

00381
Zej.
10



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Morfogénesis de gametofitos de Cyatheaceae
(Pterophyta: Filicales)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGIA)
P R E S E N T A
BLANCA PEREZ GARCIA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D. F.

1988



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Morfogénesis de Gametofitos de Cyatheaceae
(Pterophyta: Filicales)

CONTENIDO

RESUMEN.	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCION	3
OBJETIVOS.	13
ANTECEDENTES	16
a) Esporofito.	16
b) Esporas	18
c) Gametofito.	19
d) Criterios de germinación.	22
e) Latencia y viabilidad	22
f) Patrones de germinación	23
g) Patrones de desarrollo protálico.	29
MATERIAL Y METODOS	35
RESULTADOS	44
DISCUSION.	197
CONCLUSIONES	200
AGRADECIMIENTOS.	202
BIBLIOGRAFIA	203
APENDICE	212

RESUMEN

En esta investigación se aporta el conocimiento de la morfogénesis del gametofito de 28 taxa de helechos ciateoideos. Los gametofitos cultivados in vitro de Cyatheaceae, Lophosoriaceae y Metaxyaceae, comparten un patrón básico general en cuanto a periodo de latencia, germinación tipo Cyathea y desarrollo tipo Adiantum. De acuerdo a las tendencias evolutivas postuladas por Nayar & Kaur (1971) estos rasgos son característicos de grupos primitivos de helechos.

Se presentan gametofitos cordiformes y espatulados en Cyatheaceae; gametofitos espatulados en Lophosoriaceae y espatulado cordiforme en Metaxyaceae. Hay variación en cuanto al número de células del anteridio: Cyatheaceae (3-5) y Lophosoriaceae (5) (en Metaxyaceae no se observó). Cyatheaceae tiene tricomas unicelulares capitados, no capitados o carecen de ellos, Lophosoria quadripinnata carece de tricomas y Metaxya rostrata tiene tricomas unicelulares capitados.

En los 28 taxa estudiados, en el desarrollo de sus gametofitos, los rasgos primitivos predominan sobre los derivados.

Los resultados obtenidos pueden ser un elemento más para confirmar la separación de las familias Cyatheaceae Kaulf., Lophosoriaceae Pic. Ser. y Metaxyaceae Pic. Ser., en apoyo al sistema de clasificación de Pichi-Sermolli (1970, 1977) y Tryon & Tryon (1982).

Los rasgos de la morfogénesis de los gametofitos de las especies estudiadas no son elementos per se para diferenciar especies dentro de géneros. Sin embargo, las características de los gametofitos sí tienen valor taxonómico a nivel de género y entre las tres familias consideradas.

ABSTRACT

In this research the morphogenetic pattern of the gametophyte of 28 taxa, of cyatheoid ferns is studied. The gametophytes of Cyatheaceae, Lophosoriaceae and Metaxyaceae share a basic pattern of dormancy, germination of the Cyathea type and development of the Adiantum type. According to Nayar & Kaur (1971), these characters are typical of primitive groups of ferns.

The gametophytes are cordiform and spatulate in Cyatheaceae, spatulate in Lophosoriaceae and spatulate-cordate in Metaxyaceae. The antheridia show variation in the number of cells, from 3-5 in Cyatheaceae to 5 in Lophosoriaceae (antheridia were not observed in Metaxyaceae). Trichomes are unicellular capitate, simple or absent in Cyatheaceae, Lophosoria quadripinnata lacks trichomes and Metaxya rostrata has unicellular capitate trichomes.

In the development of the gametophytes of the 28 taxa, primitive characters predominate over advanced ones.

The results of this study support the classification of the cyatheoid ferns in three families: Cyatheaceae Kaulf, Lophosoriaceae Pic. Ser. and Metaxyaceae Pic. Ser. (Pichi-Sermolli, 1970, 1977; Tryon & Tryon, 1982). Although the characteristics of the gametophytes do not separate species within genera, they do have taxonomic value at the generic and family level.

INTRODUCCION

El ciclo de vida típico de los helechos está formado por dos fases consecutivas: la fase esporofítica ($2n$) que es la formadora de las estructuras de reproducción asexual, es decir, las esporas (n), las cuales germinan y producen la fase gametofítica (n) que lleva las estructuras de reproducción sexual; al quedar libres los anterozoides, se desplazan por medio de una película de agua al arquegonio donde fecundan a la oosfera, originando un cigoto ($2n$), éste, por medio de divisiones mitóticas y diferenciación origina un talo esporofito.

En este ciclo la fase esporofítica es la dominante, conspicua, perenne que cuando las condiciones ambientales no le son favorables, puede perder las hojas en algunos casos, pero el rizoma se mantiene vivo y latente en el sustrato. Esta fase es vital porque, al producirse gran cantidad de esporas da a las poblaciones mayores posibilidades de dispersión, y mayor número potencial de individuos, y por lo tanto mayores probabilidades de supervivencia.

La fase gametofítica es inconspicua, y la más vulnerable a los cambios microambientales y a las presiones de selección del medio. Sin embargo esta fase es esencial por la variabilidad genética, la que puede fomentar adaptaciones en estas plantas, lo que trae como consecuencia una mejoría en la especie. En esta fase se presentan dos posibilidades de apareamiento, la autofecundación y la fecundación cruzada.

En este ciclo se pueden presentar dos alteraciones que son la aposporia y la apogamia. En el proceso de la aposporia un gametofito se forma de una célula o de un grupo de células vegetativas de un esporofito y el gametofito resultante

tiene igual número cromosómico que el esporofito original. La apogamia es el proceso por el cual el esporofito se desarrolla del tejido somático del gametofito o de células del arqueogonio, sin haber singamia y, por lo tanto, el esporofito y el gametofito presentan el mismo número cromosómico. En algunas especies de helechos se ha comprobado apogamia meiótica obligada o apogamia ameiótica (Evans, 1964). Estos procesos son importantes porque ocurren de manera natural y mediante la fecundación cruzada y la hibridización pueden promover la poliploidía. Los helechos pueden ser homospóricos, es decir, las esporas de una especie tienen el mismo tipo, forma y tamaño y al germinar originan gametofitos bisexuados, este tipo de esporas está presente en la mayoría de las familias de helechos como Polypodiaceae, Thelypteridaceae, Dryopteridaceae, Aspleniaceae, Cyatheaceae, etc; pueden ser heterospóricos, es decir, presentan dos tipos de esporas, unas pequeñas (microsporas) y otras grandes (megasporas) las cuales al germinar nos dan gametofitos unisexuados; este tipo de esporas se presenta en helechos acuáticos Azolla, Salvinia, Marsilea, Pilularia y Regnellidium y hasta cierto punto en Platyzoma (Tryon, 1964).

Un 90% de los helechos forman esporas no clorofillicas, con viabilidad larga y el resto esporas clorofillicas que tienen viabilidad corta y se presentan en helechos de familias tales como Grammitidaceae, Hymenophyllaceae y Vittariaceae.

Los helechos de la familia Cyatheaceae son homospóricos y con esporas no clorofillicas; éstas son dispersadas por el viento a corta o larga distancia; se sabe que estas esporas son capaces de ser dispersadas a través de islas o continen-

tes a distancias hasta de 480-800 Km o más (Tryon, 1970 b).

Las ciatáceas son plantas terrestres, grandes, con tallos horizontales o más comúnmente erectos, típicamente masivos y a veces con una gruesa cubierta de raíces adventicias; hojas grandes, de varios metros de largo (2-5 m), lámina 1-pinnada a tri o cuadripinnado-pinnatifida; indumento de tricomas, escamas o ambos; vernación circinada; venas libres, en algunos casos como en *Cnemidaria* las basales unidas formando areolas costales; soros abaxiales sobre las venas, redondos, indusiados o exindusiados; esporangios numerosos en cada soro, ovoideos a piriformes, anillo oblicuo completo, no interrumpido por el pedicelo, dehiscencia longitudinal; esporas 16-64 por esporangio, triletes, tetrahédricas a subglobosas, lisas o con diversos tipos de ornamentación, con o sin perina (Gómez, 1971, 1983; Riba, 1971, 1981; Tryon & Tryon, 1982).

Esta familia está formada por ocho géneros y más de 500 especies distribuidos en áreas neotropicales y paleotropicales; son más abundantes en las zonas relativamente templadas y más o menos húmedas de las regiones montañosas o selvas y en suelos inclinados (Tryon, 1970a), (TABLA I y TABLA II). Tienen una gran amplitud de tolerancias altitudinales (0-4200 ms nm) y latitudinales con posibilidad de una distribución amplia o restringida (Pérez-García & Riba, 1982).

Se seleccionó para este estudio a la familia Cyatheaceae por estar bien estudiada taxonómicamente ya que recientemente se han hecho revisiones de seis géneros: *Nephelaea* (Gastony, 1973); *Cnemidaria* (Stolze, 1974); *Trichipteris* (Barrington, 1976, 1978; parcialmente como *Alsophila*. Riba, 1967, 1967a, 1969); *Sphaeropteris* (parcialmente Tryon, 1971 y Windisch,

GENEROS	FILIACION Y NUMERO DE ESPECIES	NUMERO DE ESPECIES EN AMERICA
ALSOPHILA R. Br.	PANTROPICAL 230	13
CNEMIDARIA Presl	AMERICANO 25	25
CYATHEA J. E. Smith	AMERICANO 40	40
NEPHELEA Tryon	AMERICANO 18	18
SPHAEROPTERIS Bernhardi	PANTROPICAL 120	23
TRICHIPTERIS Presl	AMERICANO 50	50
LOPHOSORIA Presl	AMERICANO 1	1
METAXYA Presl	AMERICANO 1	1

TABLA I.- Distribución geográfica y número de especies de Cyatheaceae (s.l.)
(Tryon & Tryon, 1982)

ESPECIES	ALTITUD	TIPOS DE VEGETACION
<i>ALPOMILLA SALVINII</i> MOOR.	1300 - 2600 msnm	BOSQUE CADUCIFOLIO DE LIQUIDAMBAR, SELVA BAJA CADUCIFOLIA, PREMONTAÑO, BOSQUE NUBOSO, MONTAÑAS MUY HÚMEDAS.
<i>CNEMIDARIA APICORNATA</i> (MOOR.) STOLZE	1200 - 1600 msnm	BOSQUE CADUCIFOLIO, EN BORDES U ORILLAS DE ARROYOS, BOSQUES LLUVIOSOS.
<i>CNEMIDARIA ENOPHICARPA</i> (MAYON) TRYON	30 - 1700 msnm	DECLIVES O TALUDES DE BOSQUES HÚMEDOS.
<i>CNEMIDARIA SECURIFENS</i> (LIEBH.) TRYON	200 - 1100 msnm	SELVA ALTA PERENNIFOLIA, EN BORDES U ORILLAS DE ARROYOS, DECLIVES DE LOS BOSQUES.
<i>CNEMIDARIA HORRIDA</i> (L.) PRESL	0 - 2000 msnm	ORILLAS DE BOSQUES, A LO LARGO DE LOS BANCOS DE LOS RÍOS Y A LOS LADOS DE LAS MONTAÑAS.
<i>CNEMIDARIA MUTICA</i> (CHRIST) TRYON VAR. <i>CONTIGUA</i> (MAYON) STOLZE.	1250 - 2100 msnm	MONTAÑAS BOSCOsas O BOSQUE MONTAÑO
<i>CNEMIDARIA MUTICA</i> (CHRIST) TRYON VAR. <i>GRANDIS</i> (MAYON) STOLZE	1250 - 1900 msnm	EN TALUDES O DECLIVES DE BOSQUES
<i>CNEMIDARIA MUTICA</i> (CHRIST) TRYON VAR. <i>MUTICA</i>	450 - 2100 msnm	CRECE EN ELEVACIONES MEDIAS, PREMONTAÑO MUY HÚMEDO, EN MARGENES U ORILLAS DE LOS BOSQUES.
<i>CEATHEA DELGADII</i> STERN.	500 - 2700 msnm	BOSQUE NUBOSO, CLAROS EN LOS BOSQUES, BOSQUES EN GALERIA A LO LARGO DE RÍOS.
<i>CEATHEA DIVERGENS</i> AZE. VAR. <i>DIVERGENS</i>	900 - 2600 msnm	MONTAÑAS BOSCOsas HÚMEDAS, BOSQUE NUBOSO.
<i>CEATHEA DIVERGENS</i> AZE. VAR. <i>TUERCHENHII</i> (MAYON)	1200 - 3000 msnm	BOSQUE CADUCIFOLIO, EN LADERAS Y CARADAS HÚMEDAS, BOSQUE DE LIQUIDAMBAR, BOSQUE DE PINO-ENCINO, BOSQUE NUBOSO.
<i>CEATHEA FARVA</i> (MART. & GAL.) FEE	800 - 4200 msnm	BOSQUE CADUCIFOLIO, EN LADERAS Y CARADAS, BOSQUE NUBOSO, BOSQUE DE LIQUIDAMBAR, BOSQUE DE PODOCARPUS, BOSQUE DE PINO-ENCINO.
<i>CEATHEA CAPILLIS</i> GRASED.	900 - 1700 msnm	BOSQUE MONTAÑO, BOSQUE NUBOSO.
<i>CEATHEA MULTIFLORA</i> SM.	500 - 2300 msnm	BOSQUE NUBOSO, BOSQUES DENSOS O DECLIVES DE MONTAÑAS, A ORILLAS DE RÍOS Y RIACHUELOS.
<i>CEATHEA SUPRASCISTIGOSA</i> (CHRIST) MAYON	2000 - 3000 msnm	BOSQUE MONTAÑO, BOSQUE NUBOSO, SIEMPREANO
<i>LOPHOSORIA QUAGGIPIRNATA</i> (CHEL.) F. C. CHR	1200 - 2100 msnm	SITIOS PERTURBADOS Y CLAROS EN BOSQUES CADUCIFOLIOS, BOSQUE NUBOSO, BOSQUE LLUVIOSO TROPICAL, BOSQUE DE PINO-ENCINO.
<i>NETASTYA BUSTIATA</i> (H.B.A.) PRESL	0 - 300 msnm	BOSQUE LLUVIOSO TROPICAL
<i>NEPHELE ERINACEA</i> (PARST.) TRYON VAR. <i>ERINACEA</i>	700 - 1300 msnm	BOSQUE NUBOSO, BOSQUE LLUVIOSO TROPICAL.
<i>NEPHELE MEXICANA</i> (SCHLECHT. & CHAN.) TRYON	50 - 1500 msnm	BOSQUE CADUCIFOLIO EN SITIOS EXPUESTOS, BOSQUE DE PINO-ENCINO, BOSQUE DE LIQUIDAMBAR A LO LARGO DE RÍOS.
<i>NEPHELE TEN PSLICOMITES</i> (CHRIST) TRYON	700 - 1900 msnm	DECLIVES MONTAÑOSOS, EN LUGARES PERTURBADOS, A LO LARGO DE LOS RÍOS, BOSQUE NUBOSO.
<i>NEPHELE TROVIANI</i> GASTONY	1100 - 1700 msnm	BORDES DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA, A ORILLAS DE RÍOS.
<i>SPHAGNOPSIS BUNINI</i> (CHRIST) TRYON	800 - 2100 msnm	SITIOS MONTAÑOSOS
<i>SPHAGNOPSIS ELONGATA</i> (MOOR.) TRYON	900 - 1000 msnm	BOSQUE MONTAÑO
<i>SPHAGNOPSIS HORRIDA</i> (LIEBH.) TRYON	800 - 1600 msnm	REGIONES MONTAÑOSAS HÚMEDAS, BORDES DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA, BOSQUE DE LIQUIDAMBAR, BOSQUE DE PINO-ENCINO.
<i>SPHAGNOPSIS MEXICANENSIS</i> (LIEBH.) TRYON	0 - 2000 msnm	SITIOS ABILATOS, EN BORDES DE SELVA MEDIANA SUPERPERENNIFOLIA, BOSQUE MONTAÑO LLUVIOSO.
<i>TRICHIPTERIS BICORNATA</i> (LIEBH.) TRYON	1000 - 2000 msnm	SELVA ALTA PERENNIFOLIA, BOSQUE MONTAÑO LLUVIOSO, BOSQUE DE LIQUIDAMBAR, BOSQUE PINO-ENCINO.
<i>TRICHIPTERIS COSTARIENSIS</i> (FURN.) BARR.	400 - 1400 msnm	SITIOS EXPUESTOS, BOSQUE CADUCIFOLIO, SELVA ALTA PERENNIFOLIA, QUEBRADAS PROFUNDAS, PESOS DE CAÑONES HÚMEDOS.
<i>TRICHIPTERIS MEXICANA</i> (MART.) TRYON	800 - 3000 msnm	BOSQUE MONTAÑO LLUVIOSO, BOSQUE NUBOSO, A LO LARGO DE CURSOS DE AGUA.
<i>TRICHIPTERIS MEXICANA</i> (DESV.) TRYON	0 - 1700 msnm	SELVA MEDIANA, SELVA ALTA PERENNIFOLIA, A LO LARGO DE BANCOS DE RÍOS.
<i>TRICHIPTERIS AFR. PILOSISSIMA</i> (RAVER) BARR.	0 - 800 msnm	BOSQUES MONTAÑOSOS ESPECIALMENTE A LO LARGO DE COURTES DE AGUA.
<i>TRICHIPTERIS SCORPIUSCULA</i> (MAYON) TRYON	0 - 1700 msnm	BORDES DE SELVAS MEDIANAS, SELVAS ALTAS PERENNIFOLIAS.
<i>TRICHIPTERIS SCHIIZIANA</i> (PRESL) TRYON	0 - 1400 msnm	SELVAS ALTAS PERENNIFOLIAS, EN LADERAS Y ORILLAS A LO LARGO DE ARROYOS Y RÍOS, BOSQUES HÚMEDOS, BOSQUES SECUNDARIOS.
<i>TRICHIPTERIS STIPULARIS</i> (CHRIST) TRYON	1000 - 2000 msnm	REGIONES MONTAÑOSAS
<i>TRICHIPTERIS TRICHATA</i> (MAYON) TRYON	0 - 2000 msnm	BOSQUE MONTAÑO, PREMONTAÑO MUY HÚMEDO.

TABLA 11. DISTRIBUCION ALTIUDINAL Y TIPOS DE VEGETACION DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

1973, 1976a, 1977, 1978); *Cyathea* (Tryon, 1976) y *Alsophila* sensu Conant (1983). Tryon & Tryon (1982), apoyan la idea de Pichi-Sermolli (1970 y 1977) de segregar de esta familia a los géneros *Lophosoria* (Lophosoriaceae) y *Metaxya* (Metaxyaceae); ambos son monoespecíficos.

Los estudios hechos por Gastony (1974b, 1979, 1981, 1982) y Gastony & Tryon (1976) acerca de la morfología de las esporas de varias especies de helechos ciateáceos han confirmado en parte la organización filética propuesta por Tryon & Tryon (1982); hay evidencias que sugieren que *Lophosoria* y *Metaxya*, están más relacionados con Dicksoniaceae y por esta razón forman familias distintas (caracteres de soros, indumento peciolar, esporas y número cromosómico).

En cuanto al al número cromosómico, en la literatura se menciona a los seis géneros que forman las ciateáceas (s. str.) como $n = 69$ (Love et. al., 1977 y Walker, 1966); *Lophosoria* $n=65$ (Walker, 1966) y *Metaxya* $n = 94, 96$ (Roy & Holttum, 1965a).

Muchos autores han hecho hincapié en la importancia de la fase gametofítica para aclarar problemas taxonómicos, entre ellos podemos citar a Stokey (1930-1960) y Atkinson (1952-1973); quienes han escrito trabajos relevantes en esta línea de investigación; podemos citar a Nayar & Kaur (1971) con su aportación al conocimiento de la morfogénesis del gametofito de los helechos homosporicos.

El hecho de que no todos los gametofitos son iguales morfológicamente había sido demostrado por botánicos europeos desde fines del siglo pasado. La germinación en forma de una pequeña lámina se conocía para Osmundaceae (Kny, 1872);

Campbell, 1892) y para Hymenophyllaceae (Mettenius, 1864; Goebel, 1888); el talo cordiforme con un meristemo apical se conocia para Asplenium (Beck, 1880); el talo simétrico habia sido descrito para Anemia y Mohria (Bauke, 1878), Anogramma (Goebel, 1877; Bauke, 1878) y Ceratopteris (Kny, 1875); el talo filamentosos o en forma de láminas plegadas irregulares de las Hymenophyllaceae por (Janczewski & Rostafinski, 1875; Goebel, 1888) y de Vittariaceae (Goebel, 1888). Se sabia que algunos talos carecen de pelos (Rauwenhoff, 1890), mientras que otros poseen pequeños pelos papilados (Stubner, 1882), pelos aciculares (Goebel, 1888), pelos ramificados (Klein, 1881), pelos multicelulares pluriseriados (Bauke, 1876); han sido reconocidos anteridios con una pared de 3 o 4 células (Thuret, 1849; Heim, 1896) y otros con un número mayor de células en la pared (Kny, 1869; Heim, 1896), también se conocian las yemas en gametofitos de Trichomanes (Bower, 1894; Giesenhagen, 1890) y Vittaria (Goebel, 1888). A pesar de esta información no se conocian suficientemente los gametofitos como para realizar comparaciones significativas.

Fue hasta 1951 cuando Stokey, llegó a la conclusión de que esta fase puede contribuir realmente a resolver en parte el problema de relaciones filogenéticas. La autora indicó dónde podia encontrarse la información útil: en el patrón de germinación; en la forma de desarrollo de la lámina celular y posición de las regiones meristemáticas; en la forma del talo maduro y viejo; en el tipo, posición y tiempo de aparición de los pelos, cuando se encuentran presentes; y en los órganos sexuales, especialmente en la forma y composición del anteridio.

Conforme progresó el estudio morfológico de los gameto-

fitos se hizo evidente que aquellos helechos considerados como menos avanzados por las características del esporofito, mostraban en sus gametofitos características también primitivas y que estas características de los gametofitos son diferentes en los helechos cuyos esporofitos se consideran como más avanzados.

Atkinson & Stokey (1964) hacen una evaluación de las características de las esporas y gametofitos (TABLA III).

Las características individuales no han evolucionado a la misma tasa de tal forma que ciertos rasgos primitivos pueden encontrarse en los mismos helechos junto con otros que de otra manera pueden considerarse bastante avanzados. La importancia que se da a cada característica en la comparación entre gametofitos, o en la consideración del ciclo vital completo, también variará y dependerá de su correlación con otras características, como cualquier carácter taxonómico.

El patrón de germinación de las esporas puede ser específico para una familia. Esto sucede en Osmundaceae, familia de la que se conocen los gametofitos de todos los géneros (Stokey & Atkinson, 1956 a). No existe una variación significativa entre las especies. Las características de los gametofitos son primitivas, algunas de ellas son suficientemente diferentes de las de otros helechos como para apoyar una posición aislada de este grupo.

En la familia Hymenophyllaceae (Stokey, 1940, 1948b, Atkinson, 1960a) el diseño básico de germinación es similar para *Mecodium*, *Hymenophyllum* y *Trichomanes* aunque difieren en los detalles.

El patrón de germinación y desarrollo de la lámina plu-

PRIMITIVO	DERIVADO
Esporas triletes.	Esporas monoletes.
Germinación bidimensional (laminar).	Germinación unidimensional (filamento).
Desarrollo de la lámina a partir de varias o todas las células del filamento.	Desarrollo de la lámina a partir de la célula terminal del filamento.
Talos de vida larga, más bien gruesos, alas grandes y cojinete prominente.	Talos de vida corta, delgados, cordiformes.
Gametofitos glabros.	Gametofitos con tricomas o pelos superficiales.
Anteridios con pared de más de 4 células.	Anteridios con pared de 3-4 células.
Anteridio operculado.	Anteridio foraminal.
Célula del canal del cuello del arquegonio no dilatada en toda su longitud.	Célula del canal del cuello del arquegonio corta y dilatada en su extremo distal

TABLA III.- (Atkinson & Stokey, 1964)

ricelular puede, cuando se conozcan más gametofitos, probar su especificidad para otra familia, Grammitidaceae (Stokey & Atkinson , 1958 ; Stokey, 1959). En esta familia se produce una prolongada etapa filamentosas, una placa alargada y algunas veces pubescente que lleva a ambos órganos sexuales de tipo avanzado.

En Blechnaceae no se presentan grandes diferencias entre sus gametofitos. Estos son cordiformes, vigorosos, pubescentes y los órganos sexuales son del tipo avanzado (Stokey & Atkinson, 1952 b). Los pelos en gametofitos de Blechnaceae son simples, clorofilicos con secreción escasa y frecuentemente se desarrollan sobre proyecciones marginales (Stokey & Atkinson, 1952 b), aunque en Nueva Zelanda, donde el género Blechnum se encuentra bien desarrollado, existe un número de especies que no tienen pelos.

Se conocen pocos gametofitos de Vittariaceae, los talos de Antrophyum , Polytaenium , Vittaria y Ananthacorus se asemejan a cintas plegadas irregularmente que pueden ramificarse y formar una densa capa sobre el medio de cultivo y sus anteridios son del tipo avanzado con una célula basal alargada . Los talos gametofitos pueden vivir indefinidamente, Stokey & Atkinson han mantenido cultivos de Vittaria y Ananthacorus desde 1957 hasta 1973, y Farrar (1978) encontró en la naturaleza exclusivamente en fase gametofítica a géneros de Vittariaceae.

OBJETIVOS

Todos los estudios realizados han confirmado las predicciones de Stokey (1951) y Atkinson (1973), ésta última dice:

".. Ciertamente los gametofitos pueden contribuir al establecimiento de las posibles relaciones de parentesco entre las diversas familias de helechos, así como proporcionarnos criterios dignos de confianza para estudios filéticos y taxonómicos como una ayuda para el mejor conocimiento de la evolución y filogenia de las pteridofitas.."

Los objetivos de este trabajo son:

I.- Se pretende obtener fases gametofíticas sexualmente maduras de 31 especies y 3 variedades de seis géneros de la familia Cyatheaceae y de dos géneros correspondientes a las familias monotípicas, Lophosoriaceae y Metaxyaceae. Con base en el estudio del patrón de desarrollo de los gametofitos, se definirán los distintos grados de afinidad entre los géneros y grupos de especies dentro de estos, en apoyo a la clasificación a nivel genérico de Tryon (1970a), Pichi Sermolli (1970, 1977) y Tryon & Tryon (1982).

II. Ampliar el conocimiento de la morfogénesis dentro de estos grupos de plantas.

III.- Demostrar la unidad y delimitación de los 6 géneros que constituyen la familia Cyatheaceae y las familias monotípicas Lophosoriaceae y Metaxyaceae.

IV.- Observar si características como criterios de germinación, desarrollo protálico, forma de gametofitos adultos, aparición de estructuras reproductoras (anteridios y arquegonios) y presencia de tricomas son constantes dentro de la familia para tipificarla.

V.- Si las etapas de desarrollo de los gametofitos son tan diferentes que se puedan utilizar como un criterio para segregarse a los 8 géneros de las Cyatheaceae de acuerdo a Tryon (1970a), en Cyatheaceae (6 géneros), Lophosoriaceae (1 género) y Metaxyaceae (1 género) de acuerdo al reciente sistema de clasificación postulado por Tryon & Tryon (1982).

VI.- En fin, determinar si las características gametofíticas tienen valor taxonómico dentro de este grupo y junto con los aportes de la fase esporofítica, comprender mejor las relaciones naturales de las familias Cyatheaceae, Lophosoriaceae y Metaxyaceae, así como su evolución y filogenia.

Por lo anteriormente mencionado la hipótesis de trabajo planteada es :

Las características morfológicas y anatómicas de la fase esporofítica tomadas en consideración para definir a los helechos ciateoideos como grupo natural a nivel de familia permiten suponer la existencia de similitudes en la morfogénesis de la fase gametofítica.

De los 8 géneros de Cyatheaceae (s.l.) considerados por Tryon (1970a, 1976) dos de ellos Lophosoria y Metaxya tienen esporas cuyas características morfológicas difieren significativamente del patrón básico general de las esporas de los géneros restantes, así también como en algunas características de la fase esporofítica.

Por lo anterior se espera encontrar durante el desarrollo de la fase gametofítica de aquellos dos géneros, diferencias que apoyen su separación en familias diferentes del resto de los helechos ciateoideos de acuerdo al criterio de Tryon & Tryon (1982).

En cuanto a las especies de Alsophila, Cnemidaria, Cya-

thea, Nephelea, Sphaeropteris y Trichipteris al finalizar el estudio no se espera encontrar diferencias significativas que afecten la inclusión de los géneros en una sola familia como un grupo natural (Tryon & Tryon, 1982)

Por lo que respecta a los grupos de especies estudiadas dentro de cada género, tampoco se espera encontrar diferencias significativas.

Se escogió hacer el estudio de las fases gametofíticas de las familias Cyatheaceae Kaulf., Lophosoriaceae Pic.Ser. y Metaxyaceae Pic.Ser., porque se considera que son grupos naturales bien definidos y establecidos como tales, con revisiones taxonómicas serias con base en el análisis e interpretación de los caracteres morfológicos de la fase esporofítica; si se analizan los caracteres morfológicos más representativos de la fase gametofítica la cual hasta la fecha no ha sido estudiada sistemáticamente en estos grupos, se podrá llegar a concluir que estas características morfológicas gametofíticas tienen algún valor taxonómico y se podrá contribuir a rechazar o confirmar las postulaciones de otros autores, así como dar un aporte importante al conocimiento del ciclo de vida de estos grupos de plantas.

ANTECEDENTES

Los helechos ciateoideos forman un grupo de 8 géneros con cerca de 500 especies, distribuidas en los trópicos; la mayor diversidad es encontrada en zonas húmedas de las montañas tropicales.

a) Esporofito

Los taxónomos clásicos colocan a todos los helechos arborescentes en una sola familia Cyatheaceae (Mettenius, 1856; Diels, 1902; Christensen, 1906; Maxon, 1911; Holttum, 1963; Holttum & Sen, 1961); Bower (1926) enfatiza la posición soral en estos helechos y los segrega en tres familias: Protocyatheaceae, Cyatheaceae y Dicksoniaceae; esta opinión es compartida por Reimers (1954) y Pichi-Sermolli (1958); Christensen (1938) reconoce solamente dos familias: Cyatheaceae y Dicksoniaceae.

Finalmente Tryon (1970a) revisó la clasificación genérica de las Cyatheaceae (excluyendo Dicksoniaceae) y estableció sus relaciones filogenéticas.

Estimulados por los estudios de Tryon resumidos en 1970a y considerando a la familia Cyatheaceae como un grupo natural bien definido y establecido como tal, varios botánicos, han realizado una serie de monografías tratadas a nivel genérico (Riba, 1967, 1976 a, 1969; Gastony, 1973; Stolze, 1974; Conant, 1983; Tryon, 1971; Windisch, 1976a, 1977, 1978 y Barrington, 1978), estudios basados fundamentalmente en el análisis e interpretación de los caracteres morfológicos de la fase esporofítica.

El interés en el estudio de los helechos arborescentes se ha renovado, poniendo atención en estudios morfológi-

co-anatómicos comparativos (Lucansky, 1974a, 1974b, 1976, 1982 ; Lucansky & White, 1974; White, 1974a, 1974 b; White & Lucansky, 1975; White & Norris, 1975; White & Weidlich, 1974). El número cromosómico ($n=69$) ha sido confirmado en todos los géneros de helechos arborescentes y su relevancia en los varios sistemas de clasificación ha sido valorada por Walker (1973). La ontogenia y diversidad del indusio ha sido estudiada por Tryon & Feldman (1975), aspectos de híbridos por Conant (1975), estudios palinológicos y capacidad esporangial por Gastony (1974 a,b; 1979, 1981, 1982) y Gastony & Tryon (1976); Lugardon (1971); Tardieu-Blot (1966); Tschudy & Tschudy (1965).

Riba (1963) en su trabajo sobre los helechos arbóreos de México, describe las preferencias ecológicas generales de este grupo de plantas, da las características de tronco, hojas, y soros, mencionando que en nuestro país los encontramos sobre la vertiente del Golfo en los estados de Veracruz, Tabasco y Campeche; y en la vertiente del Pacífico en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas y en algunas zonas en los estados de Puebla e Hidalgo.

El mismo autor en 1967, hace una revisión monográfica del complejo *Alsophila swartziana* Martius, grupo natural unificado básicamente por la estructura de las escamas peciolares, este complejo está formado por 13 especies y 2 variedades, distribuidas en montañas húmedas desde las Antillas y México hasta Brasil (actualmente bajo *Trichipteris*, fide Barrington, 1978).

La clasificación de las Cyatheaceae fue ampliamente revisada y discutida por Tryon (1970 a), quien con base en el in-

documento del peciolo, considera 8 géneros: Nephelea y Alsophila presentan escamas estructuralmente marginadas setosas; Cnemidaria, Cyathea y Trichipteris tienen escamas estructuralmente marginadas no setosas; Sphaeropteris, con escamas estructuralmente conformes con o sin setas; Lophosoria y Metaxya no presentan escamas sino tricomas uniseriados; con estas características el autor elabora una clave genérica, después hace una breve descripción de cada uno de los géneros dando su distribución general, sus caracteres distintivos y su número cromosómico correspondiente. La importancia de este trabajo radica en que el autor establece los niveles evolutivos generales de cada género, y sienta las bases para que una serie de tratamientos sistemáticos deriven de este trabajo.

En la monografía del género Trichipteris (1976, 1978) realizada por Barrington, se presenta el tratamiento sistemático de 42 especies y sirve como una base para futuras investigaciones acerca de la biología y evolución del género.

Tryon & Tryon (1982) retoman el criterio seguido por Pichi-Sermolli (1970, 1977) en considerar como familias separadas a Lophosoriaceae y Metaxyaceae de Cyatheaceae y Dicksoniaceae porque estas familias presentan una anatomía peciolar completamente distinta, según los estudios anatómicos de Lucansky (1974a) y Lucansky & White (1974), por presentar esporas con características distintas, así como un número cromosómico de $n=65$ para Lophosoria y $n=94,96$ para Metaxya, así como tricomas uniseriados, en lugar de escamas.

b) Esporas

La literatura acerca de la morfología de las esporas de Cyatheaceae con relación a la presencia de perina fue revisa-

da por Gastony (1974b), y se presentan evidencias basadas en los ensayos con hidróxido de sodio, indicando que la capa externa de ornamentaciones en ciertas esporas de Cyatheaceae es perina. La perina definida de esta manera, es característica de *Metaxya*, de especies paleotropicales y algunas neotropicales de *Sphaeropteris*, está presente en casi todas las especies de *Alsophila* y *Nephelea* y en algunas especies de *Trichipteris* y *Cyathea*. La perina está ausente en *Lophosoria* y *Cnemidaria* y en muchas especies de *Trichipteris* y *Cyathea*. Dos patrones principales de número de esporas por esporangio se encuentran reportados para la familia. *Lophosoria*, *Trichipteris*, *Cyathea*, *Sphaeropteris*, *Cnemidaria*, y probablemente *Metaxya* se caracterizan por presentar esporangios con 64 esporas, mientras que la mayoría de las especies de *Alsophila* y todas las especies de *Nephelea* se caracterizan por presentar esporangios con 16 esporas. La congruencia de esta distribución genérica de los tipos de capacidad esporangial con el arreglo filético de Tryon de los géneros de Cyatheaceae apoya parcialmente la naturalidad de este sistema.

c) Gametofito

Por lo que respecta a los estudios realizados acerca de la fase gametofítica podemos decir que en la última década han habido avances notables.

La primera descripción publicada del cultivo con éxito de helechos a partir de esporas fue hecha en 1699 por Morison en "Plantarum Historae Universitas Oxoniensis Pars Tertia", y la primera descripción del desarrollo del gametofito de helechos en cultivo fue publicada en 1794 por J. Lindsay; otra cita interesante es la de Kaulfuss (1827), quien hace una descrip-

ción de la germinación de esporas y desarrollo del gametofito.

El primer autor que estudia el protalo de Cyatheaceae es Bauke (1876); posteriormente Schulemberger (1911) hace un estudio comparativo de gametofitos de ciateáceas y polipodiáceas haciendo hincapié en el género Woodsia; Schmelzeisen en (1933) estudia los protalos de maratiáceas, ciateáceas y polipodiáceas.

Stokey en 1930, estudia el protalo de 16 especies de ciateáceas, haciendo una descripción de las estructuras vegetativas, presencia o ausencia de tricomas, forma y tamaño de las células vegetativas; en cuanto a las estructuras reproductoras pone especial énfasis en la forma, número de células, presencia o ausencia de opérculo de los anteridios; cita estas mismas características para 10 especies que corresponden a dicksoniáceas.

La aportación más valiosa al conocimiento de la fase sexual del ciclo de los helechos ha sido realizada por Stokey y Atkinson a través de numerosas publicaciones.

Stokey en 1951 enfatizó que la literatura acerca de la fase gametofítica de los helechos se encuentra muy dispersa y que todavía se desconoce la morfología de los gametofitos de muchos géneros, las observaciones iniciales de Stokey se basaron en géneros aparentemente bien establecidos, por ejemplo el género Adiantum, y las semejanzas de las características de sus gametofitos fue tan constante de especie a especie, que llevó a la autora a pensar que la información acerca de la morfología de los gametofitos de pocas especies de un género sería suficiente para lograr caracterizarlo. En estudios posteriores la misma autora observó que las características

de los gametofitos pueden variar significativamente entre las especies de un mismo género por lo que sugiere que se realicen estudios más amplios de esta fase dentro de los diversos grupos, familias o complejos de helechos a fin de lograr un conocimiento más completo de esta fase en este grupo de plantas. Mientras que la identificación de un helecho está basada en las características del esporofito tan solo por conveniencia, las ideas que conciernen a las relaciones, pueden verse robustecidas por semejanzas o diferencias de desarrollo y estructura en el gametofito. Estos rasgos del gametofito pueden caracterizar a una familia, demostrar la unidad de un género, o quizás inclinar la balanza en cuanto a problemas de géneros o especies. Stokey & Atkinson en 1957 sugieren que los gametofitos de los helechos no son cuerpos plásticos, inútiles taxonómicamente, sino una entidad de considerable valor en el estudio de las relaciones entre los helechos.

Galdi (1966) hace un estudio comparativo de protalos de helechos arborescentes de México, trabajando con Hemitelia costaricensis (= Trichipteris costaricensis), Cyathea princeps (= Sphaeropteris horrida) y Lophosoria quadripinnata encontrando diferencias en la ornamentación de las esporas, en la estructura y número de células de la pared de los anteridios, sin embargo estas diferencias no pudieron ser tomadas como caracteres diferenciales genericos o especificos porque no se logró observar qué tan constantes eran, porque se trabajó sólo con tres especies y se observaron pocos ejemplares debido a dificultades durante el cultivo de los protalos. Sin embargo considero que es importante citar este trabajo

por ser uno de los primeros intentos en nuestro país de conocer el comportamiento y la relevancia de estudiar la fase gametofítica de los helechos arborescentes.

Miller (1968) hace una recopilación de los factores bióticos y abióticos de los gametofitos de los helechos y menciona la utilidad de estos pequeños cuerpos plásticos como material experimental.

d) Criterios de germinación

Los criterios más comunes para definir que una espora ha iniciado su proceso de germinación son los siguientes:

- 1) Cuando la primera mitosis de la espora da origen a la célula rizoidal y a la primera célula del protonema; este criterio no es usado en la práctica porque el contenido celular de las esporas de los helechos es muy denso y a menudo las cubiertas oscuras, por lo tanto es difícil la observación de la primera mitosis.
- 2) Cuando hay ruptura de la cubierta de la espora; este criterio en muchas ocasiones es equivocado porque bajo ciertas condiciones de humedad las esporas se hinchan a tal grado que las cubiertas de las esporas se abren sin ningún desarrollo posterior.
- 3) Cuando se observa la salida de la primera célula rizoidal o de la célula protálica o de ambas de la cubierta de la espora; esta observación se hace fácilmente y es la que se siguió en este trabajo.

e) Latencia y viabilidad

Nayar & Kaur (1971) citan que la espora de los helechos, ya sea del tipo trilete o monolete, es unicelular con un núcleo central rodeado por el citoplasma vacuolado en el cual

están suspendidos cloroplastos o leucoplastos y glóbulos de grasa como material de reserva. El contenido protoplásmico está rodeado por una delgada pared, la intina; rodeada por una capa externa, gruesa, impermeable, de esporopolenina, de muy diversa ornamentación, la exina. En la mayoría de los helechos las esporas son liberadas del esporangio en la condición celular mencionada anteriormente y son capaces de permanecer viables por tiempo muy variable. Raramente como en Christiopteris tricuspis (H.B.) Christ, las esporas tienen 2 o 3 células en el momento de ser liberadas y pueden permanecer latentes en este estado por un cierto período, de igual manera que en algunos casos en las familias Hymenophyllaceae y Vittariaceae o germinan inmediatamente al esparcirse si las condiciones del medio son adecuadas como en Osmundaceae; en caso contrario mueren en poco tiempo, caso común en esporas clorofilicas.

Más comúnmente las esporas de los helechos son viables por 2 o 3 meses o bastante más. Ejemplos de largos períodos de viabilidad de esporas de helechos son citados por Laage (1907), Hartt (1925) y Dopp (1927). Períodos excepcionalmente largos de viabilidad (más de 20 años) son mencionados por Coleby & Druery, (1904) y Fisher, (1911).

Para que las esporas de los helechos germinen necesitan de una adecuada humedad, una temperatura apropiada, un pH adecuado (4-8) y una disponibilidad de suficiente intensidad luminosa de cierto tipo; estos aspectos fueron revisados por Miller (1968).

f) Patrones de germinación

En la mayoría de los helechos homospóricos, la germina-

ción es precedida por el hinchamiento del contenido de la espora por absorción de agua; la intina se expande, pero la exina (la cual prácticamente no es elástica) se abre por la lesura. Una serie de divisiones celulares subsecuentes en una secuencia definida, dan como resultado la formación de un protalo.

La secuencia de las divisiones celulares y diferenciación en el desarrollo de las características de la forma adulta de los protalos a partir de la espora unicelular varía entre los distintos helechos. La uniformidad mostrada por los diferentes géneros en estos aspectos ha sido reconocida desde hace muchos años. Comúnmente la germinación de la espora produce un rizoides primario seguido por un filamento germinal pluricelular y uniseriado. Raramente en algunos helechos más primitivos se forma una masa celular o una lámina en lugar de un filamento germinal.

Momose (1942) y Nishida (1965) clasifican los patrones de germinación de las esporas con base en la relación espacial (posición relativa) de las células basal, protálica y rizoidal primaria.

