

Morfogénesis de los gametofitos de especies mexicanas de *Pleopeltis* (Polypodiaceae, subfamilia Pleopeltoideae)

Irma Reyes Jaramillo, Blanca Pérez-García & Aniceto Mendoza Ruiz

Departamento de Biología, Área de Botánica Estructural y Sistemática. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. Apartado Postal 55-535, 09340 México, D. F. Fax: (92) 58-04-46-88; irj@xanum.uam.mx

Recibido 15-V-2001. Corregido 26-VI-2002. Aceptado 25-VII-2002.

Abstract: the development and morphology of the gametophytes of seven species of ferns from genus *Pleopeltis* are described and compared. The spore germination is Vittaria-type in *P. astrolepis*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*, *P. polylepis* and *P. revoluta*. For *P. angusta* and *P. mexicana* it was proposed a new germination pattern is *Pleopeltis*-type. The prothallial development is *Drynaria*-type in *P. astrolepis*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*, *P. polylepis* and *P. revoluta* and *Ceratopteris*-type for *P. angusta* and *P. mexicana*. The gametangia are typical of the leptosporangiate ferns, sporophytes after six and a half months in culture did not appeared.

Key words: epiphytic, gametophyte, fern, morphogenesis, *Pleopeltis*, Polypodiaceae.

Polypodiaceae es una familia grande y diversa que no puede ser definida por una sola característica. Sin embargo, varios rasgos están muy relacionados; por ejemplo, numerosas especies de la familia tienden a presentar rizomas rastreros escamosos, dorsiventrales, con hojas dispuestas en dos series en la superficie dorsal. Las hojas están articuladas a filopodios cortos y caen en la madurez sin dejar rastro (la zona de articulación se evidencia por un cambio brusco de color entre el pecíolo y los filopodios). Los soros son a menudo amplios y redondeados con esporas amarillas (Tryon y Tryon 1982, Moran 1995).

Mickel y Beitel (1988) y Mickel (1992) incluyen dentro de las Polypodiaceae a dos subfamilias, las Polypodioidae con los géneros *Campyloneurum*, *Niphidium*, *Pecluma*, *Phlebodium* y *Polypodium* y las Pleopeltoideae con los táxones *Pleopeltis*, *Pleopodium* y *Microgramma*. Smith (1981) considera todos estos a nivel genérico, mientras que Stolze (1981) estima a *Polypodium* con seis subgéneros anteriormente citados.

En este trabajo abordaremos al género *Pleopeltis*, que comprende helechos epífitos, con hojas simples o pinnatífidas. Es esencialmente un género americano, la mayoría de las especies se encuentran en México, por lo que podría pensarse que ha sido un centro de diversificación importante.

En los antecedentes sobre morfogénesis de la fase sexual de este grupo de helechos destacan unos cuantos géneros: *Lepisorus* (J. Smith) Ching, *Phlebodium* (R. Brown) J. Smith, *Pleopeltis* Humb. et Bonpl. ex Willd., *Weatherbya* Copel., *Belvisia* Mirbel y *Drynariopsis* (Copel.) C. Chr. (Heilbronn 1932, Nayar 1961, 1962, 1964, Nayar y Raza 1970, Nayar y Kaur 1971, Chandra 1979, Bhattacharyya y Sen 1992) del viejo mundo. La morfología de los gametofitos segregados dentro del grupo *Polypodium* - *Pleopeltis* de la India fue estudiada por Nayar (1962). Nayar y Kaur (1971) describieron la morfología de los gametofitos de especies indias afines como *Belvisia spicata* Mirbell, *Lepisorus excavatus* (Bory) Ching, *L. normalis* (J. Sm.) Ching y

Phlebodium aureum J. Sm. Para el Nuevo Mundo se conoce el desarrollo del gametofito para tres especies de *Phlebodium*, *Microgramma nitida* y *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger y Polypodiaceae respectivamente (Atkinson y Stokey 1964, Reyes *et al.* 1996, Liang-Chiou y Farrar 1997a, 1997b, Pérez-García *et al.* 1998, Ramírez y Pérez-García 1998).

En el presente trabajo se describe la morfogénesis de la fase gametofítica de siete especies de *Pleopeltis* que habitan en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para este estudio se recolectaron plantas fértiles de las especies: *P. angusta*, *P. astrolepis*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*, *P. mexicana* y *P. polylepis*, en diversas localidades y tipos de vegetación citadas en el Cuadro 1, los ejemplares de respaldo se depositaron en el Herbario Metropolitano, UAMIZ.

Las esporas se obtuvieron de segmentos fértiles con esporangios maduros y cerrados que fueron guardados en sobres de papel, dejándolas secar a temperatura ambiente para propiciar su apertura por desecación en forma natural; el material así obtenido se tamizó a través de una malla con poros de 0.74 mm de diámetro para eliminar fragmentos de esporangios y restos de hojas.

Se sembraron las esporas de cada especie con una densidad de 150-200 por cm² en medio de Thompson con agar (Klekowski 1969, Pérez-García 1989) en 15 cajas de Petri por cada especie (tres repeticiones), una de las cuales se cubrió con papel estaño para probar fotoblastismo. Los cultivos se mantuvieron en un régimen lumínico de 12 hr luz/12 hr oscuridad, a una temperatura de 20-25°C. Las cajas se mantuvieron dentro de bolsas de polietileno transparente durante todo el proceso, abriéndose solamente cada 8-10 días durante las revisiones periódicas para definir la germinación. En cada revisión se humedeció el medio con unas cuantas gotas de agua destilada previamente esterilizada, con objeto de evitar la de-

secación y propiciar el desplazamiento de los anterozoides, cuando los gametofitos alcanzaron la madurez sexual; las cajas mantenidas en la oscuridad se abrieron hasta los 100 días después de la siembra.

Los dibujos se hicieron con una cámara clara AO y las fotomicrografías se tomaron con un fotomicroscopio Zeiss y película Plus-X de 35 mm.

