

Fase gametofítica del helecho *Llavea cordifolia* (Pteridaceae)

Irma Reyes Jaramillo¹, Blanca Pérez-García¹ y Aniceto Mendoza¹

¹ Departamento de Biología, Área de Botánica Estructural y Sistemática, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. AP. 55-535 C.P. 09340 México D.F. Fax: (92)5 724-4688, Correo electrónico: irj@xanum.uam.mx

Recibido 16-II-1999. Corregido 7-VII-1999. Aceptado 28-VIII-1999.

Abstract: The development and sexual phase characteristics of *Llavea cordifolia*, a genus that is monotypic to Mexico, Guatemala and Costa Rica. The spores were collected from Veracruz and Puebla, the culture was *in vitro* on the basis of gametophyte population growing in petri dishes. Spore germination is of the *Vittaria*-type, resulting in a uniseriate gametophytic filament of four cells. Prothallial development is of the *Adiantum*-type. The prothallus is cordate-spatulate to cordate and reaches sexual maturity in 60-160 days. The gametangia are of the common leptosporangiate-type.

Key words: Gametophytes, *Llavea*, monotypic, morphogenesis, sexual phase, Pteridaceae.

El género *Llavea* es monotípico, se distribuye en México, Guatemala y Costa Rica; pertenece a las Pteridaceae, familia morfológicamente diversa con más géneros (26) que cualquier otra familia en Mesoamérica (Moran y Riba 1995). Sus afinidades taxonómicas no son claras, Copeland (1947) lo considera derivado de *Pellaea* Link pero no hay fuerte apoyo para esta relación, por otra parte Tryon y Tryon (1982) consideran que tiene semejanzas con *Lygodium* Sw. en cuanto a las hojas fértiles que son parcialmente dimorfas, sin embargo hay diferencias en sus esporas y número cromosómico, considerándose lejana esta relación.

Desde el punto de vista de la morfogénesis de su fase gametofítica, es difícil establecer afinidades con otros géneros, debido al deficiente conocimiento que se tiene de la familia Pteridaceae: Mehra (1938), Momose (1964), Nayar (1964), Stokey (1948), Nayar y Kaur (1971), Mendoza *et al.* (1997). *L. cor-*

difolia es un helecho terrestre rupícola, con hojas hemidimorfas, pinnas apicales fértiles, lámina ovada a deltoidea, subcoriácea; cuya distribución comprende de la Sierra Madre Oriental de México, desde Nuevo León hasta las montañas de Guatemala y de Costa Rica. Crece de 800 - 3 500 msnm, con mayor frecuencia entre los 1000 y 1500 m, se ha encontrado en cañones húmedos o en sitios rocosos de bosque de pino-encino y *Liquidambar*, así como en bosque mesófilo de montaña (Smith 1981, Mickel y Beitel 1988, Moran y Riba 1995).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las esporas de *L. cordifolia* se obtuvieron de plantas recolectadas en Veracruz en los alrededores de las Vigas, rumbo a Tatatila a 2 320 msnm en talud cercano a un bosque de pino-encino y en Puebla, a dos km de Molango

rumbo a Zacualtipán a 1 650 msnm (número de recolecta AMR 186 y AMR 261 UAMIZ respectivamente).

Las pinnas fértiles se guardaron en sobres de papel y se secaron a temperatura ambiente para propiciar la apertura de los esporangios con la subsecuente liberación de las esporas. Para la separación de éstas se empleó un tamiz con malla de 0.074 mm de diámetro.

Las siembras se hicieron en 40 cajas de Petri con agar y medio de cultivo enriquecido con macro y micronutrientes de Thompson (Klekowski 1969), con una densidad promedio de 200-300 esporas por cm².

Los cultivos se guardaron en bolsas de polietileno translúcido, para evitar la pérdida de humedad y contaminación. Se mantuvieron en condiciones de laboratorio con luz solar de día, con lámpara de 75W y un fotoperíodo de 12 hrs luz y 12 hrs oscuridad, a una temperatura de 17-28 °C.