Nayar y Kaur (1968) no apoyan estas clasificaciones por que no se toma en cuenta la polaridad de la espora y proponen basados en este último carácter, tres categorías de germinación en helechos homosporicos: polar (tipos: Anemia, Osunda y Vittaria.) ecuatorial (tipos: Gleichenia, Cyathea, Hymenophyllum, Trichomanes, Mecodium y Christiopteris) y amorfa, que se presenta en grupos primitivos (Marattiaceae, Schizaeaceae y Ophioglossaceae) y que no muestra polaridad definida (véase Fig. A).

En todos los tipos de germinación polar la primera divi-

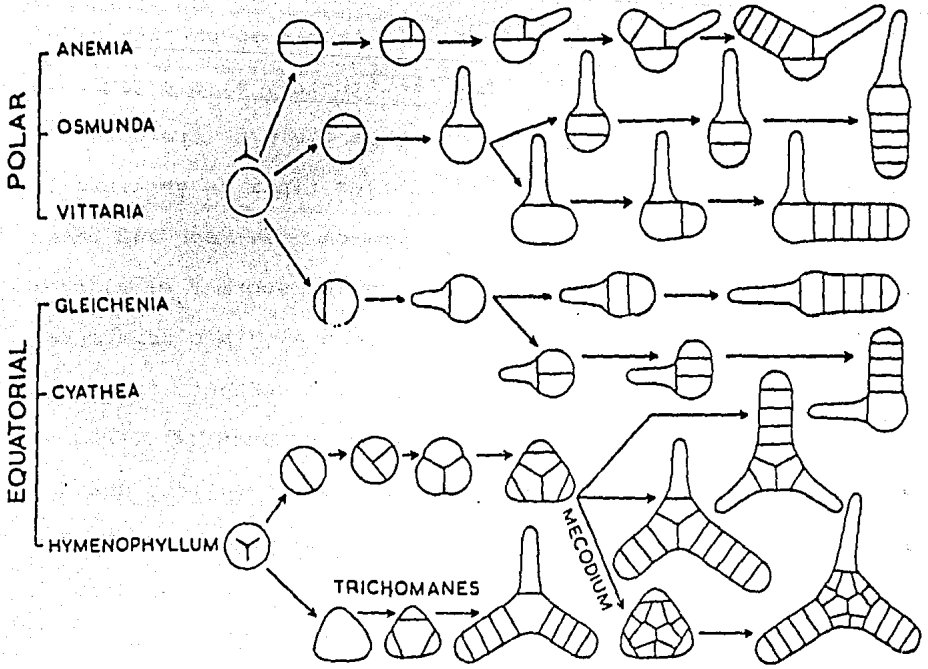


FIGURA A.- Tipos de germinación de esporas de helechos homosporicos.

(La marca trirradiada en los dibujos de las esporas en el extremo izquierdo señalan la posición del polo proximal en todas las esporas en esa hilera. Las flechas indican los pasos sucesivos en la germinación de la espora.

(Nayar & Kaur, 1971)

sión celular en la germinación de la espora es por una pared formada paralelamente al plano ecuatorial, el alargamiento del rizoide primario y talo joven es paralelo al eje polar de la espora. En contraste, en todos los tipos de germinación ecuatorial, la primera división celular, es por una pared formada paralelamente al eje polar de la espora y el alargamiento del talo es en un plano paralelo al plano ecuatorial de la espora. La germinación amorfa es bastante rara y no muestra polaridad con respecto a las divisiones celulares ni a la dirección de crecimiento. Esto da como resultado una masa o lámina de células de las cuales se diferencia en un estado tardío una célula meristemática de una de las células marginales, el alargamiento posterior del talo es en la dirección de la célula meristemática.

El tipo más simple de germinación es el tipo Osmunda, característico de Osmundaceae. En este, se desprende un rizoide inicial pequeño o se forma en el polo proximal de la espora por una pared perpendicular al eje polar, se alarga paralelamente al eje polar y forma el rizoide primario, originándose un filamento uniseriado de 1-2 o más células. El filamento germinal se alarga en el mismo plano que el rizoide pero orientado en la dirección opuesta.

En la germinación tipo Anemia, la primera división de la espora es como en el tipo Osmunda pero da como resultado dos células hijas iguales, de las cuales la distal permanece en reposo todo el tiempo mientras que la proximal se divide por una pared perpendicular a la primera y forma entonces un rizoide lateral inicial y una célula inicial protálica. Las divisiones subsecuentes son por una serie de paredes parale-

las a la pared primaria formándose un filamento germinal, éste se alarga paralelamente al eje polar de la espora, mientras la rizoidal primaria se alarga perpendicularmente a ella, común en Anemiaceae y Lygodiaceae.

El patrón de germinación más común es el tipo Vittaria, el rizoides inicial se forma por una pared perpendicular al eje polar, la célula distal (inicial protálica) se divide por una pared perpendicular a la primera dando dos células hijas una de las cuales permanece en reposo y la otra, por una serie de divisiones paralelas a la segunda pared, forman un filamento germinal. El rizoides primario se alarga paralelamente al eje polar, mientras que el filamento germinal se alarga perpendicularmente a él (a lo largo del plano ecuatorial).

La germinación ecuatorial más simple es del tipo Gleichenia, común en Gleicheniaceae, Dipteridaceae, Loxogrammaceae y otros polipodiáceos. En la germinación se forma una rizoidal inicial lateralmente por una pared paralela al eje polar de la espora. Una serie de divisiones en la célula protálica inicial por paredes paralelas a la primera da como resultado un filamento germinal uniseriado. Ambos, el filamento germinal y la rizoidal primaria se alargan a lo largo del plano ecuatorial de la espora en dirección opuesta.

En el tipo de germinación Christiopteris, el filamento germinal puede desarrollarse como en el tipo Gleichenia, pero a menudo es corto y algunas veces ni siquiera termina en un rizoides. Se forman filamentos germinales secundarios como ramas de cualquiera de las células del filamento; las ramas son perpendiculares al filamento primario y por lo tanto paralelas al eje polar de la espora.

En Cyatheaceae, Loxsomaceae y Cheiropleuraceae se forma

una inicial rizoidal lateralmente como en el tipo Gleichenia ; pero la segunda división (en la célula inicial protálica) es perpendicular a la primera, y las subsecuentes divisiones son paralelas a ella.

Así, en el tipo Cyathea de germinación de la espora el filamento germinativo crece a lo largo del eje polar, mientras que el rizoides primario crece a lo largo del plano ecuatorial (perpendicular al filamento germinal).

El tipo de germinación Hymenophyllum es básicamente tripolar, todas las divisiones celulares en la germinación de la espora son por paredes paralelas al eje polar. Las primeras dos paredes son perpendiculares entre sí y dividen a la espora en una lámina ecuatorial expandida de tres células iguales. En cada una de estas células se forma una célula hija lenticular hacia el centro de la pared lateral periférica. Cada célula lenticular puede crecer en un rizoides o en un filamento germinal; en fases subsecuentes hay una serie de divisiones por paredes paralelas a la última pared formada.

En el tipo de germinación Trichomanes, se omiten las dos primeras divisiones que ocurren en el tipo Hymenophyllum, así que se forman tres células lenticulares simultáneamente en la periferia de una célula triangular hacia la periferia ecuatorial.

En el tipo de germinación Mecodium, hay divisiones adicionales en cada una de las tres células de la lámina primaria como en el tipo Hymenophyllum. Esto da como resultado una lámina de una célula de grosor, larga y triangular, de 9 a 12 células expandidas a lo largo del plano ecuatorial de la espora en germinación. Se forman tres células periféricas len-

ticulares, en cada esquina de la lámina y estas se desarrollan como en el tipo *Hymenophyllum*.

En el tipo de germinación amorfo, se forma una placa o una masa de células, en lugar de un filamento germinal uniseriado, es aceptado por los morfólogos como el más primitivo dentro de los helechos (Stockey, 1951; Nayar & Kaur, 1968). En Filicophyta, el tipo amorfo de germinación es extremadamente raro, estando citado solamente en algunos de los grupos obviamente más primitivos, tales como *Actinostachys* y la sección *Lophidium* de *Schizaea* (Bierhorst, 1965, 1966, 1967a, 1968b), Matoniaceae (Stockey & Atkinson, 1952b) y posiblemente también en *Stromatopteridaceae* (Bierhorst, 1967b, 1968b).

En todos los otros tipos, la germinación de la espora resulta en la formación de un filamento germinal uniseriado y alargado. En las familias más avanzadas, el filamento germinal se compone generalmente de varias células de largo, mientras que en los grupos más primitivos, generalmente tiene sólo 2-3 células de largo.

g) Patrones de desarrollo protálico

Nayar & Kaur (1969) describen siete tipos diferentes de desarrollo de protalos en los helechos homóspericos: el tipo *Adiantum*, tipo *Drynaria*, tipo *Ceratopteris*, tipo *Kaulinia*, tipo *Marattia*, tipo *Osmunda* y tipo *Aspidium*. Estos difieren en la secuencia de las divisiones celulares durante el desarrollo, la etapa del desarrollo y región en la cual la célula meristemática o el meristemo pluricelular se establece, y en la forma resultante final del talo (véase Fig. B).

Una célula meristemática se forma apicalmente en el protalo joven de los tipos *Adiantum*, *Drynaria* y *Marattia* y lateralmente en los tipos *Aspidium* y *Osmunda*. Un meriste-

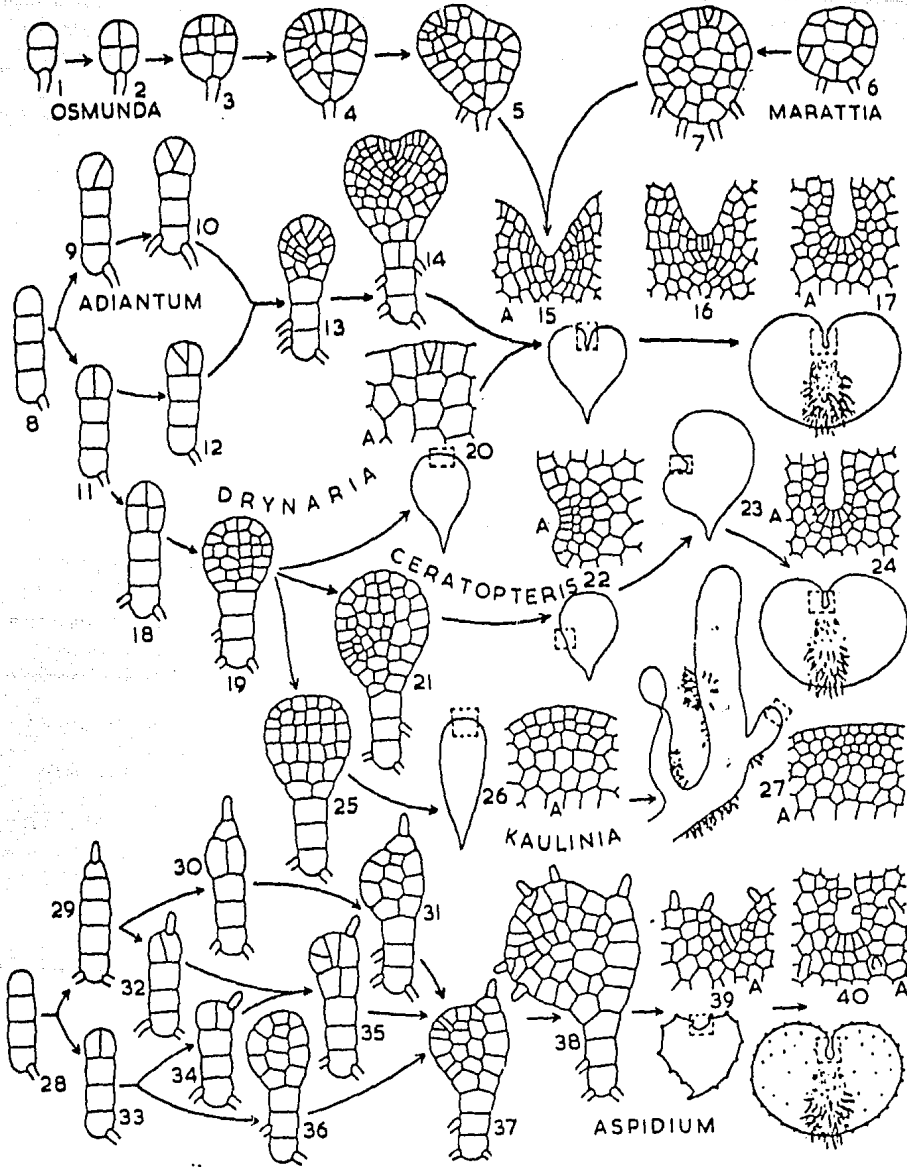


FIGURA B.- Tipos de desarrollo protálico en helechos homospóricos.

Las flechas indican las fases sucesivas de desarrollo protálico como sigue: tipo *Osmunda* 1, 2, 3, 4, 5, 15, 16, 17; tipo *Marattia* 6, 7, 15, 16, 17; tipo *Adiantum* 8, 9, 10 (ó 8, 11, 12), 13, 14, 15, 16, 17; tipo *Drynaria* 8, 11, 18, 19, 20, 15, 16, 17; tipo *Ceratopteris* 8, 11, 18, 19, 21, 22, 23, 24; tipo *Kaulinia* 8, 11, 18, 19, 25, 26, 27; tipo *Aspidium* 28, 29, 30, 31 (ó 29, 32, 35, ó 28, 33, 34, 35, ó 28, 33, 36), 37, 38, 39, 40.

(Los recuadros dibujados en el protalo indican detalles con la letra A).

mo pluricelular se desarrolla lateralmente en el tipo Ceratopteris, mientras que no existe un meristemo definido claramente diferenciado en el tipo Kaulinia.

Entre los tipos de desarrollo protálico citados anteriormente, el tipo Marattia y el tipo Osmunda, carecen de una etapa filamentosa bien definida; estos están restringidos a grupos primitivos como, Marattiaceae y Osmundaceae. En la familia Osmundaceae se encuentra una tendencia a desarrollar un filamento germinal uniseriado dentro de algunos géneros. En algunos casos, la etapa de cuadrante se retrasa, y se produce un corto filamento uniseriado (Stokey & Atkinson, 1956a), en el cual las dos células anteriores se dividen longitudinalmente para producir un cuadrante que se desarrolla en un protalo.

En general, la supresión temporal o permanente del crecimiento apical organizado parece ser la clave en la evolución de los protalos de los helechos homosporicos. Por lo tanto, el tipo de desarrollo en el cual una célula meristemática apical se diferencia tempranamente durante la formación de la placa protálica (tipo Adiantum) parece ser el más primitivo comparado con aquellos en los cuales la diferenciación de la célula meristemática se retarda (tipo Drynaria) o se suprime totalmente (tipo Ceratopteris). Acompañando al retraso en el desarrollo de la célula meristemática, generalmente se encuentra una reducción clara en su actividad. Por lo tanto, los protalos que tienen el tipo Adiantum de desarrollo, presentan un crecimiento y expansión del protalo joven basado principalmente en el funcionamiento de la célula meristemática, mientras que los que tienen el tipo Drynaria,

no presentan un papel muy activo de la célula meristemática en el crecimiento y expansión del protalo joven, como es el caso en la mayoría de las Polypodiaceae (Nayar, 1962, 1963a y 1965).

Un siguiente paso en la evolución de los protalos, es la eliminación de la célula meristemática y el establecimiento de un meristemo pluricelular directamente a partir de algunas células marginales de una ancha placa protálica no merística, como se ha observado entre los grupos más avanzados de los helechos homosporicos. La eliminación de la célula meristemática, como se encuentra en el tipo Kaulinia parece representar la condición más avanzada.

Otra línea de evolución entre los helechos homosporicos parece ser en la dirección de la supresión del crecimiento apical en el protalo joven. Esto se observa en el tipo Aspidium, en el cual comúnmente el filamento germinal termina en un pelo, y la placa protálica se forma por la actividad de las células intercalares. Sin embargo, el retardo del crecimiento apical puede manifestarse sin formación del pelo. En casos extremos, toda la región anterior del filamento germinal incluyendo a varias células puede quedar en reposo, la placa protálica se desarrolla hacia la mitad del filamento como se ha reportado para Stenochlaena palustris (Stokey & Atkinson, 1952a; Nayar & Raza, 1966).

También, en lugar del retardo o cese del crecimiento apical que ocurre en la etapa filamentosa, puede manifestarse después de que el filamento germinal se ha desarrollado para formar una placa protálica. En tales casos, el crecimiento se restringe a un solo lado, y el meristemo se establece lateralmente en la placa como en el tipo Ceratopteris.

Por lo tanto, los tipos de desarrollo Kaulinia, Aspidium y Ceratopteris parecen ser los más avanzados, mientras que el tipo Adiantum es comparativamente primitivo. Este punto de vista es apoyado por el hecho de que en varios grupos de helechos homosporicos, el tipo Adiantum ocurre en los géneros más primitivos, mientras que los tipos Drynaria, Kaulinia o Ceratopteris ocurren en los géneros más avanzados.

La transición del tipo Adiantum al Ceratopteris se encuentra en diferentes especies del mismo género como en algunos casos como Cheilanthes, Pteris y Pellaea (Nayar & Bajpai, 1964; Pray, 1968). Igualmente, entre las Polypodiaceae, los géneros más primitivos de Microsorioideae (Nayar, 1962, 1963a,b) y Platyceroideae (Nayar & Chandra, 1965) poseen un desarrollo protálico más cercano al tipo Adiantum, mientras que en los grupos más avanzados como los helechos drynarioides (Nayar, 1965) y Crypsinoideae (Nayar, 1962), el desarrollo es del tipo Drynaria con un retraso en el establecimiento de la célula meristemática. En especies de géneros comparativamente más avanzados como Kaulinia (Nayar, 1963a), Leptochilus, Paraleptochilus (Nayar, 1963b), Colysis (Nayar, 1962) prevalece el tipo Kaulinia (Nayar & Kaur, 1969).

Nayar & Kaur en 1971 describen el patrón de desarrollo para las Cyatheaceae manifestando de acuerdo con sus observaciones que la germinación de la espora es del tipo Cyathea. El desarrollo protálico es del tipo Adiantum o Drynaria, una célula meristemática se establece cuando el talo tiene de 4 a 5 células de amplitud. Tanto los anteridios como los arquegonios se forman simultáneamente en el protalo, aunque algunos talos son estrictamente arquegoniados. El

anteridio presenta variaciones de acuerdo al número de células. La estructura del anteridio de Cyathea es parecido al tipo leptosporangiado, el de Lophosoria es más grande y con una pared más complicada. Durante la dehiscencia la célula opercular se desprende intacta. Los arquegonios se producen solamente después que la costilla media tiene de 4 o más células de grosor. El cuello del arquegonio es alargado (6 a 8 células de largo), gruesamente cutinizado en el exterior, y ligeramente curvado.

Un estudio del desarrollo del gametofito de 16 helechos thelypteroides de Jamaica revela semejanzas y algunas diferencias entre ellos que tienen importancia para su posición taxonómica (Atkinson & Stokey, 1973). Todos poseen un talo gametofito piloso, de larga vida, cordiforme en la madurez, delicado para su tamaño, con un grueso cojinete, alas amplias, rizoides abundantes incoloros o pálidamente castaños y órganos sexuales del tipo avanzado. Aunque la ornamentación de las esporas, la longitud del pelo simple gametofítico y la forma y dehiscencia del anteridio son características que difieren entre las especies, dos características gametofíticas separan a los representantes goniopteroides: pelos ramificados y el desarrollo de una placa celular a partir de las células subterminales del filamento de germinación, cuando el filamento termina en un pelo. La presencia de éstos junto con otras diferencias menores e inconsistentes, sugieren una relación no muy cercana de Goniopteris con Meniscium y apoya a aquellos autores que prefieren una distinción genérica.

MATERIALES Y METODOS

Se recolectaron diversas especies de Cyatheaceae en los estados de Chiapas, Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Veracruz, en México y en diversas localidades de Costa Rica (véase Apéndice).

Las especies y variedades estudiadas son: *

Alsophila salvinii Hook.

Cnemidaria apiculata (Hook.) Stolze

Cnemidaria choricarpa (Maxon) Tryon

Cnemidaria decurrens (Liebm.) Tryon

Cnemidaria horrida (L.) Presl

Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. *contigua* (Maxon) Stolze

Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. *grandis* (Maxon) Stolze

Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. *mutica*

Cyathea delgadii Stern

Cyathea divergens Kze. var. *divergens*

Cyathea divergens (Kze.) var. *tuerckheimii* (Maxon) Tryon

Cyathea fulva (Mart. & Gal.) Feé

Cyathea gracilis Griseb.

Cyathea multiflora Sm.

Cyathea suprastrigosa (Christ) Maxon

Lophosoria quadripinnata (Gmel.) C.Christ

Metaxya rostrata (H.B.K.) Presl

Nephelea erinacea (Karst.) Tryon var. *erinacea*

Nephelea mexicana (Schlecht. & Cham.) Tryon

Nephelea polystichoides (Christ) Tryon

Nephelea tryoniana Gastony

Sphaeropteris brunei (Christ) Tryon

Sphaeropteris elongata (Hook.) Tryon
Sphaeropteris horrida (Liebm.) Tryon
Sphaeropteris myosuroides (Liebm.) Tryon
Trichipteris bicrenata (Liebm.) Tryon
Trichipteris costaricensis (Kuhn.) Barr.
Trichipteris mexicana (Mart.) Tryon
Trichipteris microdonta (Desv.) Tryon
Trichipteris aff. pilosissima (Baker) Barr.
Trichipteris scabriuscula (Maxon) Tryon
Trichipteris schiedeana (Presl) Tryon
Trichipteris stipularis (Christ) Tryon
Trichipteris trichiata (Maxon) Tryon

* Para conocer los sinónimos de algunas especies, véanse: Monografías de *Trichipteris*: Barrington, 1978; *Alsophila*: Conant, 1983; *Nephrolepis*: Gastony, 1973; *Cnemidaria*: Stolze, 1973; *Cyathea*: Tryon, 1976; *Sphaeropteris*: Windisch, 1977.

A) Recolección en el campo

Las esporas se obtuvieron colocando pinnulas con esporangios maduros y cerrados en cajas de petri o en sobres de papel esterilizados, en donde los esporangios abrieron por desecación; las cajas se mantuvieron cerradas hasta el momento de las siembras, se sellaron para evitar contaminación entre diversos tipos de esporas y entre especies. Las esporas se almacenaron en un lugar seco y fresco para que no perdieran viabilidad.

Las especies estudiadas son homosporicas, presentan esporas triletas o tetrahédricas, con diversos tipos de ornamentación (Gastony, 1979; Gastony & Tryon, 1976 y Tryon & Tryon, 1982), viabilidad larga (un año o más) y todas son fo-

tooblásticas y no clorofilicas.

B) Siembra en condiciones de laboratorio

Las medidas mínimas, medias y máximas de las esporas se obtuvieron cuando estaban montadas en agua con glicerina 1:1.

Las esporas antes de sembrarse se pueden esterilizar para reducir la contaminación, diversas sustancias son usadas para este efecto como una solución al 1% de hipoclorito de calcio, Tween 20 o también se pueden sembrar las esporas directamente sin esterilización como se hizo en este estudio.

Las esporas se sembraron en cajas de Petri con agar solidificado al 1% en un medio inorgánico como Parker o Thompson (Basile, 1973; Dyer, 1979; Klekowski, 1969, 1969b) el cual contiene los microelementos y macroelementos requeridos para el buen desarrollo de la fase gametofítica (TABLAS IV y V).

A las soluciones madre de Parker y Thompson se les adicionó un litro de agua destilada, se les agregaron 10 gramos de agar y se esterilizaron a 20 libras de presión, durante una hora (TABLAS VI y VII).

Los cultivos se colocaron en dos ambientes distintos; unos en una cámara Conviron (Scientific Instruments, Winnipeg, Canada), con un fotoperíodo de 12 horas luz y 12 horas de obscuridad, y otros, en un cuarto sobre un estante tipo esqueleto con tubos de luz de día General Electric de 40 watts y un timer marca Tork Time Controls de 60 Hz y 120 voltios, con un fotoperíodo de 12 horas luz y 12 de obscuridad. Se sembraron también esporas en la obscuridad; en todos los casos la temperatura se mantuvo entre 25 C y 30 C. Todos los cultivos en ambos ambientes estuvieron a pH 7; para obtener fases filamentosas se sembró en Thompson o Parker líquido de-

Solución madre de Parker

Macroelementos	Peso (g)/Vol.(ml) agua destilada
Nitrato de amonio, NH_4NO_3	2.5/100
Fosfato de potasio monobásico, KH_2PO_4	2.0/100
Sulfato de magnesio, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	1.0/100
Cloruro de calcio, CaCl_2	1.0/100
Microelementos	Peso (g)/Vol.(l) agua destilada
Sequestreno, (NaFe) (13%Fe)	1.4/0.1
Acido bórico, H_3BO_3	11.42/1
Sulfato de Zinc, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	8.82/1 agua acidificada*
Sulfato cúprico, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	1.57/1 agua acidificada
Cloruro de manganeso, $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	1.44/1 agua acidificada
Acido molíbdico, $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0.746/1 agua acidificada
Nitrato de Cobalto, $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	0.49/1 agua acidificada
*agua acidificada=1 litro agua destilada: 1ml H_2SO_4	

Tabla IV. - (Klekowski, 1969b)

Solución madre de Thompson

Macroelementos	Peso (g)/Vol.(ml) agua destilada
Nitrato de amonio, NH_4NO_3	2.5/100
Fosfato de potasio monobásico, KH_2PO_4	2.0/100
Sulfato de magnesio, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	1.0/100
Cloruro de calcio, CaCl_2	1.0/100
Microelementos	Peso (g)/Vol.(l) agua destilada
Sulfato manganeso monohidratado, $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0.022/1
Sulfato cúprico, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0.024/1
Sulfato de Zinc, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.029/1
Acido bórico, H_3BO_3	0.186/1
Molibdato de amonio, $(\text{NH}_4)_6\text{MO}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.0035/1
Sulfato ferroso, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	2.5/1
Sodio EDTA*	3.7/1
*Etilendinitrilotetracetato disódico.	

Tabla V.- (Klekowski, 1969b)

PREPARACION DEL MEDIO DE PARKER

MACROELEMENTOS (solución madre)	Vol. (ml.)
NH_4NO_3	5
KH_2PO_4	25
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	12
Ca Cl_2	2

MICROELEMENTOS (solución madre)	Vol. (ml.)
(NaFe) (13% Fe)	1
H_3BO_3	1
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	1
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	1
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	1
$\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	1
$\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	1
agua destilada	1 litro
agar	10 gramos

TABLA VI. - (Klekowski, 1969b).

PREPARACION DEL MEDIO DE THOMPSON

MACROELEMENTOS (solución madre)	Vol. (ml.)
NH_4NO_3	5
KH_2PO_4	25
$\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	12
CaCl_2	2

MICROELEMENTOS (solución madre)	Vol. (ml.)
$\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	10
$\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$	10
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	10
H_3BO_3	10
$(\text{NH}_4)_6 \text{Mo}_7 \text{O}_{24} \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$	10
$\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	10
Sodio EDTA	10
agua destilada	1 litro
agar	10 gramos

TABLA VII.- (Klekowski, 1969b).

bido a que en este medio dichas fases duran más y es más fácil observarlas en vivo.

Las diversas fases de germinación se fijaron en Craf II, para hacer una análisis detallado con mayor facilidad así como observaciones de expresión sexual de los mismos, se utilizó este fijador por ser suave y débil, especial para material delicado (Sass, 1964).

Se hicieron dibujos del material fresco con una cámara clara American Optical y se fotografiaron "in vivo" las diversas etapas con un fotomicroscopio Carl Zeiss, usando película Kodak Panatomic X de 32 asa, 16 din y / o Kodak Plus X Pan de 125 asa, 22 din.

Para las fotografías de las esporas de las especies estudiadas con el microscopio electrónico de barrido se siguió la siguiente técnica: se tamizaron las esporas, se montaron en placas pequeñas de bronce sobre un papel con pegamento en ambos lados, se colocaron las esporas con un pincel de un pelo; se les dio un baño de oro-paladio y se tomaron las fotografías a 1500 X, el microscopio empleado fue marca JEOL Modelo JSM-T20.

Los cultivos se examinaron semanalmente durante las primeras etapas de su desarrollo y posteriormente cuando el gametofito era adulto se hicieron las observaciones quincenalmente, así como para la observación de las hojas juveniles; de cada uno de los cultivos se hicieron 4 o 5 repeticiones en medio de Thompson o Parker líquido o sólido, en 5 cajas de petri de 5 cm de diámetro y 1 cm de alto, 4 a la luz y 1 en la obscuridad, para lo cual la caja se envolvió en papel de estaño o plástico negro para evitar cualquier rayo de luz.

Todas las observaciones se hicieron "in vivo", en algunos casos los gametofitos se fijaron en Crafi II para observación de anteridios y arquegonios y, en ningún caso se hicieron preparaciones permanentes.

RESULTADOS

Para las medidas mínimas, medias y máximas de las esporas véase TABLA VIII. La especie que presenta las esporas más pequeñas corresponde a Cnemidaria mutica var. grandis, el resto de las especies presentan un tamaño muy homogéneo y esa variación no es significativa, y solamente dos especies presentan las esporas del tamaño más grande, que son Trichipteris microdonta y Lophosoria quadricinnata.

En todos los casos, la germinación fue precedida por un período de hidratación, lo que ocasiona el hinchamiento de la espora, la intina se expandió y la exina permaneció intacta, se tomó como criterio de germinación la aparición de la primera célula rizoidal que se abre paso por la lesura y 1-3 células protálicas o clorocitos, porque son fácilmente visibles al microscopio compuesto o estereoscópico.

La determinación del tipo de germinación en muchas especies fue difícil de establecer dado que las cubiertas de las esporas de las especies son muy gruesas, no se transparentan y la primera división celular no se observa fácilmente. Por eso en muchos casos se fijó el material en Craff II, se separó la cubierta de la espora y se trató de hacer la observación. Muchas veces el tipo de germinación se tomó con base en dibujos y fotos observando la orientación de la célula rizoidal y del filamento germinativo o con base en la literatura existente (Nayar & Kaur, 1971, p. 300).

En cuanto al período de latencia, la especie que presentó el período más corto fue Sphaeropteris horrida (Liebm.) Tryon con 15-20 días; en Alsophila salvinii Hook, Cyathea divergens var. tuerckheimii (Maxon) Tryon, Cyathea fulva

E S P E C I E S	LARGO : μ m			ANCHO : μ m		
	Mínima	Media	Máxima	Mínima	Media	Máxima
ALSOPHILA SALVINII HOOK.	32.5	35.2	40.0	30.0	35.0	37.5
CNEIDARIA APICULATA (HOOK.) STOLZE	30.0	34.0	37.5	30.0	34.2	37.5
CNEIDARIA CHORICARPA (MAXON) TRYON	32.5	40.0	37.5	25.0	33.0	37.5
CNEIDARIA DECURRENS (LIEBM.) TRYON	32.5	35.5	40.0	30.0	36.2	42.5
CNEIDARIA HORRIDA (L.) PRESL	27.5	32.0	37.5	30.0	33.0	37.5
CNEIDARIA MUTICA (CHRIST) TRYON VAR. CONTIGUA (MAXON) STOLZE	27.0	30.0	35.0	30.0	32.0	36.0
CNEIDARIA MUTICA (CHRIST) TRYON VAR. GRANDIS (MAXON) STOLZE	20.0	23.0	25.0	22.5	26.0	32.5
CNEIDARIA MUTICA (CHRIST) TRYON VAR. MUTICA	27.5	31.0	35.0	27.5	32.7	42.5
CYATHEA DELGADII STERN	30.0	34.2	45.0	30.0	34.7	37.5
CYATHEA DIVERGENS KZE. VAR. DIVERGENS	37.5	42.0	47.5	37.5	42.5	45.0
CYATHEA DIVERGENS KZE VAR. TULOCKHEIMII (MAXON) TRYON	32.5	38.0	45.0	32.5	38.2	40.0
CYATHEA FULVA (HART. & GAL.) FEE	30.5	37.5	45.0	32.5	38.5	42.5
CYATHEA GRACILIS GRISEB.	30.0	33.7	37.5	30.0	34.2	40.0
CYATHEA MULTIFLORA SM.	30.0	34.2	37.5	35.0	38.5	40.0
CYATHEA SUPRAESTRIGOSA (CHRIST) MAXON	30.0	33.7	37.5	30.0	33.5	37.5
LOPHOSORIA QUADRIPINNATA (GHEL.) C. CHR.	52.5	55.2	65.0	52.5	57.2	65.0
METAXYA ROSTRATA (H.B.K.) PRESL	30.0	38.0	42.5	30.0	38.0	42.5
NEPHELEA ERINACEA (KARST.) TRYON VAR. ERINACEA	30.0	35.0	37.5	32.5	36.2	37.5
NEPHELEA MEXICANA (SCHLECHT. & CHAM.) TRYON	32.5	35.0	37.5	30.0	36.0	40.0
NEPHELEA POLYSTICHOIDES (CHRIST) TRYON	37.5	44.7	55.0	42.5	44.5	50.0
NEPHELEA TRYONIANA GASTONY	32.5	35.6	40.0	35.0	37.4	40.0
SPHAEROPTERIS BRUNEI (CHRIST) TRYON	37.5	39.2	45.0	40.0	44.7	50.0
SPHAEROPTERIS ELONGATA (HOOK.) TRYON	32.5	33.0	35.0	30.0	36.0	40.0
SPHAEROPTERIS HORRIDA (LIEBM.) TRYON	32.5	38.0	40.0	32.5	39.2	45.0
SPHAEROPTERIS MYOSUROIDES (LIEBM.) TRYON	30.0	33.0	35.0	30.0	36.0	40.0
TRICHIPTERIS BICRENATA (LIEBM.) TRYON	22.5	28.0	32.5	25.0	28.0	30.0
TRICHIPTERIS COSTARICENSIS (KUHN) BARR.	20.0	23.2	25.0	20.0	22.7	25.0
TRICHIPTERIS MEXICANA (HART.) TRYON	22.5	25.2	27.5	22.5	26.0	30.0
TRICHIPTERIS MICRODONTA (DESV.) TRYON	40.0	45.2	50.0	40.0	44.2	47.5
TRICHIPTERIS AFF. PILOSISSIMA (BAKER) BARR.	30.0	32.0	35.0	30.0	32.5	35.0
TRICHIPTERIS SCABRIUSCULA (MAXON) TRYON	30.0	30.5	32.5	27.5	30.5	35.0
TRICHIPTERIS SCHLEDERANA (PRESL) TRYON	30.0	32.0	38.0	30.0	34.5	37.5
TRICHIPTERIS STIPULARIS (CHRIST) TRYON	22.5	27.0	32.5	27.5	30.0	32.5
TRICHIPTERIS TRICHIATA (MAXON) TRYON	25.0	27.0	32.5	25.0	27.5	32.5

TABLA VIII.- TAMAÑO DE LAS ESPORAS DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

(Mart. & Gal.) Fée, Cyathea multiflora Sm., Lophosoria quadripinnata (Gmel.) C. Chr., Nephelea erinacea (Karst.) Tryon var. erinacea, Nephelea mexicana (Schlecht. & Cham.) Tryon, Nephelea polystichoides (Christ) Tryon, Nephelea tryonia na Gastony, Trichipteris bicrenata (Liebm.) Tryon, Trichipteris aff. pilosissima (Baker) Barr., Trichipteris schiedeana (Presl) Tryon, Trichipteris stipularis (Christ) Tryon y Trichipteris trichiata (Maxon) Tryon la latencia fue de 20-30 días; en Cnemidaria apiculata (Hook.) Stolze, Cnemidaria choricarpa (Maxon) Tryon, Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. (contigua (Maxon) Stolze, Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. grandis (Maxon) Stolze, Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. mutica, Cyathea divergens Kze. var. divergens, Metaxya rostrata (H.B.K.) Presl, Trichipteris mexicana (Schlecht. & Cham.) Tryon y Trichipteris scabriuscula (Maxon) Tryon tienen latencia de 31-40 días y la especie que presentó el período de latencia más largo fue Cnemidaria decurrens con 45 días.

Las especies presentaron germinación tipo Cyathea a excepción de Cnemidaria mutica var. mutica y Cyathea divergens var. divergens en las que no se pudo definir si era tipo Cyathea o tipo Gleichenia.

El desarrollo protálico en todos los casos fue de tipo Adiantum presentando un meristemo central, salvo en Trichipteris trichiata en el cual no se diferenció el meristemo y el desarrollo protálico se detuvo.

La forma del gametofito adulto varió significativamente de cordiforme, cordiforme alargado, espatulado, largamente espatulado; sin embargo las formas que predominaron fueron

cordiforme o espatulado, esto parece estar relacionado según Stokey (1930) con la calidad de luz, la nutrición y la plasticidad morfológica de los gametofitos.

En general se presentan gametofitos cordiformes y espatulados en Cyatheaceae, espatulados en Lophosoriaceae y espatulado-cordiforme en Metaxyaceae.

Stokey (1930) puso mucho énfasis en el número de células de los anteridios; estos son del tipo leptosporangiado, con 5 células características. Sin embargo en esta investigación se observaron también 3 células, por lo que se pueden definir dos grupos: a) con 5 células en la pared del anteridio (2 basales, 2 anulares y 1 opercular elíptica): *Alsophila salvini*, *Cnemidaria apiculata*, *Cnemidaria choricarpa*, *Cnemidaria decurrens*, *Cnemidaria horrida*, *Lophosoria quadripinnata*, *Sphaeropteris horrida*, *Trichipteris mexicana*, *Trichipteris aff. pilosissima*, y *Trichipteris schiedeana*, b) con tres células en la pared del anteridio (1 basal, 1 anular y 1 opercular elíptica): *Cnemidaria mutica* var. *contigua*, *Cnemidaria mutica* var. *grandis*, *Cnemidaria mutica* var. *mutica*, *Cyathea divergens* var. *divergens*, *Cyathea fulva*, *Nephelea mexicana*, *Nephelea tryoniana* y *Trichipteris bicrenata*.

Solamente dos especies desarrollaron crecimientos vegetativos: *Trichipteris bicrenata* en la fase laminar y *Trichipteris scabriuscula* en la muesca, en la fase adulta.

Varias especies germinaron pero no llegaron a formar gametangios: *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *Cyathea multiflora*, *Nephelea erinacea* var. *erinacea*, *Nephelea polystichoides*, *Sphaeropteris elongata*, *Trichipteris microdonta*, *Trichipteris stipularis*, y *Trichipteris trichiata*.

La mayoría de las especies formó solamente anteridios y en Trichipteris bicrenata, estos se desarrollaron desde la fase laminar a los 62 días.

Por otro lado en Metaxya rostrata se formaron arqueogonios solamente.

Muy pocas especies fueron bisexuadas: Cnemidaria apiculata, Cyathea fulva, Lophosoria quadripinnata, Nephelea mexicana, Trichipteris bicrenata y Trichipteris scabriuscula.

Se presentaron variaciones significativas en el tipo de tricomas; observándose para Cyatheaceae gametofitos con tricomas unicelulares capitados, gametofitos con tricomas no capitados y gametofitos sin tricomas; Lophosoria quadripinnata carece de tricomas y Metaxya rostrata tiene tricomas unicelulares capitados.

En algunas especies se observaron en el margen y en ambas caras del gametofito tricomas capitados unicelulares. Se pueden definir dos grupos: a) en Cnemidaria mutica var. contigua, Cnemidaria mutica var. grandis, Cnemidaria mutica var. mutica, Nephelea mexicana, Nephelea polystichoides y Trichipteris mexicana los tricomas aparecen precozmente en la fase laminar y b) tricomas capitados unicelulares que aparecen cuando el gametofito es adulto como en Metaxya rostrata, Trichipteris aff. pilosissima y Trichipteris schiedeana; en Trichipteris trichiata y en Cyathea fulva, se formaron tricomas no capitados unicelulares en el margen del gametofito. El resto de las especies carecen de tricomas.

Solamente Cyathea fulva formó la fase esporofítica a los 180 días, siendo las 3 primeras hojas lobuladas, con venación

dicotómica y presenta tricomas unicelulares no capitados tanto en el margen de las hojas como en el peciolo, similares a aquéllos del gametofito.

La duración de las observaciones fué variable, las más cortas fueron las de Trichipteris trichiata (50 a 60 días) y la de Cyathea divergens var. tuerckheimii (71 días); en la mayoría de las especies, las observaciones fueron entre 150 a 270 días y la más larga, de 300 días, correspondió a Cnemidaria choricarpa; es interesante anotar que los cultivos se mantuvieron hasta por 24 meses, pero no hubo diferencias en los resultados expuestos.

En cada una de las especies estudiadas se describirá el desarrollo del protalo (el tipo de germinación, el tipo de desarrollo protálico, posición de las zonas meristemáticas), el protalo maduro (tiempo de aparición de anteridios y arquegonios), tipo de tricomas en caso de que se presenten y hojas juveniles en caso de que se desarrollen (véase TABLA IX).

Las especies estudiadas se presentarán por orden alfabético.

Alsophila salvinii Hook.

Esta especie fue recolectada en varias ocasiones y en todas las esporas eran abortivas y nunca germinaron; finalmente germinaron unas esporas recolectadas por J. Rzedowski en el Km 63 entre Valle Nacional y Cerro Pelón, Oaxaca, en 1987.