RESULTADOS

Esporas: las esporas de las siete especies son monoletes, elipsoidales, de color amarillo, de contornos superficiales lisos a ligeramente tuberculados (Tryon y Lugardon 1991). Las esporas de menor tamaño fueron las de *Pleopeltis astrolepis* (35(45)55 µm x 25(35)45 µm y las más grandes las de *P. mexicana* con 68(76)88 µm x 36(54)60 µm (Figs. 1 y 2, Cuadro 2).

Germinación: se inicia entre los 7-12 días después de sembradas las esporas (Figs. 2, 3, 26). El filamento germinativo en las siete especies es corto, formado de 2-7 células de largo, siendo los más precoces *P. mexicana* y *P. revoluta* (7-10 días) y los más tardíos en *P. macrocarpa* (13-24 días), presentan grandes glóbulos de grasa de color amarillo brillante en las dos células protálicas iniciales, los rizoides son cortos, de color hialino a pardo claro (Figs. 5-7, 28, 31-35). La germinación corresponde al tipo *Vittaria*, con excepción de *P. angusta* y *P. mexicana* para las cuales proponemos el patrón de germinación tipo *Pleopeltis*.

Descripción del tipo-*Pleopeltis*: en este patrón de germinación, la primera división es paralela al eje polar de la espóra, resultando en la formación de dos células protálicas de igual tamaño (Fig. 2), posteriormente la segunda división es perpendicular a la primera dando lugar a cuatro células protálicas dos pequeñas y dos más grandes (Fig. 3). Los rizoides se forman a partir de la tercera división que es paralela a la primera (Figs. 4, 29, 30). Los filamentos uniseriados resultan de divisiones consecutivas paralelas al eje ecuatorial (Figs. 40, 5, 37).