Las fotomicrografías se tomaron *in vivo* con microscopio estereoscópico y compuesto.

RESULTADOS

Esporas: son tetrahédricas globosas, de color pardo oscuro y miden 41(46) 49 µm, su superficie es irregularmente tuberculada a papilada (Fig. 1), su plano distal a menudo presenta densos tuberculos fusionados (Erdtman y Sorsa 1971, Tryon y Lugardon 1991).

Germinación: la germinación *in vitro* de *L. cordifolia* ocurre a los siete días después de sembradas las esporas. Se forma la primera célula protálica clorofílica que sobresale de la cubierta de la espора, así como un largo rizoides hialino, sin cloroplastos (Fig. 2). La germinación corresponde al tipo-*Vittaria* de acuerdo a Nayar y Kaur (1971).

Fase filamentosa: el filamento germinal uniseriado es corto, se compone de 1-4 células protálicas y dos células rizoidales, más o menos a los 12 días de la siembra (Figs. 3-4). Las

células protálicas muestran abundantes cloroplastos y la cubierta de la espора permanece unida a la célula basal.

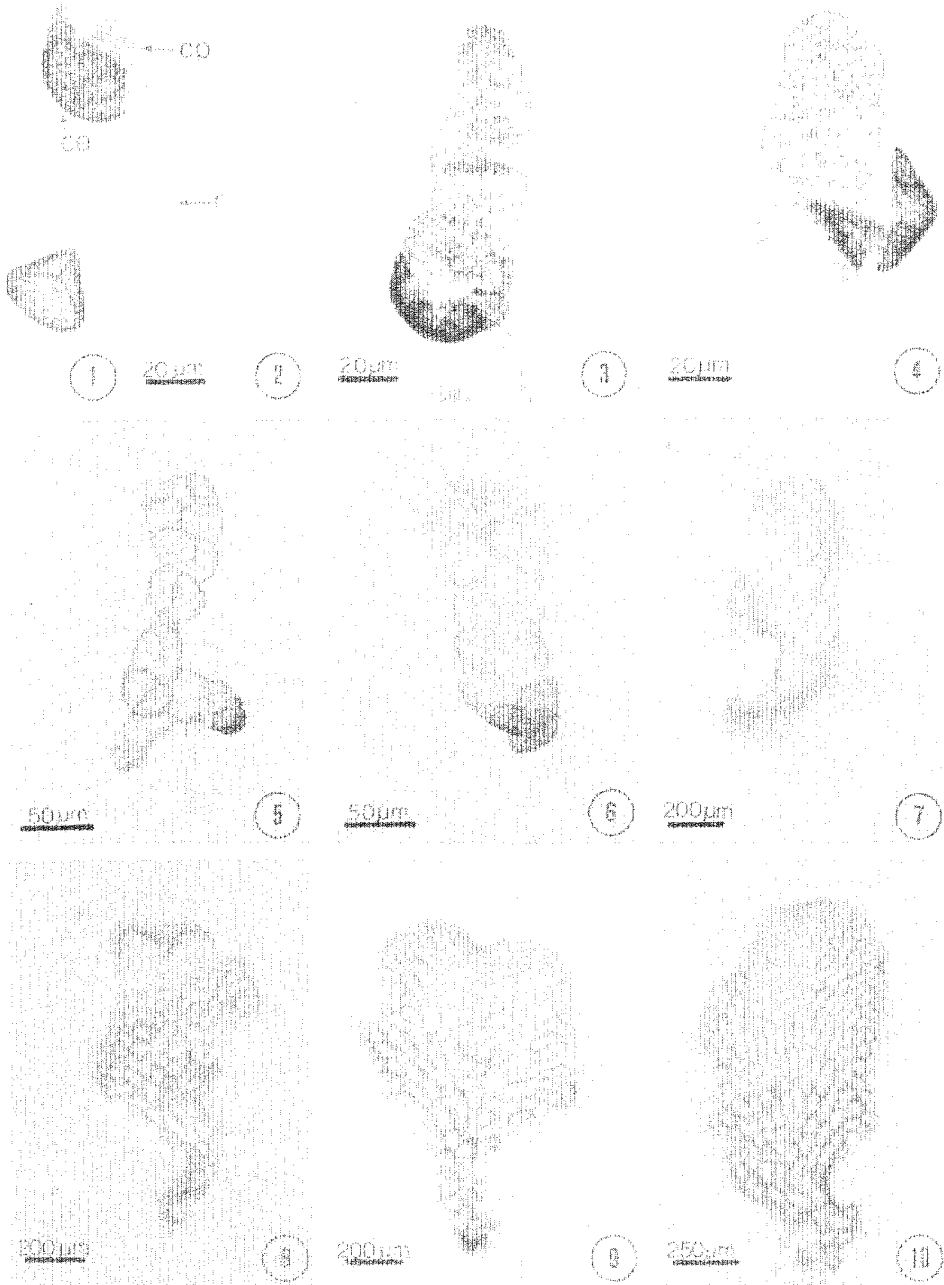
Fase laminar: la célula terminal o apical y una o dos células por detrás de ella se dividen e inician la formación de la incipiente lámina protalial. Cuando en la región apical del gametofito se han constituido alrededor de cuatro células, se diferencia la célula obcónica. Como resultado de divisiones longitudinales y transversales crece en dimensión la lámina, hasta formar gametofitos espatulados, entre los 30-55 días (Figs. 5-10). No se forman tricomas, el desarrollo protálico corresponde al tipo-*Adiantum* (Nayar y Kaur 1969).

