

Desarrollo del gametofito de *Pteris berteriana* (Pteridaceae: Pterideae)

Aniceto Mendoza¹, Blanca Pérez-García¹, Irma Reyes Jaramillo¹ & Marcia Ricci²

¹ Depto. de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, A. P. 55-535, 09340 México, D. F.

² Corporación Nacional Forestal, Viña del Mar, Chile.

(Rec. 11-VII-1995. Rev. 27-XI-1995. Acep. 1-XII-1995)

Abstract: The development and characteristics of the sexual phase of *Pteris berteriana*, endemic to the Archipiélago Juan Fernandez, Chile, are reported. Spore germination is of the *Vittaria*-type, resulting in a uniseriate gametophytic filament of three to five cells. Prothallial development is of the *Ceratopteris*-type, by the development of a meristematic lateral zone, the young prothallus is asymmetric with unequal wings. The prothallia reaches sexual maturity in 120-150 days. The gametangia are of the common leptosporangiate-type. Sporophyte development was observed. The described morphogenetic characteristics of *P. berteriana* such as types of germination, prothallial development and gametangia, as well as the cordiform thallus, are evolutionarily derived ("advanced") characters shared by several groups of homosporic ferns.

Key words: Chile, gametophytes, morphogenesis, *Pteris*, Pteridaceae, sexual phase, South-America, Pterideae.

El género *Pteris* cuenta aproximadamente con 200 especies, de las cuáles 55 se localizan en América Tropical. Se distribuyen desde Florida hasta México, se extienden a través del sureste de América Central y, llegan hasta Sudamérica, especialmente a los Andes y en muchas islas adyacentes.

Crece en altitudes de 0 a 2000 m snm, se encuentra en sitios abiertos, orillas de caminos, claros de bosques, bosques de galería, vegetación secundaria y matorrales, entre otros (Tryon y Tryon 1982).

Pteris berteriana C. Agardh es un helecho endémico del Archipiélago Juan Fernández, en las Islas Robinson Crusoe (=I. Más a Tierra) y Alejandro Selkirk (=I. Más Afuera). Crece en bosques, matorrales y pastizales en las partes bajas, que han sufrido fuerte deterioro antropogénico (Skottsberg 1956).

Taxonómicamente esta especie queda circunscrita dentro del grupo *Pteris chilense* Desv., de acuerdo a Tryon y Tryon (1982), por presentar la pinna basal 1-pinnada ó más com-

pleja, porque la pinna basal así como la lámina están gradualmente reducidas hacia el ápice y tienen venación libre.

Aunque como antecedentes de la fase sexual de las especies de este género en el viejo mundo, se tienen los trabajos de Farlow 1874, Goebel 1930, Steil 1933, Mehra 1938, Nayar y Kaur 1971, no hay datos acerca de *P. berteriana*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las esporas de *P. berteriana* se obtuvieron de ejemplares fértiles, recolectados en el cerro La Piña, sector Puerto Francés, Isla Robinson Crusoe (*M. Ricci 0528 VINAD*), entre 450-1000 m snm en matorrales. Las pinnas se guardaron en sobres de papel, dejándolas secar a temperatura ambiente, para propiciar la apertura de los esporangios y la liberación de las esporas. La separación de fragmentos de hojas y de esporangios, se llevó a cabo por medio de un tamiz con malla de 0.074 mm de diámetro.

Las esporas se sembraron en 20 cajas de Petri con agar y medio nutritivo de Thompson (Klekowski 1969, Pérez-García 1989, Pérez-García *et al.* 1994), con una densidad promedio de 120 esporas por cm², seis cajas fueron cubiertas con papel estaño para probar fotoblastismo.

Las cajas de Petri se guardaron en bolsas de polietileno transparente, para evitar su contaminación y deshidratación. Los cultivos se mantuvieron en el laboratorio con luz solar de día, con lámparas de 75 W y un fotoperíodo de 12 hrs luz, 12 hrs oscuridad, a una temperatura de 19-28 C° y humedad de 58-80% (Pérez-García *et al.* 1995).

Se hicieron observaciones de los gametofitos desde la germinación de la spora hasta la obtención del esporofito. Las fotomicrografías fueron tomadas de material vivo, con un fotomicroscopio Carl Zeiss, un microscopio óptico "MicroStar" AO y un microscopio estereoscópico Star Zoom AO 580, con película TMAX-100.