El periodo de latencia es de 30 días, la primera división de la espora es ecuatorial, la primera célula rizoidal es lateral y las divisiones subsecuentes son paralelas al

ESPECIE	LATENCIA DIAS.	TIPO DE GERMI NACION.	TIPO DE DESARRO LLO PROTALICO.	FORMA DEL GAMETO FITO ADULTO.	GAMEOANTIOS ♂ y ♀	ANTERIDIOS NUMERO DE CELS. PARED.	TRICOMAS	ESPOROFI TO.	DURACION DIAS.
<u>Alaghia salvinii</u>	30	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	♂	5 cels	-	-	270
<u>Onmidaria apiculata</u>	35	Cyathea	Adiantum	Espatulado	♂ y ♀	5 cels	-	-	290
<u>Onmidaria choricarpa</u>	40	Cyathea	Adiantum	Espatulado	♂	5 cels	-	-	300
<u>Onmidaria decurrens</u>	45	Cyathea	Adiantum	Espatulado	♂	5 cels	-	-	250
<u>Onmidaria horrida</u>	40	Cyathea	Adiantum	Espatulado	♂	5 cels	-	-	255
<u>Onmidaria nutica</u> var. <u>contigua</u>	40	Cyathea	Adiantum	Espatulado	♂	3 cels	t.u.c.*	-	260
<u>Onmidaria nutica</u> var. <u>grandis</u>	40	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	♂	3 cels	t.u.c.	-	255
<u>Onmidaria nutica</u> var. <u>nutica</u>	40	Cyathea**	Adiantum	Espatulado	♂	3 cels	t.u.c.	-	258
<u>Cyathea delgadii</u>		No germinó							
<u>Cyathea divergens</u> var. <u>diver-</u> <u>gens</u>	30-32	Cyathea o Gleichenia	Adiantum	Cordiforme	♂	3 cels	-	-	90
<u>Cyathea divergens</u> var. <u>tuereck-</u> <u>heimii</u>	23	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	Vegetativo	-	-	-	71
<u>Cyathea fulva</u>	25	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	♂ y ♀	3 cels	t.u.n.c.	c.e.	180
<u>Cyathea gracilis</u>		No germinó							
<u>Cyathea multiflora</u>	28	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	Vegetativo	-	-	-	180
<u>Cyathea suprastrigosa</u>		No germinó							
<u>Leptosoria quadrifurcata</u>	30	Cyathea	Adiantum	Espatulado	♂ y ♀	5 cels	-	-	281
<u>Metaxya rostrata</u>	38	Cyathea	Adiantum	Espatulado- Cordiforme	♀	-	t.u.c.	-	276
<u>Nephrolepis erinacea</u> var. <u>erinacea</u>	26	Cyathea	Adiantum	Espatulado- Cordiforme	Vegetativo	-	t.u.n.c.	-	140
<u>Nephrolepis mexicana</u>	28	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	♂ y ♀	3 cels	t.u.c.	-	210
<u>Nephrolepis polystichoides</u>	30	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	Vegetativo	-	t.u.c.	-	200
<u>Nephrolepis tryoniana</u>	27	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	♂	3 cels	-	-	190
<u>Sphaeropteris brunei</u>		No germinó							
<u>Sphaeropteris elongata</u>	20	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	Vegetativo	-	-	-	145
<u>Sphaeropteris horrida</u>	15-20	Cyathea	Adiantum	Cordiforme- Espatulado	♂	5 cels	-	-	165
<u>Sphaeropteris myosuroides</u>		No germinó							
<u>Trichipteris bicrenata</u>	24-30	Cyathea	Adiantum	Espatulado con c.v.	♂ y ♀	3 cels	-	-	200
<u>Trichipteris costaricensis</u>		No germinó							
<u>Trichipteris mexicana</u>	35	Cyathea	Adiantum	Espatulado- Cordiforme	♂	5 cels	t.u.c.	-	175
<u>Trichipteris microdonta</u>	20	Cyathea	Adiantum	Cordiforme- Espatulado	Vegetativo	-	-	-	63
<u>Trichipteris</u> aff. <u>pilosissima</u>	27	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	♂	5 cels	t.u.c.	-	130
<u>Trichipteris scabriscula</u>	22-36	Cyathea	Adiantum	Espatulado- Cordiforme, c.v.	♂ y ♀	no claras	-	-	160
<u>Trichipteris schiedana</u>	20-25	Cyathea	Adiantum	Largamente- Espatulado	♂	5 cels	t.u.c.	-	215
<u>Trichipteris stipularis</u>	27-28	Cyathea	Adiantum	Espatulado	Vegetativo	-	-	-	80
<u>Trichipteris trichlata</u>	30	Cyathea	Adiantum	Cordiforme	Vegetativo	-	-	-	50

TABLE IX. - Resumen de resultados.

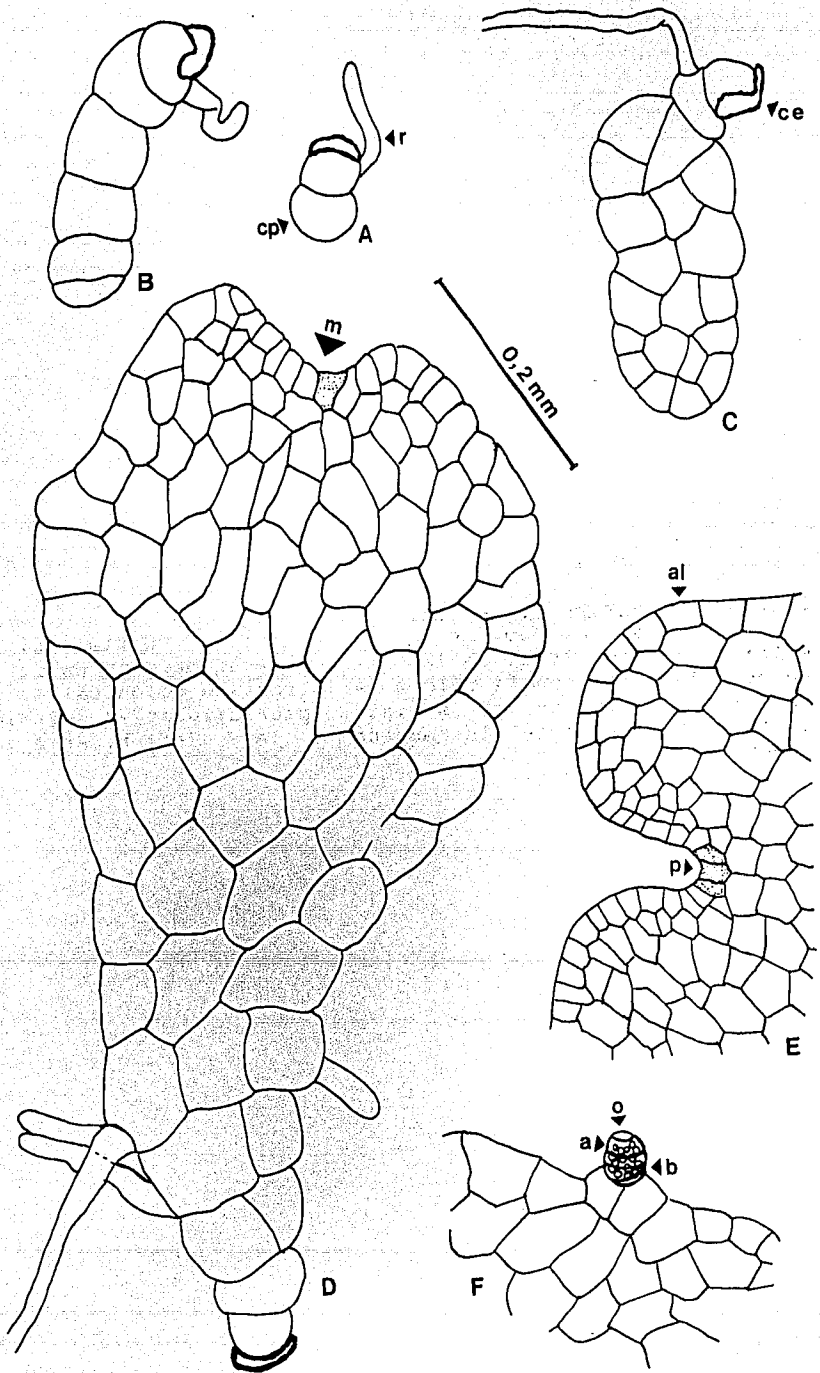
* Fase lanina; ** No clara t.u.c.= Tricomos unicelulares capitados t.u.n.c.= Tricomos unicelulares no capitados c.v.= Crecimientos vegetativos
c.e.= Con esporofito cels= Células - = Ausencia

S I M B O L O G I A

- a = célula del anillo
- al = alas
- b = célula basal
- ba = boca del arquegonio
- c = cojinete
- ca = cuello del arquegonio
- ce = cubierta de la espora
- cp = célula protálica
- cv = crecimiento vegetativo
- m = célula meristemática inicial obocónica
- o = opérculo
- p = meristemo pluricelular
- pe = pecíolo
- r = rizoide
- ra = raíz primaria
- t = tricoma
- ♂ = anteridio
- ♀ = arquegonio

LAMINA 1.- Alsophila salvinii Hook

A - B. Gametofitos filamentosos de 60 y 90 días; C - D. Gametofitos bidimensionales de 120 días; E. Zona meristemática con el meristemo pluricelular ya definido; F. Anteridio a los 270 días, presenta 5 células. Rzedowski s/n UAMIZ.



Lamina 1

LAMINA 2.- *Alsophila salvinii* Hook

a - b. Esporas; c. Gametofito filamentososo de 90 días; d. Gametofito bidimensional de 120 días; f. Acercamiento de la zona meristemática con la célula meristemática obcónica; g. Zona meristemática con el meristemo pluricelular ya definido; se observa claramente la muesca y las alas; h. Anteridio operculado.

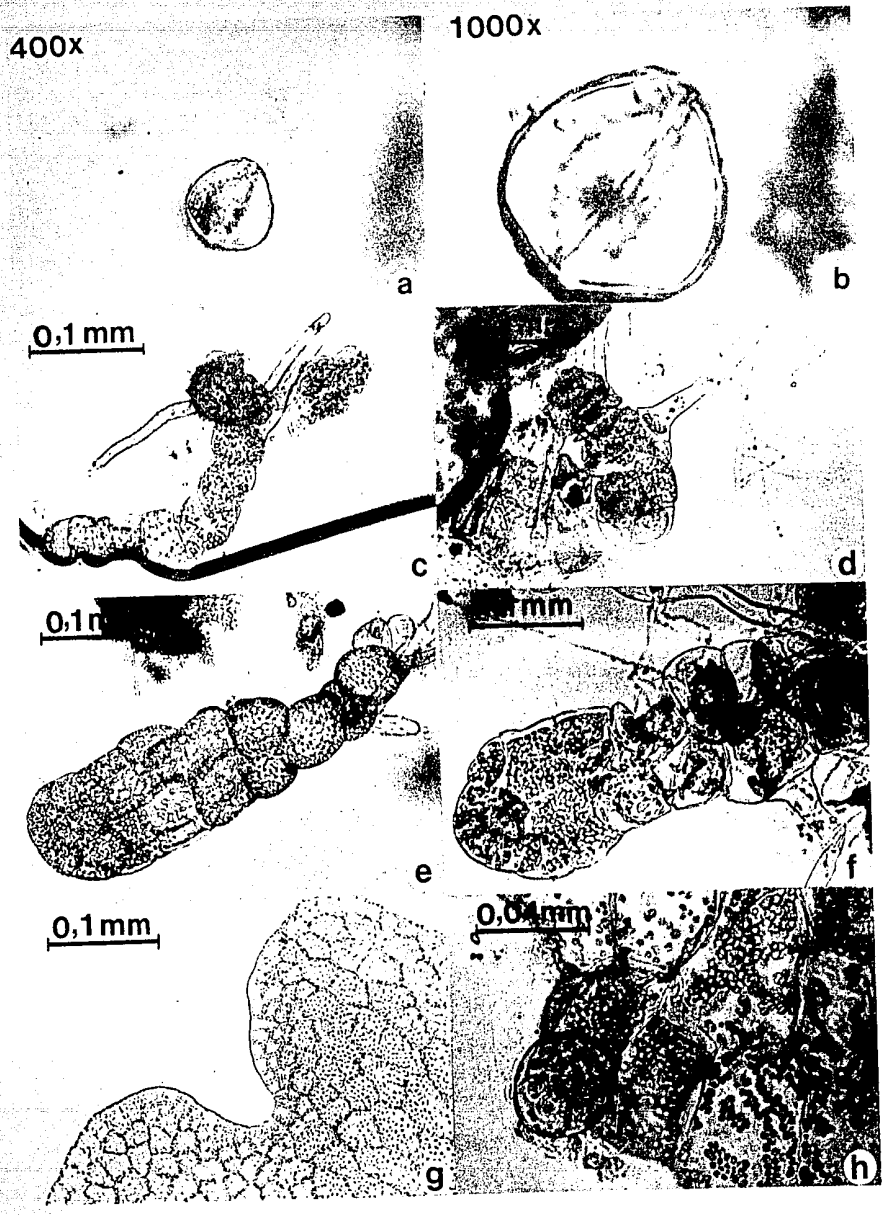


Lámina 2

plano ecuatorial de la espora, por lo que el tipo de germinación de esta especie es ecuatorial tipo *Cyathea*, el filamento germinativo de 2-6 células crece a lo largo del eje polar, mientras que el rizoides primario es perpendicular al plano ecuatorial, y al filamento germinativo (Láms. 1 A, y 2 c); esta fase filamentosa de 6 a 10 células tiene de 60 a 90 días; en una fase subsecuente la célula terminal del filamento protálico se divide perpendicularmente a su pared proximal, iniciándose la formación de la fase laminar (Láms. 1 C y 2 d, e y f); en esta etapa se comienza a diferenciar una célula en forma de cuña de posición central que corresponde a la célula meristemática inicial obcónica (Lám. 1 D) a los 120 días; esta célula comienza a tener divisiones activas por planos anticlinales; las células hijas se expanden y comienzan a diferenciarse en un meristemo pluricelular a los 210 días (Lám. 1 E); este desarrollo protálico corresponde al tipo *Adiantum* (Nayar & Kaur, 1970:304-305). En el área en donde se establece el meristemo pluricelular se desarrolla una muesca y el gametofito comienza a adquirir tardíamente aspecto cordiforme a los 210 días (Lám. 2 g). El protalo maduro tiene 2 alas isodiamétricas, es típicamente cordiforme, con un cojinete bien desarrollado y en su cara ventral se implantan numerosos rizoides hialinos y entre ellos podemos ver los anteridios globosos, pequeños, de 5 células muy difíciles de ver y corresponden a 2 células basales, una de ellas muy pequeña en forma de cuña, 2 células anulares y una célula elíptica del óperculo (Láms. 1 F y 2 h) a los 270 días; los cultivos se mantuvieron 12 meses más y no se obtuvieron arqueogonios ni jóvenes esporofitos. No hubo desarrollo de derivados

superficiales, las observaciones corresponden a un periodo de 9 meses.

Cneminaria apiculata (Hook.) Stolze

Las esporas tienen poros grandes en las caras distales y ecuatoriales (Lám. 4 a, b); el periodo de latencia es de 35 días, apareciendo como inicios de germinación la primera célula rizoidal con escasos proplastos (Láms. 3 A y 4 c); por divisiones paralelas a la primera célula protálica se forma un filamento uniseriado protálico de 6 células aproximadamente, con rizoides casi tan largos como el cuerpo del filamento, y la germinación es de tipo Cyathea; esta fase tiene 70 días (Láms. 3 B y 4 d); en una fase subsecuente (Lám. 4 e) la célula terminal del filamento protálico se empieza a dividir perpendicularmente a la pared proximal de la misma, iniciándose la formación de la lámina. A los 120 días (Láms. 3 C y 4 f) el gametofito adquiere la forma espatulada y presenta la célula meristemática inicial obcónica (Láms. 3 D y 4 f); a los 150 días se diferencia un meristemo pluricelular (Láms. 3 E y 4 g, h); es interesante ver que en esta fase ya se presentan anteridios superficiales, del tipo de los helechos leptosporangiados, los cuales se distribuyen a lo largo de toda la lámina (Láms. 3 E y 4 g, h). El gametofito adulto resultante es espatulado (Láms. 3 E y 5 a, b) con márgenes lisos y más o menos ondulados, dándole al final una apariencia más o menos asimétrica, con una zona meristemática central o apical, su tipo de desarrollo corresponde al tipo Adiantum. Como podemos observar en la (Lám. 5 c, d), las células basal, anular y opercular no son claras, los anteridios están distribuidos en el cojinete y hacia el margen y son muy abundan-

LAMINA 3.- Cnemidaria apiculata (Hook.) Stolze

A. Espora con célula rizoidal de 35 días; B. Fase filamentosa de 6 células a los 70 días; C. Fase bidimensional de 120 días; D. Zona meristemática con una célula meristemática obcónica de 120 días; E. Gametofito adulto espatulado de 150 días. R. R. & B. P. G. 1096-80; R. L. 30 MEXU y UAMIZ.

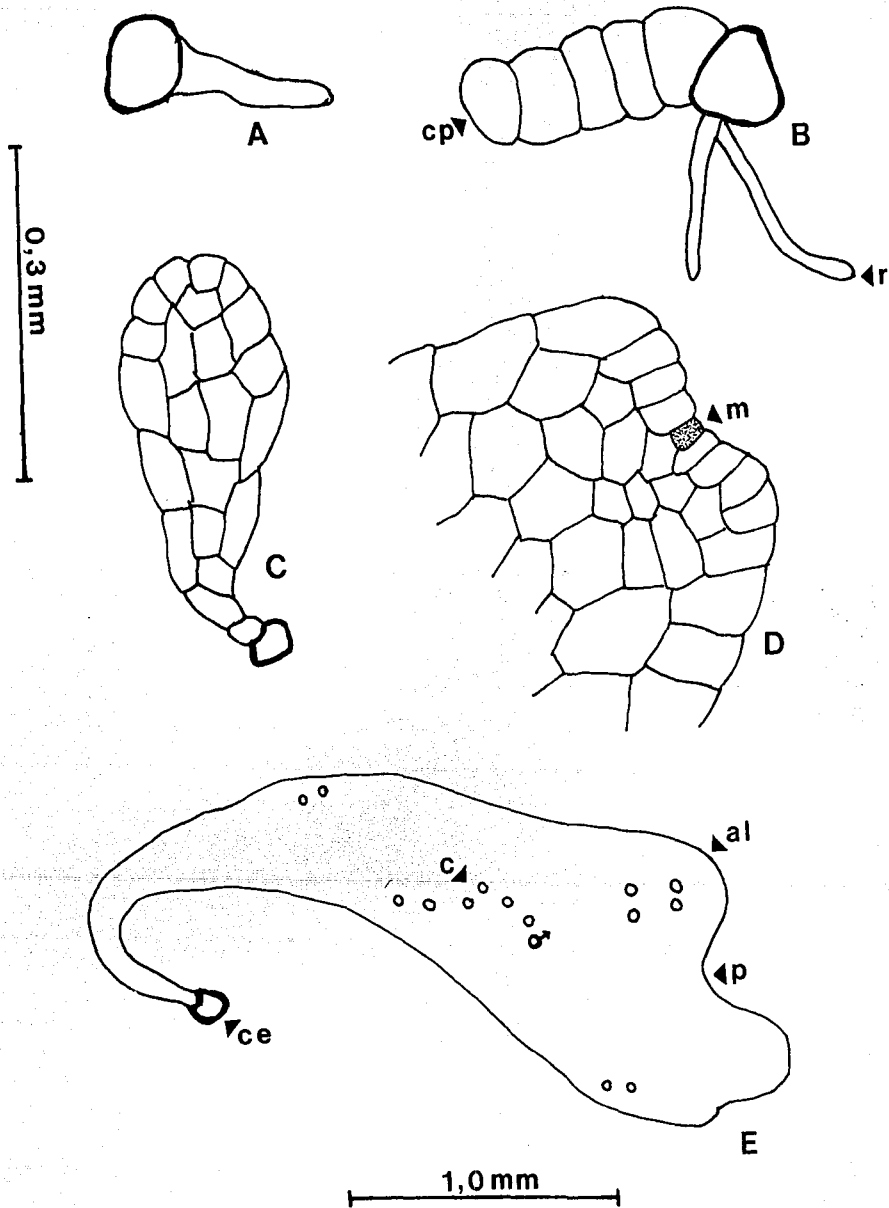


Lámina 3

LAMINA 4.- *Cnemidaria apiculata* (Hook.) Stolze

a - b . Cara distal y cara ecuatorial de la espora 1500X; c. Inicios de germinación a los 35 días; d. Fase unidimensional de 70 días; e. Gametofito de uni a bidimensional de 70 días; f. Fase bidimensional con célula meristemática obcónica a los 120 días; g - h. Zonas meristemáticas mostrando anteridios a los 150 días.

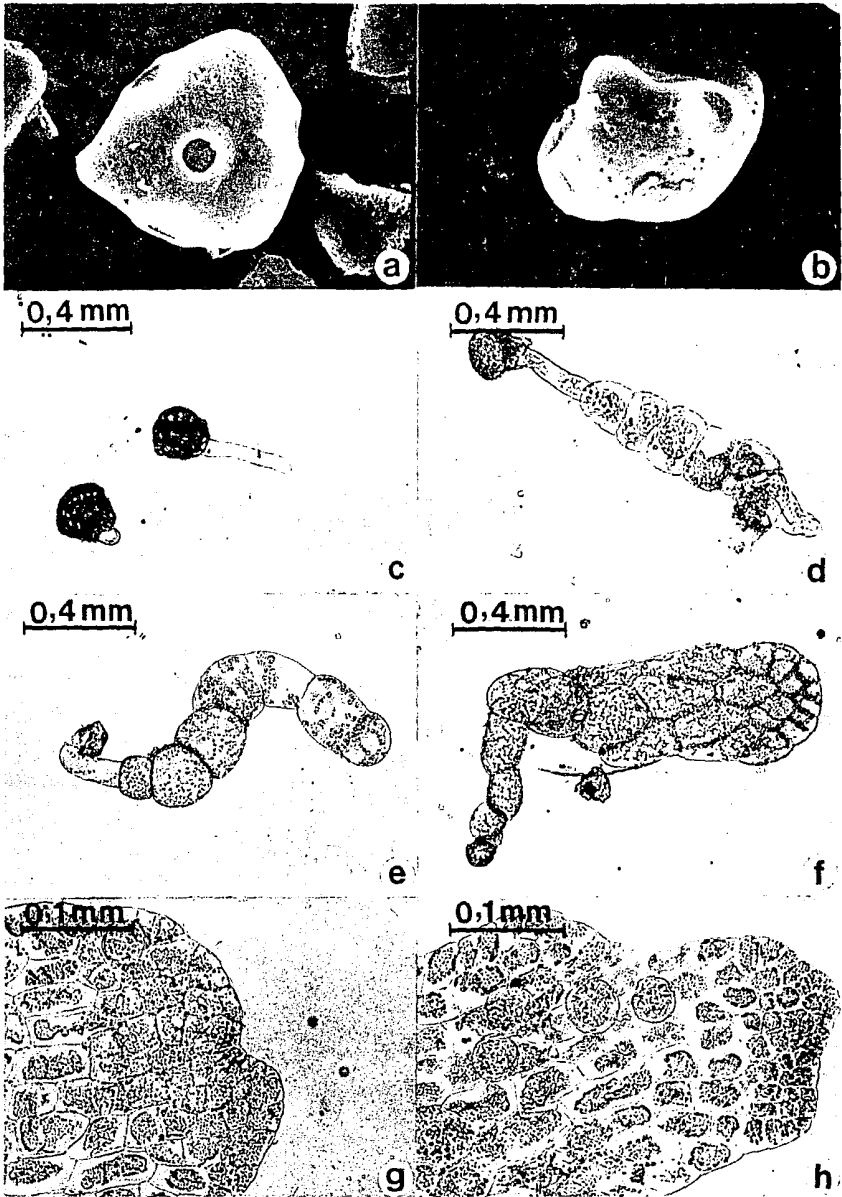


Lámina 4

LAMINA 5.- Cnemidaria apiculata (Hook.) Stolze
a. Gametofito adulto; b. Anteridios con anterozoides; c - d.
Anteridios; e - f. Bocas de arquegonios, todas las fases tie-
nen 290 dias.

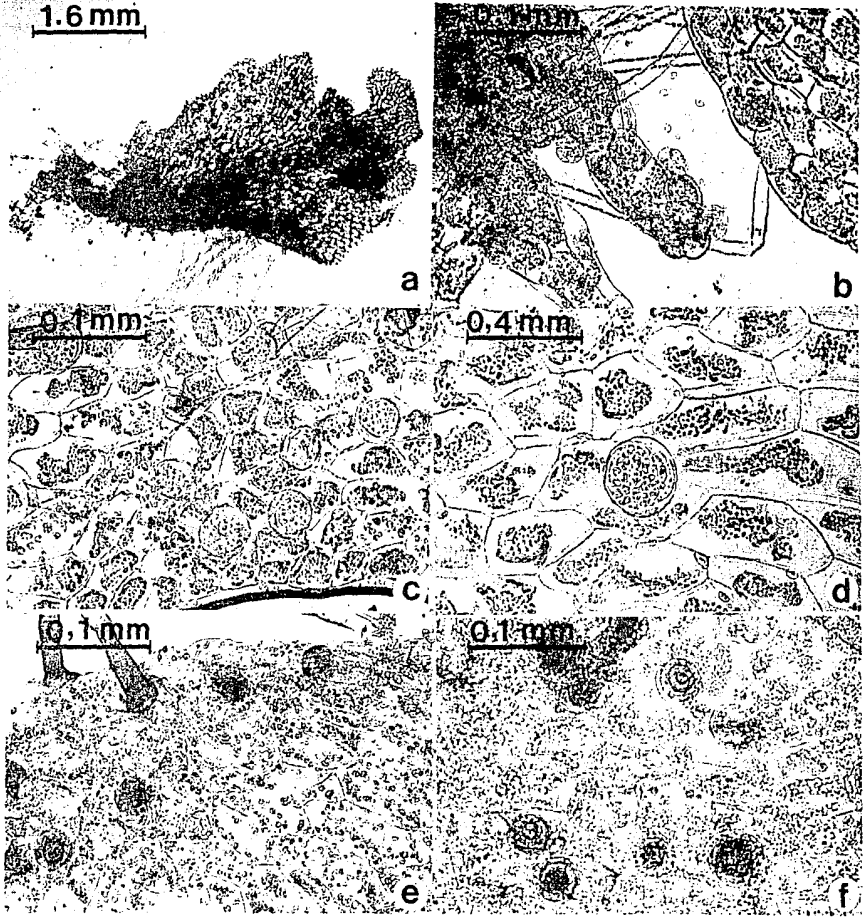


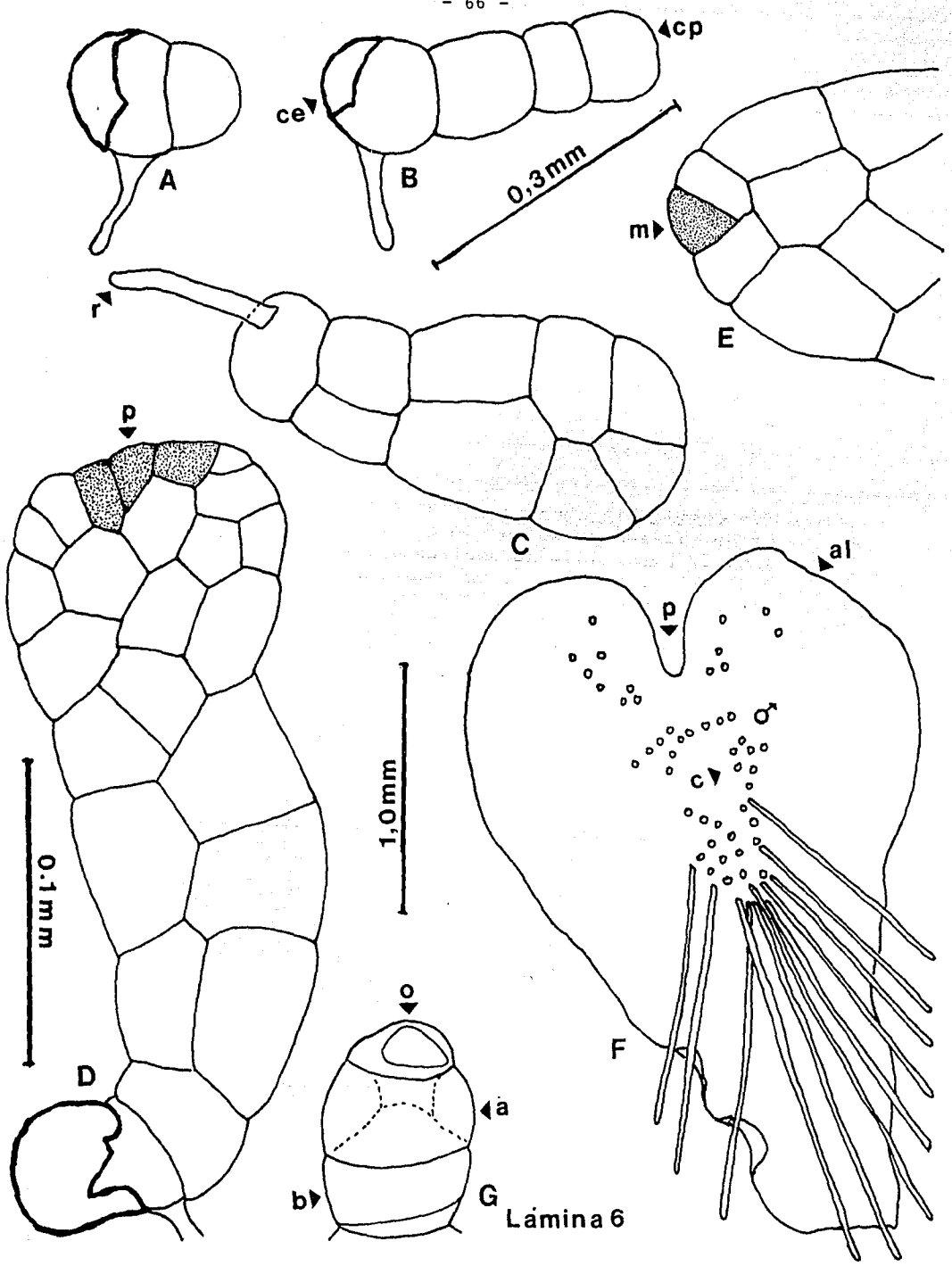
Lámina 5

tes, mezclados con abundantes rizoides de color pardo (Lám. 3 E); en la (Lám. 5 e y f) podemos observar bocas de los arquegonios, las cuales se presentan en la cara ventral del gametofito entre los rizoides y en las vecindades del cojinete. Esta fase de formación de anteridios y arquegonios se presenta cuando el gametofito tiene 290 días. Los gametofitos adultos son, protándricos y después adquieren la condición bisexuada, es decir monoica. Las observaciones corresponden a un periodo de 9 meses con 20 días.

Cnemidaria choricarpa (Maxon) Tryon

Las esporas tienen poros grandes en la cara distal y en las caras ecuatoriales. El periodo de latencia es de 40 días, la germinación de la spora es tipo Cyathea, formándose una célula rizoidal y una célula protálica, dando origen a un filamento de 2 - 4 protálicas (Lám. 6 A - B), por divisiones perpendiculares de la célula distal del filamento se comienza a desarrollar la fase laminar a los 70 días, dándonos gametofitos bidimensionales (Lám. 6 C). El tipo de desarrollo protálico corresponde al tipo Adiantum por formarse una célula meristemática inicial obcónica central (Lám. 6 E) que tiene múltiples divisiones paralelas y las células hijas van diferenciándose en un meristemo pluricelular bien definido y de posición central (Lám. 6 D), a los 145 días. La condición de gametofito adulto se alcanza hasta los 300 días (Lám. 6 F), es espatulado, con una zona meristemática central, alas bien desarrolladas, más o menos isodiamétricas, con abundantes rizoides en la cara ventral, entremezclados observamos los anteridios, que se encuentran fundamentalmente en el cojinete,

LAMINA 6.- Cnemidaria choricarpa (Maxon) Tryon
A - B. Fases filamentosas de 40 días; C. Fase bidimensional de 70 días; D. Fase bidimensional de 145 días; E. Zona meristemática de 145 días, se puede ver la célula meristemática obcónica en la parte apical; F. Gametofito espatulado adulto de 300 días, con la zona meristemática pluricelular; G. Anteridio con las 5 células. B.P.G., R.W. & D.D.C. 333 y 336 BM, CR, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US.



Lamina 6

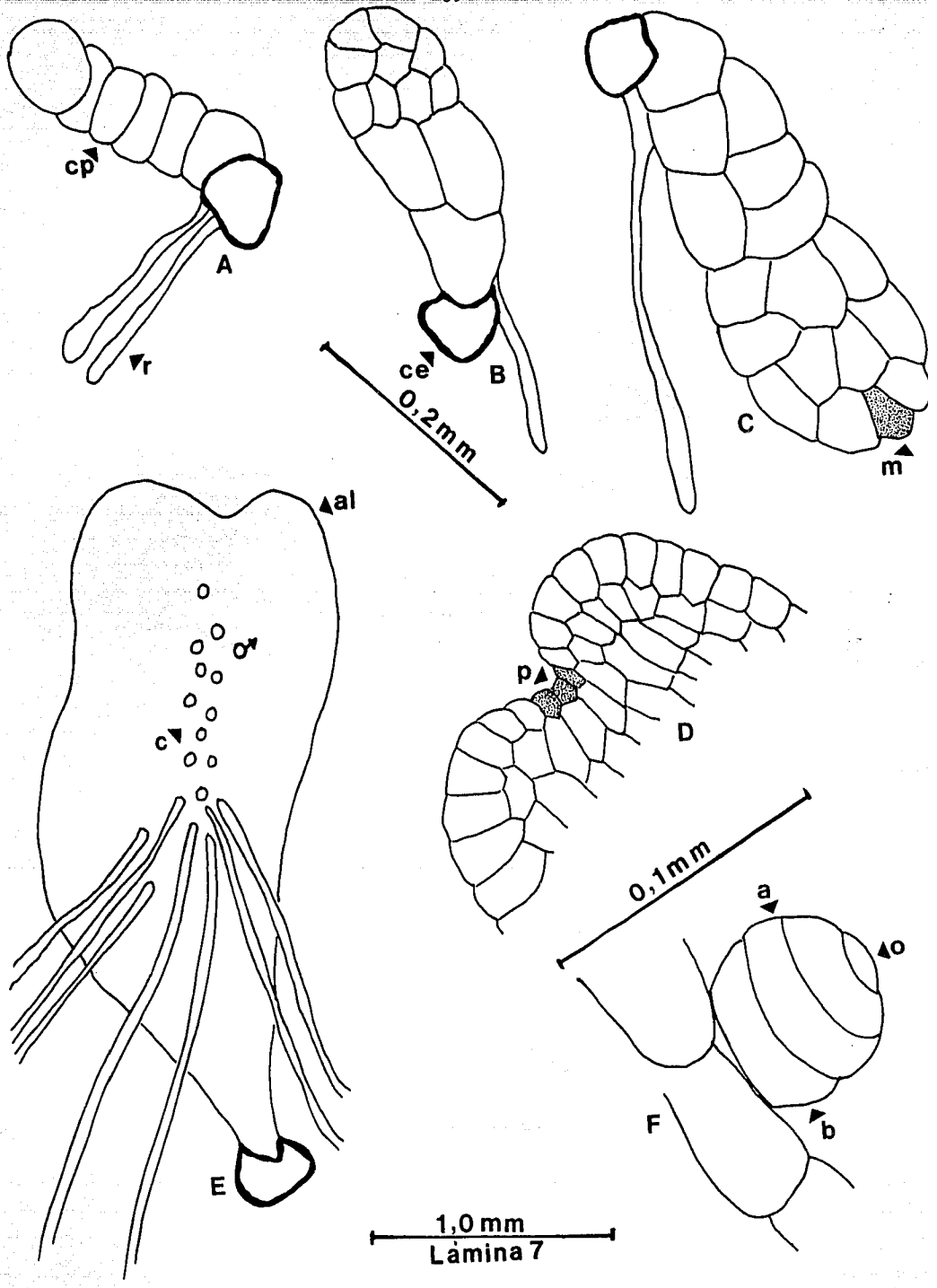
son globosos, con 5 células, como los típicos encontrados para ciateáceas, tienen 2 células basales una de las cuales tiene forma de cuña, 2 células anulares y una opercular (Lám. 6 G). No se observaron arquegonios, ni hojas juveniles, y carece de derivados superficiales tanto en el margen como en ambas caras del gametofito. Las observaciones corresponden a un periodo de 10 meses.

Cnemidaria decurrens (Liebm.) Tryon

Las esporas tienen poros en la cara distal y en las caras ecuatoriales (Lám. 8 a, b). Las esporas se hidratan, se hinchan y se inicia el proceso de germinación, el periodo de latencia es de 45 días; en el inicio de germinación se conserva la cubierta de la espora y aparecen la primera célula rizoidal (Lám. 8 c, d), que presenta cloroplastos (Lám. 8 d) y la primera célula protálica; este tipo de germinación corresponde al señalado como tipo Cyathea; el crecimiento unidimensional se da por divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando una fase filamentosa de 7 células aproximadamente (Lám. 7 A) y aparecen los rizoides unicelulares hialinos, que son tan largos como el cuerpo del gametofito, esta fase se presentó a los 80 días; en una fase subsecuente la célula apical sufre divisiones en diversos planos y se inicia la formación de la placa laminar (Lám. 7 B); esta fase se presenta a los 145-150 días, las células de este joven protalo son más o menos poligonales y a los 200 días se diferencia una célula meristemática obcónica (Lám. 7 C); en subsecuentes etapas la célula meristemática obcónica tiene divisiones paralelas y se transforma en un meristemo pluricelular correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico

LAMINA 7.- Chemidaria decurrens (Liebm.) Tryon

A. Fase filamentososa de 7 células de 80 días; B. Fase laminar de 145 días; C. Fase laminar con una célula meristemática obcónica de 200 días; D. Zona meristemática con un meristemo pluricelular ya definido a los 250 días; E. Gametofito espatulado de 250 días; F. Anteridio a los 250 días. B.P.G. & R.R. 819 y R.R. & B.P.G. 1070-80 MEXU, UAMIZ.



LAMINA 8.- Chemidaria decurrens (Liebm.) Tryon

a - b. Cara distal y polar de la espora 1500 X; c - d. Inicios de germinación a los 45 días; e. Gametofito bidimensional de 200 días; f. Gametofito de 250 días; g-h anteridios.

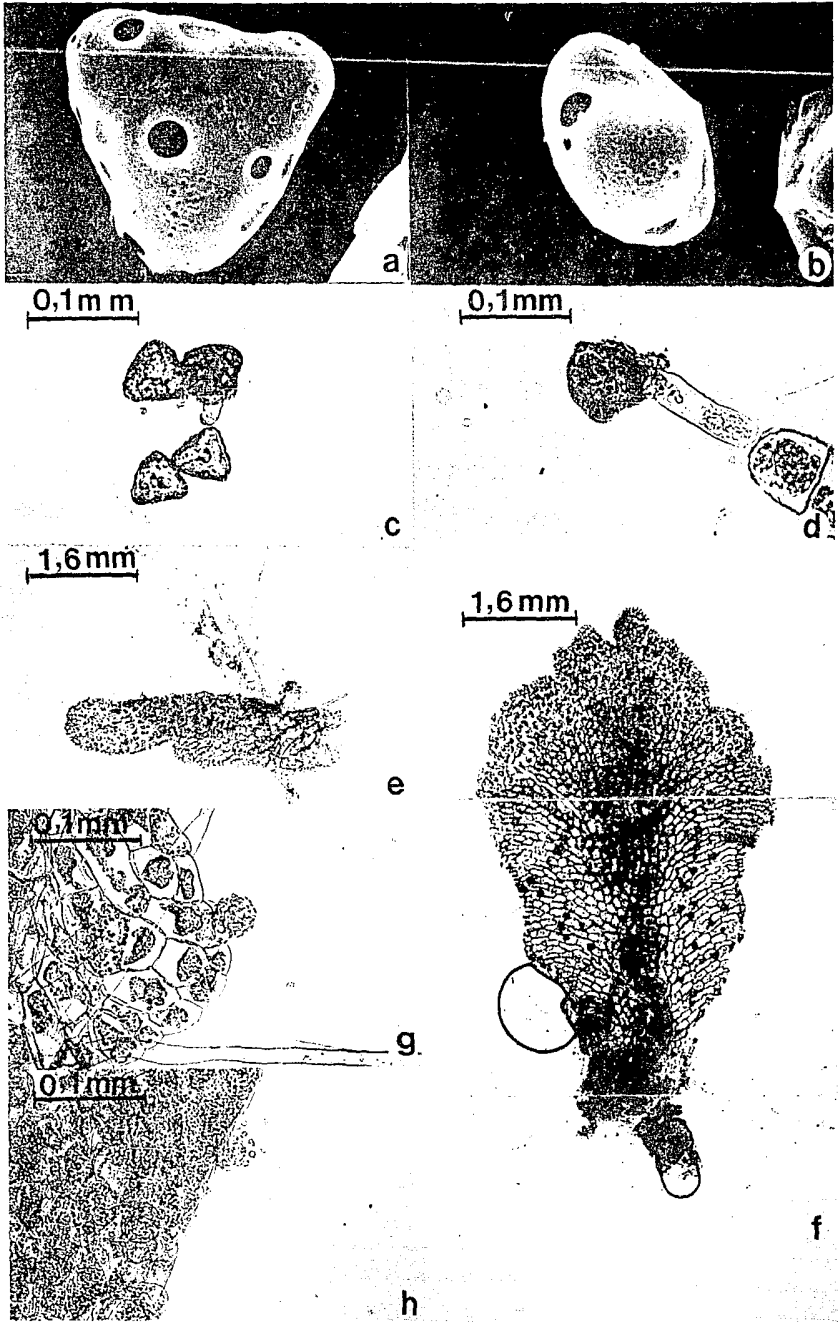


Lámina 8

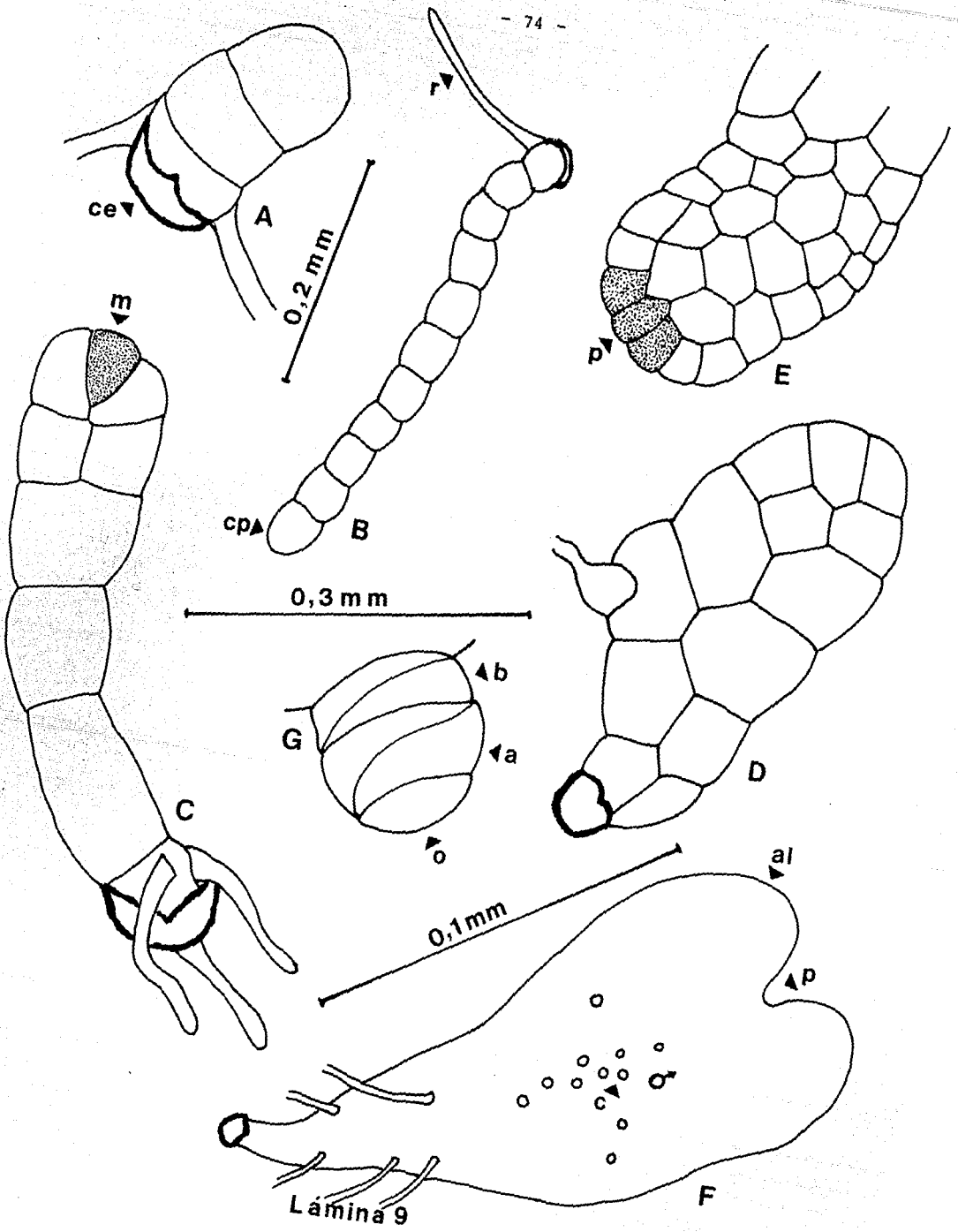
(Láms. 8 e y 7 D) el cual inicialmente tiene una posición central dandonos unas alas del gametofito simétricas y como resultado final un gametofito espatulado, el cual presenta los márgenes ondulados (Láms. 8 f y 7 E), el cojinete bien desarrollado y en él se implantan los anteridios con 5 células (Láms. 7 F y 8 g - h) características de las ciateáceas, esto ocurre a los 250 días. Las observaciones corresponden a un periodo de 8 meses con 10 días.