Fase adulta: la fase adulta es aquella en que el gametofito termina su crecimiento y su desarrollo culmina en la mayoría de las veces con la formación de gametangios, en *L. cordifolia* esta fase ocurre entre los 60 y 100 días de sembradas las esporas, aunque en algunos cultivos se prolongó alrededor de 160 días. Los protalos son cordiforme-espatulados a cordiformes, sin tricomas, no forman un cojinete bien definido, los gametangios se forman en la región media central, los rizoides no son abundantes y la cubierta de la espора perdura hasta esta fase (Figs. 11-12).

Gametangios: son del tipo leptosporangiado, los anteridios se forman primero que los arquegonios (a partir de 60 días), se localizan en la región media central del gametofito, en ocasiones sobre las alas en las superficies ventral y dorsal (Figs. 11-12).

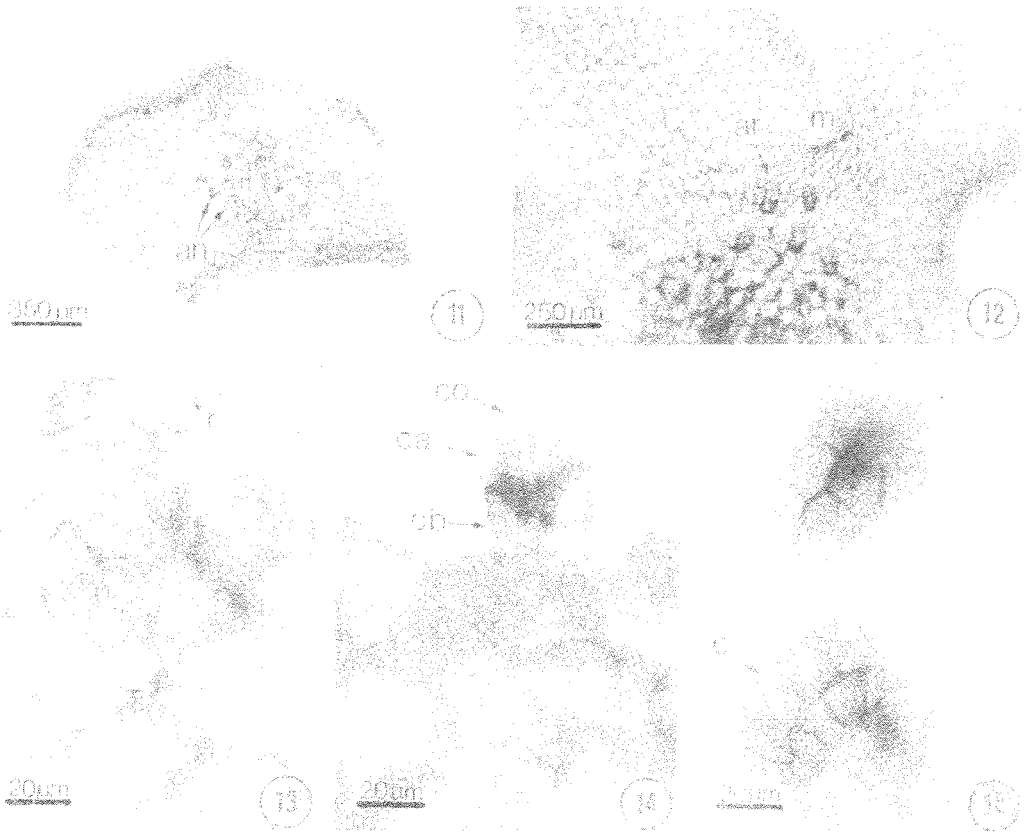
Los anteridios son alargados y están formados por una célula basal, una anular y la opercular discoidal que se desprende para la liberación de los anterozoides (Figs. 13-14).

Los arquegonios se forman tardíamente con respecto a los anteridios (de los 110-160 días), se localizan por abajo de la escotadura meristemática (Fig. 12), los cuellos están dirigidos hacia la región basal del gametofito y están formados por cuatro hileras de seis células cada una (Fig. 15).