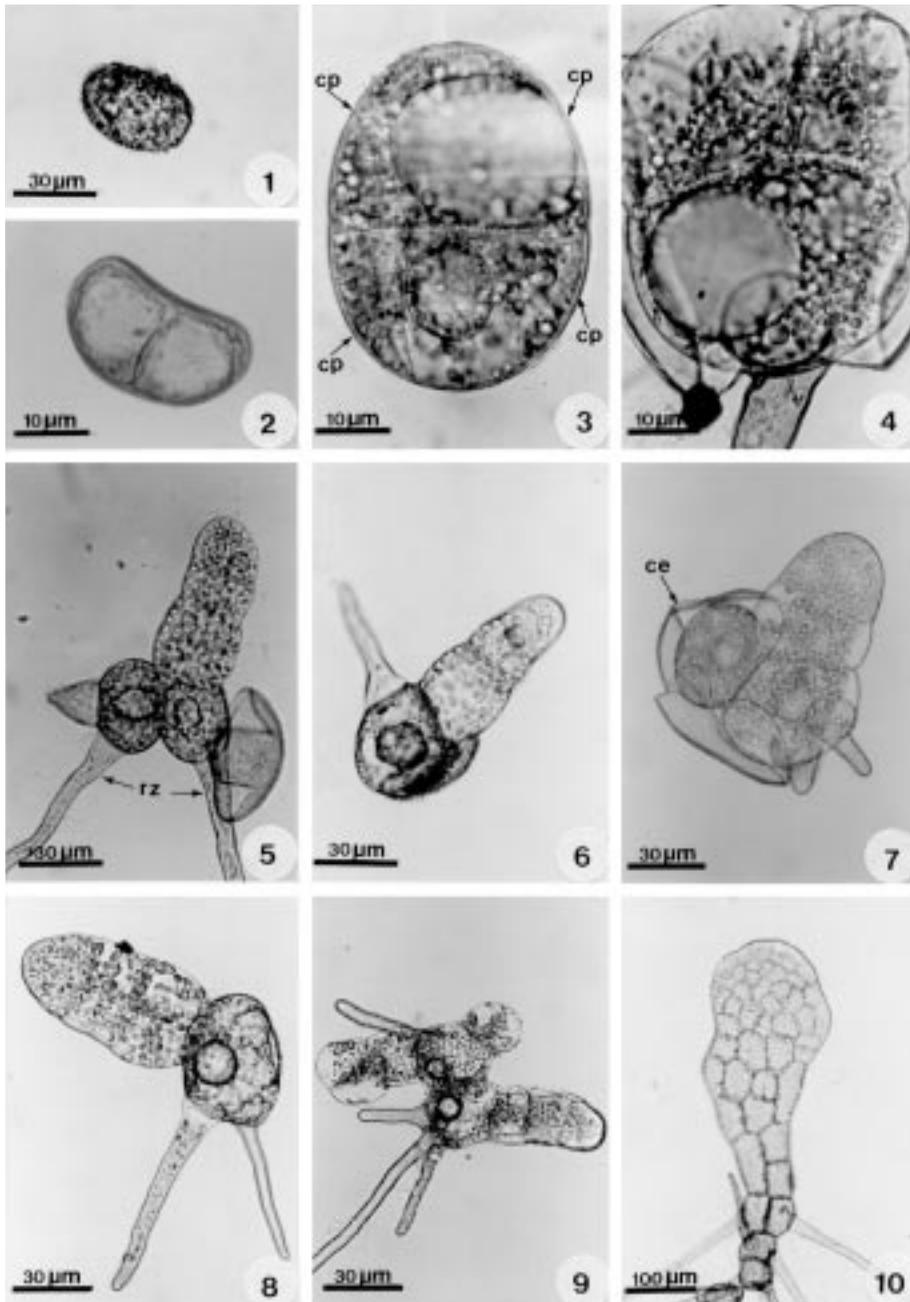
CUADRO 1
Especies de Pleopeltis

TABLE 1
Species of Pleopeltis

Especies	No. de Colecta	Localidad	Tipo de vegetación y altitud (m snm)
<i>Pleopeltis angusta</i>	AMR-357	Ca. de 2 km después de Omiltemi, rumbo a Jaleaca, Mpio. Chilpancingo de los Bravos, Guerrero.	BP, 1850 m
	LP-3010	7 km después de Reyes, Carretera Sola de Vega-Oaxaca, Mpio. de Sola de Vega, Oaxaca.	BMM, 1700 m
	RR-1755	Talquián, El Chiquihuite, Chiapas.	BMM, 2250 m
<i>P. astrolepis</i>	RR-1831	4 km al N de Tapijulapa, Tabasco.	BMM, 40 m
<i>P. crassinervata</i>	BPG- 7576	La Virgen, Mpio. Molango, Hidalgo.	BMM, 1380 m
	BPG- 888	Rancho del Cielo, Reserva de la Biósfera Tamaulipas.	BMM, 1400 m
<i>P. macrocarpa</i>	BPG- 809	1 km adelante de Casas Quemadas, Hidalgo.	BE, 800 m
	BPG-854	Rancho del Cielo, Reserva de la Biósfera, Tamaulipas.	BMM, 1400 m
	BPG-874	Rancho del Cielo, Reserva de la Biósfera, Tamaulipas.	BMM, 1400 m
	AMR-316	Hotel Mi Ranchito, Mpio. Xicotepéc de Juárez, Puebla.	BMM, 1200m
<i>P. mexicana</i>	BPG-757a	La Virgen, Mpio. Molango, Hidalgo.	BMM, 1380 m
	LP-3084	Km 164 de la carretera Ixtlán de Juárez-Valle Nacional, Dto. Ixtlán, Oaxaca.	BMM, 2190 m
	AMR-356	Cerca de 2 km después de Omiltemi, rumbo a Jaleaca, Mun. Chilpancingo de los Bravos, Guerrero	BMM, 2250 m
<i>P. polylepis</i>	IRJ-s/n	Km 14 de la carretera Picacho-Ajusco, D. F.	BPE, 2700 m
	LP-3067	Km 135 de la carretera Ixtlán a Valle Nacional, Oaxaca.	BPE, 2910 m
	LP-3073	46 km después de Ixtlán, rumbo a Valle Nacional, Oaxaca.	BPE, 2870 m
	LP-3180	Ca. de 25.5 km de Díaz Ordaz, carretera Oaxaca-Cuajimoloyas, Oaxaca.	BP, 3010 m
<i>P. revoluta</i>	RR-1685	Laguna Escondida, Estación Biológica de los Tuxtlas, Mpio. de Catemaco, Veracruz.	SAP, 300 m

Abreviaturas: AMR = Aniceto Mendoza Ruíz, BPG = Blanca Pérez-García, IRJ = Irma Reyes Jaramillo, LP = Leticia Pacheco, RR = Ramón Riba, BE = bosque de encino, BMM = bosque mesófilo de montaña, BP = bosque de pino, BPE = bosque de pino encino, SAP = selva alta perennifolia.

Abbreviations: AMR = Aniceto Mendoza Ruíz; PBG = Blanca Pérez-García; IRJ = Irma Reyes Jaramillo; LP = Leticia Pacheco; RR = Ramón Riba; BE = oak forest; BMM = mountain cloud forest; BP = pine forest; BPE = pine-oak forest; SAP = tropical evergreen forest.



Figs. 1-10.- Gametofitos de *Pleopeltis* spp. 1. Espora monoete de *Pleopeltis angusta*; 2. Espora monoete de *Pleopeltis mexicana*; 3-4. Inicio de germinación de *P. mexicana* (8 días); 5. Fase filamentososa de *P. mexicana* (12 días); 8. Inicios de la fase laminar en *P. angusta* (7 días); 9. Fase filamentososa de *P. angusta* (12 días); 10. Fase laminar de *P. macrocarpa* (22 días). ce = cubierta de la espóra; cp = célula protállial; rz = rizoides.

Figs. 1-10.- Gametophytes of *Pleopeltis* spp. 1. Spore monoete of *Pleopeltis angusta*; 2. Spore monoete of *Pleopeltis mexicana*; 3-4. Germination of *P. mexicana* (8 days); 5. Filament stage of *P. mexicana* (12 days); 8. Incipient protallial plate of *P. angusta* (7 days); 9. Filament stage of *P. angusta* (12 days); 10. Laminar stage of *P. macrocarpa* (22 days). ce = spore coat, cp = prothallial cell, rz = rhizoid.

El desarrollo de la lámina en *P. angusta* y *P. mexicana* puede darse de la siguiente manera:

- i) en algunos gametofitos como resultado de las divisiones paralelas a la segunda división de las células protálicas, se forman dos filamentos germinativos unidos en la base, dando la apariencia de gametofitos “gemelos”. Finalmente sólo un gametofito prospera formando su lámina protálica normalmente (Figs. 9, 29, 30).
- ii) se forman dos filamentos germinativos, con la diferencia de que uno de ellos cesa su crecimiento en la fase filamentosa y el segundo sigue su desarrollo normal hasta formar la lámina protálica (Fig. 37).
- iii) en este caso sólo una de las células protálicas iniciales desarrolla el filamento y la otra permanece sin actividad mitótica (Figs. 5, 30, 36).

Fase laminar: la diferenciación de esta fase se inicia de los 12 a 45 días alcanzando su forma laminar espatulada-cordiforme alrededor de los 60 días (Figs. 8, 10-12, 14, 38, 39). Cinco de las siete especies presentan un desarrollo protálico tipo *Drynaria* con excepción de *P. angusta* y *P. mexicana* que desarrollan alas anisodiamétricas semejante al desarrollo tipo *Ceratopteris* (Fig. 13).

Fase adulta: los gametofitos son cordiforme-espatulados a cordiforme-reniformes con amplias alas isodiamétricas, la zona meristemática está bien definida (Figs. 17-20 y 21). En las siete especies se inicia la formación de los gametangios alrededor de los 40 días.

Los arquegonios se formaron en todas las especies en un período de 40 a 130 días, son del tipo común de los helechos leptosporangia- dos, localizados en la región del cojinete con los cuellos dirigidos hacia la base del gameto- fito (Figs. 18, 20-23).