Cnemidaria horrida (L.) Presl

Las esporas tienen poros en la cara distal y en las caras ecuatoriales. Las esporas se hidratan, se hinchan y se inicia el proceso de germinación, el periodo de latencia de esta especie fue de 40 días, apareciendo la primera célula rizoidal y de 1 a 3 células protálicas (Lámina 9 A), este tipo de germinación corresponde al señalado como Cyathea; el desarrollo de una fase filamentosa o crecimiento unidimensional se presenta por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora dandonos un filamento de 11 células (Lám. 9 B), esta fase se presentó a los 87 días; en una fase subsecuente del desarrollo la célula meristemática apical obcónica sufre divisiones paralelas a ambos lados y las células hijas se van diferenciando en un meristema pluricelular, correspondiendo con el desarrollo protálico tipo Adiantum (Lám. 9 C, D) y diferenciándose poco a poco en una fase laminar, que ocurre entre los 150-160 días; a los 210 días se puede observar esta fase laminar con un meristema pluricelular bien definido (Lám. 9 E); a los 245-255 días, podemos observar un gametofito adulto espatulado con

LAMINA 9.- Cnemidaria horrida (L.) Presl

A. Inicios de germinación con 2 células rizoidales y 3 células protálicas a los 40 días; B. Fase filamentosa de 11 células a los 87 días; C. Inicio del estadio bidimensional con la célula meristemática obcónica de 150-160 días; D. Fase bidimensional de 150-160 días; F. Gametofito adulto con anteridios de 245-255 días; G. Anteridio a los 245-255 días. B.P.G. & L.D.G. 213 CR, GH, UAMIZ.



las alas isodiamétricas bien desarrolladas, con rizoides hialinos numerosos, en el cojinete se asientan numerosos anteridios de 5 células (2 basales, 2 anulares y 1 opercular, elíptica) (Lám. 9 F, G). No observamos arquegonios, ni hojas jóvenes. La duración de las observaciones corresponden a un periodo de 8 meses con 5 a 15 días.

Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. contigua (Maxon) Stolze

Las esporas tienen poros en la cara distal y en las caras ecuatoriales. Esta especie tiene un periodo de latencia de 40 días, en el inicio de la germinación aparece la primera célula rizoidal y 1 a 2 células protálicas o clorocitos (Lám. 10 A), este tipo de germinación corresponde al tipo Cyathea; la fase unidimensional se presenta por la aparición de subsecuentes divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando una fase filamentosa de 7 células (Lám. 10 B) con rizoides unicelulares hialinos, esta fase se presentó a los 84 días; la célula distal del filamento tiene divisiones en diversos planos y una de las células se empieza a diferenciar como célula meristemática obcónica y de esta forma se inicia el desarrollo laminar a los 156 días (Lám. 10 C, D); en etapas subsecuentes la célula meristemática se empieza a diferenciar en un meristemo pluricelular formando una fase laminar de células protálicas más o menos poligonales (Lám. 10 E) esta etapa tiene 198-210 días; es importante mencionar que en esta fase aparecen tricomas unicelulares y capitados tanto en la cara dorsal, cara ventral y márgenes del joven protalo (Lám. 10 H), este tipo de desarrollo protálico corresponde al tipo Adiantum; el desarrollo continúa lento y a los 260 días tenemos un gametofito adulto, espatulado, delga-

LAMINA 10.- *Chemidaria mutica* (Christ) Tryon var. *contigua* (Maxon) Stolze

A. Inicios de germinación de 40 días; B. Fase unidimensional de 84 días; C. Fase bidimensional de 156 días; D. Zona meristemática en la que observamos claramente la célula meristemática inicial obcónica, de 156 días; E. Fase bidimensional de 198-210 días; F. Gametofito adulto espatulado delgado de 260 días; G. Anteridio de 260 días. B.P.G., L.D.G. & R.P. 177 CR, GH, MEXU, MO y UAMIZ.

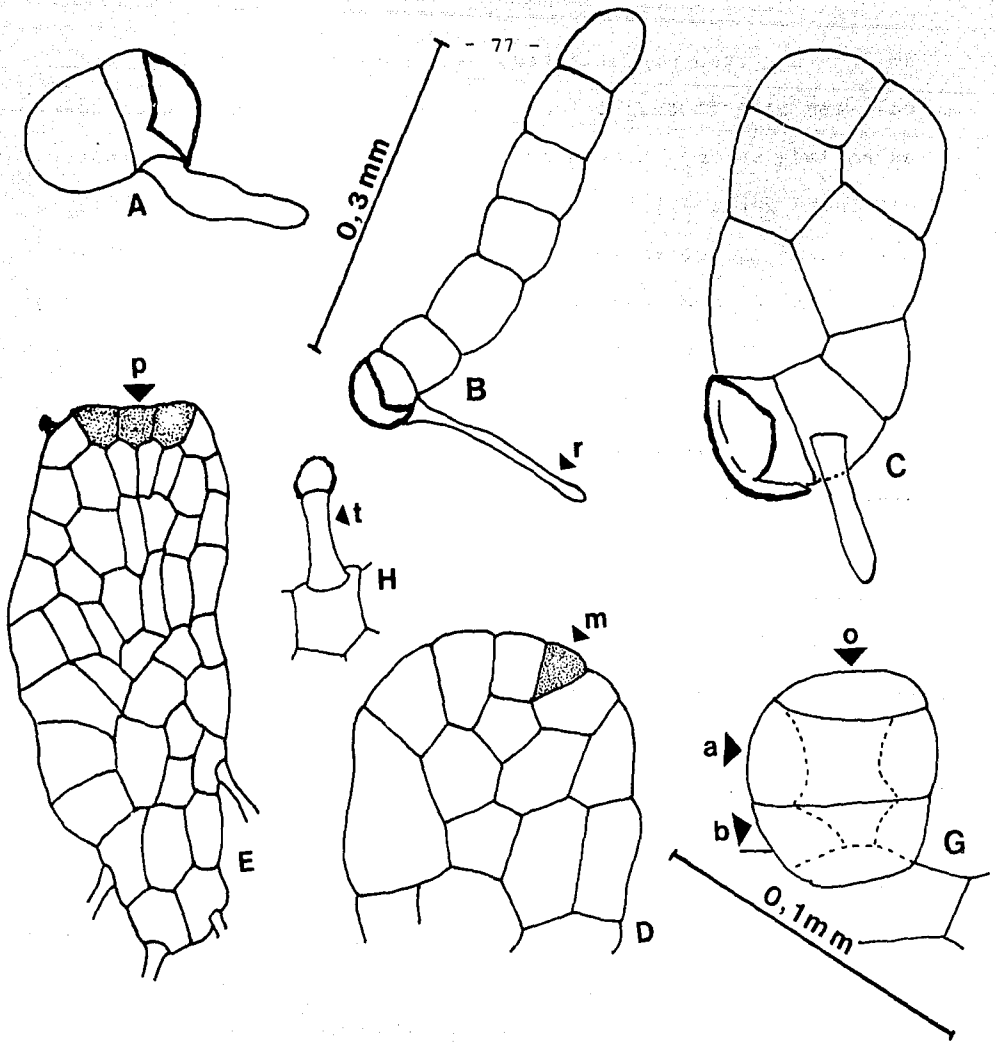


Lámina 10

do, con una zona meristemática bien definida de posición apical, las alas isodiamétricas y angostas, el cojinete bien desarrollado y con numerosos rizoides unicelulares hialinos, mezclados entre ellos encontramos a los anteridios; en los anteridios solamente se pudieron diferenciar claramente 3 células y no 5 como corresponde al número reportado por Stokey (1930) para las ciataceas (Lám. 10 F, G), el gametofito presenta tricomas capitados unicelulares (Lám. 10 H). Las observaciones se hicieron durante un periodo de 8 meses con 20 días, no se observaron arquegonios, ni esporofitos jóvenes.

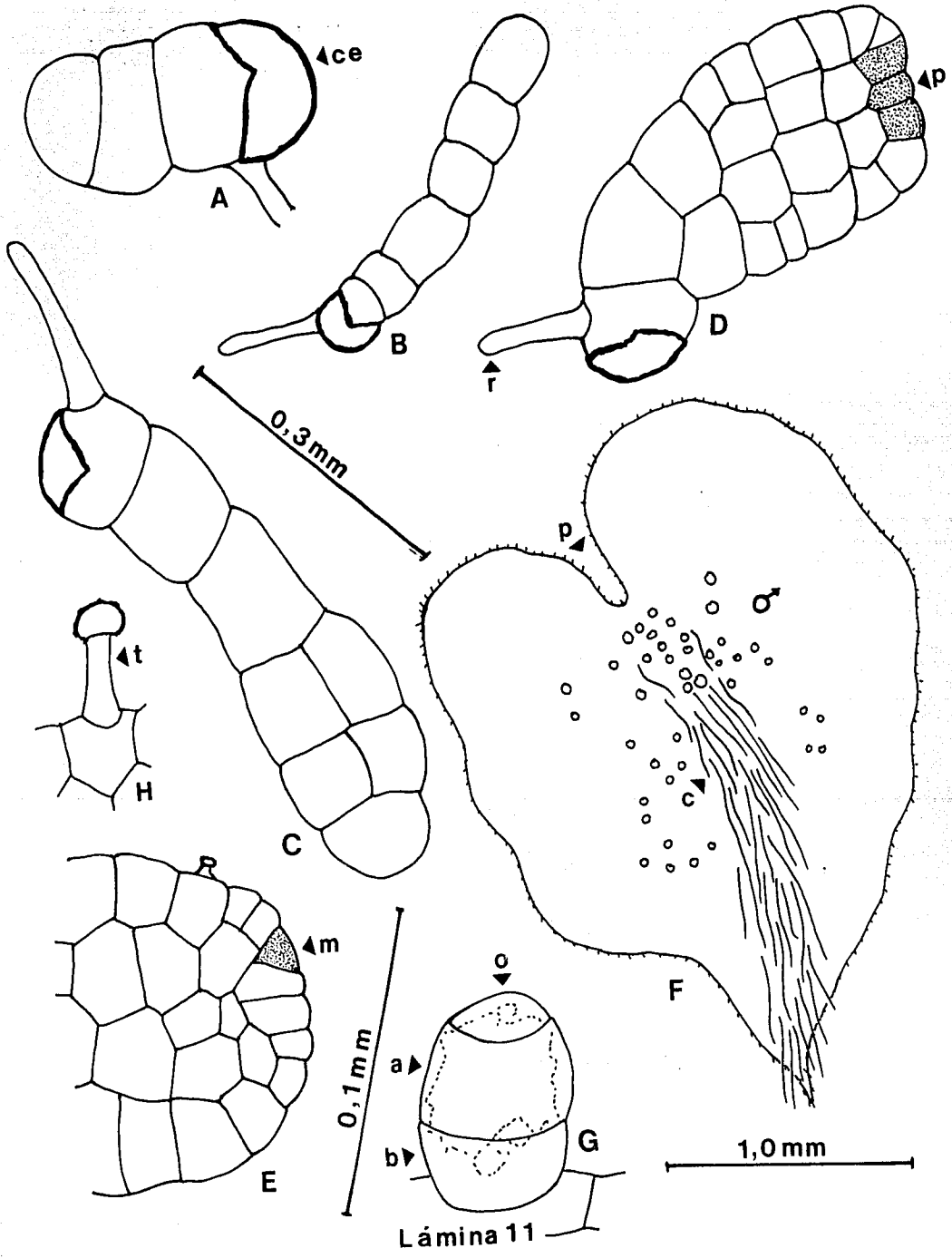
Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. grandis (Maxon) Stolze

Las esporas tienen los característicos poros del género; el periodo de latencia de dicha especie es de aproximadamente 40 días, en los inicios de germinación aparece la célula rizoidal unicelular y 3-4 células protálicas (Lám. 11 A), correspondiendo al tipo Cyathea de germinación; la fase unidimensional y filamentosa se presenta por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora dándonos un filamento de cerca de 7 células de largo a los 82 días (Lám. 11 B); la célula distal de la fase filamentosa sufre una división perpendicular a su pared paralela iniciándose así la diferenciación de la fase bidimensional (Lám. 11 C); por divisiones subsecuentes una célula meristemática obcónica se empieza a dividir activamente y sus células hijas se diferencian en un meristemo pluricelular a los 200 días (Lám. 11 D, E) correspondiendo este tipo de desarrollo protálico al tipo Adiantum; es importante señalar que en esta fase se presentan tricomas capitados unicelulares

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

LAMINA 11.- Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. grandis Maxon) Stolze

A. Inicios de germinación de 40 días; B. Fase filamentosa de 82 días; C. Inicios de la fase laminar a los 150 días; D. Fase laminar a los 200 días; E. Zona meristemática con la célula meristemática obcónica y tricomas a los 200 días; F. Gametofito adulto a los 255 días; G. Anteridio a los 255 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)



(Lám. 11 H) distribuyéndose en ambas caras de protalo así también como en sus márgenes; a los de 255 días observamos un gametofito adulto cordiforme alargado con las alas isodiamétricas más anchas que en la especie anterior y con el meristemo de posición apical y central, el cojinete bien desarrollado con numerosos rizoides; entre ellos hay muchos anteridios en los cuales solamente se observaron 3 células (Lám. 11 F, G), una basal, una anular y una opercular. Las observaciones corresponden a un periodo de 8 meses con 15 días, no se observaron arquegonios, ni hojas jóvenes del esporofito.

Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. mutica

Las esporas son similares a la especie anterior, (Lám. 13 a, b); el periodo de latencia es de 40 días (Lám. 12 A) correspondiendo no muy claramente al tipo Cyathea de germinación, pues en algunos casos la primera célula protálica inicial tiene una primera división perpendicular (Lám. 12 A); la fase filamentosa unidimensional se presenta por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora resultando en una fase filamentosa de 6-12 células (Láms. 13 c y 12 B) a los 80 días; en una fase subsecuente la célula apical de la fase filamentosa sufre divisiones en diversos planos y nos da como resultado una fase laminar con una célula meristemática en forma de cuña (Láms. 12 C y 13 d-e) a los 153 días; el desarrollo continua lentamente y la célula meristemática en forma de cuña se va diferenciando por múltiples divisiones paralelas a ambos lados en un meristemo pluricelular (Láms. 12 D y 13 f) correspondiendo por lo tanto al tipo Adiantum de desarrollo protálico, esto ocurre a los 200 días, en esta fase aparecen precozmente y en ambas caras

LAMINA 12.- *Cnemidaria mutica* (Christ) Tryon var. *mutica*
A. Inicios de germinación a los 40 días; B. Fase filamentososa a los 80 días; C. Fase laminar con la célula meristemática obcónica de 153 días; D. Zona meristemática con un tricoma a los 200 días; E. Tricoma capitado unicelular a los 200 días; F. Gametofito adulto a los 258 días; G. Anteridio a los 258 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)

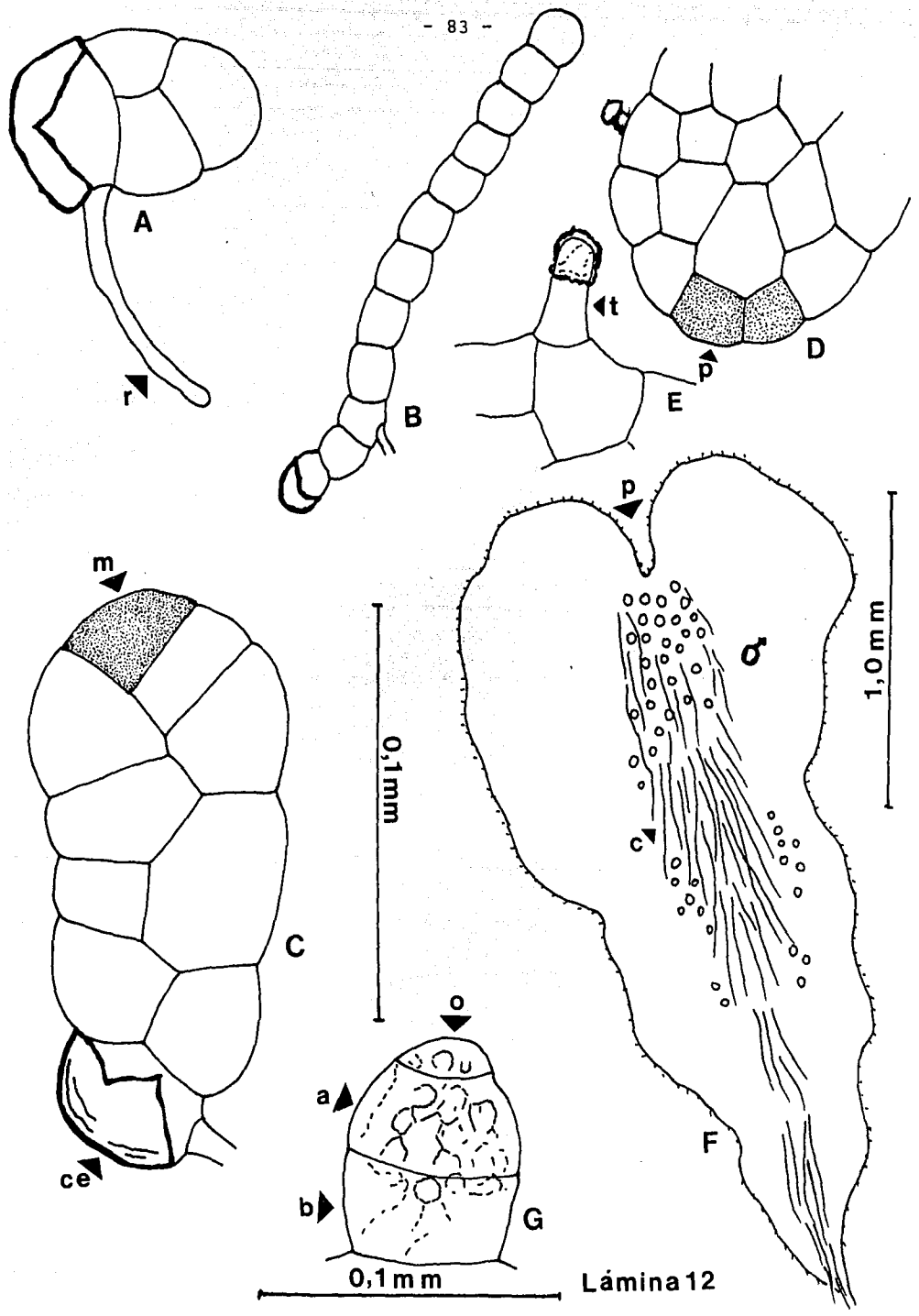
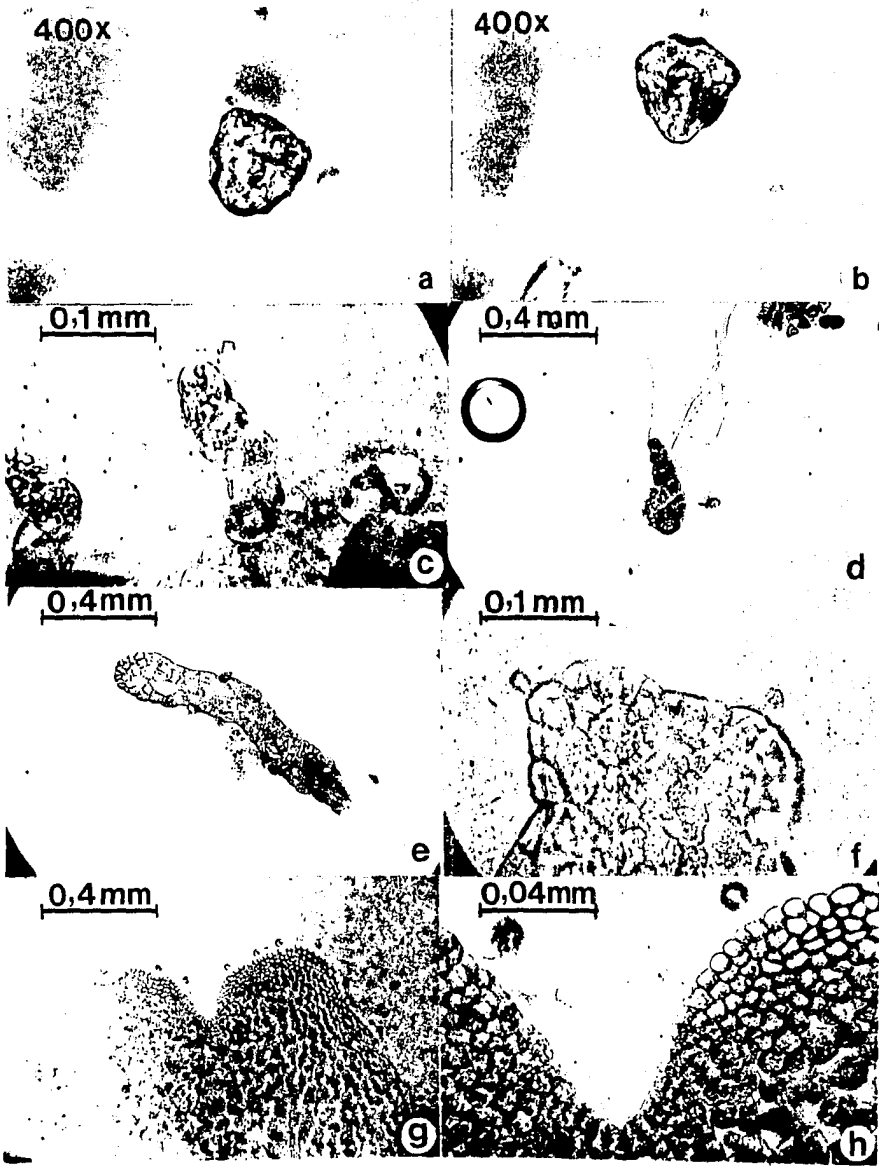


Lámina 12

LAMINA 13.- Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. mutica
a - b. Esporas ; c. Fase filamentososa a los 80 dias; d - e.
Fases bidimensionales a los 153 dias; f. Zona meristemática
con tricoma unicelular capitado a los 200 dias; g - h. Zonas
meristemáticas de un gametofito adulto, en donde podemos ob-
servar tricomas capitados unicelulares en el margen y super-
ficie del gametofito.



Lamina 13

del protalo los tricomas marginales (Lâms. 12 D y 13 f); la fase adulta se presenta a los 258 días, formándose un gametofito espatulado con un meristemo pluricelular bien definido y de posición central, unas alas isodiamétricas, un cojinete bien desarrollado y en él se asientan los rizoides numerosos y los anteridios, con 3 células solamente, una basal, una anular y una opercular (Lâms. 12 F-G y 13 g-h). No se observaron arquegonios ni hojas juveniles. Las observaciones corresponden a un periodo de 8 meses con 18 días.

Las variedades de Cnemidaria mutica son similares en sus diversas etapas de desarrollo protálico y aunque se presentan diferencias en el inicio de la germinación y en el desarrollo, estas no son significativas y se corresponden perfectamente en el tipo de anteridios y en el tipo de tricomas observados.

Cyathea delgadii Stern

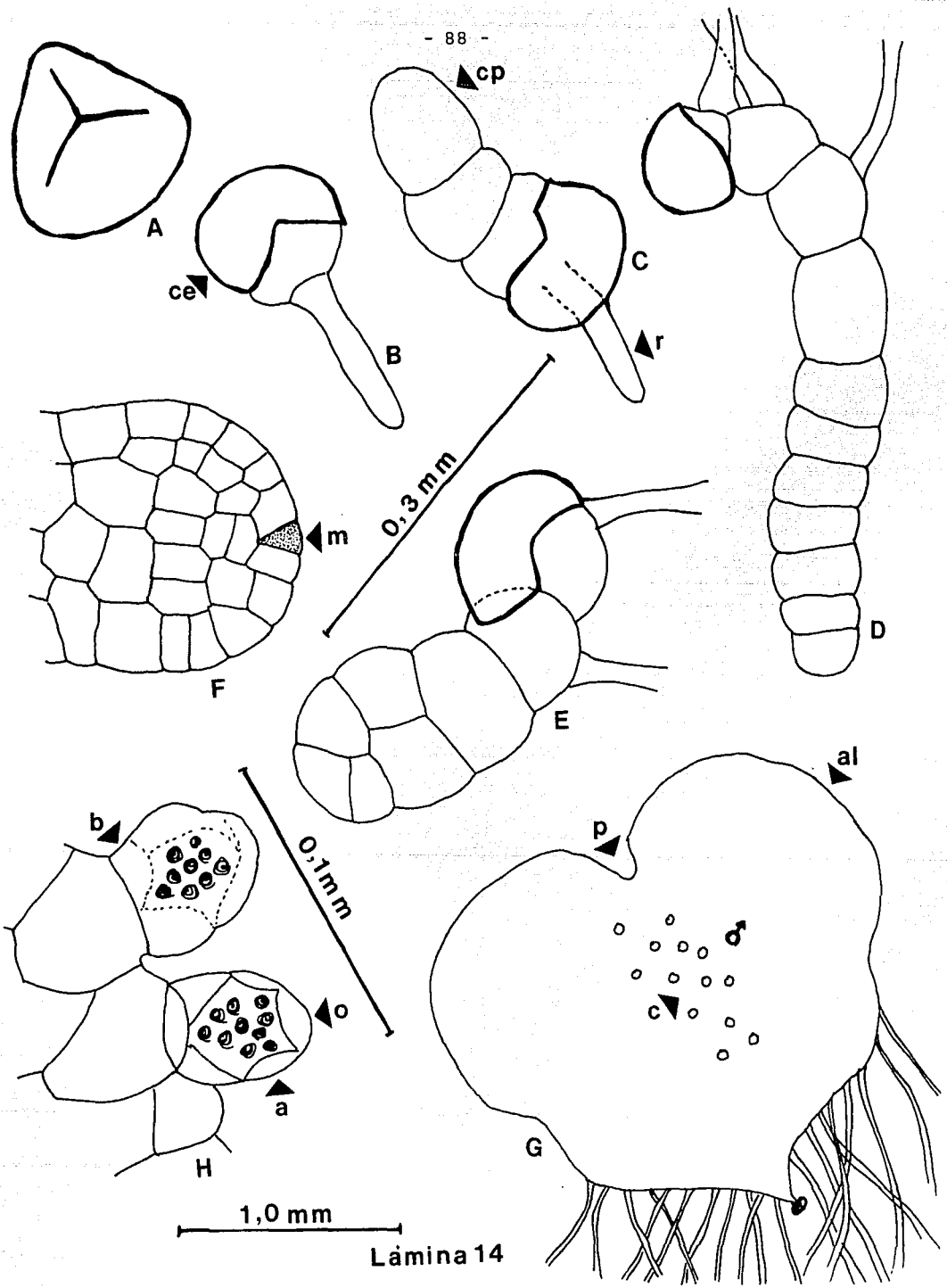
Esta especie fue recolectada solamente de una población pequeña de la Provincia de San José a 13 Km oeste de San Isidro, Tinamastes, camino a Playa Dominical, en Costa Rica; se hicieron 4 repeticiones experimentales para observar su germinación; y una repetición en México y nunca se logró que germinaran, ni a la luz ni a la obscuridad, las esporas no presentaban ningún tipo de deformidades.

Cyathea divergens Kze. var. divergens

Las esporas de esta especie son verrucadas y con una perispora bien desarrollada (Lâm 14 A). El periodo de latencia de esta especie es de 30 a 32 días, la germinación se inicia

LAMINA 14.- Cyathea divergens Kze. var. divergens

A. Espora; B. Inicios de germinación a los 32 días; C - D. Fases filamentosas de 4-11 células de 32 días; E. Fase laminar de 50 días; F. Zona meristemática con la célula meristemática obcónica de 70 días; G. Gametofito adulto cordiforme de 90 días; H. Anteridios con 3 células a los 90 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)



1,0 mm

Lamina 14

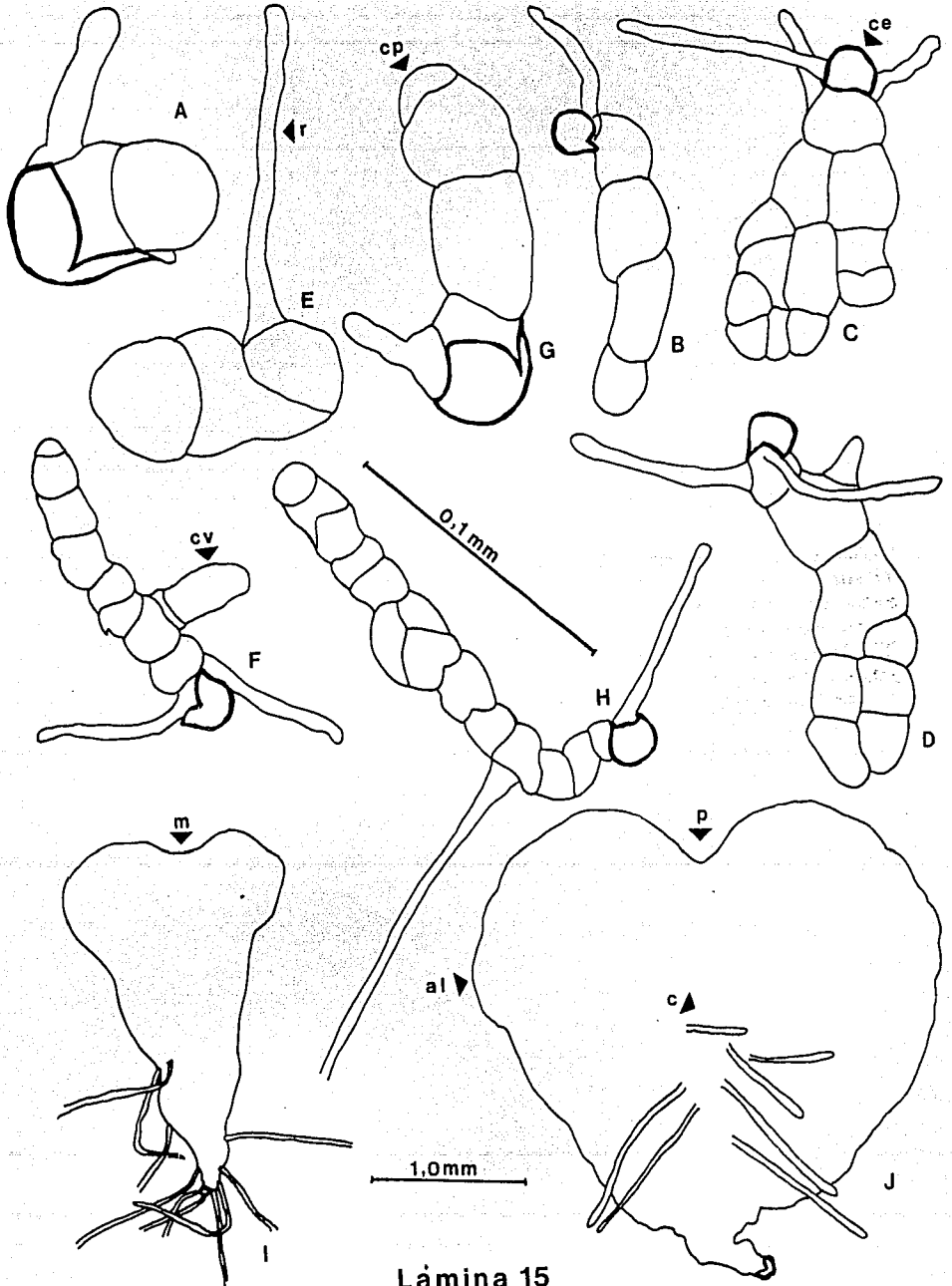
con la aparición de la primera célula rizoidal (Lám. 14 B) seguida de la primera célula protálica o clorocito, y corresponde al tipo *Cyathea* o *Gleichenia* de germinación; el desarrollo filamentosos o unidimensional se inicia por la aparición de subsecuentes divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando una fase filamentosos de 4 a 11 células aproximadamente (Lám. 14 C y D) esto ocurre a los 32 días aproximadamente, el desarrollo continúa y la célula distal del filamento sufre una división perpendicular a la pared paralela y se inicia la formación de la fase laminar o bidimensional (Lám. 14 E) esto ocurre a los 50 días, las células de este joven protalo son poligonales y una de ellas de posición apical se empieza a diferenciar en una célula en forma de cuña, correspondiendo a la célula meristemática obcónica (Lám. 15 F) esto ocurre a los 70 días; dicha célula comienza a sufrir divisiones paralelas dando células hijas a ambos lados y comienza la diferenciación en un meristema pluricelular de posición central (Lám. 14 G), correspondiéndose este tipo de desarrollo al tipo *Adiantum* de desarrollo protálico. El gametofito adulto lo tenemos a los 90 días, es cordiforme, de alas isodiamétricas, sin tricomas, con un cojinete bien definido en donde se forman los anteridios, y con numerosos rizoides hialinos y de paredes lisas, los anteridios presentan 3 células, una basal, una anular y una opercular (Lám. 14 H). Las observaciones corresponden a un periodo de 3 meses, los cultivos se mantuvieron durante más de un año, no se observaron arquegonios, ni jóvenes esporofitos.

Cyathea divergens Kze. var. *tuerckheimii* (Maxon) Tryon

Las esporas tienen la superficie papilada (Lám. 16 a -

LAMINA 15.- Cyathea divergens Kze. var. tuerckheimii (Maxon)
Tryon

A-B. Inicios de germinación a los 23 días; C-D. Fases bidimensionales a los 23 días; E, F, G, H. Estadios filamentosos de 4 a 14 células de 37 días; I. Fase bidimensional con la célula meristemática obcónica de 51 días; J. Gametofito cordiforme a los 71 días. R.R. & B.P.G. 1088-80 MEXU, UAMIZ.



Lamina 15

LAMINA 16.- Cyathea divergens Kze. var. tuerckheimii (Maxon)
Tryon

a-b. Esporas, vista distal y vista proximal a 1500 X; c. Inicios de germinación a los 23 días; d. Estadio filamentosos de 37 días; e. Fase laminar a los 23 días; f. Zona meristemática joven de 51 días; g. gametofito bidimensional de 51 días; h. parte basal del gametofito adulto de 71 días.

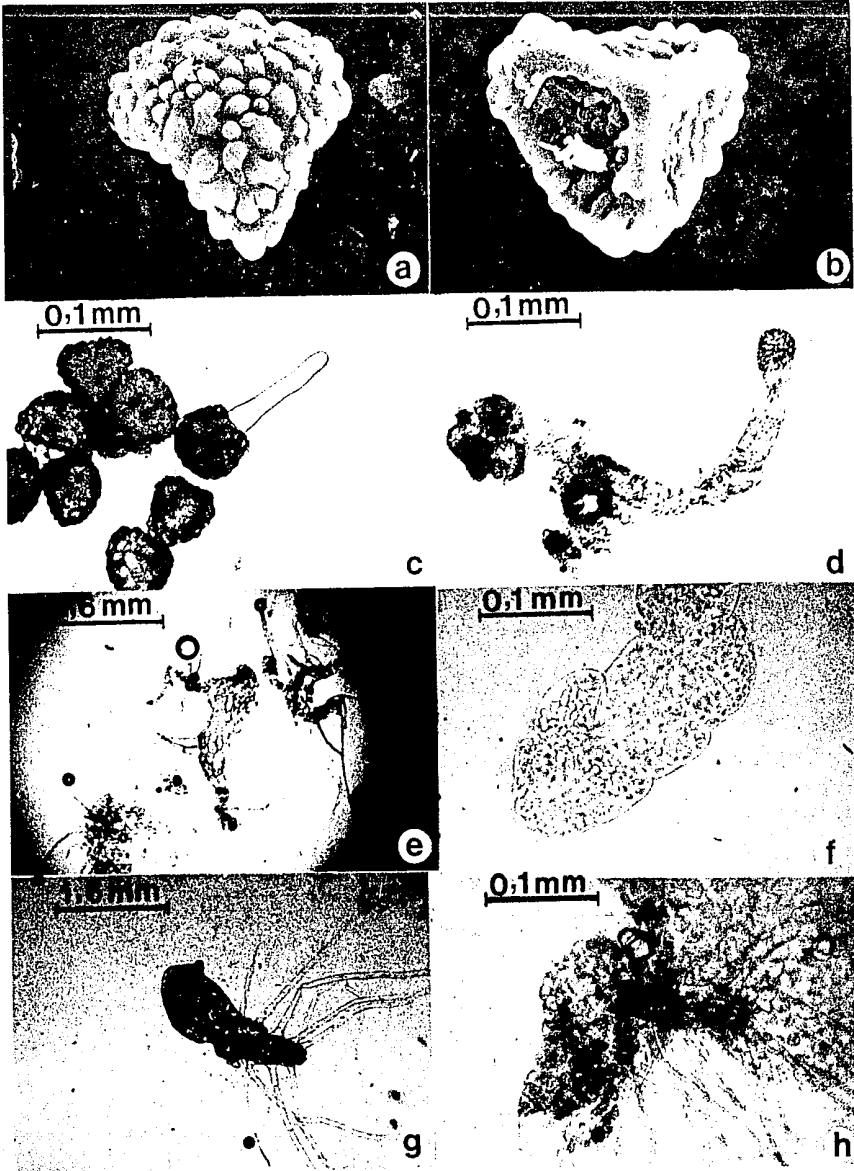


Lámina 16

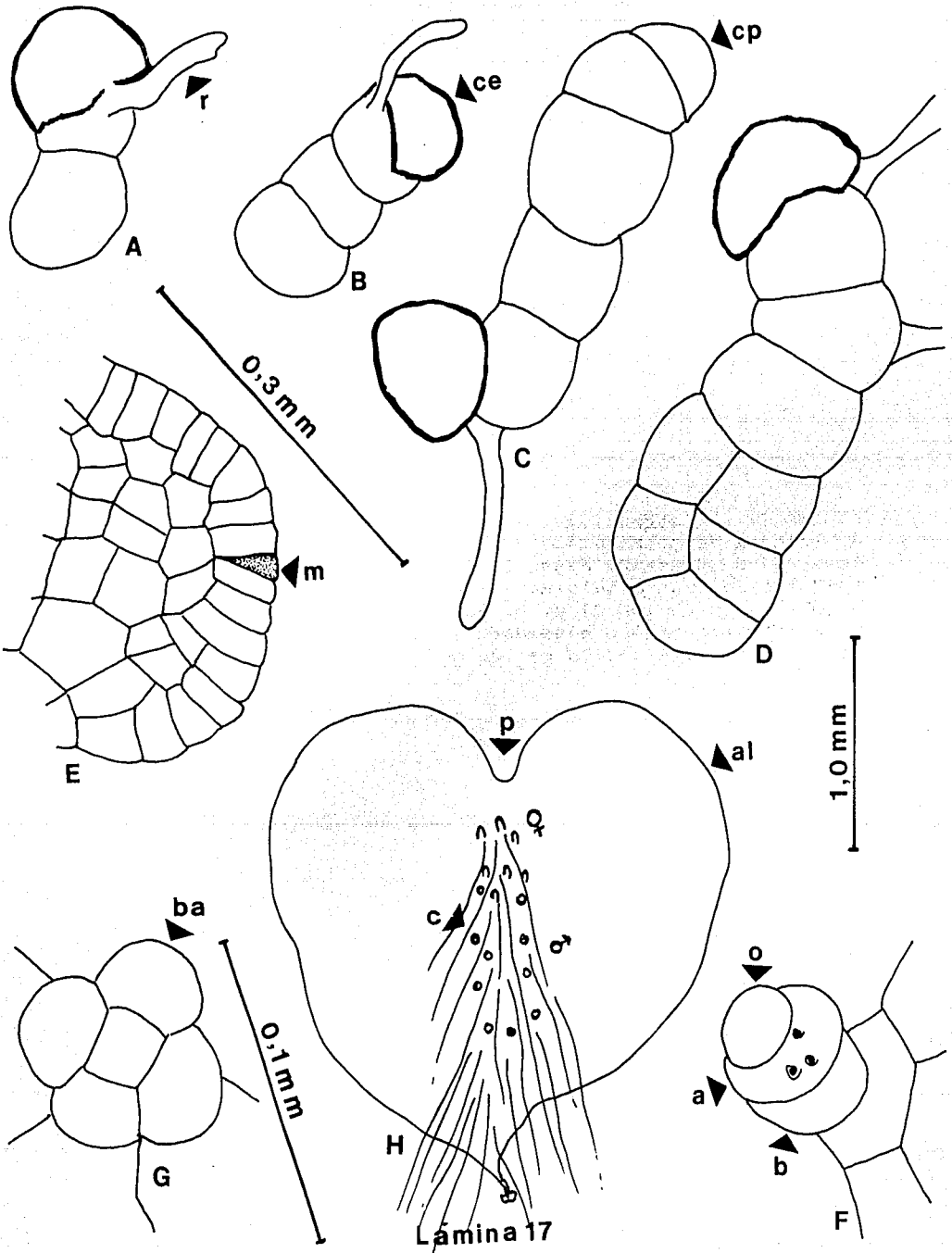
b); el periodo de latencia de esta especie es de 23 días, la germinación se inicia con la aparición de la célula rizoidal y una o varias células protálicas o clorocitos (Lâms. 16 c y 15 A-B), correspondiendo al tipo de germinación Cyathea; la fase filamentososa o unidimensional se inicia por la aparición de subsecuentes divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando fases filamentosas de 3 a 15 células aproximadamente (Lâms. 15 E, F, G, H y 16 d), estas fases presentan numerosos rizoides unicelulares, hialinos, de paredes lisas, y en muchas ocasiones más largos que el cuerpo del gametofito, esto ocurre a los 37 días; se observó que a los 23 días algunas fases ya se encuentran en estado bidimensional (Lâm. 15 C y D); por la aparición de una pared perpendicular a la pared paralela de la célula distal del gametofito se inicia la formación de la fase laminar o bidimensional entre los 23 y 37 días (Lâm. 16 e-f); a los 51 días se inicia la diferenciación de una célula meristemática obcónica (Lâms. 15 I y 16 g) correspondiendo su tipo de desarrollo protálico al tipo Adiantum; a los 71 días se observó un gametofito cordiforme, no muy ancho, con un meristemo pluricelular central bien definido, alas isodiamétricas bien desarrolladas, sin tricomas, con numerosos rizoides unicelulares, hialinos a moreno claros, (Lâms. 15 J y 16 h); el gametofito se mantuvo vegetativo por 18 meses, a pesar de haber mantenido los cultivos y resiembras frecuentes por un año y medio. Las observaciones corresponden a un periodo de 2 meses con 11 días.