RESULTADOS

Esporas: Son triletes, tetraédrico-globosas, de color pardo claro, con un cíngulo ecuatorial bien diferenciado (Figs. 1 y 2), con tubérculos reticulados más o menos fusionados, adyacentes a la apertura en la cara proximal, la cara distal es más grande, rugulada con canales muy marcados (Tryon y Lugardon 1991), miden 43(49)51 µm.

Germinación: La germinación de las esporas se inicia entre los 8-10 días después de haber sido sembradas. Aparece primero la célula rizoidal, que es hialina, larga y sin cloroplastos (Fig. 3); posteriormente aparece la primera célula protálica con pequeños glóbulos de aceite y abundantes cloroplastos, conservando la cubierta de la spora (Fig. 4). Este tipo de germinación corresponde al tipo *Vittaria* de acuerdo a Nayar y Kaur (1971).

Fase filamentosa: Entre los 21-23 días, la célula protálica inicial sufre divisiones transversales, formando un filamento germinativo uniseriado de 3 a 5 células (Fig. 5), esta fase es corta y efímera. Las células protálicas presentan abundantes cloroplastos uniformemente distribuidos, se observa la cubierta de la spora en la célula basal.

Fase laminar: Por divisiones de las células anteriores del filamento germinativo, incluyendo la célula terminal, se forma un protalo lami-

nar espatulado entre los 23-43 días de edad (Figs. 6 y 7); como resultado de repetidas divisiones longitudinales y transversales de la célula meristemática inicial.

La actividad meristemática gradualmente queda restringida a un grupo de células, a un lado de la lámina, lejos de la región apical (Figs. 8-10). Aproximadamente a los 45-55 días, esta región meristemática lateral rápidamente se diferencia en un meristemo pluricelular (Figs. 11 y 13); como consecuencia el gametofito joven es cordiforme asimétrico, con una ala mayor que la otra (Fig. 12).

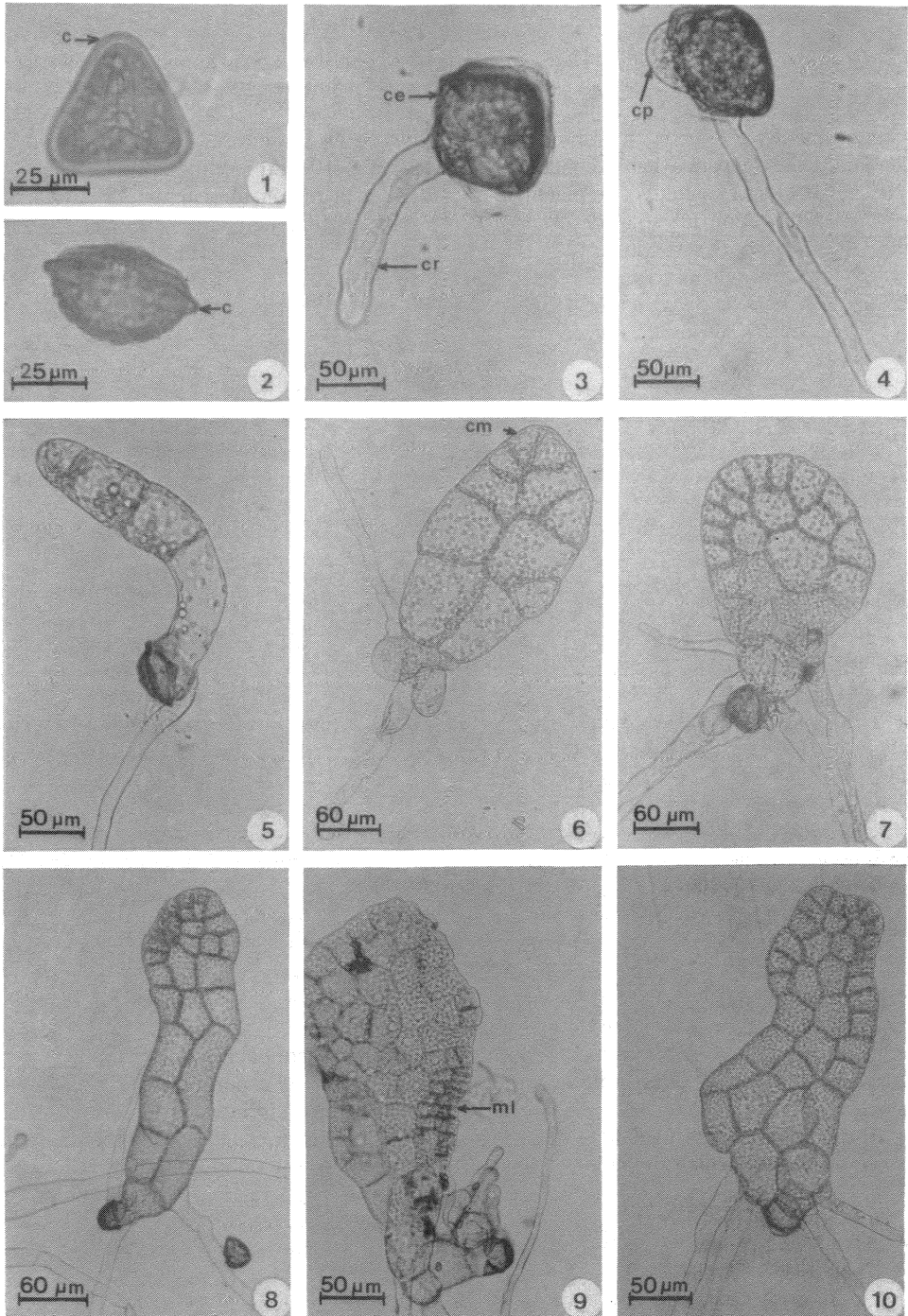
Por lo anterior, el desarrollo laminar de *P. berteriana* es de tipo *Ceratopteris*, de acuerdo a Nayar y Kaur (1969, 1971).