Figs. 1-10. Gametofitos de *Llavea cordifolia* Lag. 1. Espora, vista polar. 2. Germinación (7 días), primera célula protálica y rizoidal. 3-4. Fase filamentososa (12 días). 5-7. Fase bidimensional (25-30 días). 8-10. Gametofitos bidimensionales con mayor desarrollo de la lámina (33-42 días). ce: cubierta de la espóra; cp: célula protálica; r: célula rizoidal.

Figs. 1-10. Gametophytes of *Llavea cordifolia* Lag. 1. Spore, polar view. 2. Germination (7 days), cell prothallial and rhizoid initial. 3-4. Filamentose phase (12 days). 5-7. Bidimensional phase (25-30 days). 8-10. Prothallial development (33-42 days). ce: prothallial cell; r: rhizoid cell.



Figs. 11-15. Fase adulta y gametangios de *Llavea cordifolia* Lag. 11. Gametofito anteridiado (54 días). 12. Gametofito arquegoniado (162 días). 13-14. Anteridios (78-168 días). 15. Arquegonios (162 días). an: anteridio; ar: arquegonio; ca: célula anular; cb: célula basal; co: célula opercular; m: meristemo; r: rizoides.

Figs. 11-15. Mature prothalli and gametangia of *Llavea cordifolia* Lag. 11. Male gametophyte (54 days). 12. Female gametophyte (162 days). 13-14. Antheridia (78-168 days). 15. Archegonia (162 days). an: antheridia; ar: archegonium; ca: central cell; cb: basal cell; co: cap cell; m: meristem; r: rhizoid.

DISCUSIÓN

En condiciones de laboratorio, la expresión sexual de esta especie, se manifiesta con la formación de anteridios en aproximadamente el 10% de la población, la mayor parte de los protalos no desarrollan gametangios. Después de cuatro meses de sembradas las esporas, se observan escasos gametofitos bisexuales mientras otros solo formaron arquegonios o anteridios (unisexuales).

