquegonios: tamaño, forma, número de anterozoides, número de células del canal del cuello; esporófitos: tricomas, forma de los primofrondes, venación. Estas medidas se tomaron cada 15 días para determinar el rango de desarrollo con el propósito de establecer cuál de los tres soportes tenía las mejores características y condiciones para el desarrollo de la fase sexual de esta planta. Las medidas que se mencionan en las descripciones son los promedios de diez estructuras de cada fase.

La toma de muestras se suspendió el día 231 después de la siembra en que se formaron los esporófitos. Los frascos germinadores se siguieron observando tres meses después, cuando en musgo y maquique los esporófitos tenían de 1 a 6 cm de largo y en tierra de hoja seguían sin presentarse. Cuando los esporófitos jóvenes tenían más de 5 cm de largo se trasplantaron en tierra de hoja (fig. 1). En total se elaboraron 84 laminillas de preparaciones permanentes correspondiendo a 28 laminillas por cada sustrato que fueron la base para describir los resultados (p. 328-330).

## RESULTADOS

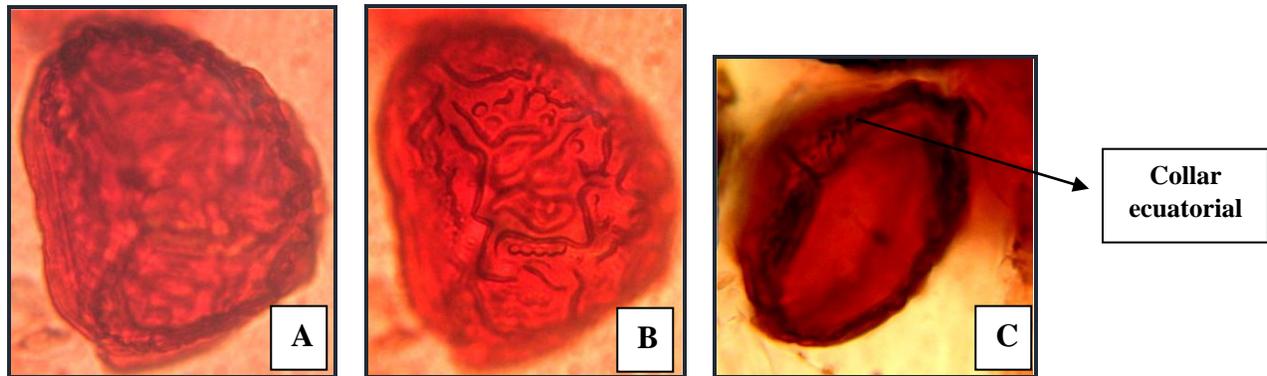
Los esporófitos (fig. 1) de los cuales se tomaron las esporas presentan las siguientes características generales basadas en (Mickel & Smith, 2004): Plantas terrestres, frondes grandes entre 50 cm a 2 m, láminas pinnadas-pinnatifidas a bipinnadas, glabras o con escasos tricomas, nervaduras libres, soros cubiertos por un indusio de 0.3 mm, esporangios con parafisos, esporas triletes. La especie se localiza en México, Guatemala, Belice, Honduras, Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Grandes Antillas, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Argentina, África y Asia. En México se localiza en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Jalisco, Nayarit, Colima, Michoacán, Querétaro, Morelos, Hidalgo, Guerrero, Oaxaca, Veracruz, y Chiapas. Se distribuye en el bosque mesófilo de montaña, bosques de pino-encino, en plantaciones de café (p. 542).

La cronología del desarrollo morfogénico se exponen en los cuadros 1, 2, 3 y 4. En la fig. 12 se muestra el concentrado del desarrollo de este taxón. (Tryon & Lugardon, 1991) describen las esporas de algunas especies de *Pteris* y la terminología de estos autores es la que se utilizó para describirlas en este trabajo (p. 188-191).

### Esporas

Las esporas fueron triletes de forma triangular de 52.75 µm por 48.53 µm en vista proximal, exina de 6.3 µm de grosor, vista distal rugulada y entre éstas se aprecian verrugas de 2.2 µm

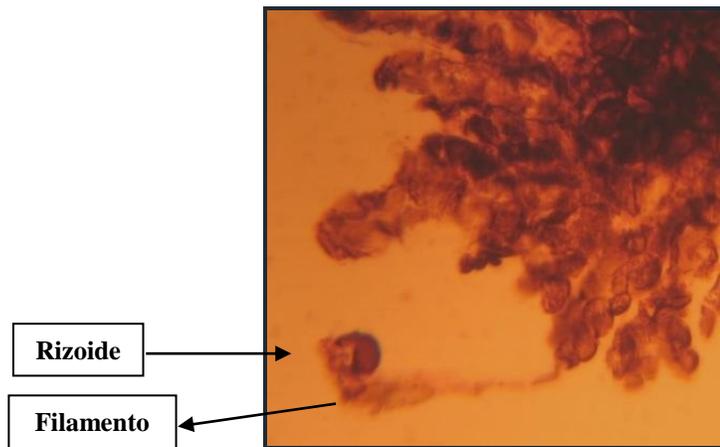
(figs. 2A y 2B), laesura de 31.65  $\mu\text{m}$  de largo. También se apreció en vista lateral el collar ecuatorial típico de la mayoría de las esporas de este género (fig. 2C).



**Fig. 2.** A. Vista proximal mostrando el trilete y ornamentación (100X). B. Vista distal con ornamentación rugulada y verrugas (100X). C. Vista lateral con collar ecuatorial (100X).

### Germinación

Las muestras de las primeras fases del desarrollo del gametófito se toman con base en la arena que se encuentra en los diferentes sustratos. En la parte del método se cita que las esporas al momento de la siembra se entremezclaron en 0.5 g de arena de río esterilizada. La presencia de la arena sobre los sustratos es la que se toma de referencia para realizar el muestreo de las primeras fases del desarrollo del gametófito. La germinación se presentó a los 29 días en musgo y en tierra de hoja (cuadros 1, 2 y 3), en maquiue a los 43 y 97 días (cuadros 1 y 4). La germinación (fig. 3) es de tipo *Vittaria*, la cual fue descrita por (Nayar & Kaur, 1971) p. 301.

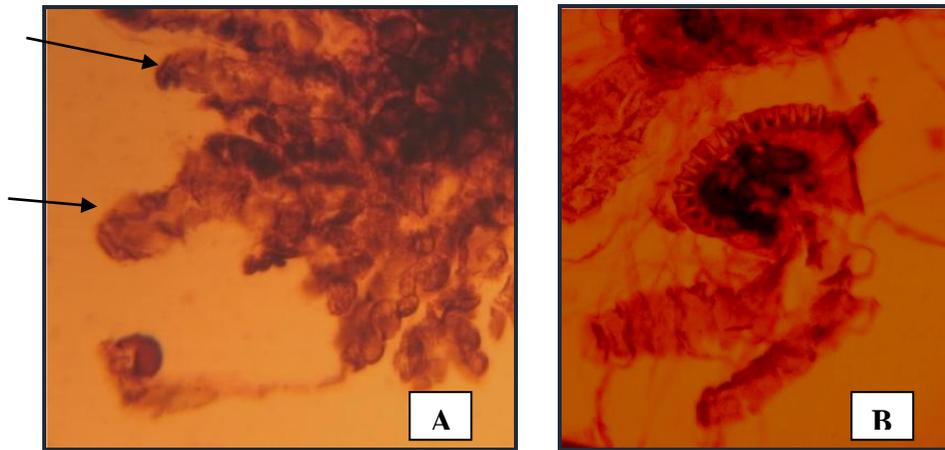


**Fig. 3.** Germinación de la espora mostrando el filamento e inicio del desarrollo del rizoide (40X).

### Fase filamentosa

Se apreció en tierra de hoja de los 29 a los 79 días, en musgo de los 29 hasta los 150 días y en maquiue a los 43 días (cuadros 1, 2, 3 y 4), también en estas fechas se inició el desarrollo de gametófitos jóvenes (fig. 4A, flechas). El largo de los filamentos clorofílicos osciló alrededor

de los 573.3  $\mu\text{m}$  de largo con 11 células. Los rizoides ventrales midieron en promedio 255  $\mu\text{m}$  de largo, algunas esporas germinaron dentro del esporangio (fig. 4B).