Cyathea fulva (Mart. & Gal.) Fée

Las esporas de esta especie son papiladas (Lâm. 18 a);

LAMINA 17.- Cyathea fulva (Mart. & Gal.) Fée

A. Inicios de germinación a los 25 días; B-C. Fases filamentosas de 35 días; D. Fase laminar de 50 días; E. Zona meristemática con una célula meristemática obcónica de 60-70 días; F. Anteridio de 100 días; G. Boca de arquegonio de 115 días; H. Gametofito adulto bisexuado a los 125 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)



LAMINA 18.- Cyathea fulva (Mart. & Gal.) Fée

a. Espora en vista proximal a 1500 X; b. Gametofito deteriorado uni-bidimensional de 35 días; c. Gametofito bisexuado de 125 días; d. Anteridio de 100 días; e. Margen del gametofito con tricomas a los 180 días; f. Primera hoja del esporofito a los 180 días; g. Esporofito con talo gametofito; h. Primera raíz a los 180 días.

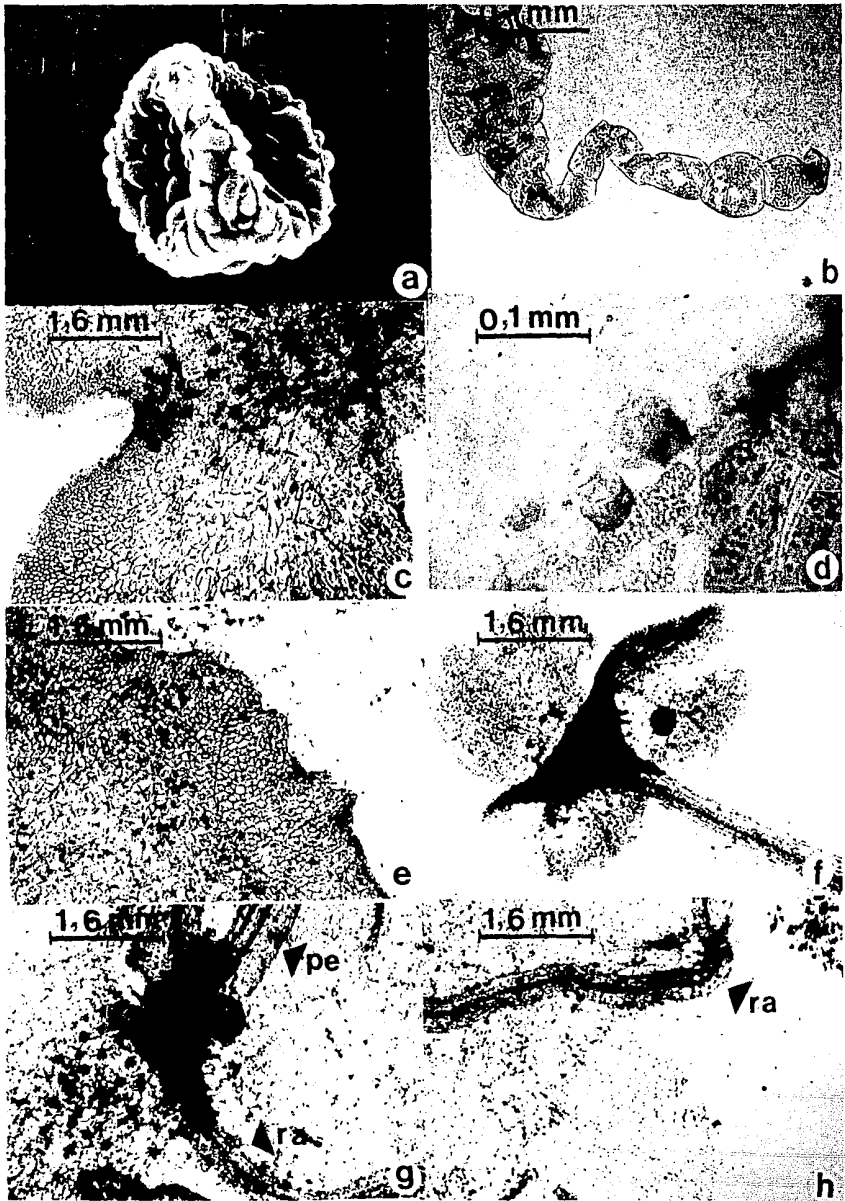


Lámina 18

LAMINA 19.- *Cyathea fulva* (Mart. & Gal.) Fée

- a. Acercamiento de la hoja del esporofito a los 180 días;
- b. Margen de la hoja con tricomas unicelulares a los 180 días;
- c. Superficie del peciolo con tricomas unicelulares a los 180 días.

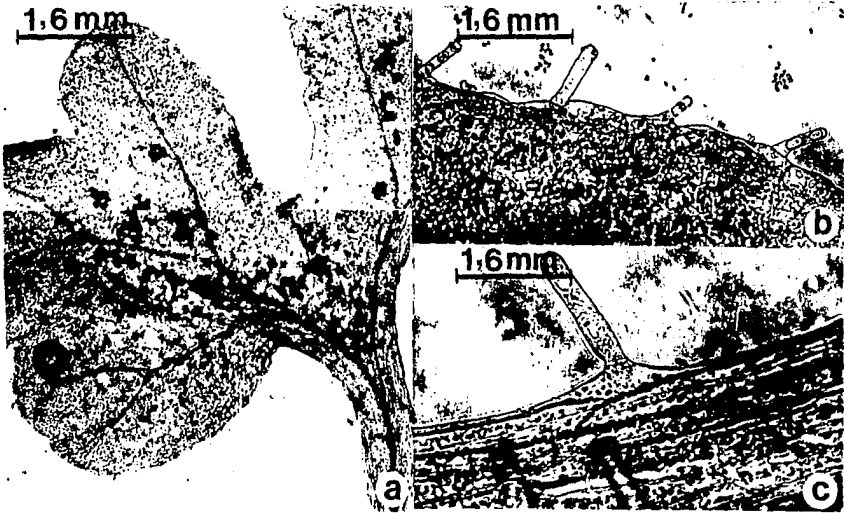


Lámina 19

tiene un periodo de latencia de 25 días, observamos la primera célula rizoidal y la primera célula protálica o clorocito, correspondiendo al tipo *Cyathea* de germinación; a los 35 días se observaron fases filamentosas de 4 a 6 células vegetativas; a los 50 días ya se ha diferenciado una fase laminar o bidimensional en cuya parte apical se comienza a diferenciar una célula meristemática (Lám. 17 D); en una fase más avanzada se observa una zona meristemática con una célula en forma de cuña que corresponde a una célula meristemática obcónica (Lám. 17 E), dicha célula sufre divisiones diferenciándose en un meristemo pluricelular de posición apical, por lo que su desarrollo protálico corresponde al tipo *Adiantum*; en la (Lám. 18 b) vemos el inicio de una fase bidimensional algo deteriorada por contaminación del cultivo con algas y hongos; a los 100 días se observaron gametofitos que presentan anteridios con 3 células, una basal, una anular y una opercular, a los 115 días aproximadamente, se observó en los mismos gametofitos la presencia de arquegonios, ambos gametangios se forman en la parte ventral del gametofito en el área del cojinete, sin embargo la especie es protándrica, observando a los 125 días ya gametofitos maduros-cordiformes, bisexuados, con alas isodiamétricas, sin tricomas (Lám. 18 c), con un cojinete bien desarrollado y con numerosos rizoides; entremezclados entre ellos observamos los anteridios (Lám. 18 d) distribuidos hacia la parte basal del gametofito y los arquegonios hacia la parte apical y con los cuellos de los arquegonios orientados hacia la muesca (Lám. 17 H). A los 180 días el margen del gametofito presenta tricomas y ya se ha desarrollado la primera hoja del esporofito, la que es dicotómica (Lám. 19 a); y en la Lám. 18 g -h vemos el peciolo

de la primera hoja esporofítica y la primera raíz, en la Lám. 19 a , vemos un acercamiento de la hoja con la venación dicotómica y en la Lám. 19 b, observamos el margen del joven esporofito con tricomas unicelulares y en la Lám. 19 c, el peciolo con el mismo tipo de tricomas. Las observaciones corresponden a un período de 6 meses.

Cyathea gracilis Griseb.

De esta especie se encontró en Costa Rica solamente una pequeña población en la provincia de Cartago, no se obtuvo germinación; se hicieron 2 pruebas de germinación con duración de 12 - 24 meses y no se obtuvo éxito. Las esporas eran normales.

Cyathea multiflora Sm

Esta especie presenta la característica espora trilete y tetrahédrica de las ciateáceas (Lám. 20 A); las esporas se hinchan y se inicia el proceso de la germinación, el período de latencia es de 28 días, apareciendo la célula rizoidal y la célula protálica, el desarrollo es de tipo Cyathea (Lám. 20 B); el crecimiento unidimensional se presenta por la aparición de subsecuentes divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando una fase filamentosa de 4-9 células (Lám. 20 C-D) a los 39 días; la fase laminar se inicia a los 60 días (Lám. 20 E) y en una fase más avanzada una célula se empieza a diferenciar como célula meristemática obcónica (Lám. 20 F) diferenciándose en un meristemo pluricelular correspondiendo por lo tanto al tipo Adiantum de desarrollo protálico; a los 90 días se observa un gametofito cordiforme,

LAMINA 20.- *Cyathea multiflora* Sm.

A. Espora trilete; B. Inicios de germinación a los 28 días; C - D. Fases filamentosas de 39 días; E. Fase laminar de 60 días; F. Zona meristemática con una célula meristemática obcónica a los 70 días; G. Gametofito a los 90 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)

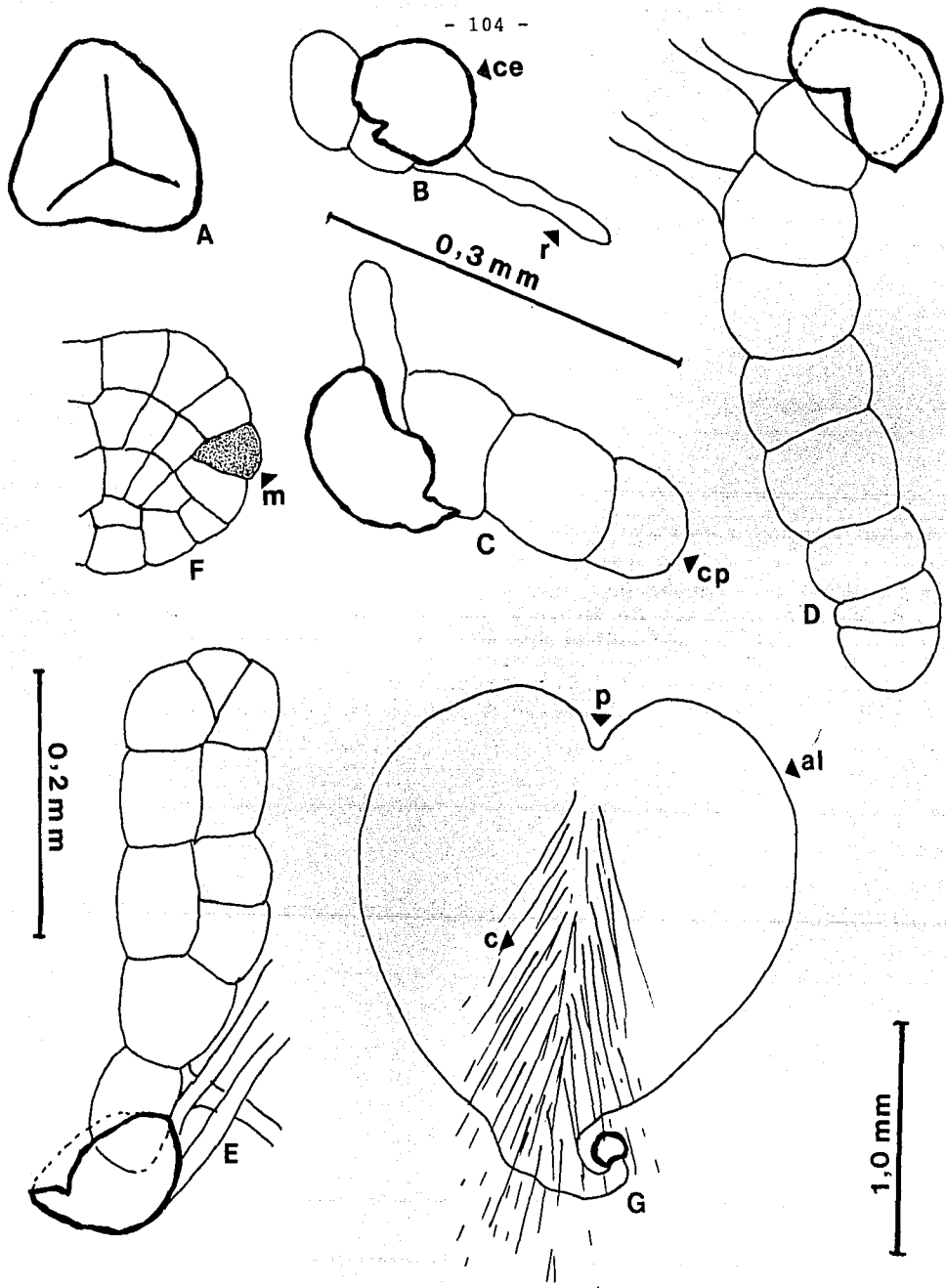


Lámina 20

con un meristemo pluricelular central, sin tricomas y sin gametangios; a pesar de haberse realizado múltiples siembras y resiembras de esta especie, nunca obtuvimos estructuras reproductoras durante los dos años que se mantuvo el cultivo, y por alguna razón desconocida no se formaron gametangios. La duración de las observaciones señaladas fue de 6 meses.

Cyathea suprastrigosa (Christ) Maxon

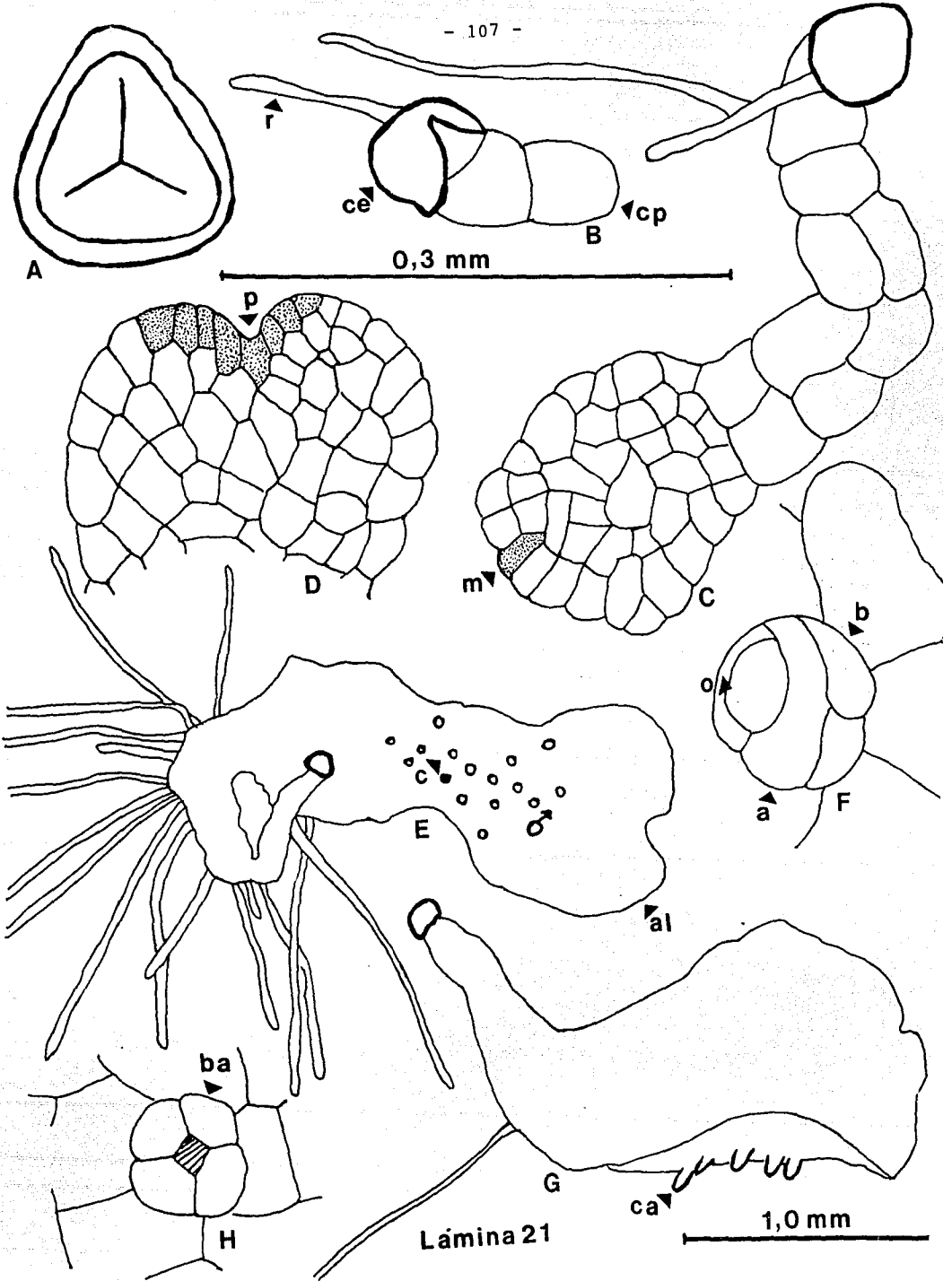
Esta especie fue recolectada en 3 localidades distintas de Costa Rica, sin embargo las esporas no fueron viables, pues se hicieron 4 pruebas de germinación en Costa Rica y no obtuvimos germinación, se volvieron a repetir pruebas de germinación en México y tampoco obtuvimos éxito, las esporas presentaron morfología normal.

Lophosoria quadripinnata (Gmel.) C.Chr.

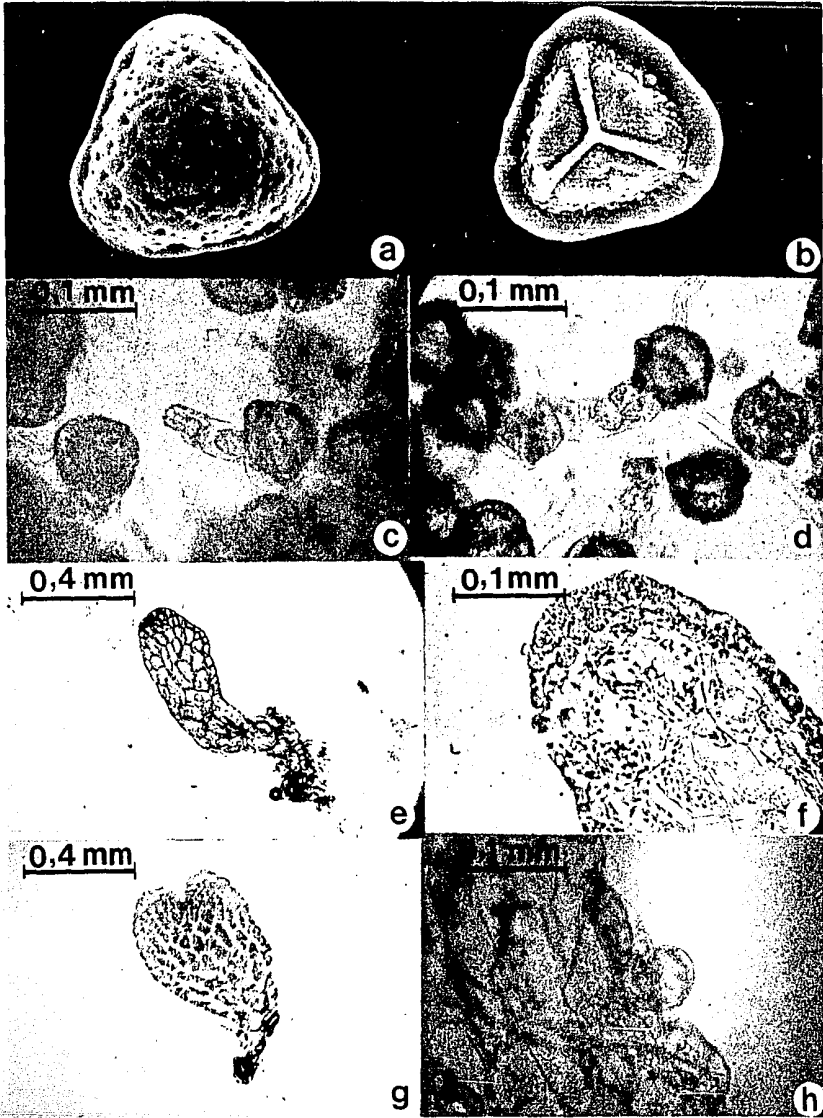
Las esporas de esta especie son muy distintas a las especies anteriormente descritas; la cara distal (Lám. 22 a) y la cara proximal (Láms. 21 A y 22 b) son completamente distintas, la distal es conspicuamente porosa y la proximal muestra tres áreas hinchadas en donde se ubican los tres rayos de la lesura y en la parte ecuatorial podemos ver un cinturillo sobresaliente.

El periodo de latencia es de 30 días aproximadamente (Láms. 21 B y 22 c); la germinación se inicia con la aparición de la primera célula rizoidal y la primera célula protálica siendo de tipo Cyathea; a partir de los 30 días la célula inicial protálica sufre divisiones paralelas a la pared proximal de la célula protálica formando fases filamentosas de un número variado de células (Lám. 22 d). La célula termi-

LAMINA 21.- *Lophosoria quadripinnata* (Gmel.) C. Christ
A. Espora en vista proximal; B. Gametofito filamentososo de 30 días; C. Fase bidimensional de 77 días se nota la célula meristemática obcónica; D. Zona meristemática con el meristemo pluricelular; E. Gametofito espatulado con anteridios de 162 días; F. Anteridio con 5 células; G. Gametofito espatulado con arquegonios de 270 días; H. Boca de arquegonio a los 285 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)



LAMINA 22.- *Lophosoria quadripinnata* (Gmel.) C. Christ
a. Vista distal de la espora 1500 X; b. Vista proximal de la espora, nótese el cingulo ecuatorial 1500 X; c. Inicios de germinación a los 30 días; d. Fase filamentososa de 30 días; e. Fase bidimensional de 77 días; f. Zona meristemática a los 77 días; g. Fase bidimensional 90 días; h. Anteridio a los 190 días.



Lamina 22

nal o distal sufre una división perpendicular a la pared proximal de la célula subterminal o anterior dándonos así a los 77 días la formación de la placa laminar o crecimiento bidimensional (Láms. 21 C y 22 e), en esta fase se inicia la diferenciación de la célula meristemática obcónica (Láms. 21 C y 22 f); a los 90 días ya se presenta perfectamente desarrollado un meristemo pluricelular de posición central (Láms. 21 D y 22 g) por lo que el tipo de desarrollo protálico corresponde al tipo *Adiantum*; a los 162 días aproximadamente tenemos gametofitos espatulados con una muesca en la que se presenta en meristemo pluricelular y dos alas más o menos isodiamétricas cortas y en el cojinete se observan los anteridios en proceso de diferenciación, a los 190 días los anteridios ya se han diferenciado completamente y tienen 5 células, 2 basales, 2 anulares y una opercular elíptica (Láms. 21 F y 22 h), es interesante mencionar que Stokey (1930) señala que los anteridios de *L. quadripinnata* presentan una gran variación en cuanto al número de células del anteridio (3 a 7); a los 270 días observamos en gametofitos diferentes la aparición de cuellos de arquegonios orientados hacia la parte basal del gametofito lo que nos podría sugerir procesos de autofecundación, y a los 285 días observamos numerosas bocas de arquegonios formadas por 4 células.

Los gametofitos adultos se observan a los 162-285 días; son claramente espatulados, con alas cortas más o menos isodiamétricas, con numerosos rizoides unicelulares, hialinos, carecen de tricomas y no se observaron esporofitos jóvenes, aunque los cultivos se mantuvieron más o menos 3 años en observación.

La especie es bisexuada, protándrica. Las observaciones corresponden a un periodo de 9 meses con 15 días.

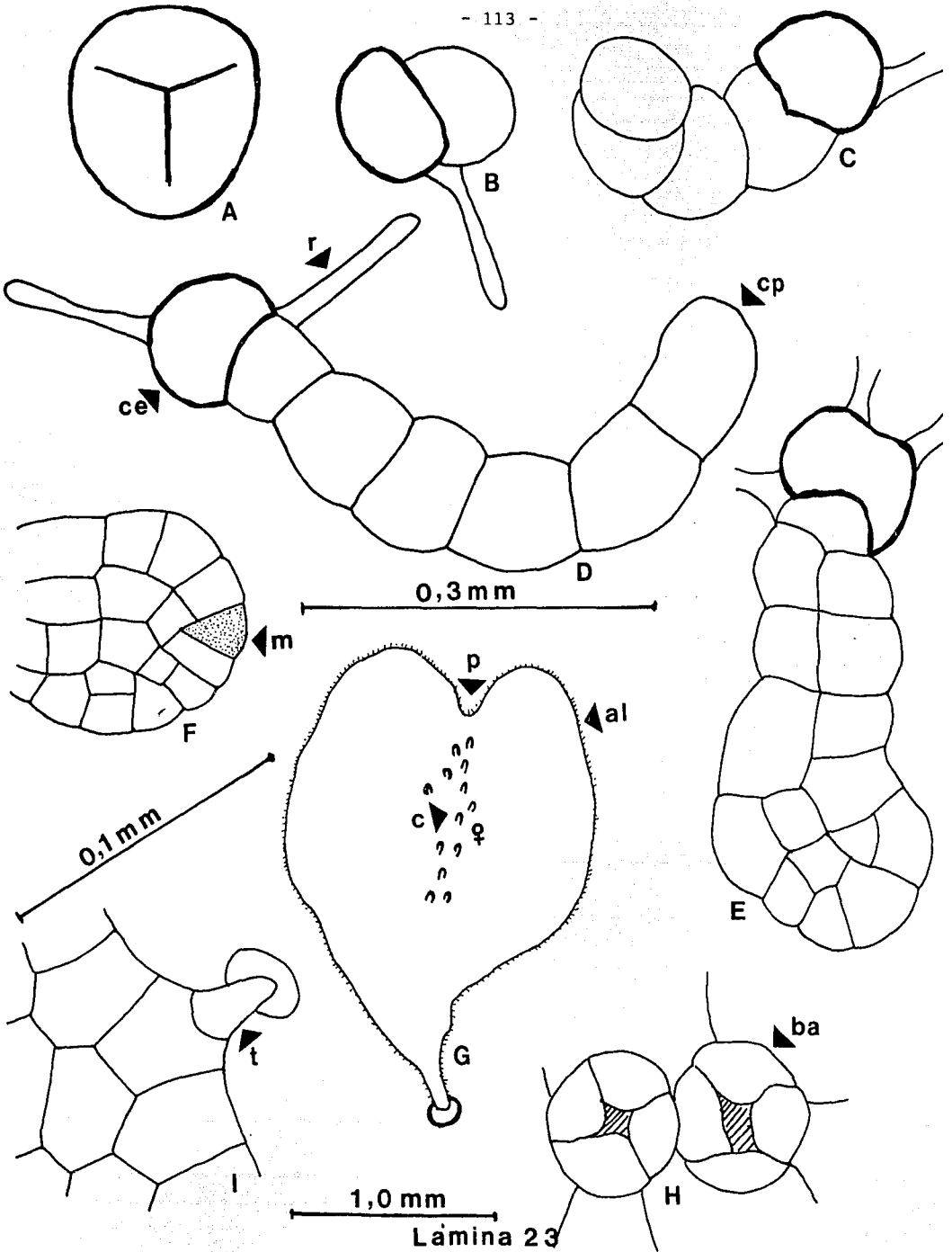
Metaxya rostrata (H.B.K.) Presl

Las esporas de esta especie son casi esféricas y la presencia de perina ha sido demostrada por Gastony (1974). La perina es frágil y tiene proyecciones irregulares, en tanto que la exina es lisa (Lâms. 23 A y 24a).

El periodo de latencia es de 38 días, iniciándose la germinación con la aparición de la primera célula rizoidal y la primera célula protálica (Lâm. 23 B) correspondiendo con el tipo Cyathea de germinación; el crecimiento unidimensional se presenta por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando una fase filamentososa de 5-7 células a los 58 días (Lâm. 23 C-D), nótese la presencia de rizoides unicelulares, hialinos, no tan largos como en algunas otras especies; en fases subsecuentes la célula apical sufre divisiones en diversos planos y se inicia la formación de la fase laminar (Lâm. 23 E) a los 95 días, las células de este joven protalo son poligonales y se comienza a diferenciar una célula meristemática obcónica (Lâm. 23 F) a los 120 días; en etapas posteriores dicha célula meristemática sufre divisiones anticlinales y se comienza a diferenciar en un meristemo pluricelular (Lâms. 23 G y 24 b) de posición central correspondiendo con el tipo Adiantum de desarrollo protálico. El gametofito adulto se forma a los 200 días, es espatulado-cordiforme, con una muesca en la que se presenta el meristemo pluricelular, alas isodiamétricas cortas, un cojinete bien desarrollado y en él se desarrollan los arquegonios cuyos cuellos están orientados hacia la mues-

LAMINA 23.- *Metaxya rostrata* (H.B.K.) Presl

A. Espora, vista proximal; B. Inicios de germinación de 38 días; C - D. Fases filamentosas de 58 días; E. Fase laminar de 95 días; F. Zona meristemática con la célula meristemática en forma de cuña de 120 días; G. Gametofito con arquegonios de 200 días; H. Bocas de arquegonios a los 230 días; I. Tricoma unicelular capitado de 276 días. B.P.G., R.W., D. & D.C. 337, BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ y US.



LAMINA 24.- Metaxya rostrata (H.B.K.) Presl
a. Espora en vista proximal 1500 X; b. Fase bidimensional de 120 días; c. Tricomas unicelulares capitados en la superficie dorsal del gametofito; d, e, f. Tricomas unicelulares capitados marginales.

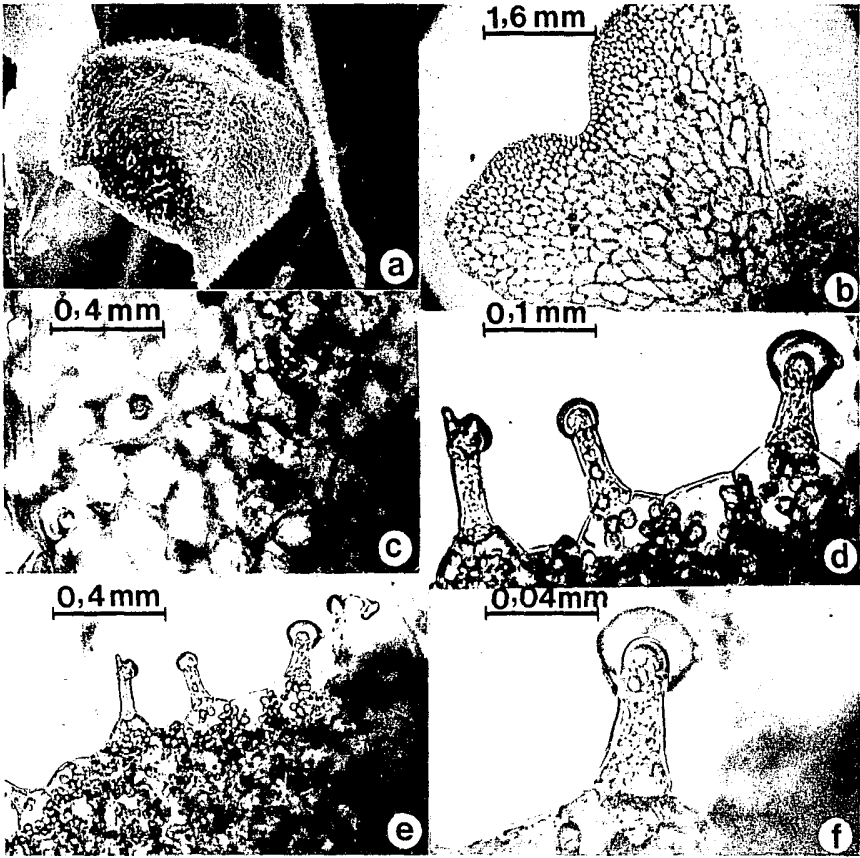


Lámina 24

ca lo que nos sugeriría procesos de fecundación cruzada, a los 230 días se observan numerosas bocas de arquegonios; cuando el gametofito adulto tiene arquegonios maduros comienzan a desarrollarse tardíamente tricomas capitados unicelulares en el margen del gametofito (Láms. 23 I y 24 d, e, f) y en ambas superficies del gametofito (Lám. 24 c), a los 276 días.

El gametofito adulto es espatulado-cordiforme, con meristemo pluricelular de posición central, con alas cortas más o menos isodiamétricas y piloso.

No se observaron esporofitos. Las observaciones corresponden a un periodo de 9 meses con 6 días.

Nephrolepis erinacea (Karst.) Tryon var. erinacea

Las esporas de esta variedad son típicas de las ciatées (Lám. 25 A). El periodo de latencia es de 26 días, en el inicio de la germinación de conserva la cubierta de la espora, aparece la primera célula rizoidal y la célula protálica (Láms. 25 C, D, E y 26 c, d, e, f, g, h) correspondiendo al tipo Cyathea, aparentemente la fase de diferenciación de filamentosa a laminar es muy rápida y en esta especie a los 117 días ya se presenta un meristemo pluricelular bien diferenciado de posición central (Láms. 25 F y 26 i) correspondiendo aparentemente al tipo Adiantum de desarrollo protálico, entre los 117-140 días los gametofitos bidimensionales presentan tricomas unicelulares, no capitados en el margen (Láms. 25 H y 26 j), los gametofitos bidimensionales observados son espatulado-cordiformes, con alas isodiamétricas, con un meristemo pluricelular central y pilosos, vegetativos

LAMINA 25.- Nephelea erinacea (Karst.) Tryon var. erinacea
A. Espora trilete; B, C, D, y E. Fases filamentosas de 26 días; F. Zona meristemática con el meristemo pluricelular de 117 días; G. Gametofito estéril de 120 días; H. Tricoma no capitado de 140 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)

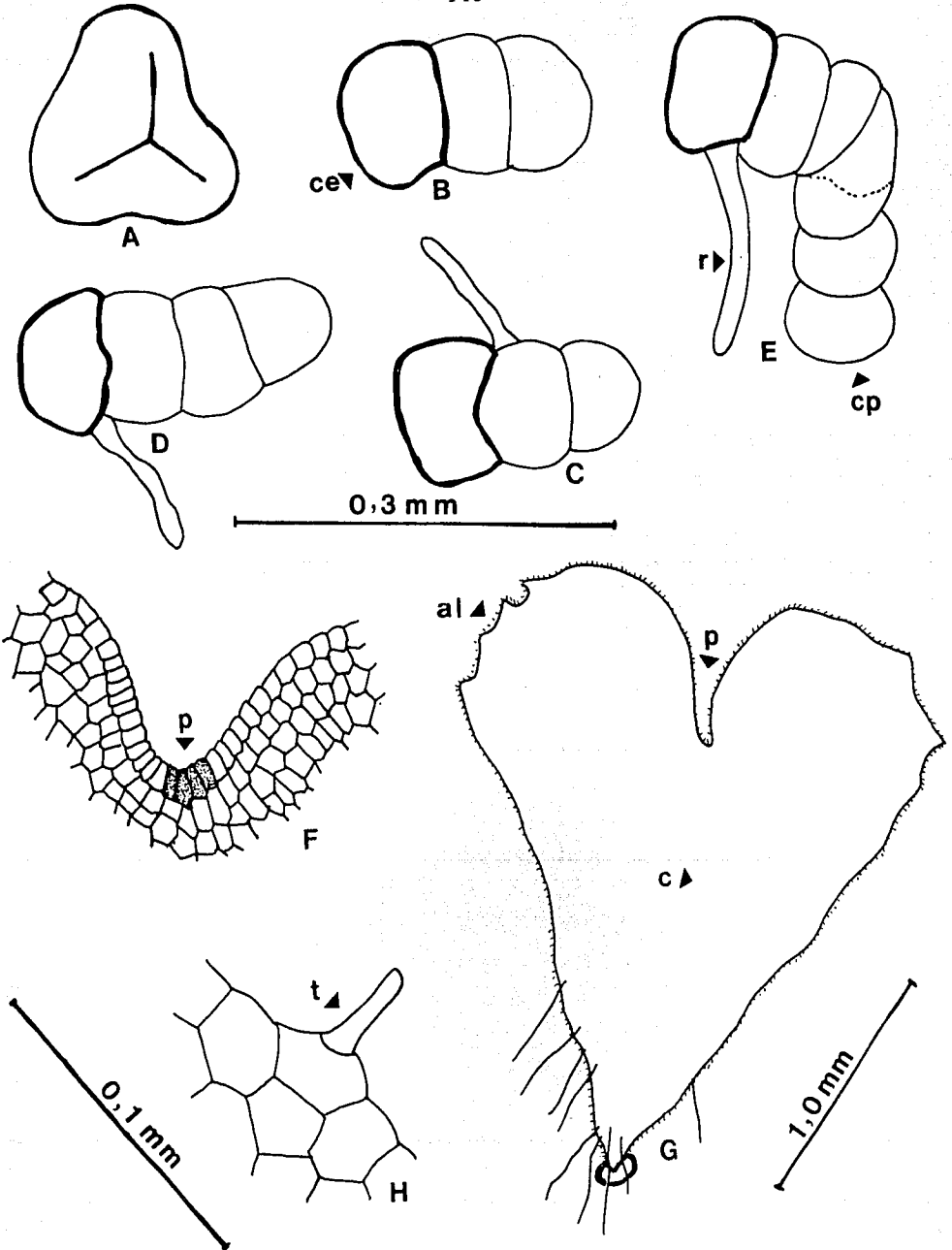


Lámina 25

LAMINA 26.- Nephelea erinacea (Karst.) Tryon var. erinacea
a-b. Esporas; c,d, e, f, g, y h. Diversas fases filamentosas
de 26 días; i. Zona meristemática de 117 días; j. Margen del
gametofito con tricomas unicelulares no capitados de 140
días.