Aunque las condiciones en el cultivo favorecen la fecundación inter e intragametofítica, no se observó la formación de esporofitos, qui-

za debido a la falta de sincronía en la formación de ambos gametangios.

Las características morfológicas de *L. cordifolia* quedan enmarcadas en las descritas para la familia Pteridaceae por Nayar y Kaur (1971), como son la ausencia de tricomas, la forma cordada de los protalos, las esporas tetrahédricas, la germinación tipo-*Vittaria* y los gametangios del tipo leptosporangiado, con relación al desarrollo protálico hay variaciones en esta gran familia de helechos ya que se encuentra del tipo-*Ceratopteris* cuyo meristemo es de posición lateral, hasta del tipo-*Adiantum* como se observó en la especie en estudio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen las sugerencias realizadas por los revisores para mejorar el manuscrito.

RESUMEN

Se describen las características morfológicas de la fase sexual de *L. cordifolia*, género monotípico, de distribución en México, Guatemala y Costa Rica. Se recolectaron plantas fértiles de los estados de Veracruz y Puebla, los cultivos se hicieron *in vitro* observando poblaciones de creciendo en cajas de Petri. La germinación que presenta es tipo-*Vittaria*, formando un filamento uniseriado de hasta cuatro células. El desarrollo protálico es tipo-*Adiantum*. Los protalos son cordado-espátulado a cordiformes y alcanzan la madurez sexual de 60-160 días. Los gametangios son del modelo común de los helechos leptosporangios.

REFERENCIAS

- Copeland, E. B. 1947. Genera Filicum. Waltham, Massachusetts. *Chronica Botanica*. p.70.
- Erdtman, G. & P. Sorsa. 1971. Pollen and spore Morphology/Plant taxonomy. Alqvist & Wiksell, Estocolmo. p. 106.
- Klekowski, E.J. Jr. 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 62:361-377.
- Mehra, P.N. 1938. Apogamy in *Pteris biaurita* L. *Proc. Indian Acad. Sci.* 8: 202-210.
- Mendoza, A., B. Pérez-García & I.J. Reyes. 1997. Desarrollo del gametofito de *Pteris berteriana* (Pteridaceae: Pterideae). *Rev. Biol. Trop.* 44(3)/45(1): 51-57.
- Mickel, J.T. & J.M. Beitel. 1988. Pteridophytes Flora of Oaxaca, Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 46:229.
- Moran, R.C. & R. Riba (Eds. Pteridofitas). 1995. Flora Mesoamericana. Volumen 1. Psilotaceae a Salviniaceae. UNAM., Jardín Botánico de Misurí y Museo de Historia Natural de Londres. Ciudad Universitaria, México. p. 133-134.
- Momose, T. 1964. The prothallus of *Cryptogramma* group of ferns. *J. Jap. Bot.* 39: 305-311.
- Nayar, B.K. 1964. Some aspects of the morphology of *Pityrogramma calomelanos* and *P. chrysophylla*. *J. Indian Bot. Soc.* 43: 203-213.
- Nayar, B. K. & S. Kaur. 1969. Types of prothallial development in homosporous ferns. *Phytomorphology* 19: 179-188.
- Nayar, B.K. & S. Kaur. 1971. Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev. (Lancaster)*. 37: 295-396.
- Tryon, R. N. & A. F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. Springer, Nueva York. p. 309-312.
- Tryon, A.F. & B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope study. Springer, Nueva York. p. 178-179.
- Smith, A.R. 1981. Flora of Chiapas. Parte 2 Pteridophyte. The California Academy of Sciences, San Francisco, California. p. 141.
- Stokey, A.G. 1948. The gametophyte of *Actinopteris australis* (L. fil) Link. *J. Indian Bot. Soc.* 27: 40-49.