**Fig. 4.** A. Fase filamentososa mostrando diferentes etapas de desarrollo de los filamentos y algunos gametófitos jóvenes (flechas) en aumento de (40X). B. Esporas germinando dentro del esporangio y algunas ya formando filamentos y prótalos jóvenes (10X).

#### Gametófito joven

Esta etapa se consideró antes de la formación de la escotadura (fig. 5) y se apreció en tierra de hoja desde los 150 hasta los 231 días (cuadros 1 y 2), en musgo de los 43 hasta los 231 días (cuadros 1 y 3) y en maquique se observó a partir de los 60 y hasta los 79 días (cuadros 1 y 4). En tierra de hoja se observaron gametófitos jóvenes alargados que midieron 4 mm de largo por 2.6 mm de ancho con anteridios inmaduros (fig. 5). En musgo los prótalos jóvenes fueron de 2 mm de largo por 2 mm de ancho y en maquique midieron 0.6 mm de largo por 0.9 mm de ancho, en todos los sustratos se observaron más de 10 rizoides ventrales por gametófito de más o menos el mismo largo que éste, encontrando también en esas fechas varios gametófitos cordados.

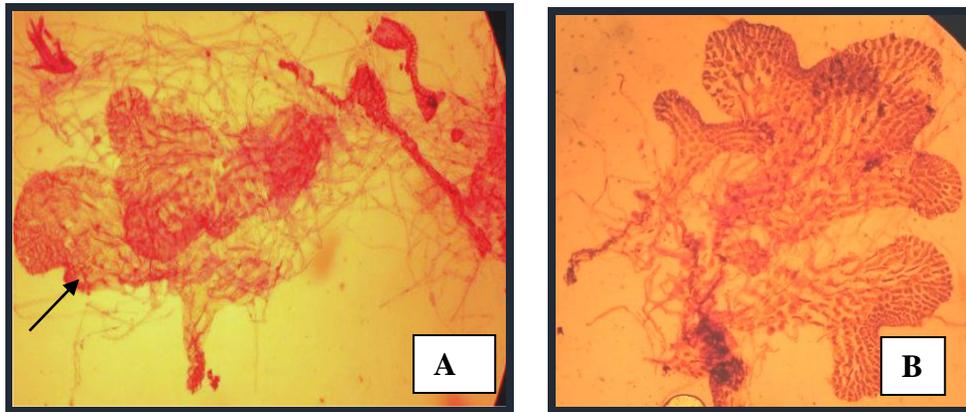


**Fig. 5.** Gametófito joven (antes de la diferenciación de la escotadura del prótalo, 10X)

#### Gametófito adulto

El desarrollo protálico fue tipo *Ceratopteris* (Nayar & Kaur, 1971) p. 304, entre sus características es la diferenciación del tejido meristemático desplazado hacia uno de los lados

(fig. 6A, flecha) y ya en la madurez del prótalo, la escotadura toma la posición distal formando la típica forma cordada asimétrica (fig. 6B).



**Fig. 6.** A. Meristemo en posición lateral, B. Meristemo en posición distal para formar el prótalo cordado con alas asimétricas (10X).

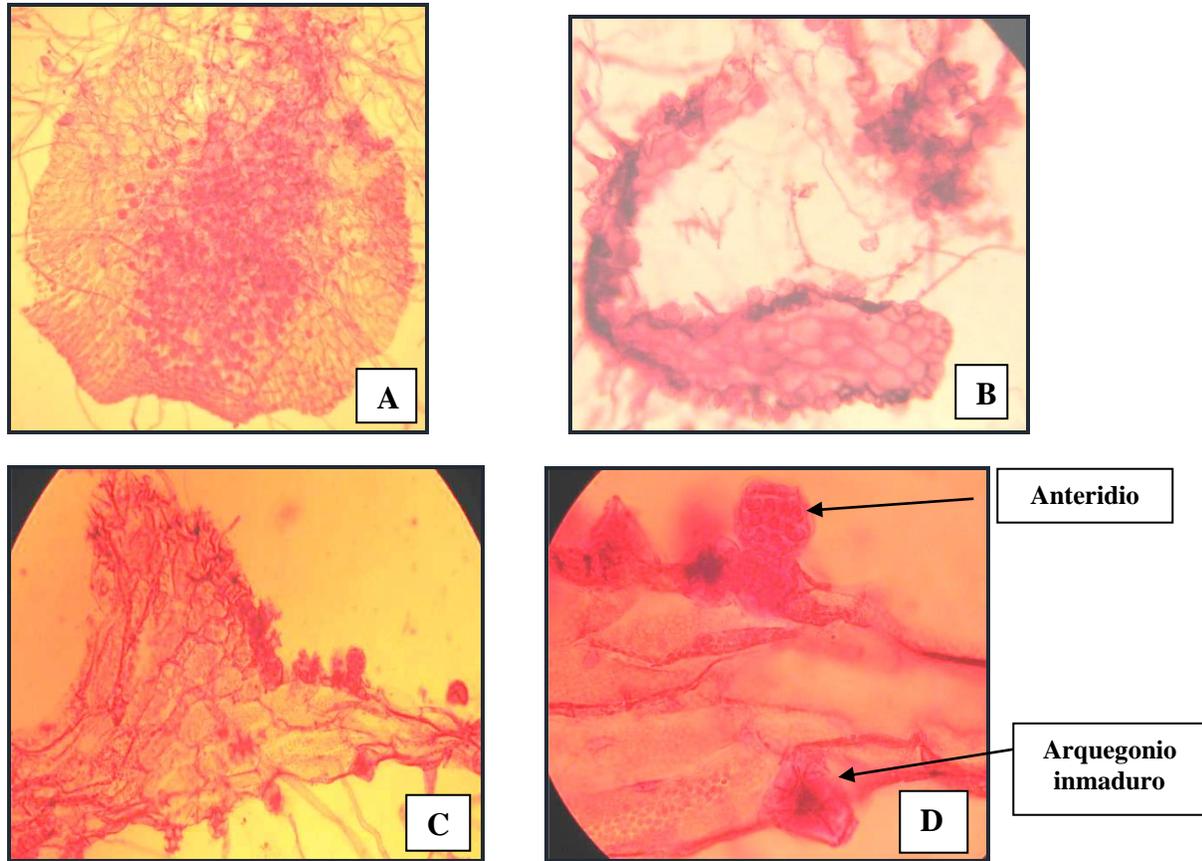
Se consideró gametófito adulto una vez que los prótalos tuvieron bien desarrollada la escotadura. En tierra de hoja se observó desde los 164 días hasta los 231 días (cuadros 1 y 2), en musgo a partir de los 79 días hasta los 231 días (cuadros 1 y 3) y en maquique a partir de los 97 hasta los 178 días (cuadros 1 y 4). En tierra de hoja los gametófitos midieron 5 mm de largo por 3 mm de ancho, ya presentaban anteridios maduros. En musgo midieron 3 mm de largo por 2 mm de ancho, en maquique fueron más pequeños de 10 mm de largo por 11 mm de ancho y presentaban anteridios; los prótalos en los tres sustratos tenían gran cantidad de rizoides ventrales que sobrepasaban el tamaño de los mismos. La forma de los gametofitos fueron un 45% cordados (fig. 6B) y muy pocos (5%) cordado-alargados (figs. 7C y 7D), circulares un 10% (fig. 7A), alargados 40% (fig. 7B).