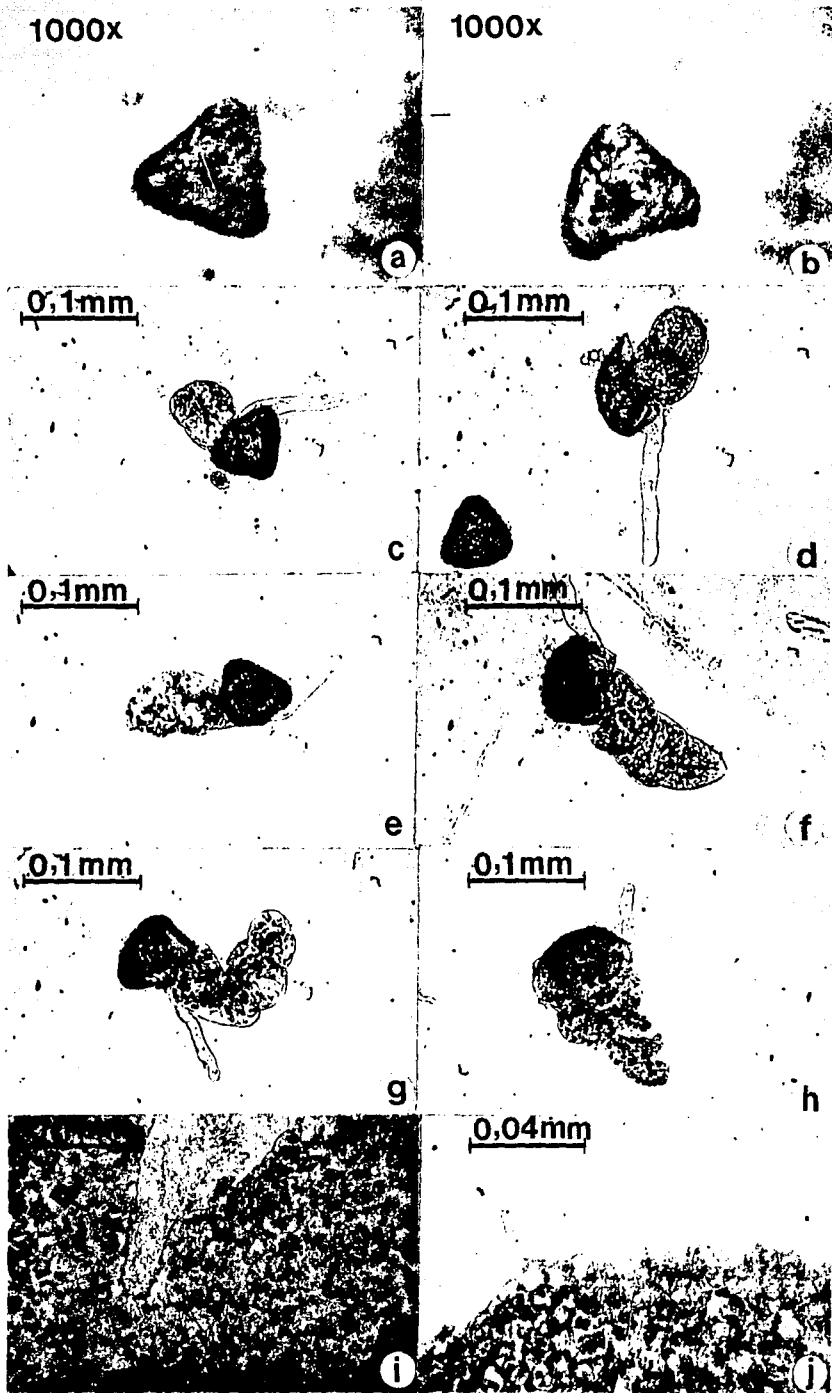


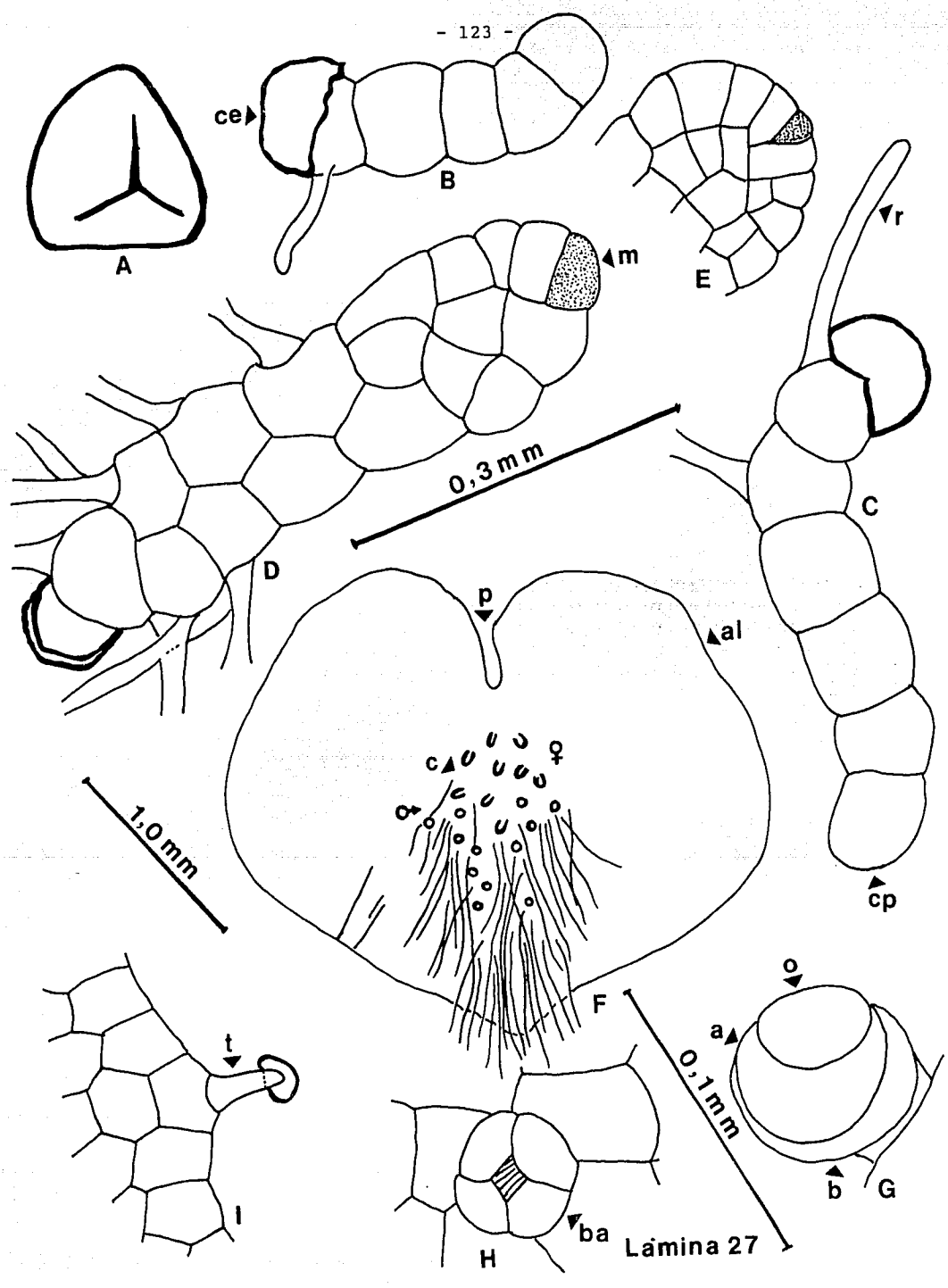
Lámina 26

a 120 días, no se observaron gametangios, ni esporofitos, a pesar de que los gametofitos fueron resemebrados en varias ocasiones y los cultivos se mantuvieron más de un año. Las observaciones corresponden a un periodo de 4 meses 20 días.

Nephelea mexicana (Schlecht. & Cham.) Tryon

Las esporas de esta especie tienen una ornamentación muy fina (Lâms. 27 A y 28 a, b). El periodo de latencia es de 28 días (Lâm. 28 c) cuando aparece una célula rizoidal, hialina con cloroplastos, seguida de una célula protálica, correspondiendo al tipo Cyathea; el crecimiento unidimensional se presenta por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando fases filamentosas de 5-7 células aproximadamente (Lâm. 27 B, C), estas fases se presentaron a los 48 días; en una etapa más avanzada la célula más distal sufre divisiones en diversos planos y se inicia la formación de la fase bidimensional o laminar (Lâms. 27 D y 28 d) esto ocurre a los 70 días, a esa misma edad se comienza a diferenciar una célula meristemática en forma de cuña (Lâms. 27 D y 28 e), dicha célula comienza a sufrir divisiones anticlinales y comienza a diferenciarse en un meristema pluricelular a los 177 días, tiene posición apical o central, correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico; a los 177 días se observó un gametofito adulto cordiforme, con alas isodiamétricas anchas, en la muesca se observa el meristema pluricelular, y anteridios distribuidos en la parte basal del gametofito y arquegonios en la parte anterior del gametofito y sus cuellos orientados hacia la base del ga-

LAMINA 27.- Nephelea mexicana (Schlecht. & Cham.) Tryon
A. Espora; B-C. Fases filamentosas de 48 días; D. Fase laminar de 70 días se observa la célula meristemática obcónica; E. Zona meristemática de 108 días; F. Gametofito adulto bisexual de 177 días; G. Anteridio de 177 días; H. Boca de arqueonio a los 197 días; I. Tricoma unicelular capitado de 210 días. (Veáse apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)



LAMINA 28.- Nephelea mexicana (Schlecht. & Cham.) Tryon
a-b. Espora trilete, cara distal y cara proximal a 1500 X; c.
Inicios de germinación a los 28 días; d. Fase laminar de 70
días; e. Zona meristemática de 70 días; f. Anteridio a los
177 días; g. Gametofito con bocas de arquegonios a los 197
días.

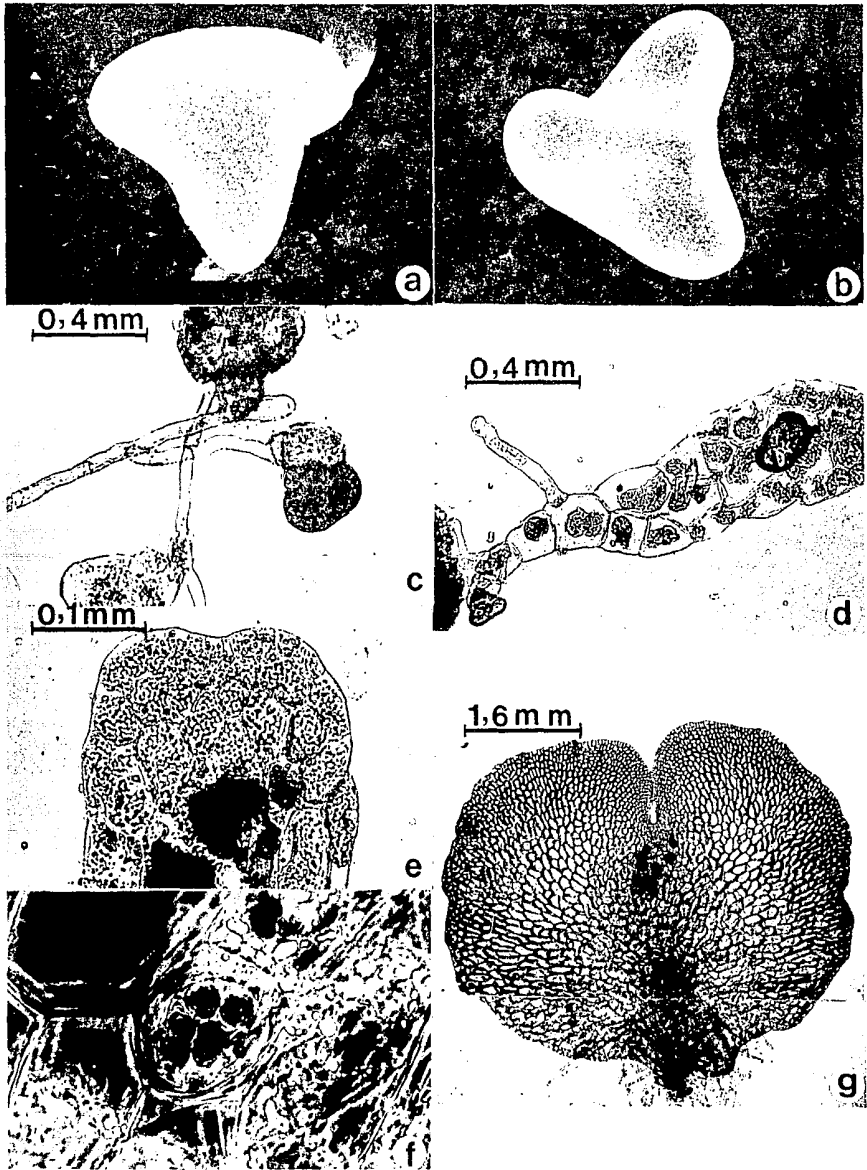


Lámina 28

LAMINA 29.- *Nephelea mexicana* (Schlecht. & Cham.) Tryon
a. Anteridio a los 177 días; b. Anteridios a los 177 días; c.
Anteridio con anterozoides a los 177 días; d. Cuello de ar-
quegonio a los 197 días; e. Tricomas unicelulares capitados
del margen del gametofito de 210 días; f. Gametofito adulto
con tricomas marginales de 210 días.

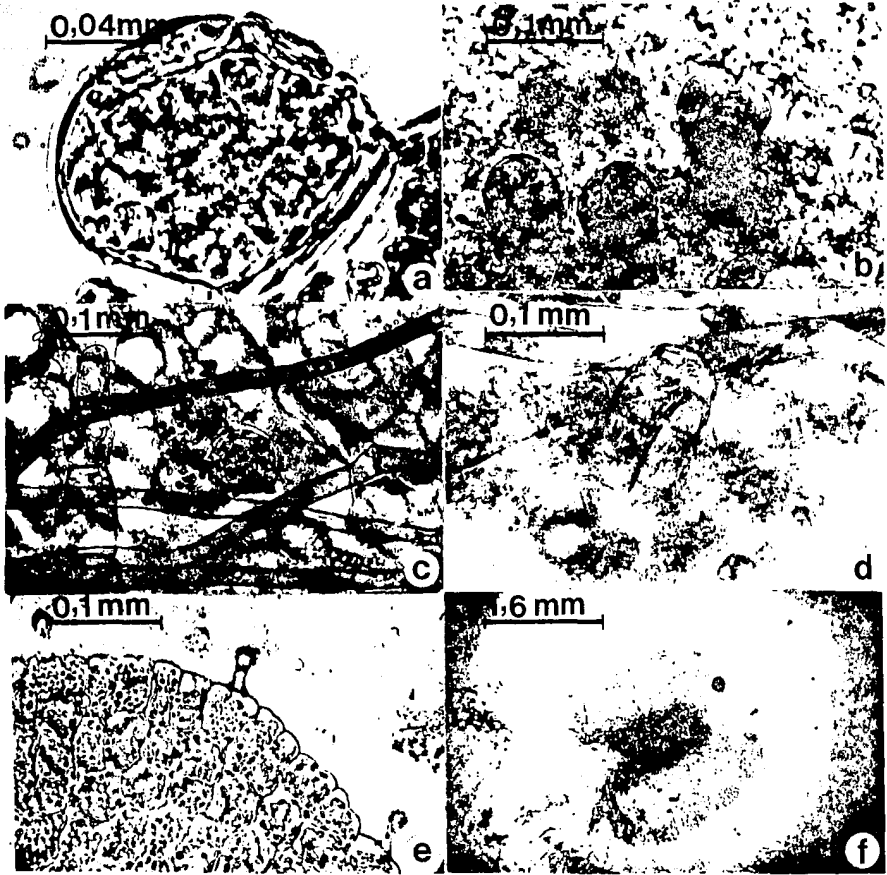


Lámina 29

metofito lo que indica posibilidad de autofecundación y abundantes rizoides unicelulares (Lám. 27 F). A los 177 días se observaron anteridios formados por 3 células, una basal, una anular y una opercular (Láms. 27 G ; 28 f y 29 a, b, c); los 197 días se observaron bocas de arquegonios (Lám. 27 H) y cuellos de arquegonios (Lám. 29 d). A los 210 días el margen del gametofito adulto presenta tricomas unicelulares capitados como se observa en (Láms. 27 I y 29 e, f).

La especie es bisexuada y protándrica, no se observaron esporofitos, a pesar de que los cultivos se mantuvieron más de un año. Las observaciones corresponden a un periodo de 7 meses.

Nephelea polystichoides (Christ) Tryon

Espora trilete (Lám. 30 A) , el periodo de latencia es de 30 días, apareciendo la célula rizoidal y la célula protálica (Lám. 30 B) siguiendo el patrón típico tipo Cyathea ; el desarrollo unidimensional tiene lugar por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando fases filamentosas de 4 - 5 células (Láms. 30 C, D y 31 c, d) a los 58 días; la célula apical del filamento comienza a sufrir divisiones en diversos planos iniciándose así el desarrollo de las fases laminares (Láms. 30 E y 31 e) a los 79 días, durante el desarrollo de estas fases se diferencia una célula meristemática obcónica apical (Láms. 30 F y 31 f) a los 116 días; a la misma edad otras fases presentan ya un meristemo pluricelular bien diferenciado (Lám. 31 h) de posición central, correspondiendo su desarrollo protálico al tipo Adiantum. A los 180 días se observó un gameto-

LAMINA 30.- *Nephelea polystichoides* (Christ) Tryon
A. Espora; B. Inicios de germinación de 30 días; C - D. Fases
filamentosas de 58 días; E. Fase laminar de 79 días; F. Zona
meristemática con la célula meristemática en forma de cuña de
116 días; G. Gametofito estéril de 180 días; H. Tricoma capi-
tado marginal de 200 días. (Véase apéndice para la localiza-
ción de las muestras de respaldo.)

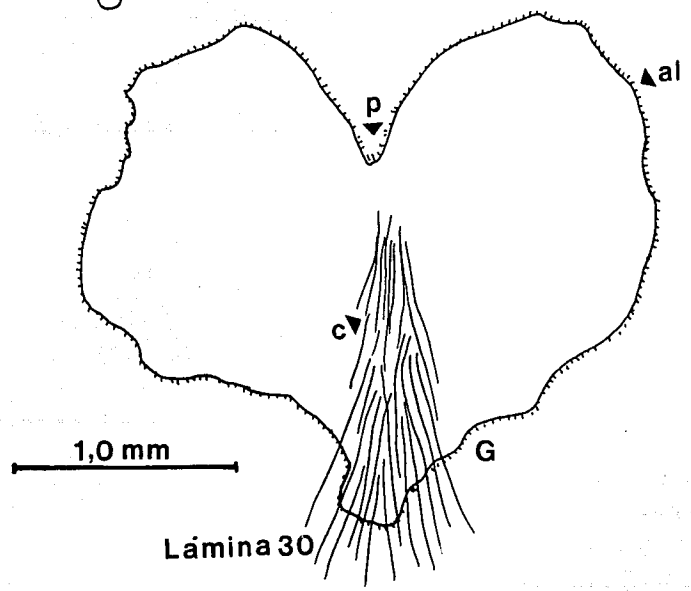
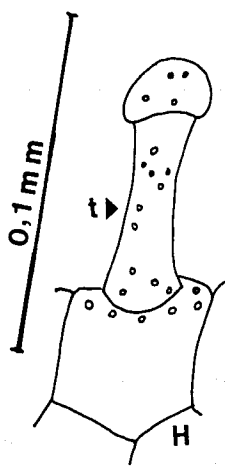
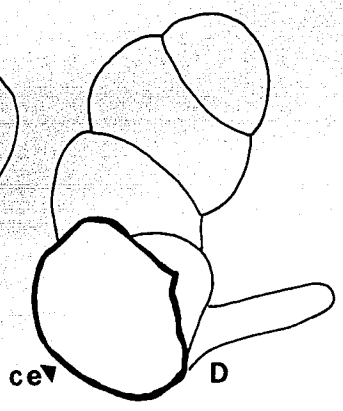
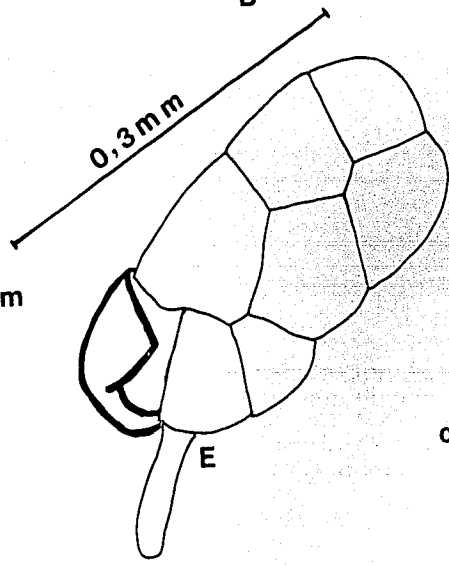
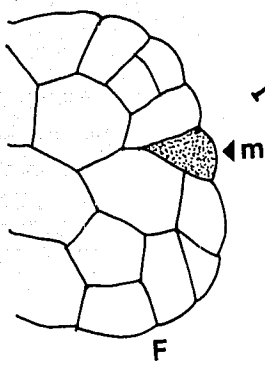
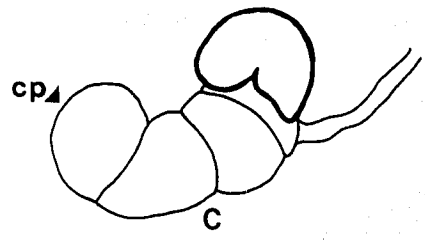
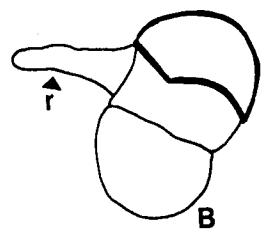
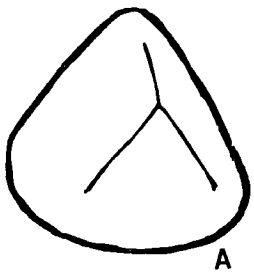


Lámina 30

LAMINA 31.- Nephelea polystichoides (Christ) Tryon
a-b. Esporas; c-d. Fases filamentosas de 58 días; e. Fase laminar de 79 días; f-g. Fases laminares de 116 días; h. Gametofito bidimensional estéril a los 116 días.

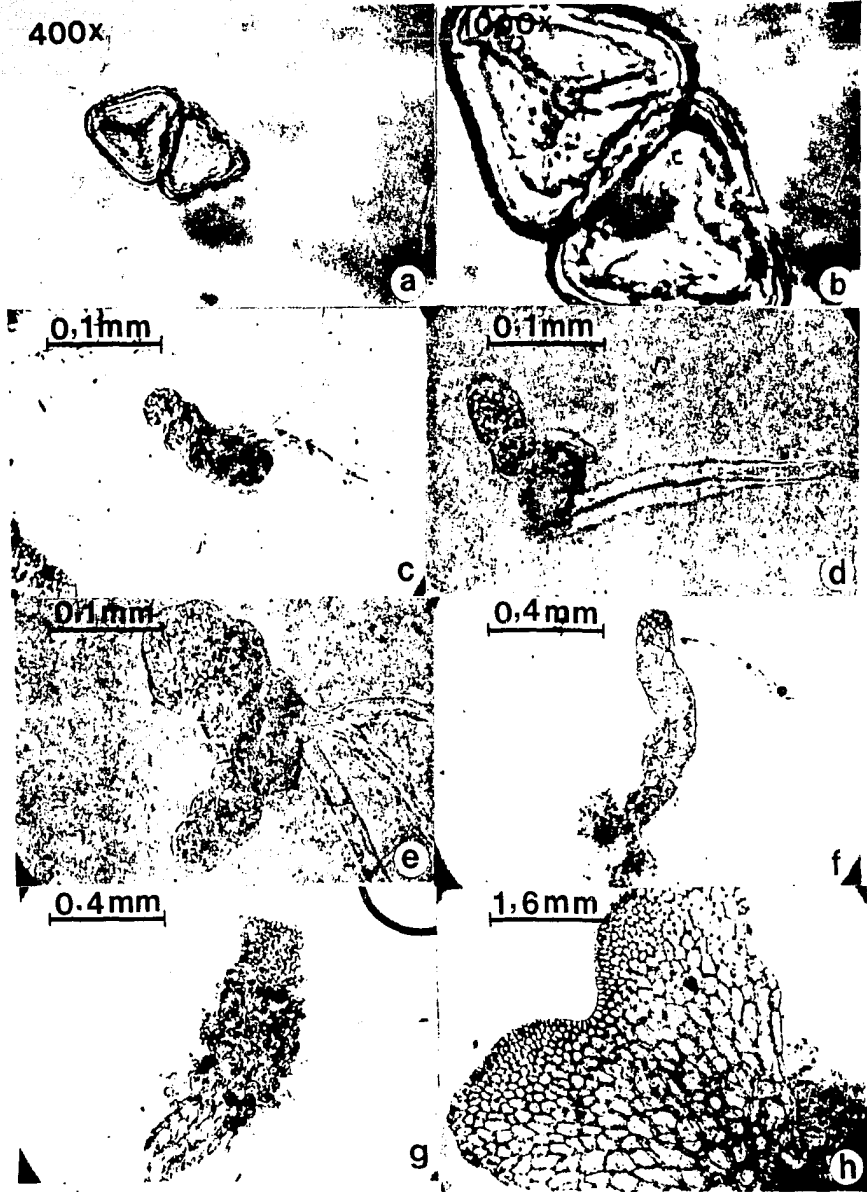


Lámina 31

LAMINA 32.- Nephelea polystichoides (Christ) Tryon

a. Células vegetativas del gametofito de 116 días; b. Fase laminar de 116 días; c. Meristemo pluricelular de 180 días; d. Tricomas unicelulares capitados marginales de 200 días; e. Gametofito laminar estéril de 200 días; f. Acercamiento del gametofito de 200 días, nótese los tricomas capitados marginales.

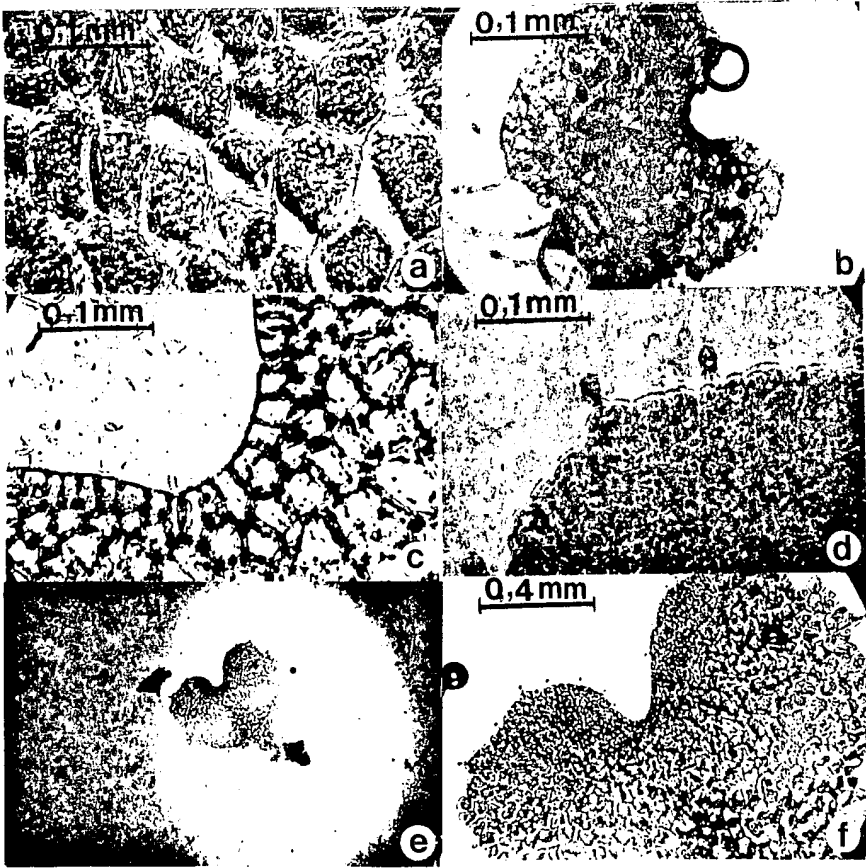


Lámina 32

fito vegetativo cordiforme, de alas isodiamétricas anchas, con un meristemo pluricelular central y numerosos rizoides unicelulares, el gametofito es piloso y presenta tricomas unicelulares capitados, con cloroplastos distribuidos en el margen (Lâms. 30 H y 32 d, e, f).

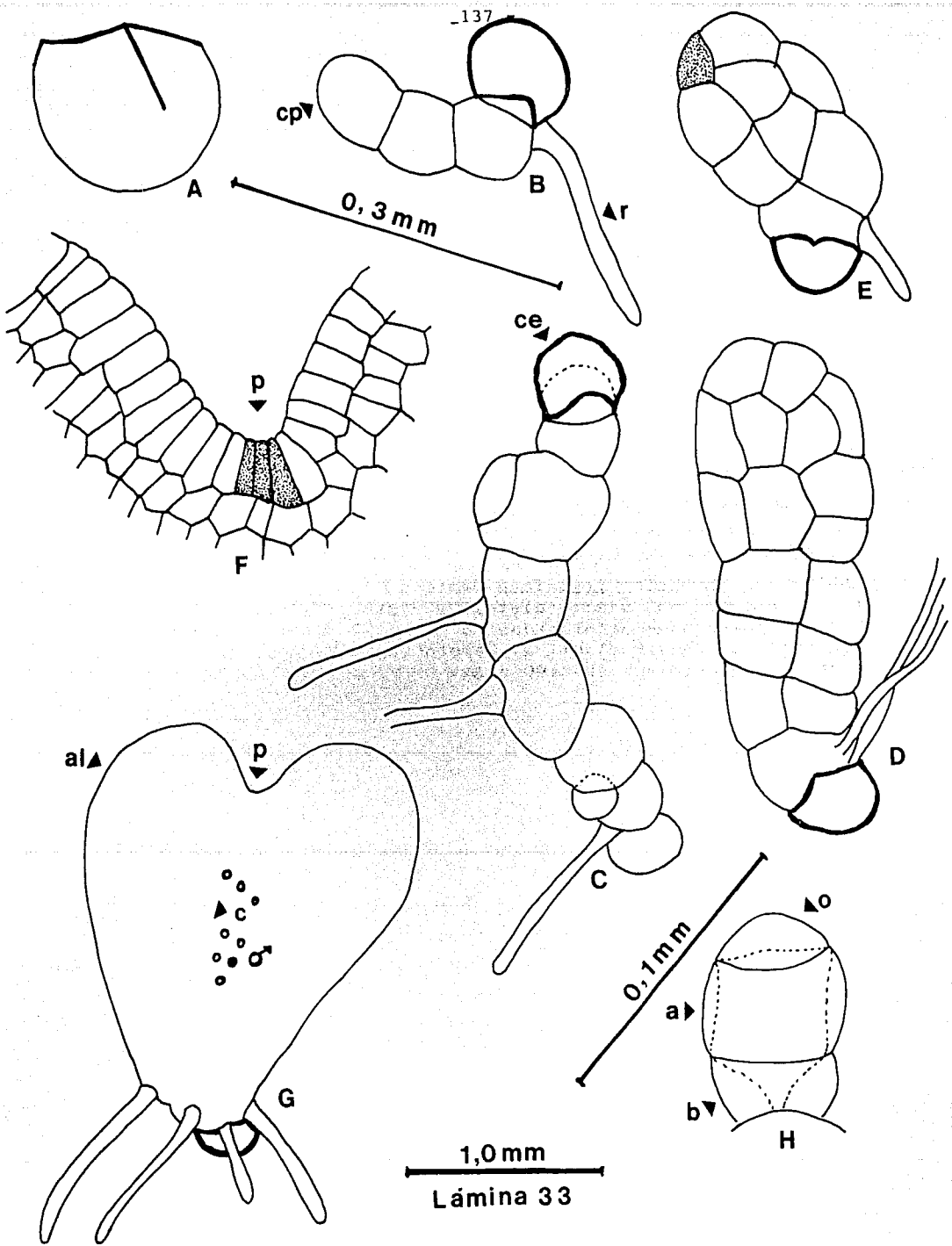
No se observaron el desarrollo y diferenciación de gametangios, ni esporofitos, a pesar que los cultivos se mantuvieron más de un año. Las observaciones corresponden a un período de 6 meses con 20 días.

Nephelea tryoniana Gastony

Esta especie presenta esporas de ornamentación muy delicada (Lâms. 33 A y 34 a, b). Su período de latencia es de 27 días, iniciándose la germinación con la aparición de la primera célula rizoidal y la primera protálica siguiendo el típico patrón de germinación tipo Cyathea, en algunas ocasiones podemos observar gametofitos jóvenes creciendo amontonados por la cercanías de las esporas (Lâm. 34 c). La fase filamentosa se presenta a los 42 días, por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formándonos fases de 8 células; por divisiones en diversos planos se inicia el desarrollo de la fase laminar a los 68 días (Lâm. 33 E); en una fase subsecuente del desarrollo se presenta en la parte apical y central una célula meristemática obcónica (Lâm. 33 D) que se diferencia en un meristemo pluricelular (Lâms. 33 F y 34 d) a los 128 días, siguiendo el patrón tipo Adiantum de desarrollo protálico; a los 190 días tenemos un gametofito cordiforme, con un meristemo pluricelular central, liso, alas isodiamétricas y un cojinete en el cual se forman los anteridios (Lâm. 33 G) formados por 3

LAMINA 33.- Nephelea tryoniana Gastony

A. Espora en vista ecuatorial; B. Fase filamentosa de 27 días; C. Fase filamentosa de 42 días; D-E. Fases laminares de 68 a 70 días; F. Meristemo pluricelular de 128 días; G. Gametofito con anteridios a los 190 días, H. Anteridio a los 190 días. R.R. & B.P.G. 1087-80, 1094-80 y 1175 MEXU, UAMIZ.



LAMINA 34.- Nephelea tryoniana Gastony

a - b. Esporas en vista distal y vista proximal 1500 X; c. Fases filamentosas amontonadas a los 27 días; d. Meristemo pluricelular de 128 días; e. Gametofito bidimensional de 128 días; f. Anteridio a los 190 días.

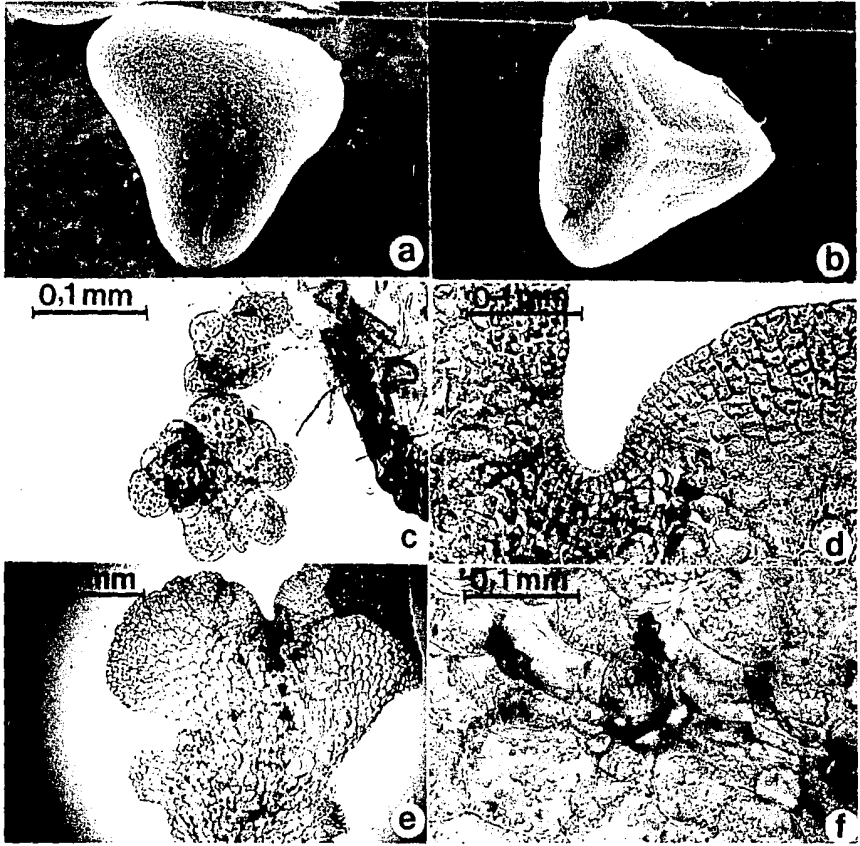


Lámina 34

células, una basal, una anular y una opercular (Láms. 33 H y 34 f), a los 190 días.

No se desarrollaron esporofitos, a pesar de que los cultivos se mantuvieron por más de un año. Las observaciones corresponden a 6 meses con 10 días.

Sphaeropteris brunei (Christ) Tryon

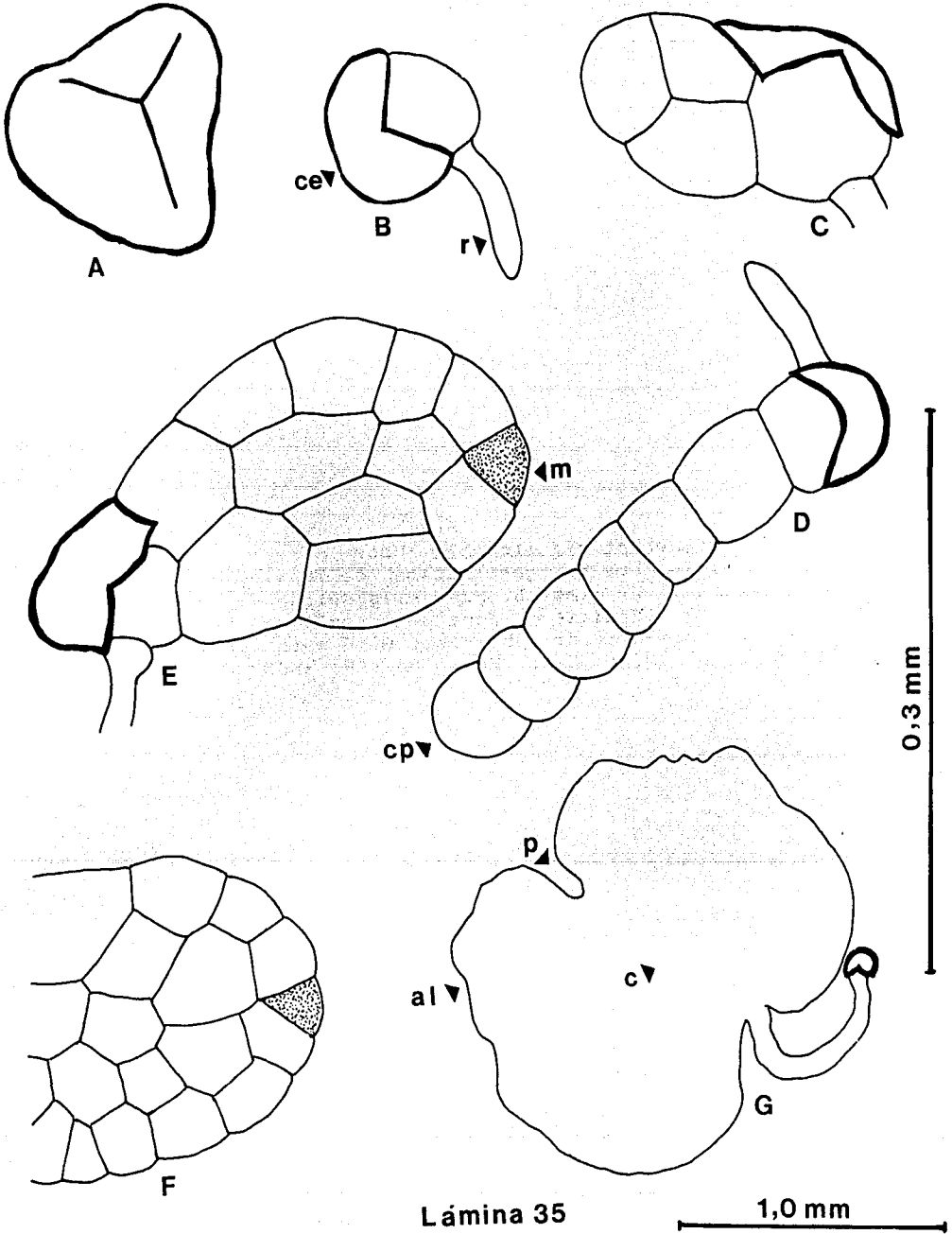
Esta especie fue recolectada en 3 localidades distintas de Costa Rica, sin embargo las esporas no fueron viables, pues se hicieron 4 pruebas de germinación en Costa Rica y no obtuvimos germinación, se volvieron a repetir pruebas de germinación en México y tampoco obtuvimos éxito. Se mantuvieron los cultivos con una duración de 12- 24 meses, esporas de morfología normal.

Sphaeropteris elongata (Hook.) Tryon

Las esporas son de paredes lisas (Láms. 35 A y 36 a- b), el periodo de latencia es de 20 días, la primera división de la espora es ecuatorial, apareciendo como inicios de germinación la primera célula rizoidal lateralmente y la primera célula protálica (Lám. 35 B), este tipo corresponde al tipo Cyathea; la segunda división en la célula inicial protálica es perpendicular a la primera división (Lám. 35 C) en algunos casos a los 29 días y las divisiones subsecuentes son paralelas al plano ecuatorial de la espora iniciándose el crecimiento unidimensional, formando fases filamentosas de 7 células vegetativas a los 49 días (Láms. 35 D y 36 c-d) se forman los rizoides hialinos tan largos como el cuerpo del gametofito; en una fase subsecuente la célula protálica distal sufre

LAMINA 35.- Sphaeropteris elongata (Hook.) Tryon

A. Espora; B. Inicios de germinación de 20 días; C. Inicios de germinación de 29 días; D. Fase filamentosa de 49 días; E. Fase laminar de 105 días; F. Zona meristemática con la célula meristemática obcónica de 105 días; G. Gametofito vegetativo de 145 días. B.P.G. & C.W. 249, BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL.



LAMINA 36.- Sphaeropteris elongata (Hook.) Tryon
a-b. Esporas; c-d. Fase filamentosa e inicios de la bidimensional de 49 días; e. Fase laminar de 105 días; f. Zona meristemática de 105 días; g. Zona meristemática con el meristemo pluricelular de 145 días; h. Gametofito cordiforme estéril de 145 días.

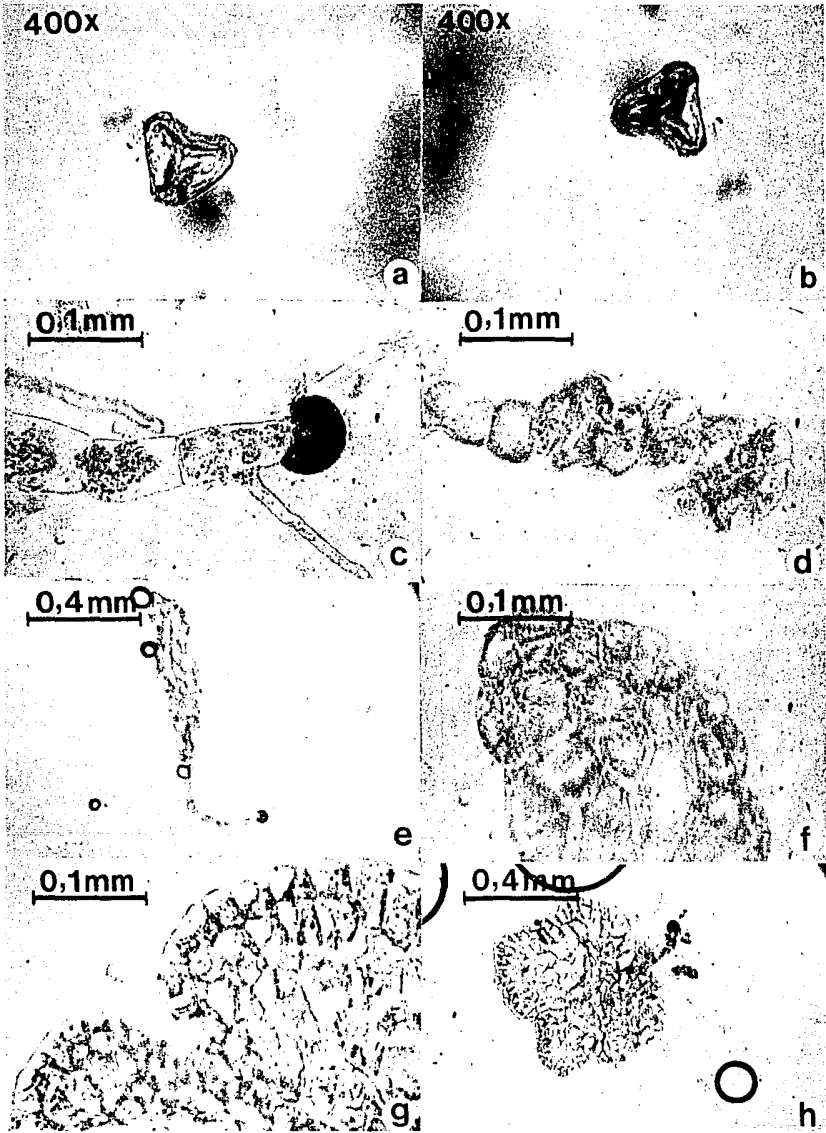


Lámina 36

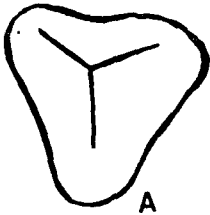
divisiones en diversos planos y se inicia el desarrollo de la fase laminar o bidimensional (Lâms. 35 E y 36 e) a los 105 días; a esta edad una célula se comienza a diferenciar como una célula meristemática obcónica (Lâms. 35 E-F y 36 f) a los 105 días; en etapas subsecuentes de desarrollo esta célula meristemática obcónica sufre divisiones anticlinales y se diferencia en un meristemo pluricelular (Lâms. 35 G y 36 g) a los 145 días, por lo que el tipo de desarrollo protálico es *Adiantum*; el gametofito formado es cordiforme con un meristemo pluricelular central, con alas más o menos isodiamétricas, de márgenes ondulados y con un cojinete bien desarrollado a los 145 días (Lâms. 35 G y 36 h), y carece de tricomas.