Fase adulta: Alrededor de los 70-160 días de edad, los gametofitos son cordiforme-espatulados a reniformes, en esta fase ambas alas son simétricas, desnudas, los protalos presentan cojinetes bien definidos, donde se forman los arquegonios y anteridios (Figs. 14-16).

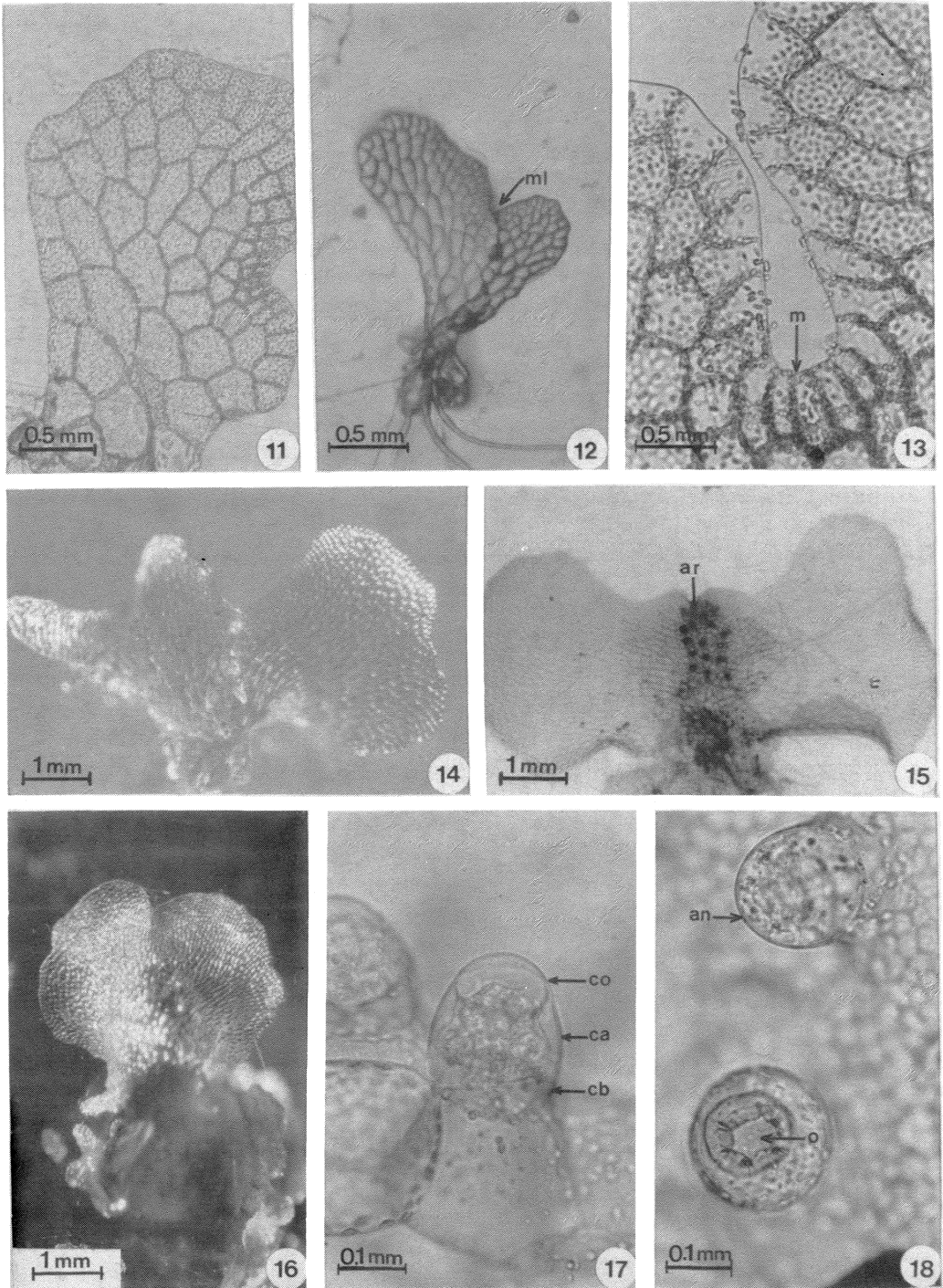
Gametangios: Los órganos sexuales son del tipo común en los helechos leptosporangiados. Los arquegonios se diferenciaron entre los 65-85 días, sus cuellos son alargados y dirigidos hacia la base del protalo, están formados por cuatro hileras de células, cada una con tres células de longitud, en ellas se muestran claramente los núcleos (Fig. 19). Las bocas están formadas por cuatro células que al madurar se abren en forma de roseta (Fig. 20).