#### **Gametangios**

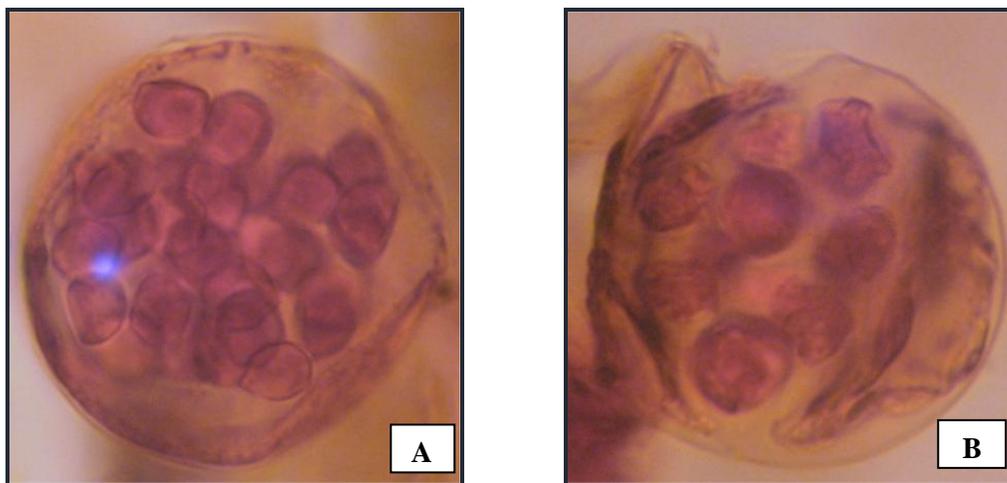
En los gametofitos se apreciaron anteridios inmaduros, otros prótalos con anteridios maduros y otros más con anteridios maduros y arquegonios inmaduros. Se encontró una relación entre forma y sexualidad, los prótalos unisexuados masculinos fueron circulares y alargados (figs. 7A y 7B), los bisexuados fueron cordados (fig. 6B) y cordado-alargados (figs. 7C y 7D) y la relación de los mismos fue la siguiente: unisexuales masculinos circulares (10%) y alargados (40%), los prótalos unisexuales femeninos y bisexuados fueron cordados (45%) y cordado-alargados (5%).

#### **Anteridios**

Se observaron desde los 150 hasta los 231 días en tierra de hoja (cuadros 1 y 2), en musgo desde los 97 a los 231 días (cuadros 1 y 3) y en maquique de los 60 a los 220 días (cuadros 1 y 4). Los anteridios están formados por seis células, cuatro de la pared, una célula del opérculo y una célula en el pie, miden aproximadamente 54.86  $\mu\text{m}$  de ancho y 52.75 largo, con 20 anterozoides (figs. 8A y 8B), se observaron siempre de forma esférica y se ubicaban en zonas próximas a los rizoides o entre ellos.



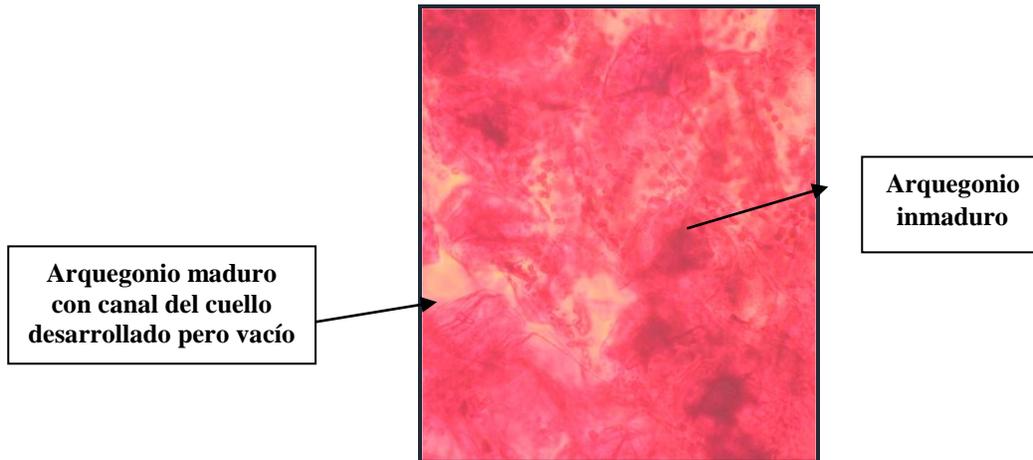
**Fig. 7.** A. Gametófito circular con anteridios inmaduros (10 X). B. Gametófito alargado con anteridios maduros (10X). C. Gametófito bisexuado (10X). D. Detalle de los gametangios en un gametófito bisexuado (40X).



**Fig. 8.** Anteridios en diferentes estadios de maduración. A. inmaduro. B. maduro mostrando la célula del pie, las células de la pared y el opérculo (40X).

### Arquegonios

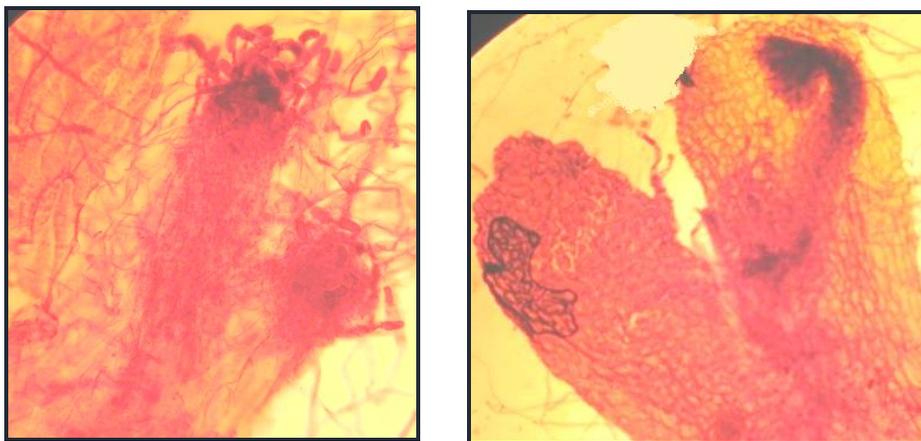
En tierra de hoja no se desarrollaron (cuadros 1 y 2), en musgo se apreciaron a partir de los 193 hasta los 231 días (cuadros 1 y 3), en maquique se pudieron observar desde los 150 días hasta los 220 días (cuadros 1 y 4). Los arquegonios de los dos sustratos, se encontraban inmaduros o, cuando se distinguía el canal del cuello, se encontraba vacío (fig. 9).