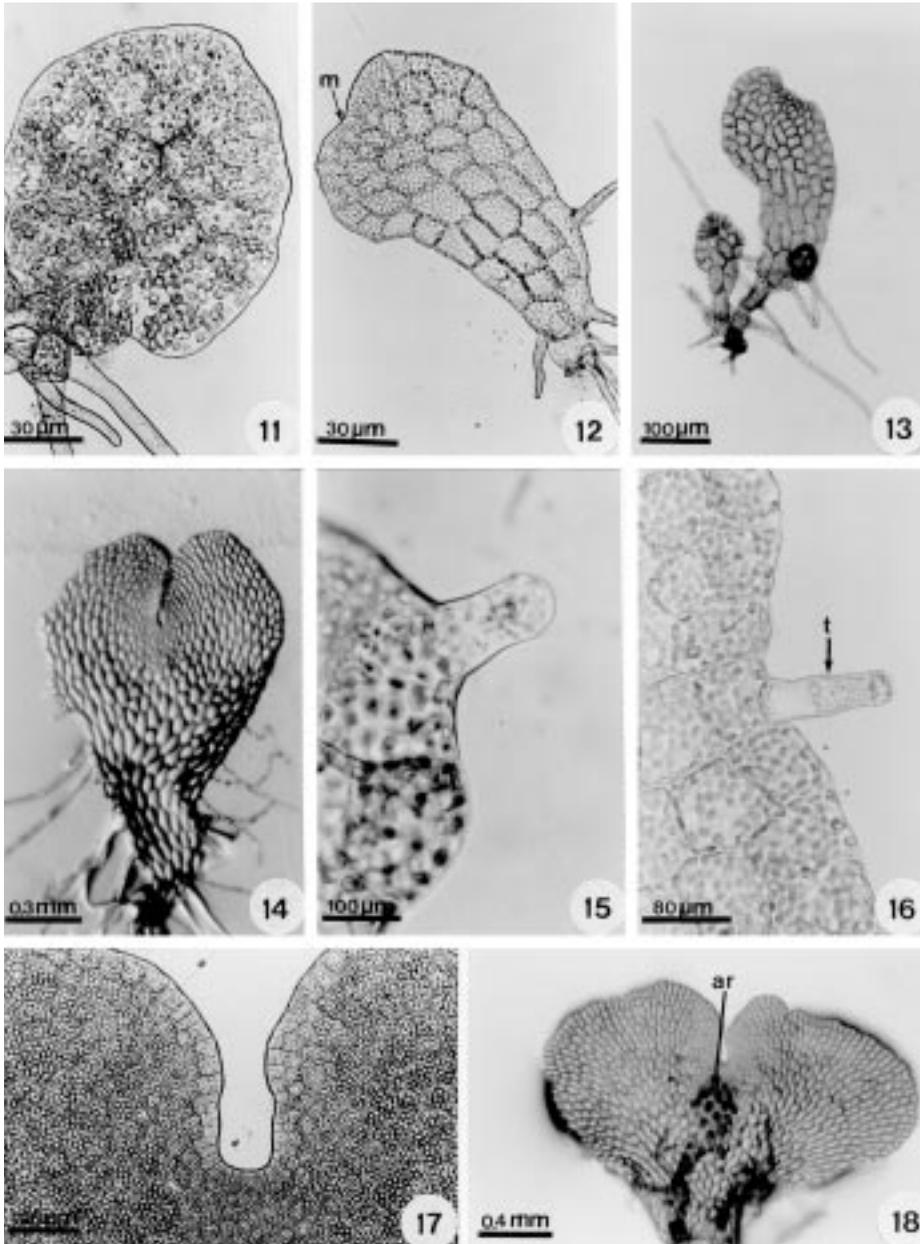
CUADRO 2

Características de los gametofitos de siete especies de Pleopeltis

TABLE 2

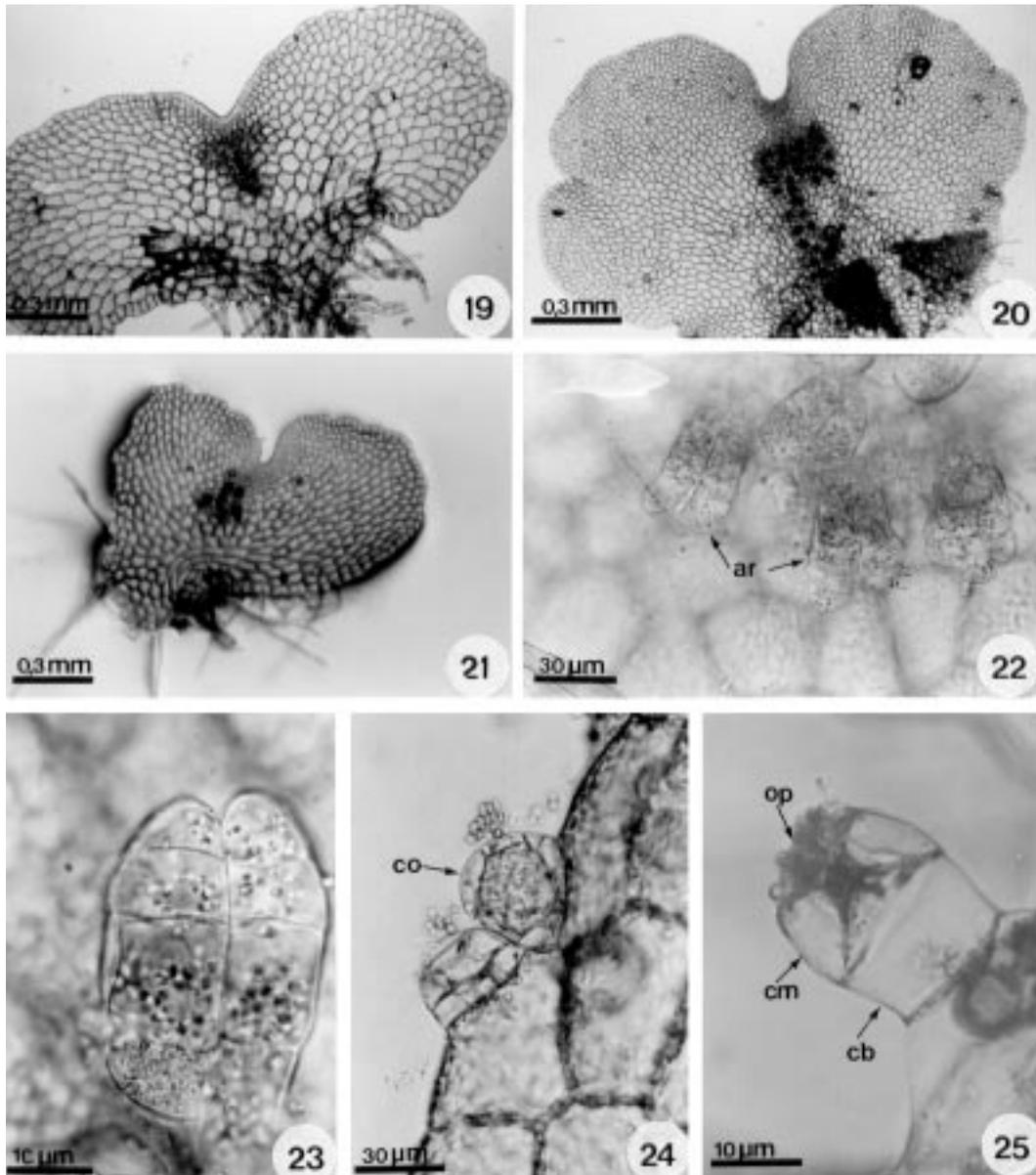
Characteristic of the gametophytes of seven species of Pleopeltis