No obtuvimos gametangios, ni esporofitos, el gametofito se mantuvo en estado vegetativo; los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses. Las observaciones corresponden a un periodo de 4 meses con 25 días.

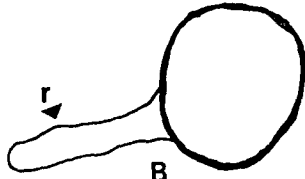
Sphaeropteris horrida (Liebm.) Tryon

Las esporas de esta especie son de ornamentación muy fina y delicada (Lâms. 37 A y 38 a-b). El periodo de latencia es de 15-20 días, iniciándose la germinación con la aparición clara de la primera célula rizoidal (Lâms. 37 B y 38 c) seguida de la célula protálica correspondiendo con el tipo *Cyathea*; el crecimiento filamentos o unidimensional se observó a partir de los 50 días formándose fases de 2-8 células (Lâms. 37 C-D y 38 d-e) vegetativas que se forman por la aparición de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora, los rizoides son unicelulares, son más largos que el cuerpo del gametofito y presentan en la parte apical cloroplastos agrupados; en una fase subsecuente de desarrollo la

LAMINA 37.- Sphaeropteris horrida (Liebm.) Tryon
A. Espora; B. Inicios de germinación de 15-20 días; C-D. Fases filamentosas de 50 días; E. Zona meristemática con la célula meristemática obcónica de 80 días; F. Gametofito espatulado con anteridios a los 165 días; G-H. Anteridios a los 165 días. B.P.G. & L.D.G. 674, CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ.

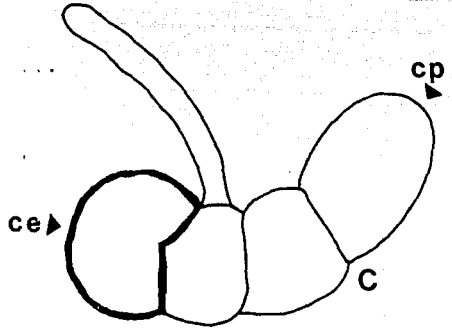


A

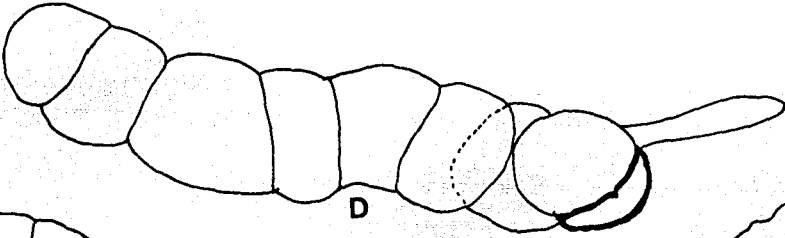


B

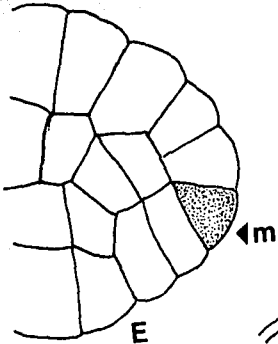
1.0 mm



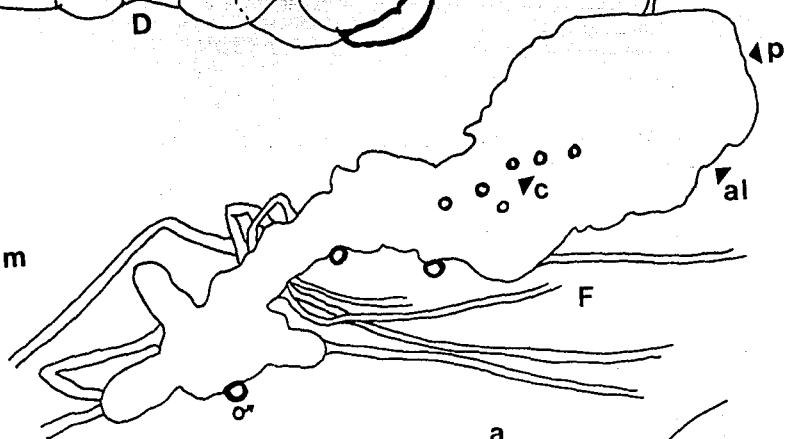
C



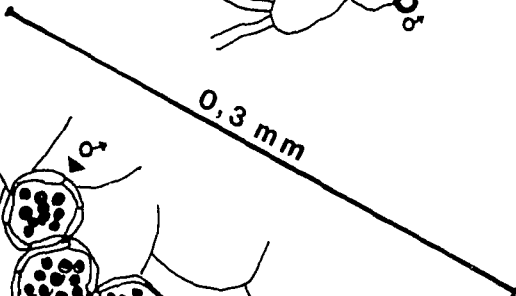
D



E

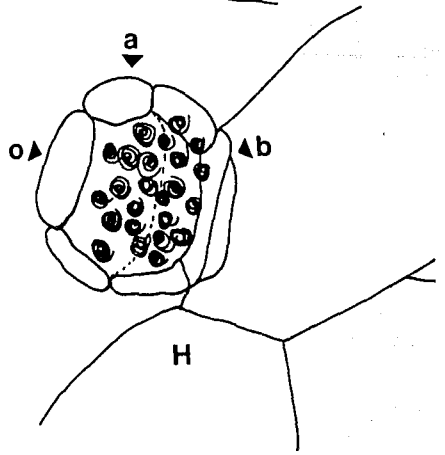


F



G

0,3 mm



H

Lámina 37

0,1 mm

LAMINA 38.- Sphaeropteris horrida (Liebm.) Tryon

a-b. Cara distal y cara proximal de la espora 1500 X; c. Inicios de germinación de 15-20 días; d-e. Fases filamentosas de 50 días; f. Zona meristemática de 80 días; g. Fase laminar de 165 días; h. Zona meristemática con el meristemo pluricelular de 165 días; i-j. Anteridios a los 165 días.

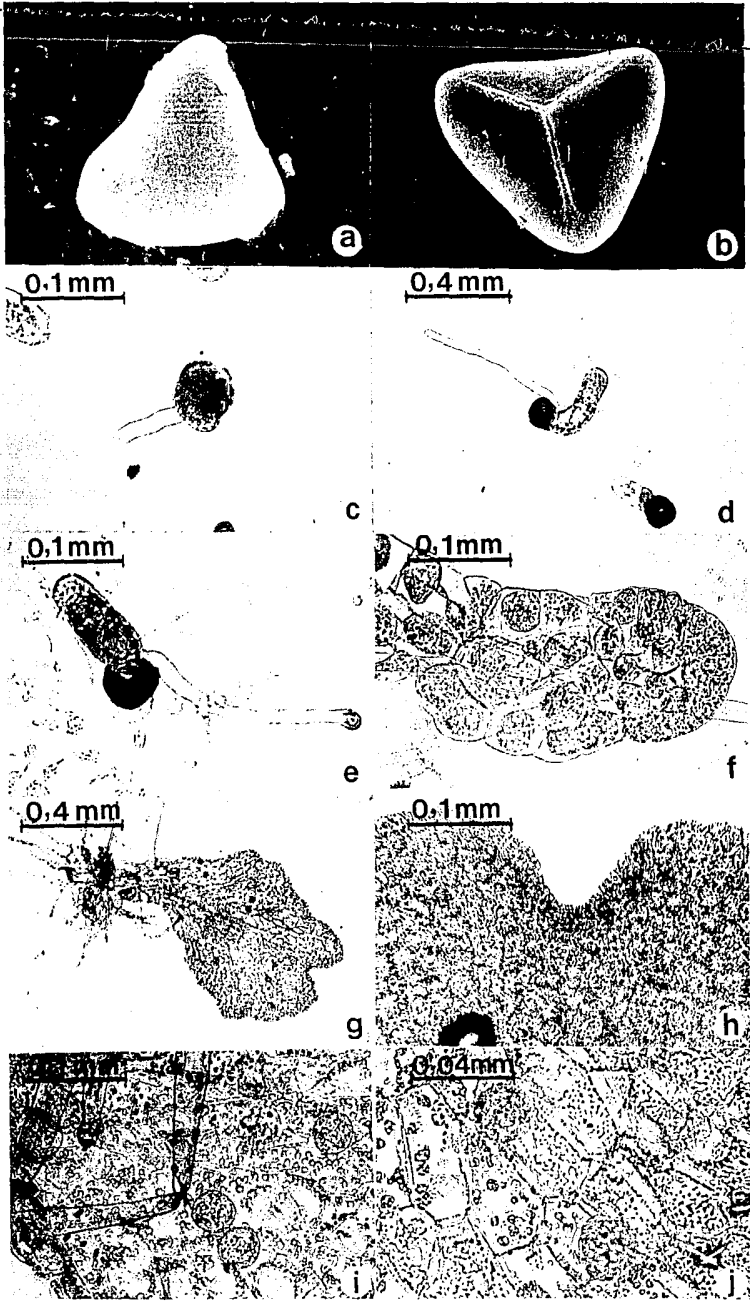


Lámina 38

célula distal del gametofito filamentososufre divisiones en ~~diversos planos iniciándose el desarrollo de la fase laminar~~ a los 80 días, en estas fases se comienza a diferenciar la célula meristemática obcónica (Láms. 37 E y 38 f), dicha célula comienza a dividirse anticlinalmente diferenciándose en un meristemo pluricelular, correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico; a los 165 días de edad se observa un gametofito cordiforme-espátulado a espátulado con un meristemo pluricelular bien diferenciado de posición central, alas asimétricas (Láms. 37 F y 38 g), margen ondulado, sin tricomas y con anteridios distribuidos en el cojinete y marginalmente; los anteridios (Láms. 37 G-H y 38 i-j) presentan 5 células típicas de los helechos leptosporangiados, siendo 2 basales, 2 anulares y una opercular.

No obtuvimos esporofitos, los cultivos se mantuvieron por 12-24 meses. Las observaciones corresponden a un periodo de 5 meses y 15 días.

Sphaeropteris myosuroides (Liebm.) Tryon

Se tomaron esporas de ejemplares de herbario depositados en MEXU (Mickel 6505 y Hallberg 1689) del 12 de julio de 1972 y se pusieron a germinar, nunca obtuvimos germinación, a pesar de mantenerse los cultivos durante 1-2 años y en observación frecuente, probablemente las esporas ya no eran viables. Esta especie nunca fué recolectada en el campo para propósitos de este trabajo.

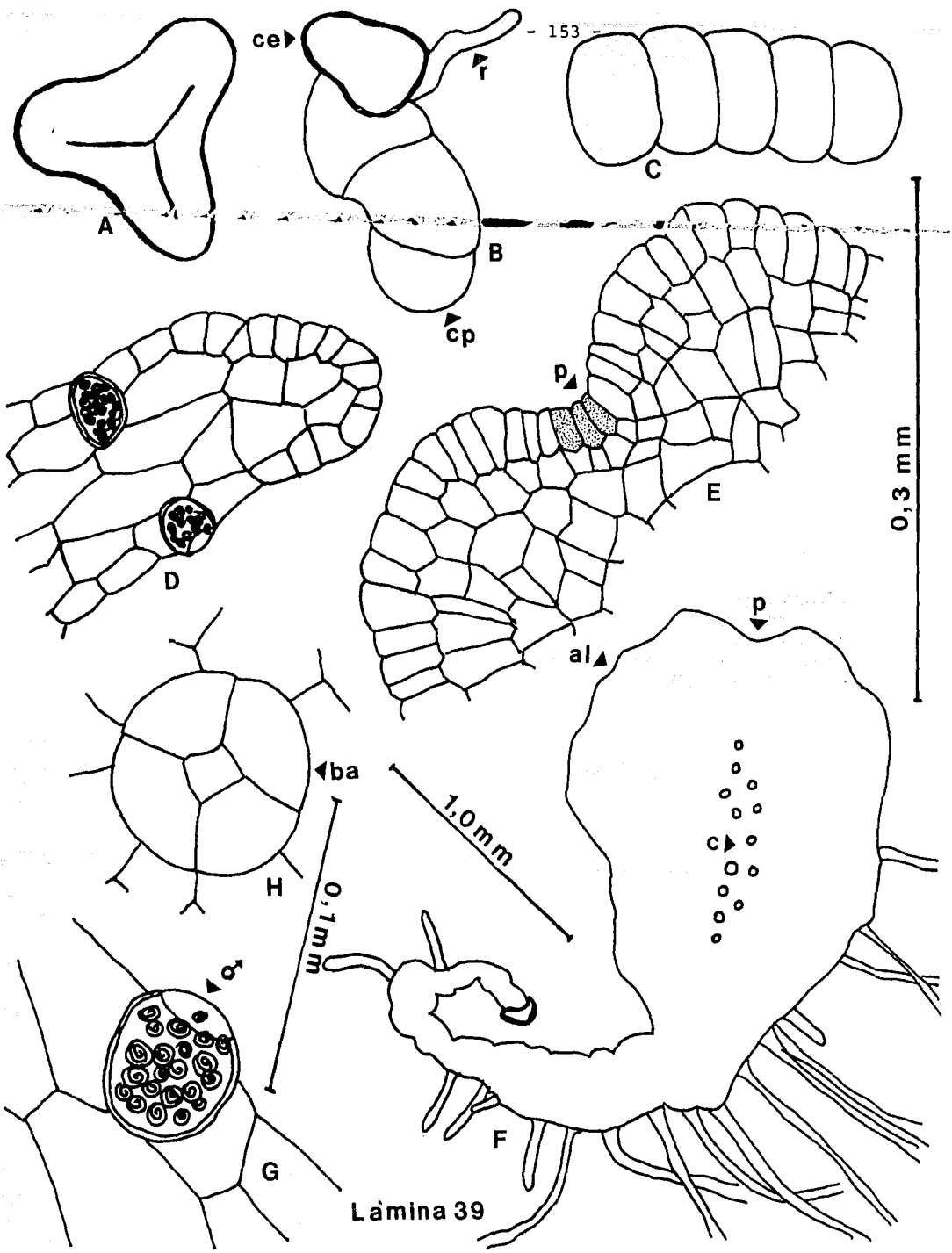
Trichipteris bicrenata (Liebm.) Tryon

Las esporas de esta especie son de ornamentación fina

(Lâms. 39 A y 40 a-b); el periodo de latencia es de 24 a 30 días, apareciendo la primera célula rizoidal y la primera célula protálica, y corresponde al tipo *Cyathea*; se observaron fases filamentosas de 3 a 5 células, a esa misma edad en algunas de ellas no se conserva la cubierta de la espora ni aparecen rizoides (Lâms. 39 B-C y 40 c); en una fase subsecuente la célula apical del filamento sufre divisiones en diversos planos iniciándose la formación de la fase laminar a los 62 días (Lâm. 39 D) la cual presenta anteridios desarrollados precozmente, en esta fase se comienza a diferenciar la célula meristemática obcónica (Lâms. 39 D y 40 d); dicha célula en etapas subsecuentes sufre divisiones anticlinales y se diferencia en un meristemo pluricelular, correspondiendo al tipo *Adiantum* de desarrollo protálico, el cual ocupa una posición central (Lâm. 39 E) a los 122 días, en algunas ocasiones en esta fase se desarrollan crecimientos vegetativos (Lâm. 40 f); el gametofito formado es espatulado con un meristemo pluricelular en la muesca, 2 alas más o menos isodiamétricas, en el cojinete se forman anteridios, y carece de tricomas a los 182 días (Lâm. 39 F), a esa misma edad se observan anteridios que aparentemente presentan 3 células, una basal, una anular y una opercular (Lâms. 39 G; 40 g-h y 41 a, b-c), los cuales se distribuyen tanto en el cojinete como en el margen del gametofito; a los 200 días se observa bocas y cuellos de arquegonios orientados hacia la parte basal del gametofito lo que podría sugerir probablemente autofecundación (Lâms. 39 H y 41 d-e-f).

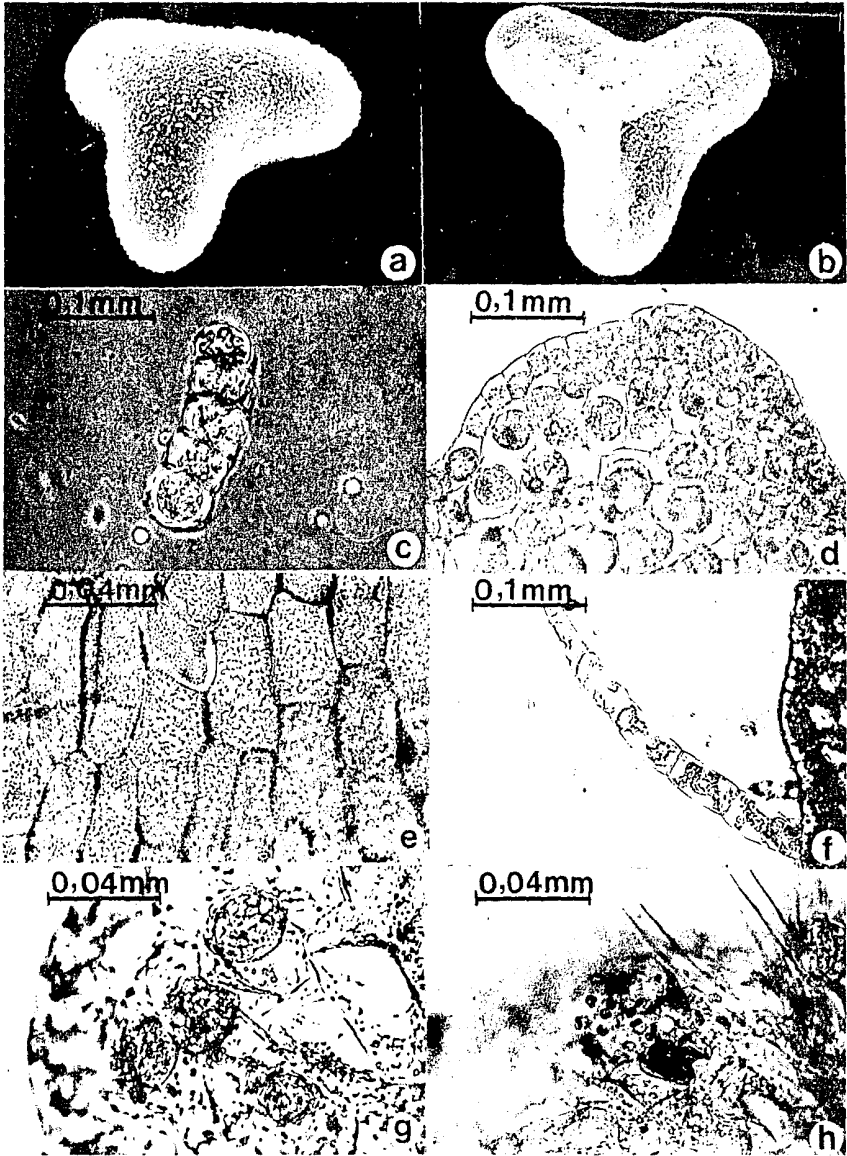
No obtuvimos esporofitos, los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses. Las observaciones corresponden a un periodo de 6 meses con 20 días.

LAMINA 39.- Trichipteris bicrenata (Liebm.) Tryon
A. Espora; B-C. Fases filamentosas de 24 a 30 días; D. Zona
meristemática con anteridios marginales a los 62 días; E. Zona
meristemática con meristemo pluricelular a los 122 días;
F. Gametofito cordiforme espatulado de 182 días; G. Anteridio
a los 182 días; H. Boca de arqueonio a los 200 días, R.R. &
B.P.G. 991, MEXU, UAMIZ.



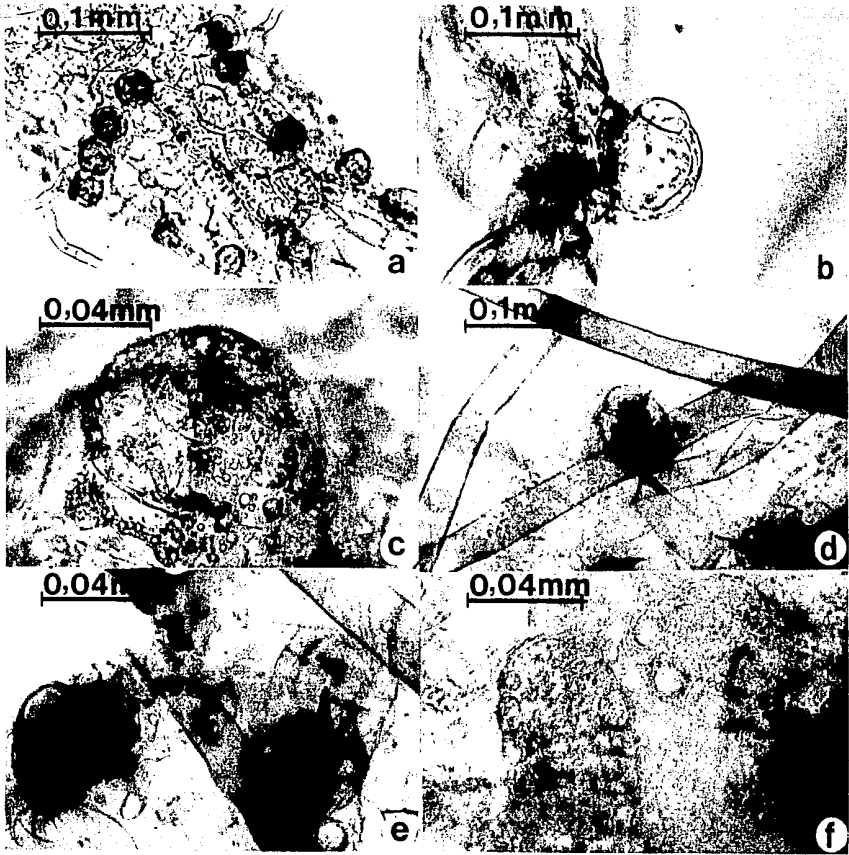
Lamina 39

LAMINA 40.- Trichipteris bicrenata (Liebm.) Tryon
a-b. Esporas 1500 X; c. Fase filamentosa de 24-30 días; d.
Zona meristemática de 62 días; e. Células vegetativas de 62
días; f. Crecimiento vegetativo de 62 días; g-h. Anteridios
con anterozoides a los 182 días.



Lamina 40

LAMINA 41.- *Trichipteris bicrenata* (Liebm.) Tryon
a, b, c. Anteridios a los 182 dias; d-e. Bocas de arqueogonios;
f. Cuellos de arquegonios a los 200 dias.



Lamina 41

Trichipteris costaricensis (Kuhn) Barr.

Esta especie fue recolectada en México solamente en el estado de Veracruz, B.P.G. & R.R. 855, las esporas nunca germinaron posiblemente por haber perdido su viabilidad; con esta muestra se hicieron varias siembras y resiembras y se mantuvieron por 12-24 meses y no se obtuvo germinación, esporas normales en su morfología.

Trichipteris mexicana (Mart.) Tryon

Esta especie tiene esporas triletes (Láms. 42 A y 43 a - b); el periodo de latencia es de 35 días, la germinación se inicia con la primera célula rizoidal de posición lateral y la célula protálica, correspondiendo al tipo Cyathea; el crecimiento filamentoso se desarrolla por la aparición de numerosas divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formándose fases filamentosas de 3-6 células (Láms. 42 B y 43 c) a los 35 días; la célula apical del filamento sufre divisiones en diversos planos diferenciándose la fase laminar a los 65 días (Láms. 42 C y 43 d) y se comienza a notar la diferenciación de la célula meristemática obcónica; dicha célula sufre divisiones anticlinales y se diferencia en un meristema pluricelular (Láms. 42 D y 43 e) a los 85 días, correspondiendo con el tipo Adiantum de desarrollo protálico; el gametofito con gametangios masculinos se observa a los 175 días, es espatulado-cordiforme con un meristema pluricelular central, alas isodiamétricas, un cojinete en donde se forman los anteridios (Lám. 42 E), los anteridios son del tipo común de los helechos leptosporangiados con 5 células, 2 basales, 2

LAMINA 42.- *Irichipteris mexicana* (Mart.) Tryon
A. Espora; B. Fase filamentosa de 35 días; C. Fase bidimensional con la célula meristemática obcónica de 65 días; D. Zona meristemática con meristemo pluricelular de 85 días; E. Gametofito espatulado de 175 días; F. Anteridio a los 175 días, R.R. 1352, UAMIZ.

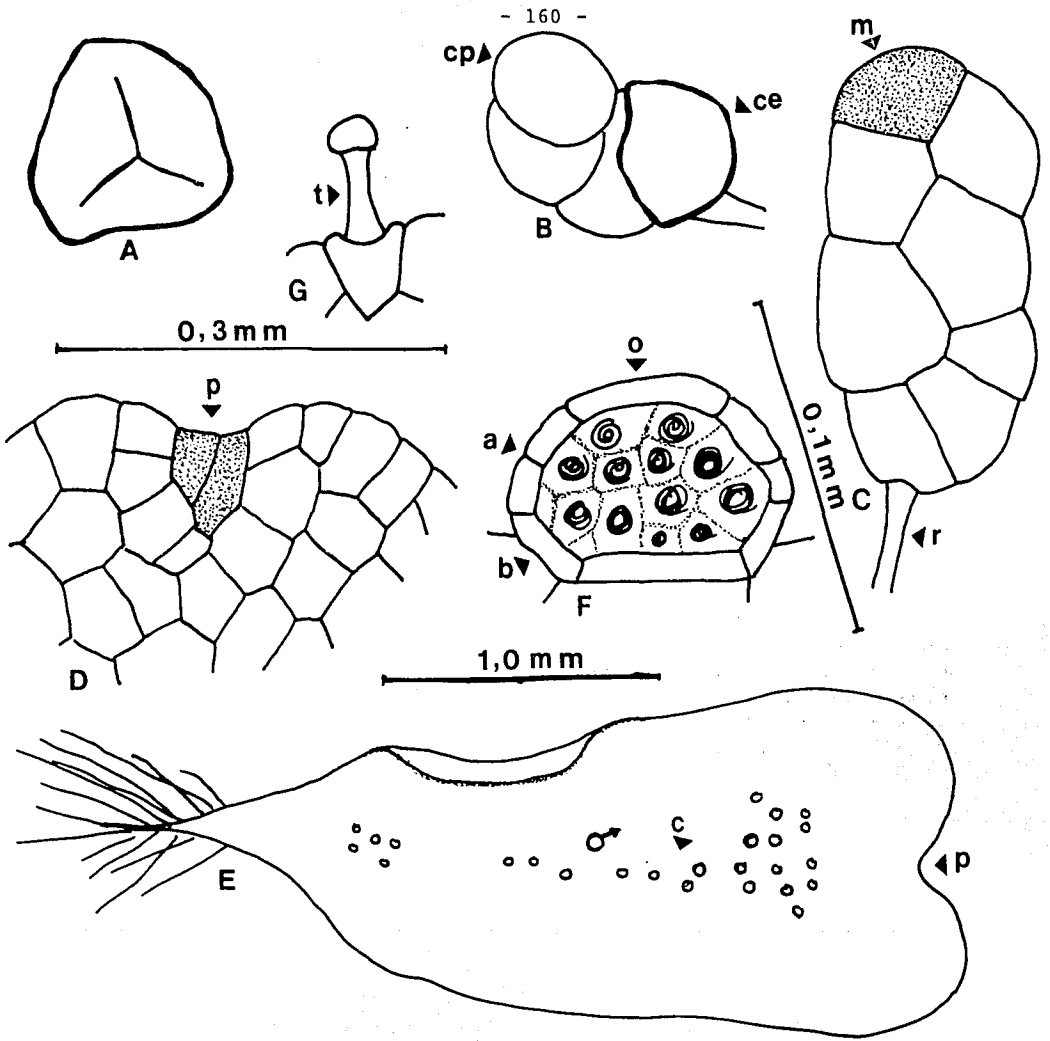


Lámina 42

LAMINA 43.- *Trichipteris mexicana* (Mart.) Tryon
a-b. Esporas; c. Fase filamentosa de 35 días; d. Fase laminar
de 65 días; e. Zona meristemática de 85 días; f. Margen con
tricoma unicelular capitado de 175 días; g-h. Anteridios a
los 175 días.

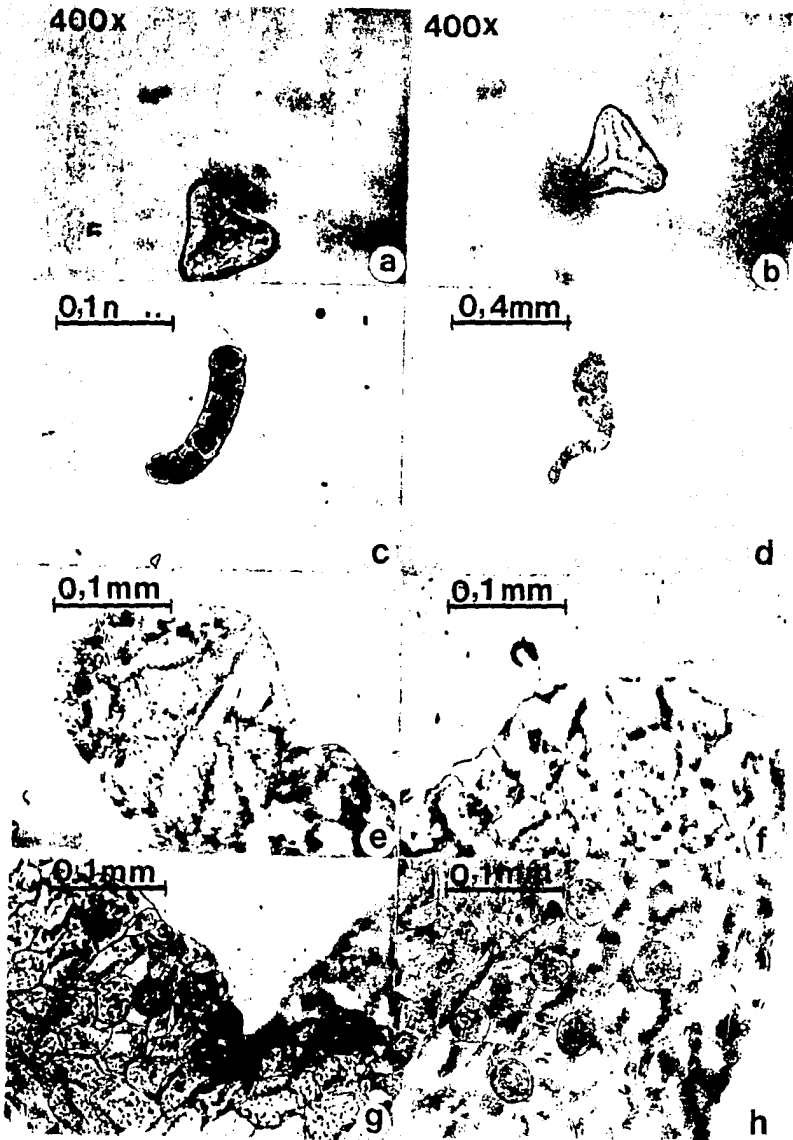


Lámina 43

anulares y una opercular elíptica se presentan a los 175 días (Lâms. 42 F y 43 g-h).

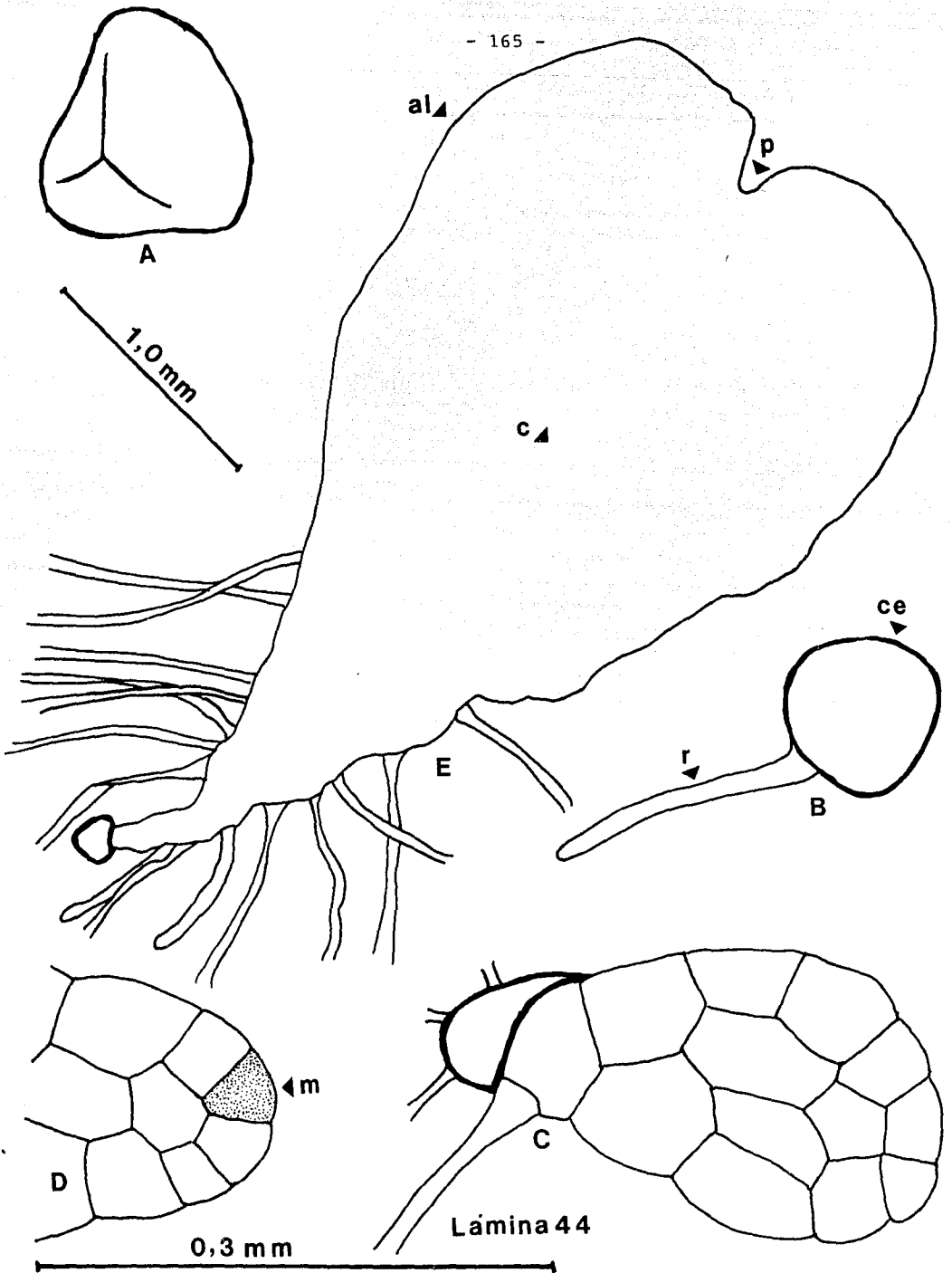
La especie tiene tricomas unicelulares capitados (Lâms. 42 G y 43 f) marginales, no se observaron arquegonios, ni esporofitos; los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses. Las observaciones corresponden a un periodo de 5 meses con 25 días.

Trichipteris microdonta (desv.) Tryon

Esta especie tiene esporas de ornamentación finamente equinada (Lâms. 44 A y 45 a-b); el periodo de latencia es de 20 días, iniciándose claramente con la aparición de la célula rizoidal (Lâms. 44 B y 45 c-d) de posición lateral, posteriormente se desarrollan las células protálicas correspondiendo al tipo Cyathea; el crecimiento filamentosos o unidimensional tiene lugar por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espóra formando fases filamentosas de 6-8 células (Lâm. 45 e-f), en muchas ocasiones estas fases se comienzan a ramificar (Lâm. 45 g); supongo que la célula apical sufre divisiones en varios planos y se inicia el desarrollo de la fase laminar a los 45 días, a esa edad se comienza a diferenciar una célula meristemática obcónica (Lâm. 44 D), la cual tiene divisiones anticlinales y se diferencia un gametofito vegetativo cordiforme-espátulado (Lâm. 44 E) con un meristemo pluricelular de posición central correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico, alas isodiamétricas, sin gametangios, ni tricomas, ni esporofitos a los 63 días.

Los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses y el desarrollo ya no avanzó. Las observaciones corresponden a un periodo

LAMINA 44.- Irichipteris microdonta (Desv.) Tryon
A. Espora; B. Inicios de germinación de 20 días; C. Fase laminar de 45 días; D. Zona meristemática con la célula meristemática obcónica de 45 días; E. Gametofito cordiforme de 64 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)



LAMINA 45.- Trichipteris microdonta (Desv.) Tryon
a-b. Esporas a 1500 X; c-d. Inicios de germinación de 20
días; e-f. Fases filamentosas de 45 días; g-h. Gametofitos
ramificados de 45 días.

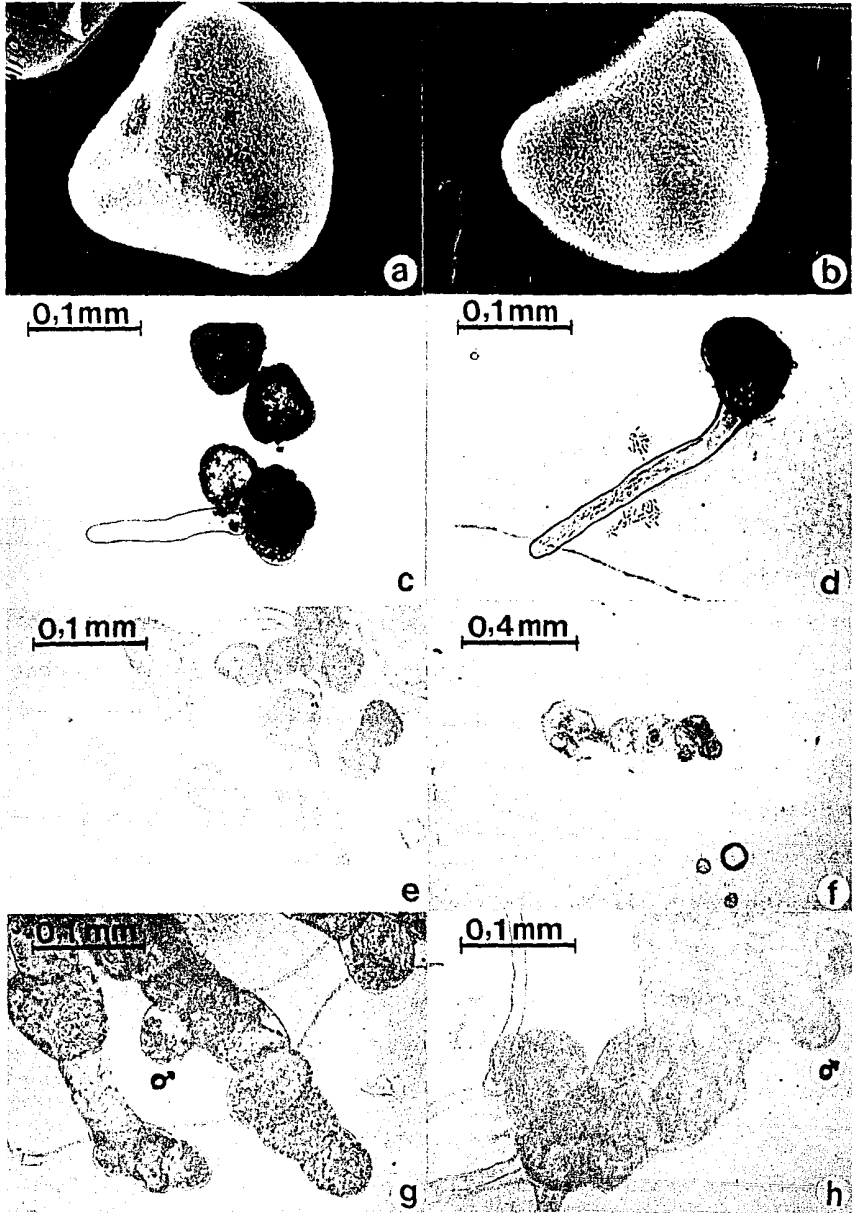


Lámina 4 5

de 2 meses con 3 días.

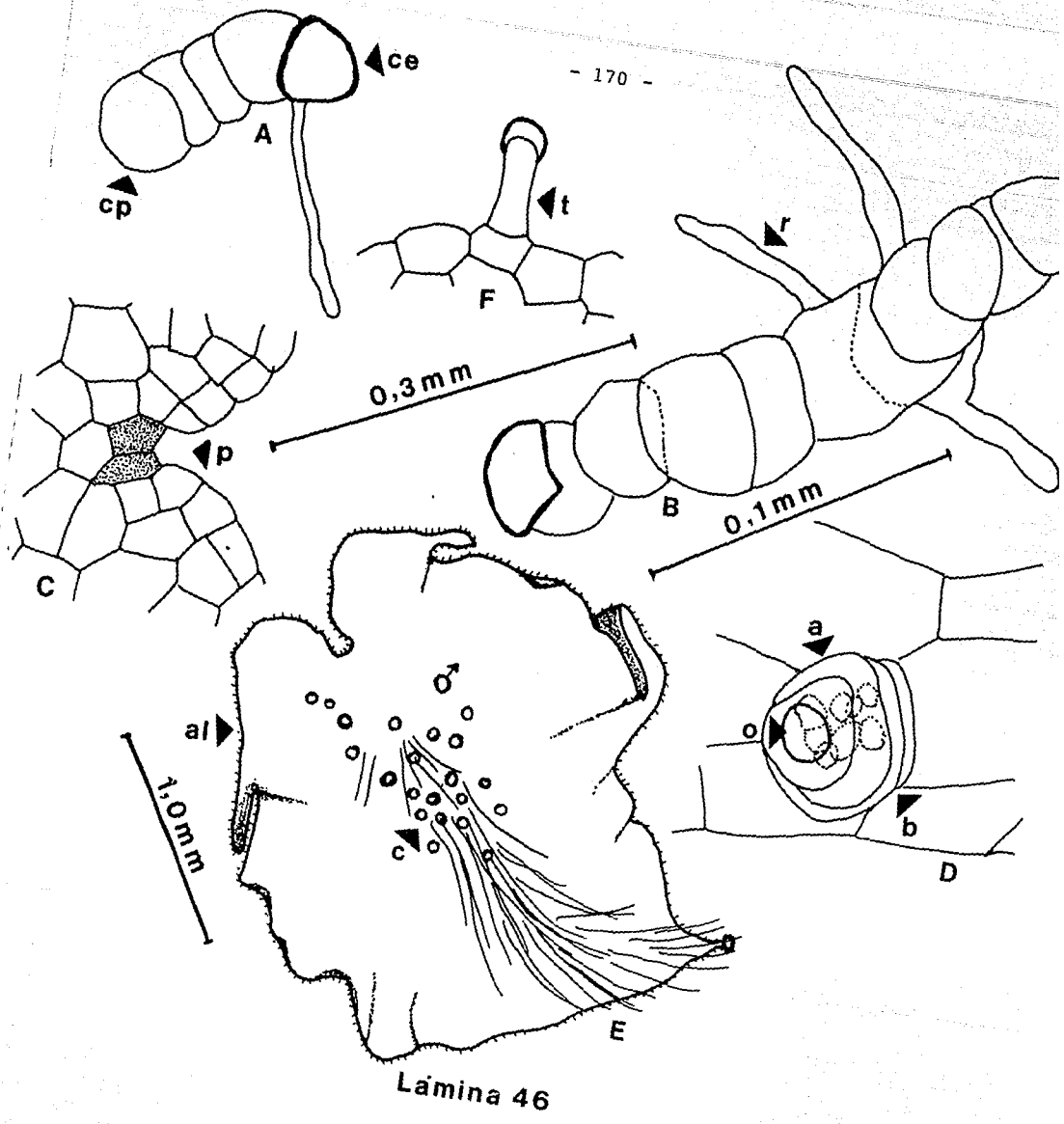
Trichipteris aff. pilosissima (Baker) Barr.