**Fig. 9.** Arquegonios, diferentes estadios de desarrollo (40X).

### Apogamia

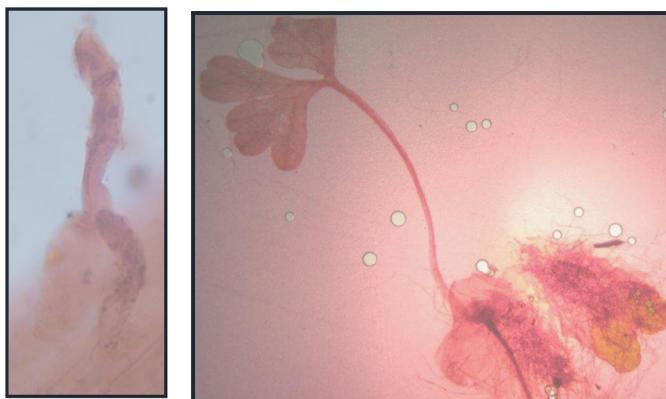
Se presentó en dos soportes, en musgo comenzó a partir de los 220 hasta los 231 días (cuadros 1 y 3), en maquique hasta los 231 días (cuadros 1 y 4) y en tierra de hoja no se apreció (cuadros 1 y 2). En esta etapa, los gametófitos median 4 mm de largo por 2 mm de ancho y en la zona de la escotadura comenzó a formarse la yema apogámica acompañada por gran cantidad de tricomas, dando inicio a la formación del esporófito. En los primeros estadios esta protuberancia midió 332  $\mu\text{m}$  de largo por 99.6  $\mu\text{m}$  de ancho (fig. 10A), a los 220 días seguía creciendo y a los 231 días ya medía 664  $\mu\text{m}$  de largo por 232.4  $\mu\text{m}$  de ancho y también se notó la formación del primofronde del esporófito (fig. 10B).



**Fig. 10.** A. Inicio de la yema apogámica (40X). B. Desarrollo del esporófito (10X).

**Esporófito joven**

En tierra de hoja no se formó (cuadros 1 y 2), en musgo y maquique el esporófito se presentó a los 231 días (cuadros 1, 3 y 4). Se observaron de uno a dos esporófitos por prótalo. El pecíolo del primofronde midió 8 mm de largo y presentaba tricomas bicelulares de 137.5  $\mu\text{m}$  de largo (fig. 11A), las láminas fueron flabeladas de 5 mm de largo y 5 mm de ancho con venación dicotómica (fig. 11B), todavía se observaron restos del gametófito de 3 mm de ancho y 4 mm de largo. La figura 12 muestra el concentrado de las fases gametofítica y esporofítica antes descritas.



**Fig. 11.** A. Detalle de un tricoma (40X). B. Esporófito joven (3.2X).

**Cuadro 1.** Resumen de los resultados del desarrollo morfogénico obtenidos en los tres soportes.

Estadios de desarrollo	Tierra de hoja	Musgo	Maquique
Germinación	29	29	43-97
Fase filamentosa	29-79	29-150	43
Gametofito joven	150-231	43-231	60-79
Gametofito adulto	164-231	79-231	97-178
Anteridios	150- 231	97-231	60-220
Arquegonios	No se observaron	193-231	150-220
Apogamia	No se observaron	220-231	231
Esporófito	No se observaron	231	231

**Cuadro 2.** Cronología del desarrollo de las fases gametofíticas y esporofíticas (soporte tierra de hoja).

Número de días	15	29	43	60	79	97	129	150	164	178	193	206	220	231
Germinación	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Filamento	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gametofito joven	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X
Gametofito adulto	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X
Anteridios	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X
Arquegonios	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Apogamia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Esporófito	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

**Cuadro 3.** Cronología del desarrollo de las fases gametofíticas y esporofíticas (soporte musgo).

Número de días	15	29	43	60	79	97	129	150	164	178	193	206	220	231
Germinación	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Filamento	-	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
Gametofito joven	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Gametofito adulto	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Anteridios	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Arquegonios	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X
Apogamia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
Esporofito	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X

**Cuadro 4.** Cronología del desarrollo de las fases gametofíticas y esporofíticas (soporte maquiue).

Número de días	15	29	43	60	79	97	129	150	164	178	193	206	220	231
Germinación	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Filamento	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gametofito joven	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gametofito adulto	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	-	-	-	-
Anteridios	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-
Arquegonios	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	-
Apogamia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
Esporofito	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X