Caracteres Especies	Esporas monoletes	Patrón de germinación	Filamento germinativo	Desarrollo protálico	Forma adulta	Expresión sexual
<i>P. angusta</i>	60(75) 85 x 45(50) 55 µm	tipo- <i>Pleopeltis</i>	2-3 células	tipo- <i>Ceratopteris</i>	cordiforme	♀
<i>P. astrolepis</i>	35(45) 55 x 25(35)45 µm	tipo- <i>Vittaria</i>	2-5 células	tipo- <i>Drynaria</i>	cordiforme espatulado	♀
<i>P. crassinervata</i>	39(42) 47 x 30(29)35 µm	tipo- <i>Vittaria</i>	2-5 células	tipo- <i>Drynaria</i>	cordiforme	♀, ♂
<i>P. macrocarpa</i>	39(49) 55 x 28(31)35 µm	tipo- <i>Vittaria</i>	2-7 células	tipo- <i>Drynaria</i>	cordiforme	♀, ♂
<i>P. mexicana</i>	68(76) 88 x 36(54)60 µm	tipo- <i>Pleopeltis</i>	2-5 células	tipo- <i>Ceratopteris</i>	cordiforme espatulado	♀, ♂
<i>P. polylepis</i>	51(56) 63 x 27(33)39 µm	tipo- <i>Vittaria</i>	2-4 células	tipo- <i>Drynaria</i>	cordiforme reniforme	♀
<i>P. revoluta</i>	39(48) 60 x 27(32)36 µm	tipo- <i>Vittaria</i>	2-4 células	tipo- <i>Drynaria</i>	cordiforme	♀



Figs. 11-18.- Gametofitos de *Pleopeltis* spp. 11. Gametofito laminar de *P. revoluta* (12 días); 12. Gametofito laminar de *P. macrocarpa* (40 días); 13. Gametofito laminar de *P. mexicana* (45 días); 14. Gametofito bidimensional de *P. mexicana* (45 días); 15. Tricoma unicelular marginal de *P. macrocarpa* (22 días); 16. Tricoma bicelular marginal de *P. mexicana* (24 días); 17. Zona meristemática de *P. revoluta* (33 días); 18. Gametofito con arquegonios de *P. mexicana* (80 días). m = meristemo; t = tricoma; ar = arquegonio.

Figs. 11-18.- Gametophytes of *Pleopeltis* spp. 11. Gametophyte plate of *P. revoluta* (12 days); 12. Gametophyte plate of *P. macrocarpa* (40 days); 13. Gametophyte plate of *P. mexicana* (45 days); 14. Spatulate gametophyte of *P. mexicana* (45 days); 15. Trichome marginal of *P. macrocarpa* (22 days); 16. Trichome two-celled marginal of *P. mexicana* (24 days); 17. Meristematic zone of *P. revoluta* (33 days); 18. Adult gametophyte with archegonia of *P. mexicana* (80 days). m = meristem; t = trichoma; ar = archegonium.



Figs. 19-25.- Gametofitos de *Pleopeltis* spp. 19. Gametofito adulto de *P. polylepis* (60 días); 20. Gametofito con arquegonios de *P. revoluta* (83 días); 21. Gametofito con arquegonios de *P. angusta* (47 días); 22. Cuellos de arquegonios de *P. angusta* (47 días); 23. Cuello de arquegonio de *P. angusta* (39 días); 24. Anteridios de *P. crassinervata* (103 días), nótese los anterozoides; 25. Anteridio de *P. mexicana* (100 días). ar = arquegonios; cb = célula basal; cm = célula media; co = célula opercular; op = opérculo.

Figs. 19-25.- Gametophytes of *Pleopeltis* spp. 19. Adult gametophyte of *P. polylepis* (60 days); 20. Adult stage with archegonia of *P. revoluta* (83 days); 21. Gametophyte with archegonia of *P. angusta* (47 days); 22. Neck of archegonia in *P. angusta* (47 days); 23. Archegonium in *P. angusta* (39 days); 24. Antheridium in *P. crassinervata* (103 days); 25. Antheridium in *P. mexicana* (100 days). ar = archegonia; cb = basal cell; cm = annular cell; co = opercular cell; op = operculum.

Los anteridios se formaron solamente en los cultivos de *P. crassinervata*, *P. mexicana* y *P. macrocarpa* y están formados por una célula basal, una media y una tercera opercular (Figs. 24, 25), éstos se desarrollaron alrededor de los 50-130 días, se forman posteriormente a los arquegonios. Los gametofitos son unisexuados (Cuadro 2).

Los tricomas se forman en fases adultas, son unicelulares y bicelulares, de posición marginal y escasos (Figs. 15 y 16).

Esporofitos: no se formaron esporofitos en las especies estudiadas al término de 200 días de cultivo *in vitro*.