Los anteridios se forman entre los 72-120 días, son alargados y están formados por tres células: una basal en forma de cono, una anular y una opercular discoidal, que se desprende para liberar los anterozoides (Figs. 17 y 18).

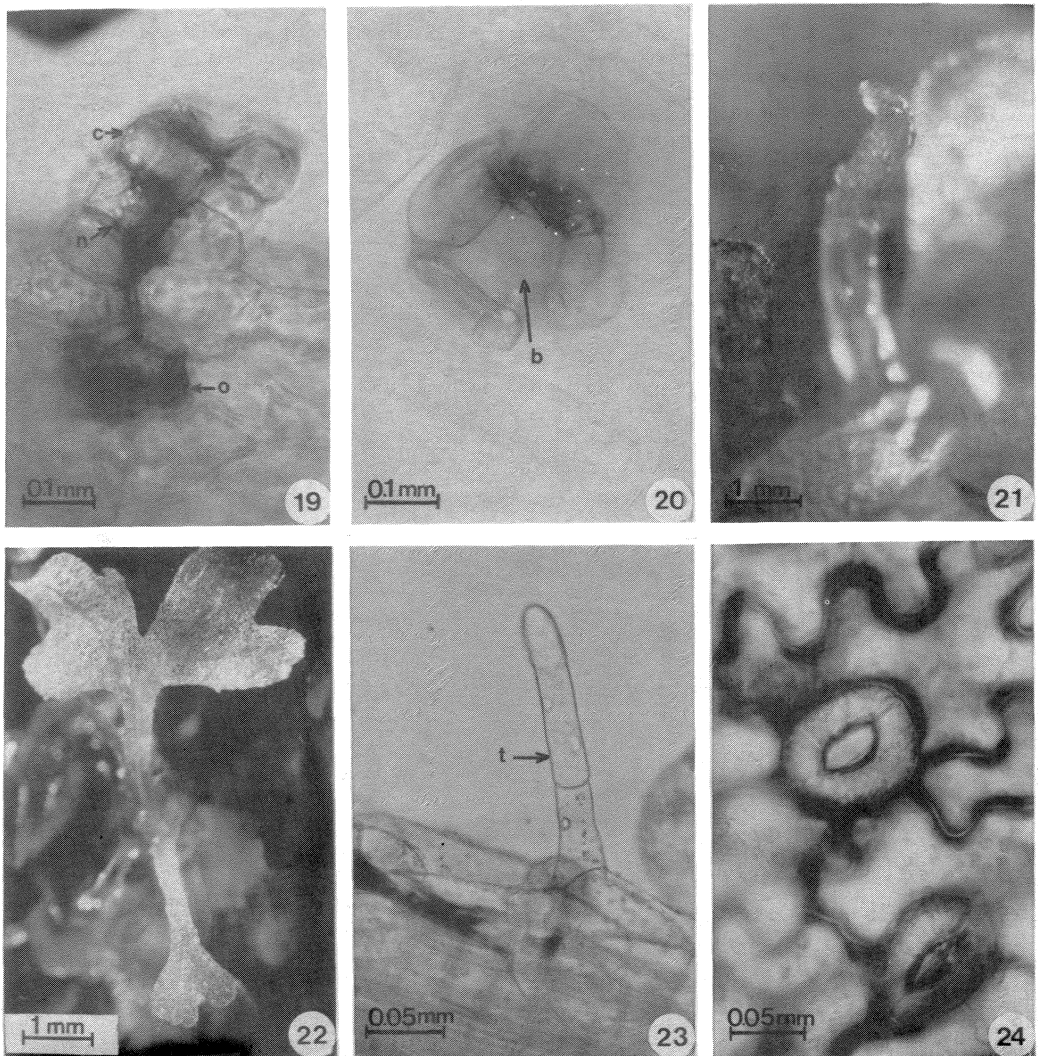
Esporofito: Aproximadamente a los 150 días de edad, en los gametofitos donde se llevó a cabo la fecundación, se observa la primera prefoliación del esporofito, como un eje erecto, con vernación circinada (Fig. 21). Las primeras hojas son simétricas, con un patrón de venación dicotómico, inicialmente con dos lobos (Fig. 22), la lámina presenta tricomas aciculares, pluricelulares uniseriados (3-5 células), localizados principalmente sobre las venas y en el pecíolo (Fig. 23). Los estomas son anomocíticos (Van Cotthem 1973), se encuentran en el envés de la lámina y en el pecíolo, están formados por dos células oclusivas, no presentan células subsidiarias y están rodeados por células epidérmicas con paredes onduladas (Fig. 24).