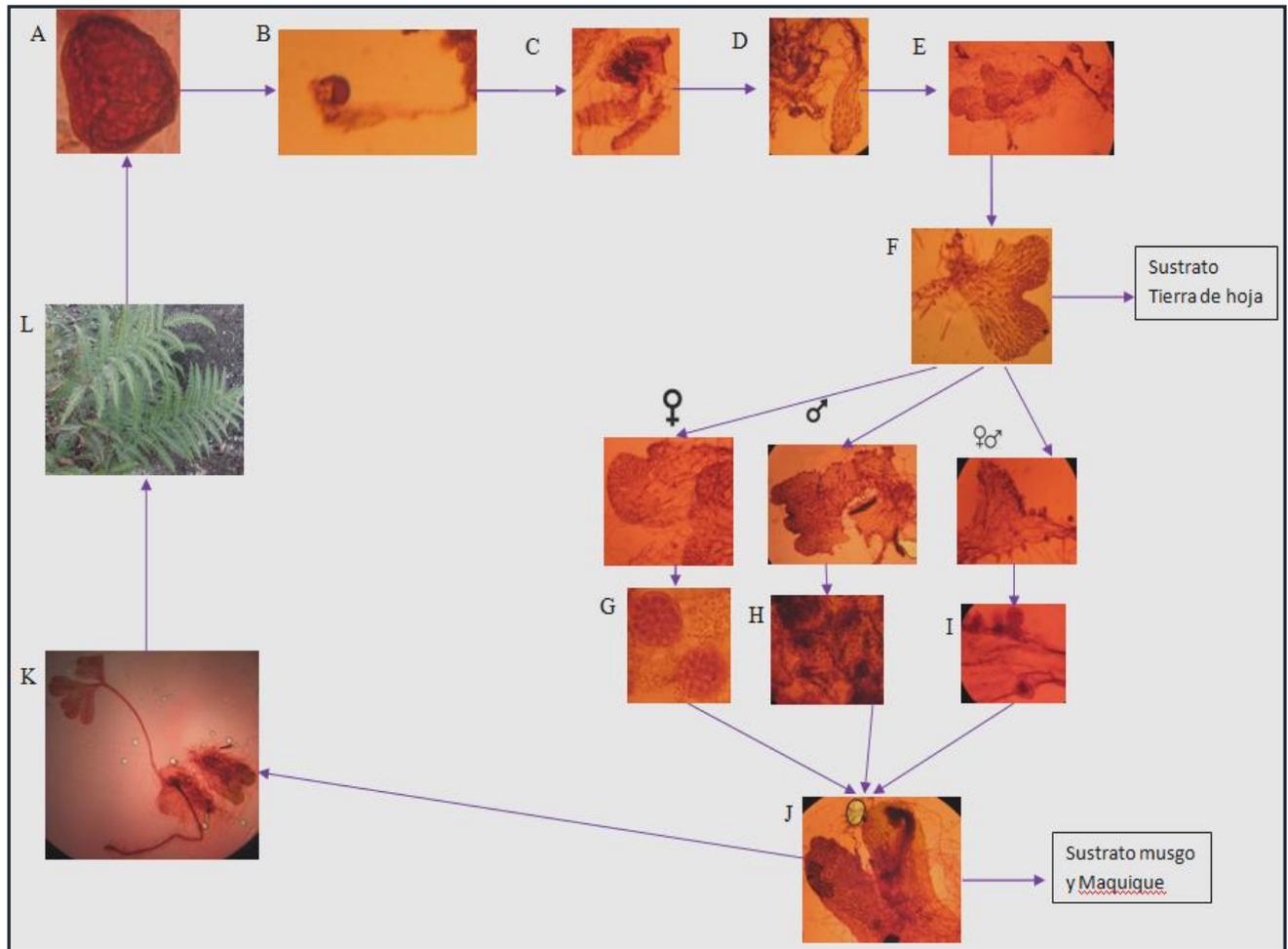
## DISCUSIÓN

En el cuadro 5 se resumen los resultados obtenidos para 27 especies de *Pteris* (cinco de ellas se repiten por diferentes autores); estos datos fueron publicados por siete investigadores o grupos de investigación en nueve diferentes medios bibliográficos.

En todos los casos las esporas fueron triletes, aunque en *P. cretica* y *P. multifida* se mencionan triletes y atípicas y en *P. denticulata* colapsadas. La germinación de las esporas en todos los taxones fue tipo *Vittaria*.

El cuadro 5 muestra que los taxones fueron sembrados en diferentes medios o sustratos como vermiculita, turba y perlita en proporción 4:4:2; en medio de Thompson modificado; Medio Kingroot; Medio de Thompson; mezcla suelo oscuro-arena 1:1; Medio de Knudson con cuatro diferentes concentraciones de giberelinas y soportes de maquiue, tierra de hoja y musgo. El tipo de desarrollo protálico presente en las especies de *Pteris* fue el tipo *Ceratopteris* y *Adiantum*.

En la bibliografía consultada no se encontró ningún estudio referente al desarrollo morfológico de *Pteris quadriaurita* y al no contar, con datos de otros taxones del género que hayan sido sembradas en soportes naturales, no fue posible realizar inferencias de otras especies con la aquí estudiada, debido a que el medios o sustratos de cultivo varían los resultados del desarrollo morfológico aun de la misma especie.



**Fig. 12.** Síntesis del desarrollo morfogénico de *Pteris quadriaurita* Retz. A. Esporas (100X). B. Germinación de la espora tipo *Vittaria* (40X). C. Fase filamentosa (10X). D. Gametófito joven alargado (10X). E. Desarrollo del protalo tipo *Ceratopteris* (10X), F. Gametófito adulto (10X), hasta esta fase llegó el desarrollo en tierra de hoja. G. Gametófito masculino con anteridios (10X y 40X). H. Gametófito femenino con arquegonios inmaduros (10X y 100X). I. Gametófito bisexuado con anteridios maduros y arquegonios inmaduros (10X y 40X). J. Formación de esporófito apogámico (3.2X). K. Esporófito joven con lámina flabelada (1.7X). L. Esporófitos adultos de donde se tomaron las muestras de esporas.

(Huang, Chou, Hsieh, Wang, & Chiou, 2006) observaron en *Pteris* la presencia de 64 esporas por esporangio, lo cual probaría la condición diploide de una planta aunada a la formación de anteridios y arquegonio y esporófitos de origen sexual. Estos autores también mencionan que la presencia de 32 esporas por esporangio estaría manifestando una poliploidia además de la formación sólo de anteridios y esporófitos apogámicos (p. 262-263). En *Pteris quadriaurita* se contaron 32 esporas por esporangio, lo que implicaría el origen poliploide de esta entidad y la formación de esporófitos apogámicos, aunque en este caso, se formaron arquegonios, la mayoría no maduraron o bien el cuello del arquegonio estaba vacío.

Así también, (Martínez, 2010) indica que es “frecuente que los especímenes apogámicos produzcan arquegonios no funcionales al determinar que las células del canal del cuello de los

arquegonios colapsan, evitando de esa manera el desplazamiento de los anterozoides a la ovocélula” (p. 100). En *Pteris quadriaurita* se presentaron arquegonios cuyo canal del cuello estaba vacío y otros más que no alcanzaron su desarrollo.

Puspitasari (2015) cita que “no obstante que una especie tenga 64 esporas por esporangio, si éstas difieren en formas y tamaño, producen esporófitos apogámicos debido a que esta variación morfológica se explica por que se lleva a cabo una esporogénesis anormal como sucede en *P. excelsa*” (p. 99). Estas condiciones de esporas de diferentes tamaños y formas no se encontraron en los ejemplares recolectados de *P. quadriaurita*, sin embargo, es probable que esto se presente en otras poblaciones de este taxón ya que (Mickel & Smith, 2004) en la descripción de la especie mencionan la presencia de esporas triletes de diferentes tamaños (p. 542).

(Martínez, 2010) indica que en especies cosmopolitas como *P. cretica* la apogamia es una forma de no depender de las condiciones ambientales para su distribución (p.100). En el caso de *P. quadriaurita* considerada una especie de amplia distribución por (Tejero-Díez & Torres-Díaz, 2012) y que además indican, que esta planta se ha naturalizado en varias regiones del mundo (p. 120), podría pensarse que la apogamia le ha facilitado la conquista de nuevas regiones.

En *Pteris quadriaurita* el desarrollo del esporófito se observó en musgo y maquique a los 231 días y en tierra de hoja no se desarrollaron. Lo anterior podría explicarse con base en el trabajo de (Watson & Vázquez, 1981) quienes indican que el microhábitat es trascendental en la historia de vida de las especies y las propiedades del sustrato son importantes. Según estos autores el desarrollo apropiado del esporófito requiere de la asociación con musgos, ya que este evita la desecación y a la raíz del helecho joven le otorga agentes antimicóticos (p. 7). Con lo anterior, quizás los prótalos de *P. quadriaurita* en una etapa de su desarrollo requieran de la protección del musgo contra la desecación, razón por la cual obtuvimos esporófitos en musgo. En el caso del maquique que son raíces adventicias de los helechos arborescentes, es probable que estas les confieran protección, razón por la cual, también se desarrollaron esporófitos en maquique. En tierra de hoja, que se hubiera pensado fuera el sustrato idóneo para la especie sólo se formaron gametófitos unisexuados masculinos en etapas muy tempranas (protandria) y no se desarrolló el esporófito.

Aunado a lo anterior, (Martínez, 2010) indica que “el desarrollo de gametófitos unisexuados masculinos favorece el cruzamiento con reproducción sexual” (p. 99), entonces sería posible que los gametófitos que se obtuvieron en tierra de hoja sólo estuvieron destinados a la reproducción y los desarrollados en los sustratos de musgo y maquique, además de la reproducción, ambos sustratos tuvieron la función de protección.