DISCUSIÓN

La morfogénesis de la fase sexual de las siete especies descritas de *Pleopeltis* tienen mucha similitud entre ellas, se caracterizan por presentar un ciclo de vida relativamente corto, ya que sus protalos pueden alcanzar la madurez poco después de los 40 días.

Después de iniciado el proceso de germinación de la espora es notoria la presencia de grandes glóbulos de grasa de color amarillo, que normalmente se localizan en las dos primeras células protálicas y que seguramente participan en el metabolismo del crecimiento y división celular, que una vez iniciado no se detiene hasta formar la lámina protálica. La concentración de estos aceites en las células protálicas iniciales es frecuente encontrarla en diferentes especies de Polypodiaceae, entre ellas *P. percusa* (Bhattacharyya y Sen 1992), *Polypodium lepidotrichum* (Reyes y Pérez-García 1994), *Niphidium crassifolium* (Reyes *et al.* 1996) y en *Phlebodium araneosum*, *P. pseudoaureum* y *P. decumanum* (Pérez-García *et al.* 1998).

En relación con el patrón de germinación en *P. astrolepis*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*, *P. polylepis* y *P. revoluta* se clasificó del tipo-*Vittaria*, el cual de acuerdo con Nayar y Kaur (1971) y Raghavan (1989) es un tipo de germinación polar, donde la primer división de la espora es por una pared paralela al plano

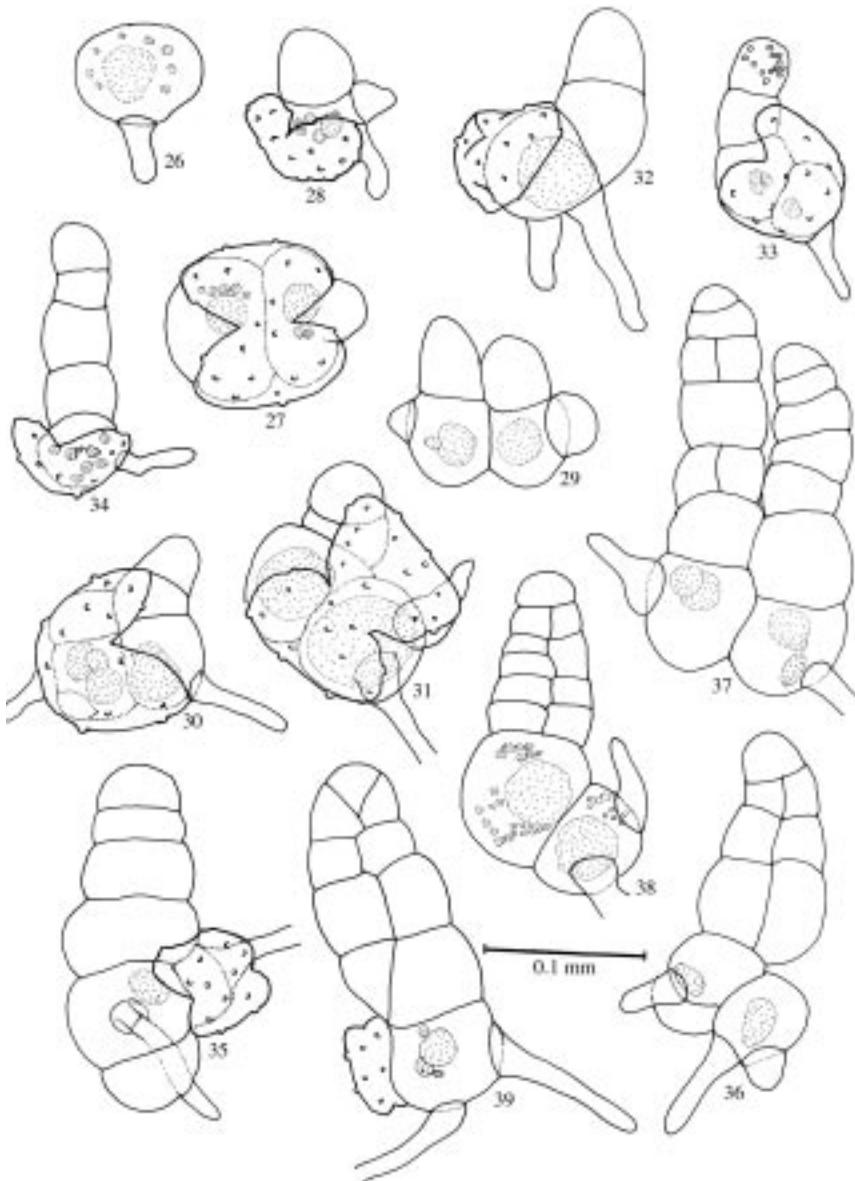
ecuatorial de ésta y el crecimiento del rizoide primario y de la célula protálica inicial son paralelos al eje polar de la espora. Las células que resultan de la primer división son desiguales, de la más pequeña que está en posición polar, se forma el rizoide primario y por una segunda división perpendicular al eje polar se originan dos células protálicas, las cuales por divisiones paralelas sucesivas forman el filamento germinativo.

En *P. angusta* y *P. mexicana* el patrón de germinación es diferente a los descritos por Nayar y Kaur (1971) y por Raghavan (1989) para los helechos homosporicos, en este caso es evidente la formación de una pared celular paralela al eje polar que divide a la espora en dos células protálicas iguales, la segunda división es perpendicular a la primera, dando como resultado dos células protálicas chicas y dos más grandes, los rizoides se forman después de la tercer división que es paralela a la primera.

En *P. angusta* y en *P. mexicana* los gametofitos jóvenes dan la impresión de ser "gemelos" unidos por la base, en algunos de ellos, desde las primeras células del filamento germinativo hay inhibición del crecimiento de alguno de los dos gametofitos, el cual deja de crecer; en otros puede seguir creciendo y formar la lámina solamente que de menor tamaño con relación a su "gemelo".