Figs. 1-10. Esporas, fases filamentosas y bidimensionales de *Pteris berteroa*n C. Agardh. 1. Espora, vista polar. 2. Vista ecuatorial (nótese el cíngulo). 3-4. Inicios de la germinación (8 días) 5. Fase filamentosas (20 días). 6-10. Diversas fases bidimensionales (40-50 días). c: cíngulo; ce: cubierta de la espóra; cm: célula meristemática inicial; cp: célula protálica; cr: célula rizoidal; ml: meristemo lateral.



Figs. 11-18. Fases bidimensionales y adultas, gametangios, de *Pteris berteriana* C. Agardh. 11. Gametofito bidimensional (50 días) 12. Gametofito bidimensional asimétrico, tipo *Ceratopteris* (50 días). 13. Zona meristemática (85 días). 14-16. Gametofitos adultos (70-375 días). 17-18. Anteridios (120-160 días). an: anteridio; ar: arquegonios; ca: célula anular; cb: célula basal; m: meristemo; ml: meristemo lateral; o:opérculo.



Figs. 19-24. Gametangios y esporofito de *Pteris berteroa* C. Agardh. 19-20. Cuello y boca del arquegonio (120 días). 21. Joven esporofito de *P. berteroa* (160 días). 22. esporofito adulto (200 días). 23. Tricoma del pecíolo de la hoja de *P. berteroa* (160 días). 24. Estomas de la lámina del esporofito de *P. berteroa* (170 días). b: boca del arquegonio; c: cuello del arquegonio; n: núcleo; o: oosfera; t: tricoma.

DISCUSION

Una de las características más notables en el desarrollo del gametofito de *P. berteroa*, es su meristemo lateral, que genera un talo asimétrico, con una ala más grande que la otra, aunque posteriormente adquiere forma simétrica.

La formación de un meristemo lateral ha sido observada en varios géneros de Pteridaceae;

por ejemplo en *Pteris longifolia* L. y *Notholaena sinuata* var. *cochisensis* (Goodd.) Weath., en las que el talo es asimétrico, con una ala más grande (Atkinson 1973); sin embargo en géneros tales como: *Syngamma* y *Taenitis* (Atkinson 1970), *Acrostichum*, *Pteris* (algunas especies) (Stokey y Atkinson 1952) y *Pityrogramma*, entre otros, desarrollan una segunda ala en la región proximal del meristemo, convirtién-

dolo en un protalo simétrico, con la zona meristemática en posición apical, y en algunas especies, entre ellas *P. berteriana*, es difícil indicar la posición original que tuvo el meristemo en fases jóvenes.