Cabe destacar que los tres sustratos se encuentran en bosques mesófilos de montaña. Los resultados de este trabajo abren una serie de preguntas de las posibles interacciones que pueden presentarse en la naturaleza en relación a este taxón.

*P. quadriaurita* comparte muchos de los caracteres de las otras especies que se muestran en el cuadro 5, como germinación tipo *Vittaria*, desarrollo protálico tipo *Ceratopteris*, la presencia de gametófitos unisexuales sólo masculinos como fue en el sustrato de tierra de hoja y unisexuales masculinos, unisexuales femenino y bisexuados como se presentaron en musgo y maquique. Este taxón difiere de las otras especies por presentar gametófitos unisexuados masculinos circulares (10%) y alargados (40%), gametófitos unisexuados femeninos y bisexuados cordado-alargados (5%) y cordados (45%).

**Cuadro 5.** Comparación del desarrollo morfogénico de los gametófitos y esporófitos de algunas especies de *Pteris* citadas en la bibliografía.

Especie	Esporas	Germinación	Filamento	Tipo protálico	Gametófito joven	Gametófito adulto	Anteridio	Arquegonio	Esporófito	Medio	Autor
<i>P. berteroaana</i> J. Agardh.	Trilete	Tipo <i>Vittaria</i> , 8-10 días	21-23 días con 3-5 células	<i>Ceratopteris</i>	23-43 días	45-160 días, cordado	72-120 días	65-85 días	150 días	Thompson mo- dificado	Mendoza <i>et al.</i> (1995)
<i>P. fauriei</i> Hieron. var. <i>minor</i> (diploide)	Triletes, 64 esporas por esporangio	Tipo <i>Vittaria</i>	3-7 células	<i>Ceratopteris</i>	21 días	28 días ♂ y 42 días ♀ ambos unisexuales 52 días bisexuados cordados	28 días	42 días	70 días prove- nientes prótalos unisexuales y 112 días prótalos bisexuales	Medio Kingroot	Hung <i>et al.</i> (2006)
<i>P. fauriei</i> Hieron. var. <i>fauriei</i> (triploide)	Triletes, 32 esporas por esporangio	Tipo <i>Vittaria</i>	3-7 células	<i>Ceratopteris</i>	21 días	28 días, cordados	28 días	Ausente	Apogamia 42-56 días	Medio Kingroot	Hung <i>et al.</i> (2006)
<i>P. chilensis</i> Desv.	NM	Tipo <i>Vittaria</i> , 10-12 días	3-4 células, 23 a 24 días	NM	30 días	60-95 días, cordados	NM	Se forman antes que los ante- ridios	115 días	Medio de Thompson	Letelier y Peñai- lillo (2007)
<i>P. ensiformis</i> Burm	Triletes con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> 7 días	2-25 células	<i>Ceratopteris</i>	25 días	50 días asimétrico espatulado a cordiforme, bisexuados	90	90	35-56 días	Mezcla suelo oscuro-arena 1:1	Zhang <i>et al.</i> (2008)
<i>Pteris excelsa</i> Gaud.	Trilete con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> 7-10 días	2-22 células	<i>Ceratopteris</i>	20 días	25 días, asimétricos espatulados a cordiformes, bisexuados	25	25	35-56 días	Mezcla suelo oscuro-arena 1:1	Zhang <i>et al.</i> (2008)
<i>Pteris fauriei</i> Hieron.	Trilete, con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> 7 días	2-7 células	<i>Ceratopteris</i>	7-14 días	24 días, asimétrico, espatulado a cordi- forme, bisexuados	28-80	28-80	35-56 días	Mezcla suelo oscuro-arena 1:1	Zhang <i>et al.</i> (2008)
<i>Pteris finotii</i> Christ	Trilete, con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> 4-6 días	2-12 células	<i>Ceratopteris</i>	10-40 días	26 días, asimétrico, espatulado	26-60	26-60	35-56 días	Mezcla suelo oscuro-arena 1:1	Zhang <i>et al.</i> (2008)

Especie	Esporas	Germinación	Filamento	Tipo protálico	Gametófito joven	Gametófito adulto	Anteridio	Arquegonio	Esporófito	Medio	Autor
						a cordiforme, bisexuados					
<i>Pteris vittata</i> L.	Trilete, con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> 42-3 días	2-19 células	<i>Ceratopteris</i>	7 días	17-50 días, asimétrico, espatulado a cordiforme, bisexuados	20-40	20-40	35-56 días	Mezcla suelo oscuro-arena 1:1	Zhang <i>et al.</i> (2008)
<i>Pteris wallichiana</i> Agardh	Trilete, con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> 13 días	2-7 células	<i>Ceratopteris</i>	36 días	43 días, asimétrico, espatulado a cordiforme, bisexuados	36	36	35-56 días	Mezcla suelo oscuro-arena 1:1	Zhang <i>et al.</i> (2008)
<i>P. inermis</i> (Rosenst.) Sota	Triletes	6-8 días	8-10 células	<i>Ceratopteris</i>	20 días	A partir 20 a 25 días ♂ y 30-50 días ♀ unisexuales 120 días bisexuados, cordado	20 días	30-50 días	No se obtuvo	Medio de Knudson con cuatro diferentes concentraciones de giberelinas	Tanco <i>et al.</i> (2009)
<i>P. cretica</i> L.	Triletes y atípicas	Tipo <i>Vittaria</i> , 6-7 días 25% germinación asincrónica entre 30-34 días	3-5 células	<i>Adiantum</i>	14 días	50 días cordiformes, unisexuados masculinos	14 días	Ausentes	Apogamia, 90 días	Knudson (modificado por Steeves <i>et al.</i> , 1955)	Martínez (2010)
<i>P. ensiformis</i> Burm.	Triletes	Tipo <i>Vittaria</i> , 6 a 7 días, 30% de germinación asincrónica entre 30-40 días	7 a 9 células	<i>Ceratopteris</i>	10-14 días	Laminares, bisexuados	Protrandria después de 30 días	40 días	Sexual A partir de 3 meses	Knudson (modificado por Steeves <i>et al.</i> , 1955)	Martínez (2010)
<i>P. multifida</i> Poir.	Triletes y atípicas	Tipo <i>Vittaria</i> , 6 a 7 días, 35% de germinación asincrónica entre 30-40 días	3-5 células	<i>Adiantum</i>	10-14 días	Laminares bisexuados	Protrandria después de 20 días	40 días	Sexual A partir de 3 meses	Knudson (modificado por Steeves <i>et al.</i> , 1955)	Martínez (2010)