La frecuencia de este tipo de germinación en las poblaciones de gametofitos de *P. angusta* y *P. mexicana* nos llevó a proponer un nuevo patrón de germinación, que designamos como tipo-*Pleopeltis*. Lo anterior se relaciona de igual forma con el desarrollo protálico de estas dos especies, que son también la excepción, con un patrón de germinación tipo-*Ceratopteris* y no *Drynaria* como lo presentan las cinco especies restantes del estudio.

Con respecto a los gametangios a pesar de que *P. crassinervata*, *P. macrocarpa* y *P. mexicana* formaron anteridios y arquegonios, no hubo la formación de esporofitos, lo cual hace pensar en lo que escribió Bhattacharyya y Sen (1992) al referirse también a *Pleopeltis*, donde tampoco observaron esporofitos y señalan que puede deberse a la formación de gametangios



Figs. 26-39.- Gametofitos de *Pleopeltis* spp. 26. Inicio de germinación en *P. mexicana* (13 días); 27. Germinación de *P. crassinervata* (12 días); 28. Germinación de *P. mexicana* (10 días); 29. Gametofitos "gemelos" jóvenes de *P. mexicana* (10 días); 30. Fase de cuatro células "cuadrante" de *P. mexicana* (10 días); 31. Fase de cuatro células de *P. angusta* (9 días); 32. Fase filamentosa de *P. angusta* (15 días); 33. Fase filamentosa de *P. mexicana* (10 días); 34. Fase filamentosa de *P. crassinervata* (12 días); 35. Fase filamentosa de *P. astrolepis* (13 días); 36. Fase laminar de *P. mexicana* (10 días); 37. Fase filamentosa "gemela" de *P. mexicana* (10 días); 38. Fase laminar de *P. angusta* (9 días); 39. Fase laminar de *P. astrolepis* (13 días).

Figs. 26-39.-Gametophytes of *Pleopeltis* spp. 26.Germination initiation of *P. mexicana* (13 days); 27. Germination of *P. crassinervata* (12 days); 28. Germination of *P. mexicana* (10 days); 29. Gametophytes young "twins" of *P. mexicana* (10 days); 30. Stage of four cells "quadrant" of *P. mexicana* (10 days); 31. Stage of four cells of *P. angusta* (9 days); 32. Filament stage of *P. angusta* (15 days); 33. Filament stage of *P. mexicana* (10 days); 34. Filament stage of *P. crassinervata* (12 days); 35. Filament stage of *P. astrolepis* (13 days); 36. Plate stage of *P. mexicana* (10 days); 37. Filaments stage "twins" of *P. mexicana* (10 days); 38. Plate stage of *P. angusta* (9 days); 39. Plate stage of *P. astrolepis* (13 days).

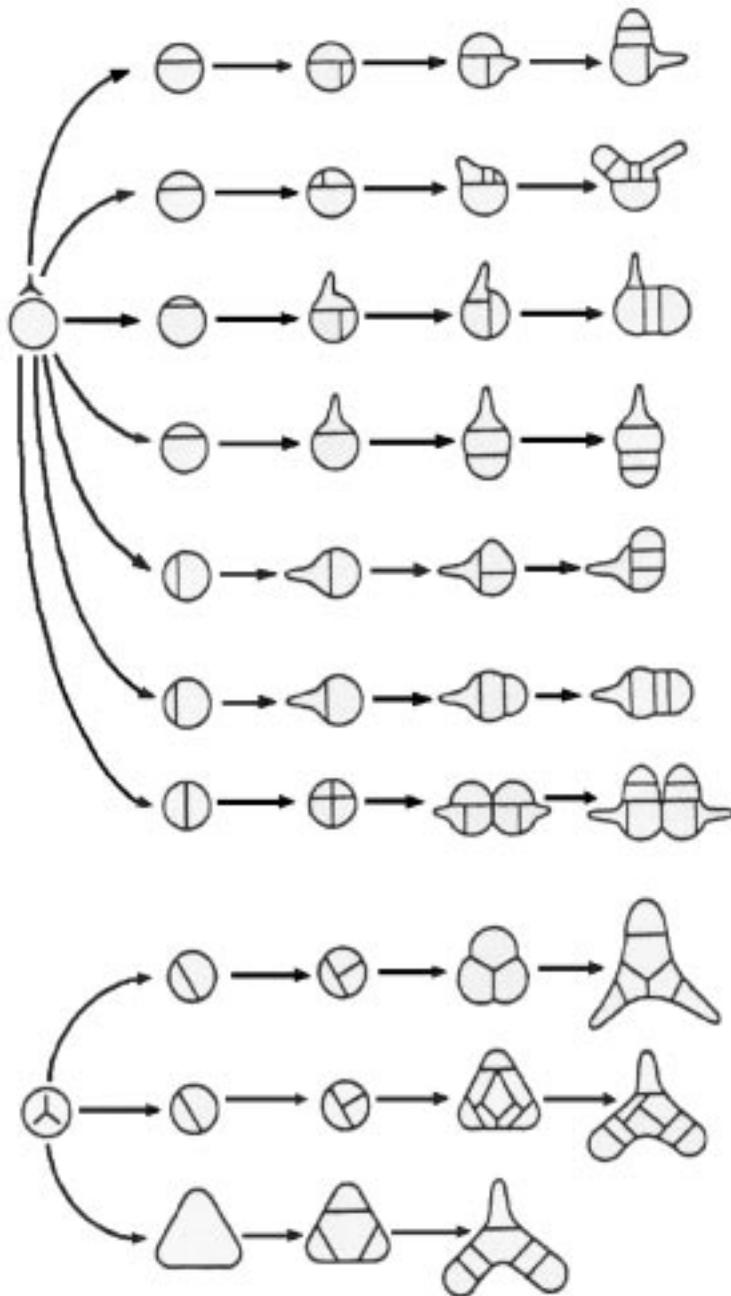


Fig. 40.- Representación esquemática del patrón de germinación propuesto tipo-*Pleopeltis*, enmarcado dentro de las clasificaciones de los tipos de germinación de helechos homosporicos de Nayar y Kaur (1971) (modificado) y Raghavan (1989). La marca trirradiada (λ) en los dibujos de esporas del extremo izquierdo denota la posición de el polo proximal en todas las esporas y la flecha indica los sucesivos pasos en la germinación de la espora.