Se han descrito talos cordiformes y asimétricos en especies de *Pteris*. Atkinson (1973) observó que los gametofitos de *P. comans* Forst. f., *P. grandifolia* L. y *P. longifolia*, forman un meristemo lateral; mientras que, *P. multifida* Poir. y *P. tremula* R.Br., producen una célula meristemática apical y por lo tanto un talo cordiforme simétrico.

Para *P. berteriana* encontramos que en las fases laminares espatuladas muy jóvenes, se presenta una célula meristemática inicial de vida efímera, quedando restringida la actividad meristemática a un grupo de células de posición lateral.

El protalo de *P. berteriana*, cuando adquiere la forma espatulada (Figs. 8-11), se observa con claridad un meristemo pluricelular lateral y progresivamente con el crecimiento de las alas, éste es cada vez menos conspicuo y aunque en un principio una de las alas es mayor que la otra (Fig. 12), al término de su desarrollo el protalo es simétrico (Figs. 15 y 16), y en caso de no observar la secuencia de su desarrollo, sería difícil imaginar que presentó un meristemo lateral en etapas jóvenes.

De las características descritas en la morfogénesis de la germinación gametofítica de *P. berteriana* como son el patrón de germinación tipo *Vittaria* y el desarrollo protálico tipo *Ceratopteris*, el talo cordiforme y el tipo de gametangios, de acuerdo a las sugerencias de Nayar y Kaur (1971), desde el punto de vista evolutivo son caracteres avanzados que comparten distintos grupos de helechos homosporicos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Ramón Riba sus valiosas sugerencias y comentarios. Esta investigación fue financiada por el CONACYT (Clave: 3903-N9401).

RESUMEN

El desarrollo y características de la fase sexual de *Pteris berteriana*, helecho endémico del Archipiélago Juan Fernández, Chile, es presentado. Su patrón de germinación

es del tipo *Vittaria*, resultando un gametofito filamentosos uniseriado de 3-5 células. El desarrollo protálico es del tipo *Ceratopteris* por presentar una zona meristemática lateral que genera un gametofito asimétrico con alas desiguales. El protalo alcanza la madurez sexual entre 120-150 días. Los gametangios son del tipo leptosporangiado. En los cultivos se obtuvieron esporofitos.

REFERENCIAS

- Atkinson, L.R. 1970. Gametophyte of *Taenitis pinnata* and development of the gametophytic plate in *Taenitis blechnoides* and *Syngamma alismifolia*. *Phytomorphology* 20:40-48.
- Atkinson, L.R. 1973. The gametophyte and family relationships. p. 73-90. In: A.C. Jermy, J.A. Crabbe & B.A. Thomas (eds.). *The phylogeny and classification of the ferns*. Academic, Nueva York.
- Farlow, W.G. 1874. An sexual growth from the prothallus of *Pteris cretica*. *Quart. J. Microscop. Sci.* 14:266-272.
- Goebel, K. 1930. *Organographie der Pflanzen*, Bd. II. 3rd. Ed. Gustav Fischer, Jena.
- 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.
- 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.
- Pérez-García B. 1989. Morfogénesis de gametofitos de Cyatheaceae (Pteridophyta: Filicales). Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Pérez-García, B., A. Mendoza & R. Riba. 1994. Desarrollo gametofítico de *Metaxya rostrata* (Filicales: Metaxya-ceae) *Rev. Biol. Trop.* 42:455-460
- Pérez-García, B., A. Mendoza & M. Ricci. 1995. Morfogénesis de la fase sexual del *Blechnum chilense* y *Blechnum cycadifolium* (Pterophyta: Blechnaceae). *Rev. Biol. Trop.* Vol. 43 (En Prensa).
- Skottsberg, C. 1956. Derivation of the flora and fauna of Juan Fernandez and Easter Island. *Nat. Hist. Juan Fernandez* 1:196-439.
- Steil, W.N. 1933. New cases of apogamy in certain homosporous leptosporangiate ferns. *Bot. Gaz.* 95:164-167.

- Stokey, A.G. & L.R. Atkinson. 1952. The gametophyte of *Acrostichum speciosum* Willd. *Phytomorphology* 2:105-113.
- Tryon, R.N. & A.F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. Springer-Verlag, Nueva York. p. 332-341.
- Tryon, A.F. & B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophytes: surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag, Nueva York. p. 188-194.
- Van Cotthem, W.R.J. 1973. Stomatal types and systematic. p. 59-71 *In*: A.C. Jermy, J.A. Crabbe & Thomas (Eds.). *The Phylogeny and classification of the ferns*. Academic, Nueva York.