Especie	Esporas	Germinación	Filamento	Tipo protálico	Gametófito joven	Gametófito adulto	Anteridio	Arquegonio	Esporófito	Medio	Autor
<i>P. vittata</i> L.	Triletes	Tipo <i>Vittaria</i> , 3 días, 97% de germinación, asincrónica entre 30-40 días	3-5 células	<i>Ceratopteris</i>	Antes 10 días	Laminares bisexuados	Protandria después de 30 días	40 días	Sexual A partir de 3 meses	Knudson (modificado por Steeves <i>et al.</i> , 1955)	Martínez (2010)
<i>Pteris cretica</i> L.	Triletes	NM	NM	NM	NM	35 días asexual, masculino, femenino, bisexuado	Produjeron 32 espermatozoides (81%), asexuales 19%	Ausentes o anormales	35 días, Apogámico	Vermiculita-turba-perlita 4:4:2	Huang <i>et al.</i> (2011)
<i>Pteris pellucidifolia</i> Hayata	Triletes, algunas abortadas	NM	NM	NM	NM	63 días asexual, masculino, femenino, bisexuado	Produjeron 32 espermatozoides 46% asexual 54% masculinos	Ausentes o anormales	63 días Apogámico	Vermiculita-turba-perlita 4:4:2	Huang <i>et al.</i> (2011)
<i>Pteris wulaiensis</i> Kuo	Triletes	NM	NM	NM	NM	35 días asexual, masculino, femenino, bisexuado	Produjeron 32 espermatozoides, 11% asexual y 81% masculinos	Ausentes o anormales	35 días, Apogámico	Vermiculita-turba-perlita 4:4:2	Huang <i>et al.</i> (2011)
<i>P. deflexa</i> Link	Triletes	Tipo <i>Vittaria</i>	3-5 células	<i>Ceratopteris</i>	NM	30-40 días, cordado	Protandria	50 días a los 60 ya maduros	Sexuales, NM tiempo	Knudson (modificado por Steeves <i>et al.</i> , 1955)	Martínez <i>et al.</i> (2013)
<i>P. denticulata</i> Sw.	Colapsadas	Tipo <i>Vittaria</i>	Más de 15 células	<i>Ceratopteris</i>	Produce 1-3 ramas que son gametofitos formados a partir del primero	30-40 días, cordado	15-20 días protandria	50 días, 10 días después maduros	Sexuales NM tiempo	Knudson (modificado por Steeves <i>et al.</i> , 1955)	Martínez <i>et al.</i> (2013)
<i>P. tristicula</i> Raddi	Trilete	Tipo <i>Vittaria</i>	6-8 células	<i>Ceratopteris</i>	Produce 1-3 ramas que	30-40 días, cordado	15-20 días	50 días, 10 días	Sexuales NM tiempo	Knudson (modificado	Martínez <i>et al.</i>

Especie	Esporas	Germinación	Filamento	Tipo protálico	Gametófito joven	Gametófito adulto	Anteridio	Arquegonio	Esporófito	Medio	Autor
					son gametofitos formados a partir del primero		protandria	después maduros		por Steeves <i>et al.</i> , 1955)	(2013)
<i>Pteris biaurita</i> L.	Triletes 32 esporas por esporangio	<i>Vittaria</i> 10 días	5-9 células	<i>Ceratopteris</i>	22 días, cordado asimétrico	Cordado, unisexuales masculinos	40-92	No forma	apogámico	Vermiculita-musgo y perlita 4:4:2	Puspitasari <i>et al.</i> (2015)
<i>Pteris ensiformis</i> Burm.	Triletes 64 esporas por esporangio	<i>Vittaria</i> después de 10 días	2-4 células	<i>Adiantum</i> primeros estadios y <i>Ceratopteris</i> en etapas posteriores, asimétrico-cordado	18 días, cordado-asimétrico	Unisexuales masculinos y bisexuados 17%	40-92	No forma	sexual	Vermiculita-musgo y perlita 4:4:2	Puspitasari <i>et al.</i> (2015)
<i>Pteris excelsa</i> Gaud.	Varias formas 64 esporas por esporangio	<i>Vittaria</i> 10 días	5-9 células	<i>Ceratopteris</i>	20 días asimétrico-cordado	Unisexuales masculinos	40-92	No forma	apogámico	Vermiculita-musgo y perlita 4:4:2	Puspitasari <i>et al.</i> (2015)
<i>Pteris longipinnula</i> Wall	Triletes 32 esporas por esporangio	<i>Vittaria</i> 18 días	5-32 células	<i>Ceratopteris</i>	20 días asimétrico cordado	Cordado, unisexuales masculinos y femeninos	92	74-102	apogámico	Vermiculita-musgo y perlita 4:4:2	Puspitasari <i>et al.</i> , (2015)
<i>Pteris tripartita</i> Sw.	Triletes 64 esporas por esporangio	<i>Vittaria</i>	3-5 células, 10 días	<i>Adiantum</i> , cordado	18 días	Unisexuales masculinos y 27% bisexuales	40-92	NM	sexual	Vermiculita-musgo y perlita 4:4:2	Puspitasari <i>et al.</i> (2015)
<i>Pteris vittata</i> L.	Varias formas Triletes 32 esporas por esporangio	<i>Vittaria</i> 10 días	7-9 células	<i>Ceratopteris</i>	16 días	Cordado, unisexuales masculinos	40 días	No forma	apogámico	Vermiculita-musgo y perlita 4:4:2	Puspitasari <i>et al.</i> (2015)
<i>P. quadri-aurita</i> Retz.	Trilete 32 esporas por esporangio, con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> , 29 días	11 células	<i>Ceratopteris</i>	150 a 231 días	164 a 231 días, unisexuados masculinos cordados	150-231 días	No se formaron	No se formó	Soporte tierra de hoja	Ballesteros <i>et al.</i> (2016)
<i>P. quadri-aurita</i> Retz.	Trilete 32 esporas	Tipo <i>Vittaria</i> , 29 días	29-150 días con 11	<i>Ceratopteris</i>	43-231 días	79-231 días, esfé-	97-231 días	193-231, inmaduros	apogamia a los 220-231	Soporte musgo	Ballesteros <i>et al.</i>

Especie	Esporas	Germinación	Filamento	Tipo protálico	Gametófito joven	Gametófito adulto	Anteridio	Arquegonio	Esporófito	Medio	Autor
	por esporangio, con anillo ecuatorial		células			ricos, alargados y cordados, unisexuados femeninos y cordado-alargados bisexuados			días, esporófito 231 días		(2016)
<i>P. quadri-aurita</i> Retz.	Trilete 32 esporas por esporangio, con anillo ecuatorial	Tipo <i>Vittaria</i> , 43 y 97 días	43 días con 11 células	<i>Ceratopteris</i>	60-79 días	97-178 días, esféricos, alargados y cordados, unisexuados femeninos y cordado-alargados bisexuados	60-220 días, protran-dria	150-220, inmaduros	apogamia a los 231 días, esporófito 231 días	Soporte maqui que	Balletes <i>et al.</i> (2016)

## CONCLUSIÓN

Los aspectos que diferencian *P. quadriaurita* de otras especies es la marcada relación entre la forma de los prótalos y el tipo de gametangios, los unisexuales masculinos fueron circulares y alargados, los prótalos unisexuales femeninos y bisexuados fueron cordados y cordado-alargados.

El tipo de ciclo de vida fue apogámico con la presencia de 32 esporas por esporangio y el desarrollo de arquegonios que no maduraron o bien maduraron, pero el cuello estaba vacío, estos caracteres son propios de especies poliploides.

Los sustratos que se recomiendan para el cultivo de esta especie son el musgo y el maquique, en tierra de hoja no se formaron esporófitos.