Fig. 40.- Schematic representation of the proposed *Pleopeltis*-type, framed pattern within the classifications of the types of germination of homosporous ferns of Nayar and Kaur (1971) (modified) and Raghavan (1989). The mark (λ) in the drawings of spores of the left end, denotes the position of the proximal pole in all the spores, and the arrow indicates the successive passages in the germination of the spore.

abortivos, no funcionales. Por otra parte Hooper y Haufler (1997) también hacen referencia a la dificultad de formar esporofitos en condiciones de laboratorio y de campo, en las especies de *Pleopeltis* que forman principalmente gametofitos unisexuales.

En los helechos homosporicos epífitos como las especies de *Pleopeltis*, su tasa de reproducción sexual debe ser muy baja, por lo observado *in vitro*; siendo para estas especies la propagación vegetativa la más exitosa.

AGRADECIMIENTOS

A Jorge Lodigiani por su apoyo fotográfico.

RESUMEN

Se describe y compara la morfología y el desarrollo de la fase sexual de siete especies mexicanas del género *Pleopeltis*. *P. astrolepis*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*, *P. polylepis* y *P. revoluta* todas ellas presentan germinación de tipo-*Vittaria*. Para *P. angusta* y *P. mexicana* se propone un nuevo patrón de germinación tipo-*Pleopeltis*. El desarrollo protálico de *P. astrolepis*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*, *P. polylepis* y *P. revoluta* es tipo-*Drynaria*. *P. angusta* y *P. mexicana* son tipo-*Ceratopteris*. Los gametangios son del tipo común de los helechos leptosporangia- dos; después de seis y medio meses de cultivo no se formaron esporofitos.

REFERENCAS

- Atkinson, L.R. & A.G. Stokey. 1964. Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. *Phytomorphology* 14: 51-70.
- Bhattacharyya, A.K. & T. Sen. 1992. Structure and ontogenia of gametophytes of *Lepisorus* (J. Sm.) Ching and *Pleopeltis* Willdenow. *Indian Fern J.* 9: 66-75.
- Chandra, P. 1979. Gametophytes morphology of the fern genus *Drynariopsis* (Polypodiaceae). *Amer. Fern J.* 69: 111-118.
- Hooper, A.E. & C.H. Haufler. 1997. Genetic diversity and breeding system in a group of neotropical epiphytic ferns (*Pleopeltis*; Polypodiaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 1664-1674.
- Liang-Chiou, W. & D.R. Farrar. 1997a. Comparative gametophyte morphology of selected species of the family Polypodiaceae. *Amer. Fern J.* 87: 77-86.
- Liang-Chiou, W. & D.R. Farrar. 1997b. Antheridiogen production and response in Polypodiaceae species. *Amer. J. Bot.* 84: 633-640.
- Heilbronn, A. 1932. Diploid prothallia from spores of tetraploid *Polypodium aureum*. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 50: 289-299.
- Klekowski, E.J. Jr. 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae. *J. Linn. Soc.* 62: 347-359.
- Mickel, J.T. 1992. Pteridophytes, pp. 120-431. *In* R. McVaugh. (ed.). *Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico* vol. 17. The University of Michigan Herbarium. USA.
- Mickel, J.T. & J.M. Beitel. 1988. Pteridophyte: Flora of Oaxaca, México. *Mem. New York Bot. Gard.* 46: 284-289.
- Moran, R.C. 1995. Polypodiaceae, pp. 333-366. *In* R.C. Moran & R. Riba (eds.). *Flora Mesoamericana, Psilotaceae a Salviniaceae*, vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Cd. Universitaria, México.
- Nayar, B.K. 1961. Studies in Polypodiaceae - VIII: Morphology of *Lepisorus excavatus* (Bory) Ching. *Sci. & Cul.* 27: 345-347.
- Nayar, B.K. 1962. Morphology of spores and prothalli 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. & S. Kaur. 1971. Gametophytes of Homosporous ferns. *Bot. Rev.* 37: 295-396.
- Nayar, B.K. & F. Raza. 1970. Morphology of the prothalli of some species of the Polypodiaceae II: *Lepisorus loriformis*, *L. thunbergianus*, *Polypodium vulgare* and *Weatherbya accedens*. *J. Indian Bot. Soc.* 49: 81-86.
- Pérez-García, B. 1989. Morfogénesis de gametofitos de Cyatheaceae (Pterophyta: Filicales). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 224 p.
- Pérez-García, B., R. Riba, A. Mendoza & I. Reyes. 1998. Compared gametophytic development of three species of *Phlebodium* (Polypodiaceae, s.str.). *Rev. Biol. Trop.* 46: 1059-1067.

- Raghavan, V. 1989. Developmental Biology of fern gametophytes. Cambridge University, Nueva York. 361p.
- Ramírez, M. del R. & B. Pérez-García. 1998. Fase gametofítica del helecho *Microgramma nitida* (Polypodiaceae). Rev. Biol. Trop. 46: 587-593.
- Reyes J.I. & B. Pérez-García. 1994. Morfología y estrategias reproductivas del gametofito de *Polypodium lepidotrichum* (Fée) Maxon (Polypodiaceae). Acta Bot. Mex. 28: 71-78.
- Reyes J.I., B. Pérez-García & A. Mendoza. 1996. Desarrollo del gametofito y del esporofito joven de *Niphidium crassifolium* (Filicales: Polypodiaceae s.str.). Rev. Biol. Trop. 44: 485-490.
- Smith, A.R. 1981. Flora of Chiapas, part 2, Pteridophytes. The California Academy of Sciences, San Francisco, California. pp. 173-176.
- Stolze, R.G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala, part II Polypodiaceae. Fieldiana Botany, New Series 6: 377-387.
- Tryon, A.F. & B. Lugardon. 1991. Spores of the pteridophyta: surfaces, wall structures and diversity based on electron microscope studies. Springer, Nueva York. 648 p.
- Tryon, R.M. & A.F. Tryon. 1982. Ferns and allies plants with special reference to tropical America. Springer, Nueva York. pp. 702-708.