## LITERATURA CITADA

- Arreguín-Sánchez, M. L., Fernández-Nava, R., Palacios-Chávez, R., & Quiroz-García, D. L. (2001). *Pteridoflora ilustrada del estado de Querétaro, México*. México, D.F. Instituto Politécnico Nacional.
- Arreguín-Sánchez, M. L., Palacios-Chávez, R., & Quiroz-García, D. L. (1997). Morfología de las esporas del género *Pteris* para México. *Phytologia*, 83(1), 67-78.
- Baskaran, X. R., Jeyachandran, R., & Meighias, G. (2014). In vitro spore germination and gametophytic growth development of a critically endangered fern *Pteris tripartita* Sw. *African J. Biotechnology*, 13(23), 2350-2358.
- Beri, A., & Bir, S. S. (1993). Germination of stores spores of *Pteris vittata*. *Amer. Fern J.*(83), 73-78.
- Chao, Y.-S., Lui, H. Y., Chiang, Y. C., & Chiou, W. L. (2012). Polyploidy and speciation in *Pteris* (Pteridaceae). *J. Bot.* doi:10.1155/2012/817920
- Cohen, D., & Crotty, W. J. (1979). H-uridine incorporation in the pre-mitotic stage of rhizoid cell differentiation in *Pteris vittata* L. *Amer. J. Bot.*(66), 179-182.
- Crotty, W. J. (1967). Rhizoid cell differentiation in the fern gametophyte of *Pteris vittata* L. *Amer. J. Bot.*, (54), 105-117.
- Gremmrich, A. R. (1988). In requirement of red light and blue light mediated inhibition of antheridiogenesis in the fern *Pteris vittata*. *Pl. Sci.* (58), 159-164.
- Huang, Y. M., Hsu, S-Y., S. Y., Hsieh-Mei, T. H., & Chiou, H. M. (2011). Tree species (Pteridaceae: Pteridophyta) reproduce by apogamy. *Reproductive Biology Botanical Studies* (52), 79-87.
- Huang, Y.-M., Chou, H. M., Hsieh, T. H., Wang, J. C., & Chiou, L. C. (2006). Cryptic characteristics distinguish diploid and triploid varieties of *Pteris fauriei* (Pteridaceae). *Can. J. Bot.* (84), 261-268.
- Laird, S., & Sheffield, E. (1986). Antheridia and archegonia of the apogamous fern *Pteris cretica*. *Ann. Bot.* (57), 139-143.
- Letelier, L., & Penailillo, P. (2007). Desarrollo del gametofito y esporofito joven de *Pteris chilensis* Desv. (Pteridaceae-Pteridophyta). *Gayana Bot.*, 64(1), 93-97.
- Martínez, O. G. (2010). Gametófitos y esporófitos jóvenes de cuatro especies de helechos del género *Pteris* (Pteridaceae) naturalizadas en América. *Rev. Biol. Trop.*, 58(1), 89-102.
- Martínez, O. G., Prada, C., Tanco, M. E., & Bonomo, M. C. (2013). Sexual phase of three species of *Pteris* (Pteridaceae). *Tropical Plant Biol.*, 6, 46-52.
- Mehra, P. N. (1938). Apogamy in *Pteris biaurita* L. *Proc. Indian Acad. Sci.*(8), 202-210.
- Mendoza, A., Pérez-García, B., Reyes-Jaramillo, I., & Ricci, M. (1995). Desarrollo del gametofito de *Pteris berteroaana* C. Agardh (Pteridaceae: Pterideae). *Rev. Biol. Trop.* (45), 51-57.

**Recibido:**  
18/septiembre/2018

**Aceptado:**  
28/junio/2019

- Mendoza-Ruíz, A., & Pérez-García, B. (2009). *Helechos y Licopodios de México*. México.
- Mickel, J. T., & Beitel, J. M. (1988). Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. *Mem. N. Y. Bot. Gard.*, 46, 320-327.
- Mickel, J. T., & Smith, A. R. (2004). The pteridophytes of Mexico. *Mem. N. Y. Bot. Gard.*, 88, 533-544.
- Montoya-Casimiro, M. d., Álvarez-Varela, R., Pérez-Hernández, S., & Arreguín-Sanchez, M. L. (2000). Ciclos biológicos de *Blechnum occidentale* L. var. *occidentale* (Blechnaceae-Pteridophyta) y *Thelypteris resinifera* (Desv.) Proctor elypteridaceae-Pteridophyta). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.*, 46(3), 317-339.
- Moran, R. C. (1995). *Pteris*. En R. C. Moran, & R. Riba, *Psilotaceae a Salviniaceae-Flora Mesoamericana* (págs. 140-144). UNAM-Missouri Botanical Garden-The Natural History Museum.
- Nayar, B. K., & Kaur, S. (1969). Types of prothallial development in homosporous ferns. *Phytomorphology*, 19(2), 179-188.
- Nayar, B. K., & Kaur, S. (1971). Gametophytes of Homosporous. *Ferns. Bot. Rev.*, 37(3), 295-396.
- Prada, C., Moreno, V., & Gabriel y Galan, J. M. (2008). Gametophyte development, sex expression and antheridiogen system in *Pteris incomplete* Cav. *Amer. Fern J.*, 98(1), 14-25.
- Puspitasari, D. S., Chikmawati, T., & Praptosuwiryo, T. N. (2015). Gametophyte morphology and development of six species of *Pteris* (Pteridaceae) from Java Island Indonesia. *The Journal of Tropical Life Science*, 5(2), 98-104.
- Rodríguez-Ríos, R. (1973). Morfología de los prótalos y esporófitos jóvenes de algunas especies chilenas de *Blechnum* (Polypodiaceae). *Gayana Bot.*(22), 21-30.
- Salazar-Aguilar, S., Arreguín-Sánchez, M. L., & Tejero-Díez, J. D. (2015). Descripción del desarrollo del prótalo de tres especies cortícolas (*Polypodium colpodes* Kunze, *Polypodium arcanum* Maxon var. *bakerii* (Daven.) Mickel et Tejero y *Phlebodium inaequale* T. Moore (Polypodiaceae-Polypodiophyta). *Polibotanica*(39), 21-48.
- Smith, A. R. . (1981). Pteridophytes. En D. Breedlove, *Flora of Chiapas* (págs. 56-57). San Francisco: The California Academic of Sciences.
- Tanco, M. E., Martínez, O. G., & Bonomo, M. (2009). Germinación y morfogénesis de *Pteris inermis* (Rosenst.) De la Sota. *Gayana Bot.*, 66(1), 10-17.
- Tejero-Díez, J. L., & Torres-Díaz, A. N. (2012). *Phymatosorus grossus* (Polypodiaceae) en México y comentarios sobre otros pteridobiontes no-nativos. *Acta Bot. Mex.*(98), 111-124.
- Tryon, A., & Lugardon, B. (1991). *Spores of the Pteridophyta*. New York: Sprienger-Verlag.
- Tryon, R. M., & Tryon, A. F. (1982). *Fern and allied plants with special reference to Tropical America*. New York: Springer-Verlag.
- Watson, P. J., & Vázquez, M. (1981). Comparative ecology of *Woodsia scapularia* sporophytes and gametophytes. *Amer. Fern J.*, 71(1), 3-9.
- Zhang, K., Shi, L., Zhang, X. C., & Jiang, C. D. (2008). Gametophyte morphology and development of six Chines species of *Pteris* (Pteridaceae). *Am. Fern J.*, 98(1), 33-41.