Esta especie presenta esporas triletas (Lám. 47 a-b); su periodo de latencia es de 27 días, formándose la célula rizoidal y la célula protálica, siguiendo el patrón tipo Cyathea; el crecimiento filamentosos se presenta por la aparición de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espóra formándose fases filamentosas de 5-10 células (Lám. 46 A-B) a los 27-92 días; como el desarrollo es asincrónico a los 92 días se observaron fases laminares (Lám. 47 C) a esa edad se comienza a diferenciar una célula meristemática obcónica la cual por una serie de divisiones anticlinales se diferencia en un meristemo pluricelular (Láms. 46 C y 47 d) correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico; a los 118 días se forman los anteridios tipo leptosporangiado, con 2 células basales, 2 anulares y 1 opercular (Láms. 46 D y 47 f); a los 130 días se forma un gametofito cordiforme con un meristemo pluricelular central, con alas isodiamétricas cortas y con un cojinete en el que se forman los anteridios, distribuidos entre los rizoides unicelulares, hialinos (Láms. 46 E y 47 d).

Es interesante mencionar que a los 130 días se desarrollan tricomas unicelulares capitados en el margen del gametofito, cuyo desarrollo es tardío (Láms. 46 F y 47 e).

No se observaron ni arquegonios, ni esporofitos, los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses. Las observaciones corresponden a un periodo de 4 meses con 10 días.

LAMINA 46.- Trichipteris aff. pilosissima (Baker) Barr.
A. Fase filamentosa de 27 días; B. Fase filamentosa de 11 células con 3 rizoides de 92 días; C. Zona meristemática de 108 días; D. Anteridio a los 118 días; E. Gametofito unisexuado a los 130 días; F. Tricoma capitado a los 130 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)



LAMINA 47.- Trichipteris aff. pilosissima (Baker) Barr.
a - b. Esporas; c. Fase laminar a los 92 días; d. Zona meristemática con el meristemo pluricelular ya definido a los 108 días; e. Tricomas unicelulares capitados a los 130 días; f. Anteridio operculado a los 118 días.

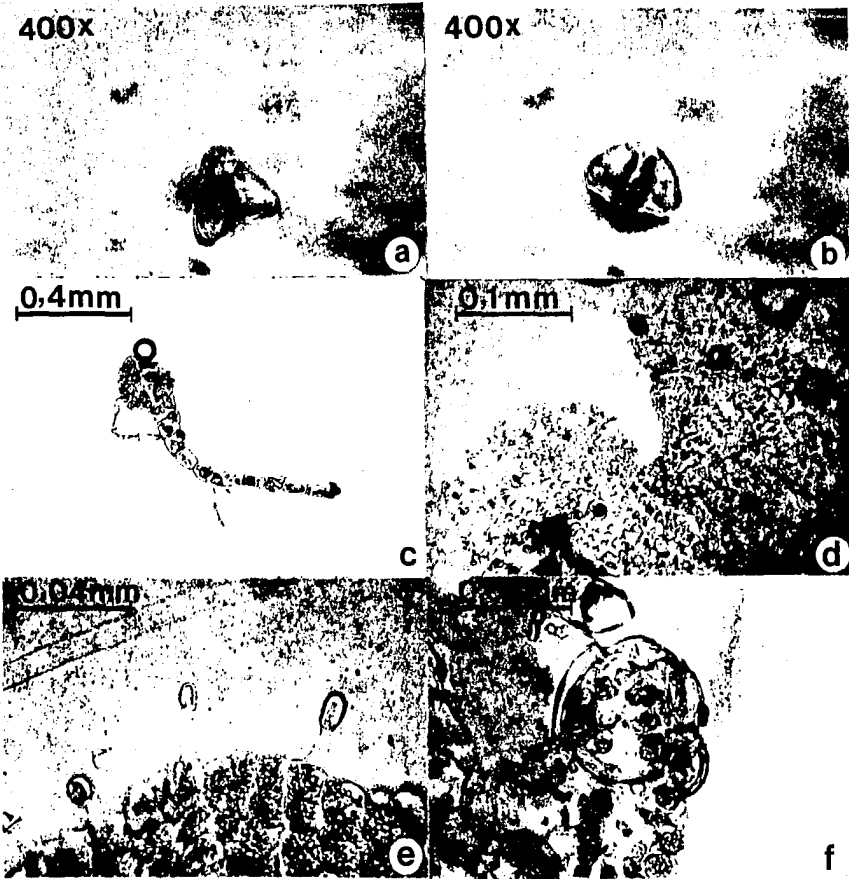


Lámina 47

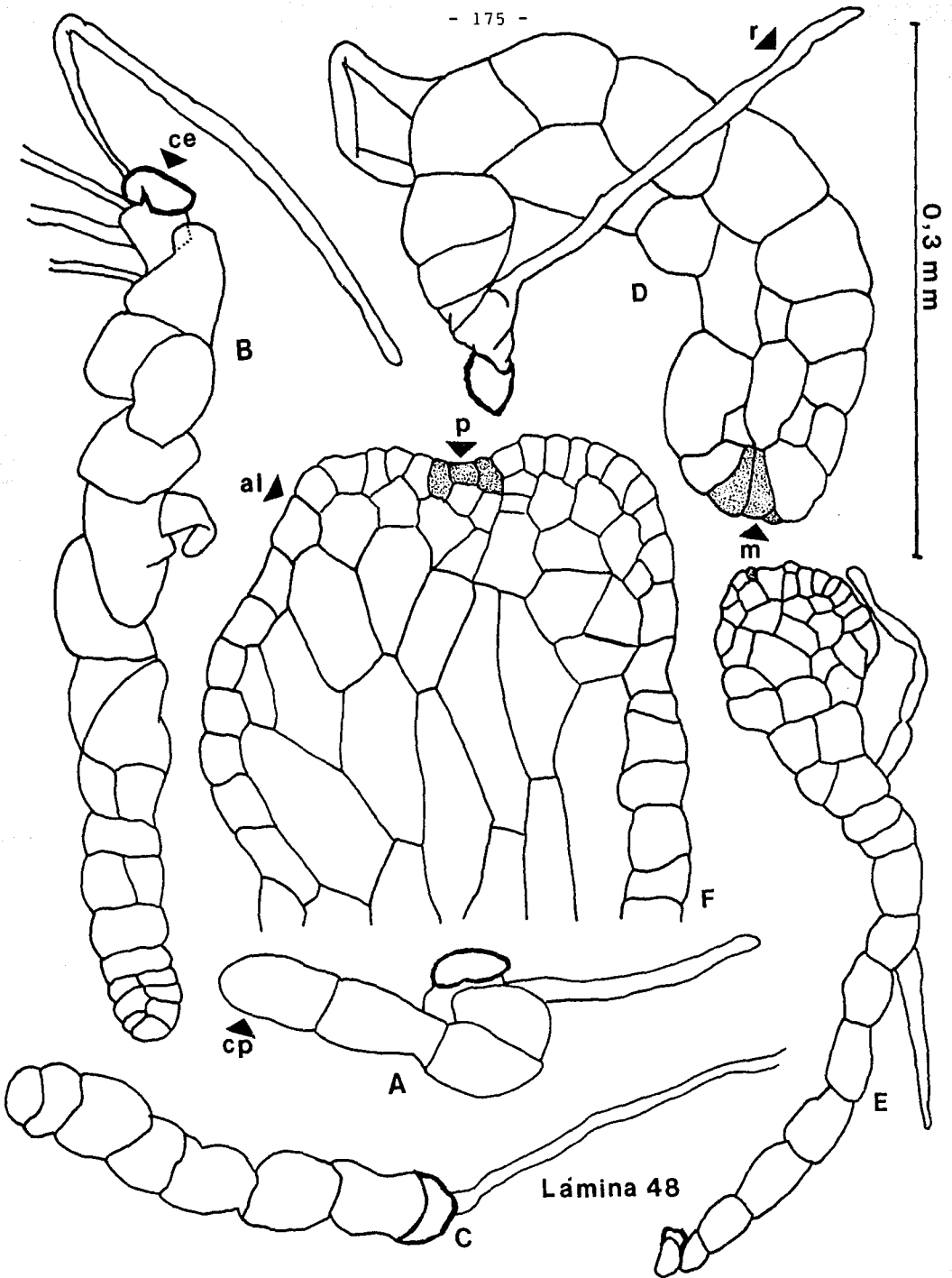
Trichipteria scabriuscula (Maxon) Tryon

Esta especie tiene esporas de ornamentación delicada (Lám. 50 a-b); su periodo de latencia es de 22 - 36 días, apareciendo la célula rizoidal lateralmente y la célula protálica, siguiendo el patrón tipo Cyathea; el crecimiento filamentososo se presenta por la aparición de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formándose fases filamentosas de 6-8-20 células vegetativas (Lám. 48 A, B, C) a los 22-36 días; por divisiones en varios planos de la célula distal del filamento germinativo se diferencian las fases laminares (Láms. 48 D, E y 50 c) a los 90 días, a esta misma edad se comienza a diferenciar una célula meristemática obcónica (Láms. 48 D y 50 c); la cuál por una serie de divisiones anticlinales se diferencia en un meristemo pluricelular central (Láms. 48 F y 50 d), correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico a los 120 días; a los 145 días se diferencia un gametofito espatulado con un meristemo pluricelular central, alas isodiamétricas y con un cojinete en donde se forman los anteridios (Lám. 49 A); los anteridios son del tipo leptosporangiado, no se observaron con claridad el número de células que los formaban.

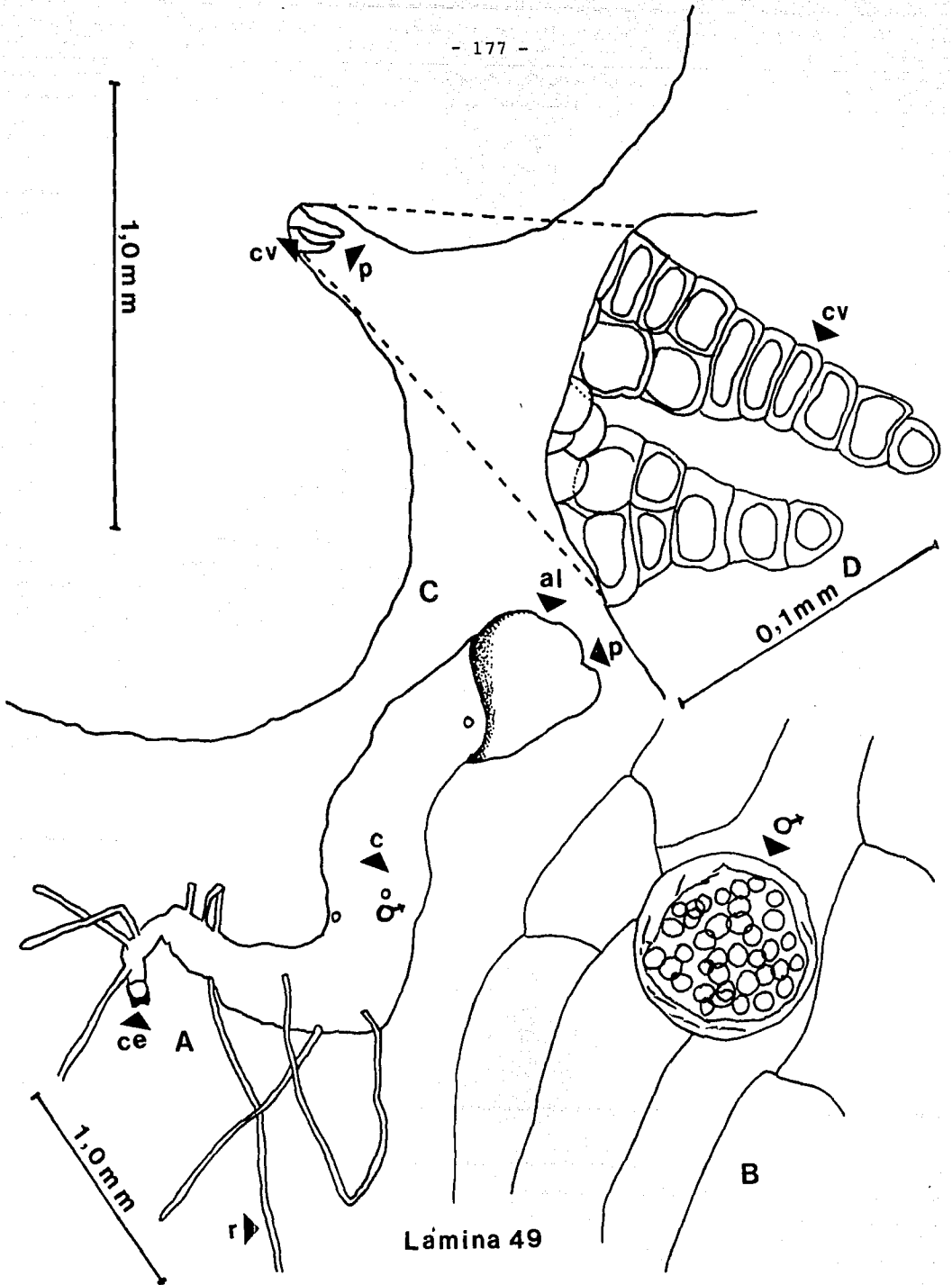
Es interesante mencionar que a los 160 días el gametofito es cordiforme y presenta crecimientos vegetativos en la muesca (Láms. 49 C, D y 50 e). A esta misma edad se forman los arquegonios cuyas bocas se observan en (Lám. 50 e, f) entre los rizoides unicelulares, hialinos.

No se observaron esporofitos, ni tricomas; los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses. Las observaciones corresponden a un periodo de 5 meses con 10 días.

LAMINA 48.- Trichipteris scabriuscula (Maxon) Tryon
A - B. Fases filamentosas a los 22 días; C. Fase filamentosas
de 36 días; D - E. Fases laminares a los 90 días de edad; F.
Zona meristemática con un meristemo pluricelular ya definido
a los 120 días. (Véase apéndice para la localización de las
muestras de respaldo.)

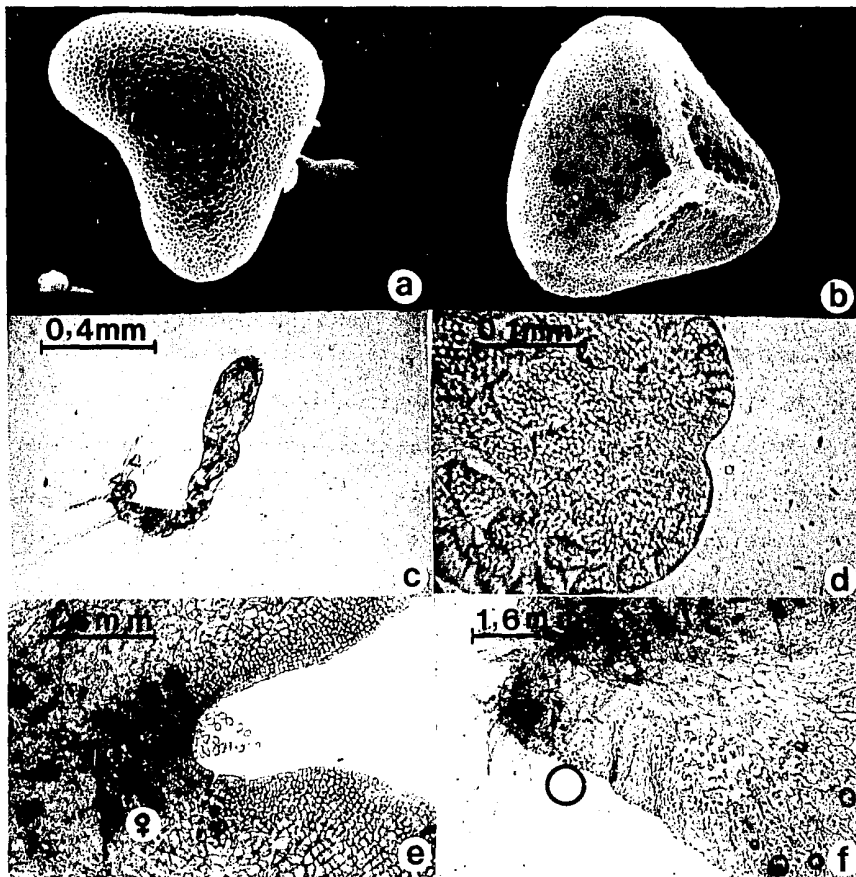


LAMINA 49.- *Trichipteris scabriuscula* (Maxon) Tryon
A. Gametofito unisexuado espatulado a los 145 días; B. Anteridio a los 145 días; C. Crecimientos vegetativos que salen por la cara ventral del gametofito cerca de la muesca a los 160 días; D. Aumento de los crecimientos vegetativos a los 160 días.



Lamina 49

LAMINA 50.- *Irichipteris scabriuscula* (Maxon) Tryon
a - b. Esporas en vista distal y proximal a 1500 X; c. Fase laminar a los 90 días; d. Zona meristemática a los 120 días; e. Crecimientos vegetativos a nivel de la muesca, nótese las bocas de arquegonios a los 160 días; f. Parte basal del gametofito, observamos numerosos rizoides y bocas de arquegonios a los 160 días.



Lamina 50

Trichipteris schiedeana (Presl) Tryon

Esta especie presenta esporas triletas (Láms. 51 A y 52 a-b); su periodo de latencia es de 20-25 días, apareciendo la célula rizoidal en posición lateral (Láms. 51 B y 52 c) y las células protálicas, siguiendo el patrón tipo Cyathea; el crecimiento filamentososo se presenta por la aparición de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espora formando fases filamentosas de 5 células (Lám. 51 C) a los 40 días; por divisiones en varios planos de la célula distal del gametofito se empieza a diferenciar la fase laminar o bidimensional a los 70 días (Lám. 52 e-f) a esta edad se comienza a diferenciar una célula meristemática obcónica la cual por una serie de divisiones anticlinales se diferenciará en un meristemo pluricelular central, correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico; a los 190 se presenta un gametofito largamente espatulado con un meristemo pluricelular central, alas isodiamétricas cortas y con un cojinete en el que se encuentran los anteridios distribuidos también en el margen (Láms. 51 F y 52 g-h). Los anteridios presentan las clásicas 5 células de los helechos leptosporangiados a los 190 días, dos basales, dos anulares y una opercular (Láms. 51 G y 53 a-b), es interesante mencionar que a los 205 días se presentan tricomas unicelulares capitados en el margen del gametofito, su aparición es tardía (Láms. 51 D-E y 53 c-d).

No se observaron arquegonios, ni esporofitos, la formación de tricomas capitados unicelulares es tardía. Las observaciones corresponden a un periodo de 7 meses con 5 días.

LAMINA 51.- Trichipteris schiedeana (Presl) Tryon
A. Espora; B. Inicios de germinación de 20-25 días; C. Fase filamentosa de 40 días; D. Zona meristemática con meristemo pluricelular de 215 días; E. Margen con tricoma unicelular capitado de 215 días; F. Gametofito largamente espatulado de 190 días; G. Anteridio a los 190 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)

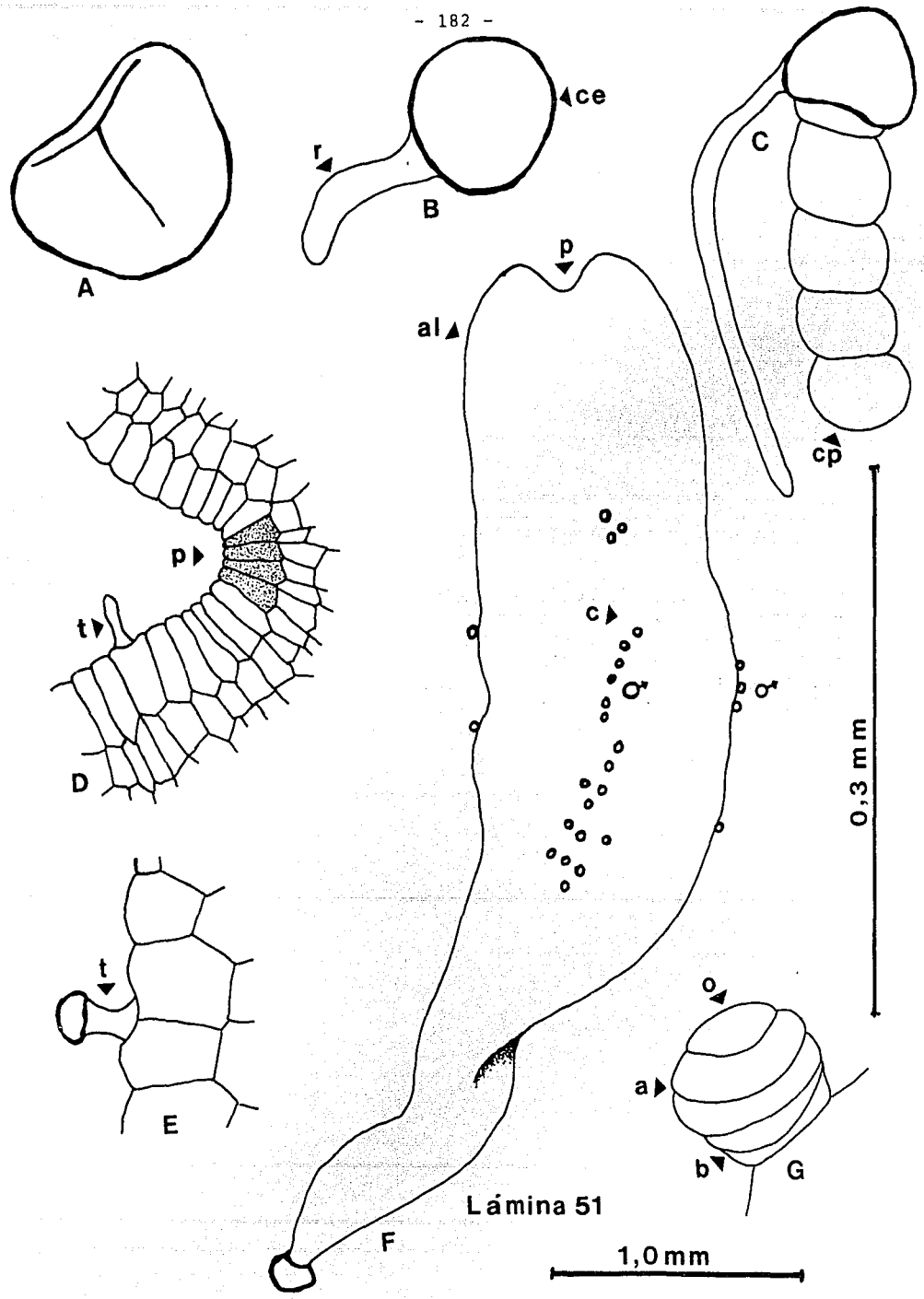
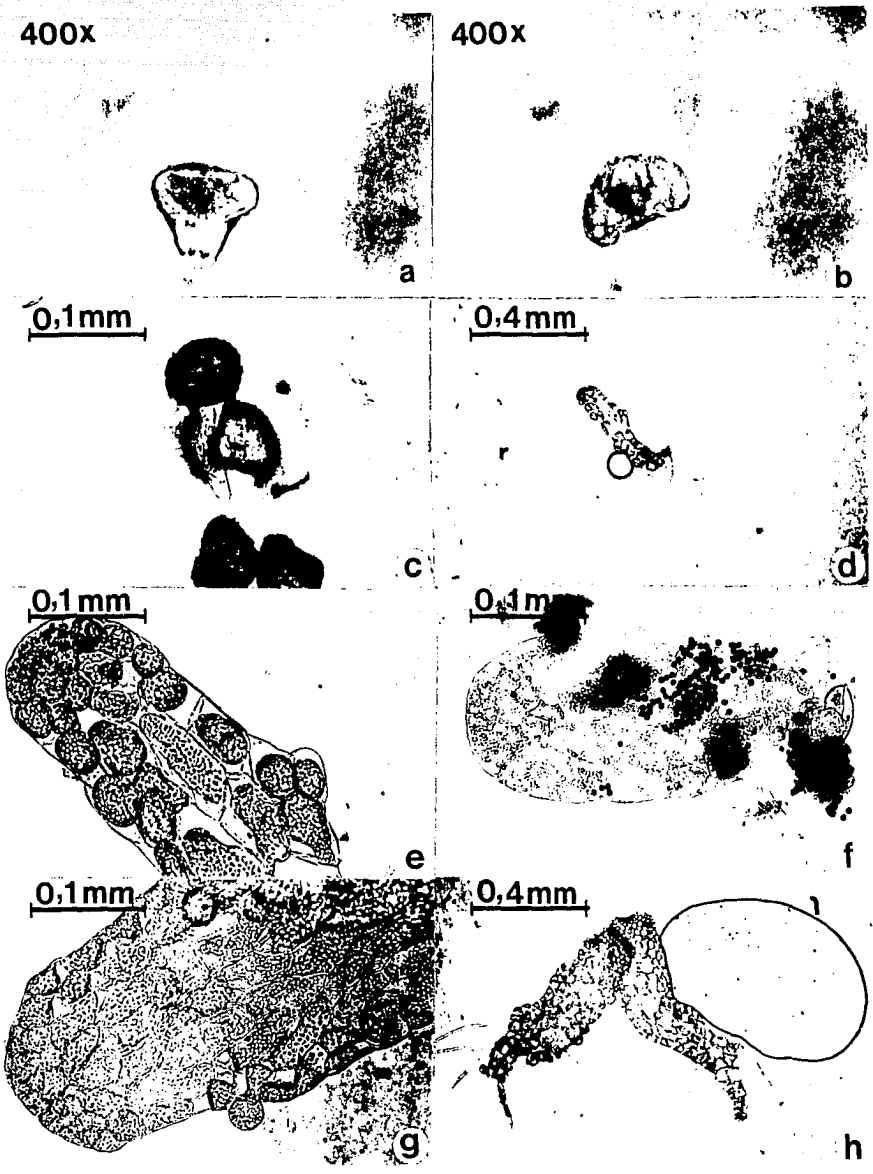


Lámina 51

LAMINA 52.- *Trichipteris schiedeana* (Presl) Tryon
a-b. Esporas; c. Inicio de germinación de 20-25 días; d. Fase
bidimensional de 70 días; e. Zona meristemática de 70 días;
f. Fase laminar de 70 días; g. Fase laminar con anteridios
marginales a los 190 días; h. Gametofitos espatulados de 190
días.



Lamina 52

LAMINA 53.- *Trichipteris schiedeana* (Presl) Tryon
a-b. Anteridios a los 190 días; c. Tricoma unicelular capita-
do marginal de 215 días; d. Meristemo pluricelular con trico-
ma marginal de 215 días.

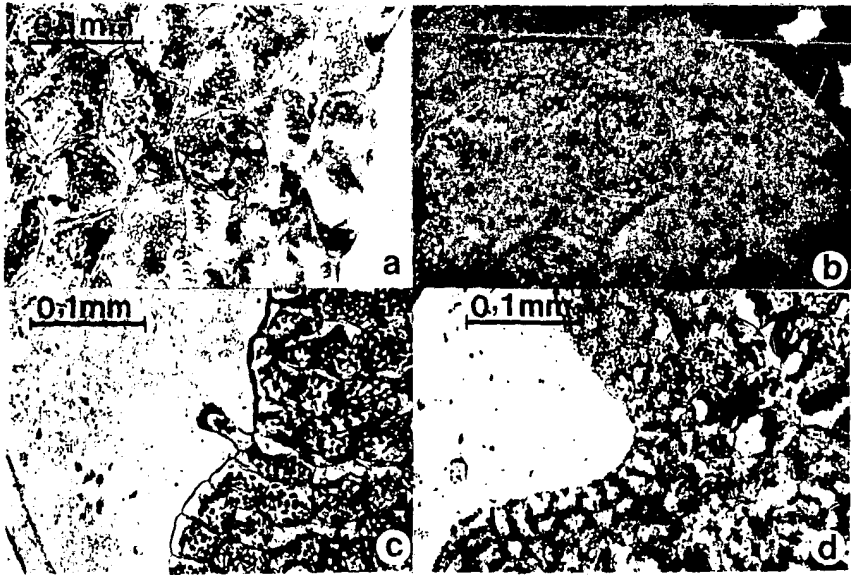


Lámina 53

Trichipteris stipularis (Christ) Tryon

La especie presenta las típicas esporas triletes (Lâms. 54 A y 55 a-b); el periodo de latencia es de 27-28 días, correspondiendo al tipo Cyathea; el crecimiento unidimensional se presenta por la aparición subsecuente de divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espóra formando fases filamentosas de 6-15 células (Lâms. 54 B-C y 55 c) a los 27-28 días; a esa misma edad en algunos filamentos la célula distal comienza a sufrir divisiones en diversos planos (Lâm. 54 D) para iniciar la fase laminar o bidimensional; a los 43 días se observó que una célula en forma de cuña va a diferenciarse como una célula meristemática (Lâms. 54 E y 55 d), dicha célula sufre divisiones anticlinales y forma un meristemo pluricelular de posición central (Lâm. 55 f) correspondiendo al tipo Adiantum de desarrollo protálico; formándose un gametofito espatulado vegetativo con 2 alas isodiamétricas, un meristemo pluricelular central, sin derivados superficiales y en el cual no se desarrollaron gametangios, ni esporofitos a los 80 días (Lâms. 54 F y 55 e-f).

Los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses y no obtuvimos más avances del desarrollo. Las observaciones corresponden a un periodo de 2 meses con 20 días.

Trichipteris trichiata (Maxon) Tryon

Las esporas de esta especie son triletes (Lâms. 56 A y 57 a-b); el periodo de latencia es de 30 días; las fases iniciales de germinación no se observaron; el crecimiento filamentososo se observó a los 30 días, y se originó por divisiones paralelas a la pared ecuatorial de la espóra formándose fila-

LAMINA 54.- *Trichipteris stipularis* (Christ) Tryon
A. Espora; B, C, D. Fases filamentosas de 28 días; E. Zona
meristemática de 43 días con la célula meristemática obcdni-
ca; F. Gametofito espatulado estéril a los 80 días.

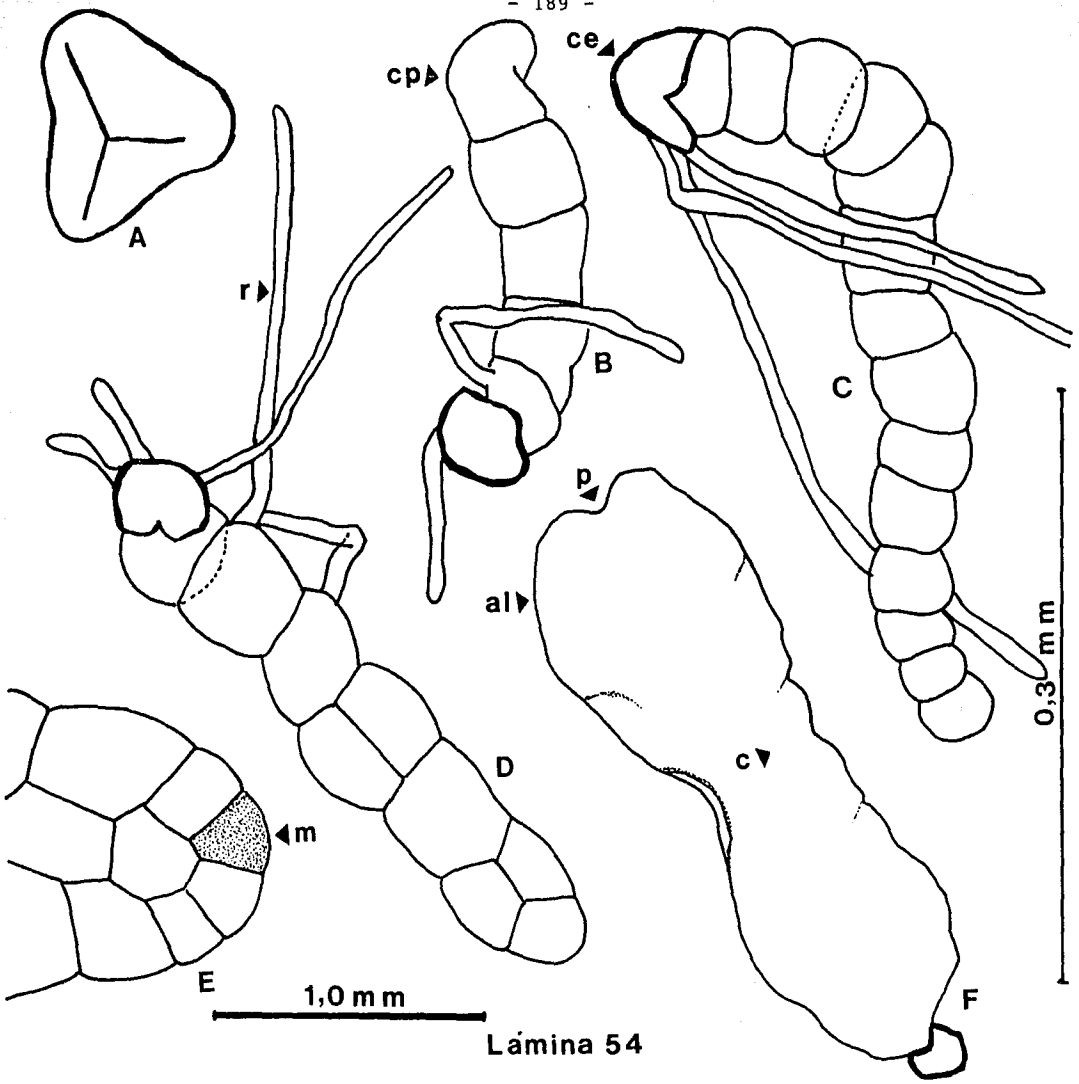


Lámina 54

LAMINA 55.- Trichipteris stipularis (Christ) Tryon
a-b. Esporas; c. Fase filamentosa de 28 dias; Zona meristemática de 43 dias; e. Fase laminar de 80 dias f. Meristemo pluricelular a los 80 dias.

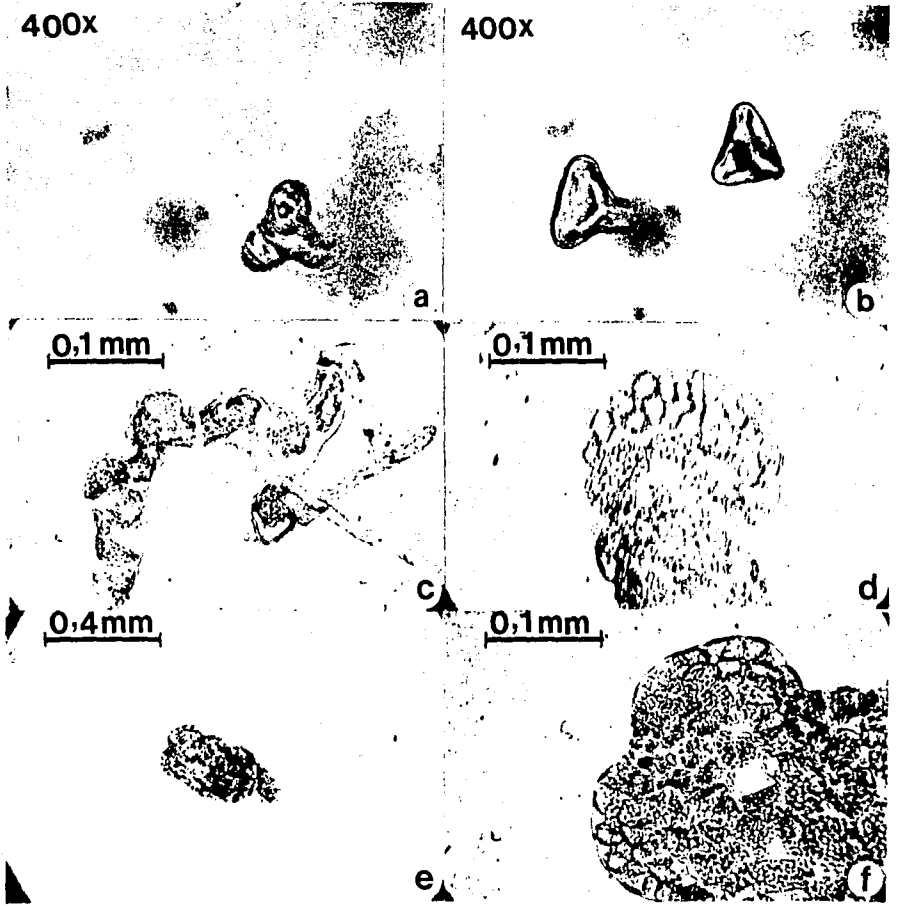


Lámina 55

LAMINA 56.- *Trichipteris trichiata* (Maxon) Tryon
A. Espora; B. Fase filamentososa de 30 días; C. Fase filamentososa de 45 días; D. Fase laminar de 50 días; E. Zona meristemática con la célula meristemática obcónica de 60 días. (Véase apéndice para la localización de las muestras de respaldo.)

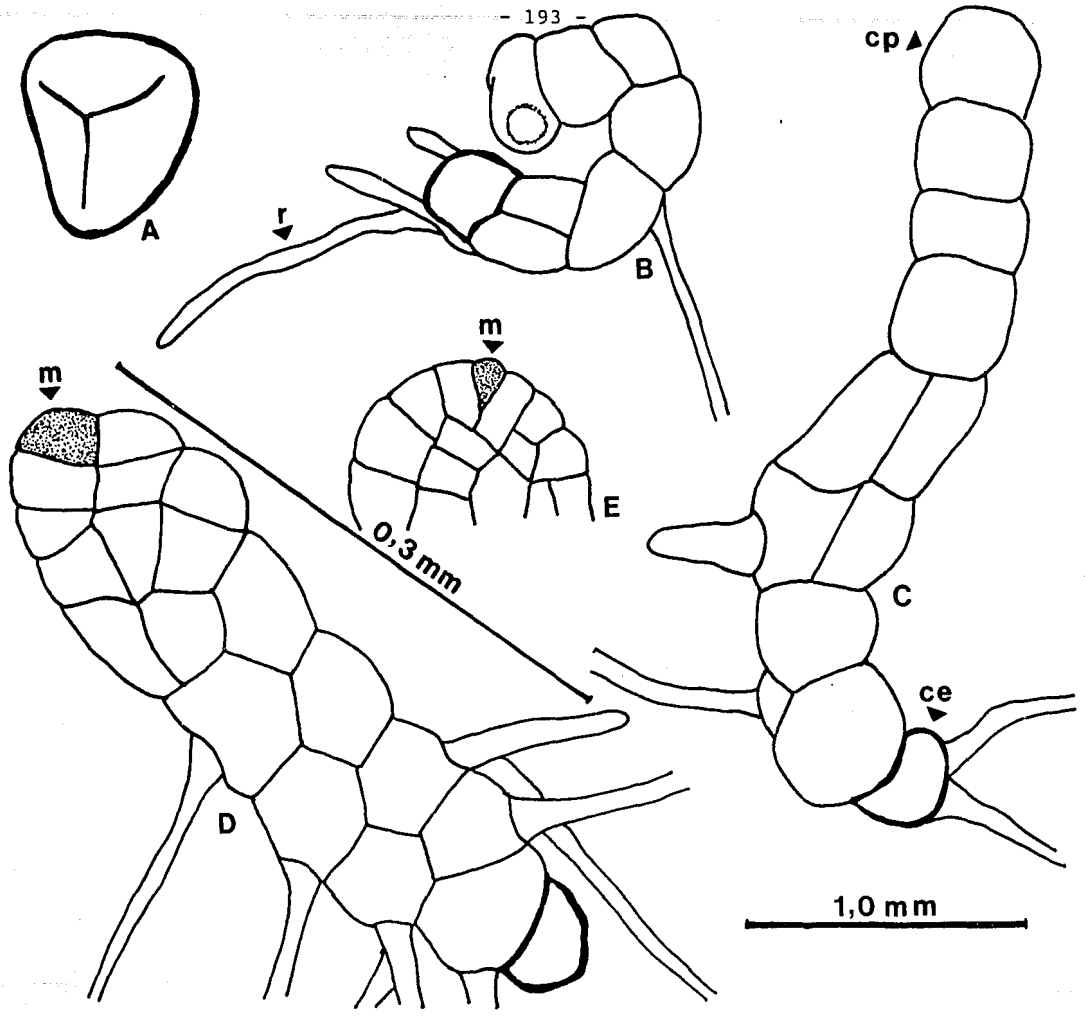
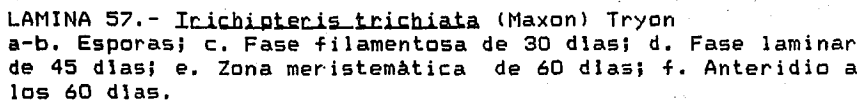


Lámina 56



LAMINA 57.- *Trichipteris trichiata* (Maxon) Tryon
a-b. Esporas; c. Fase filamentosa de 30 días; d. Fase laminar
de 45 días; e. Zona meristemática de 60 días; f. Anteridio a
los 60 días.

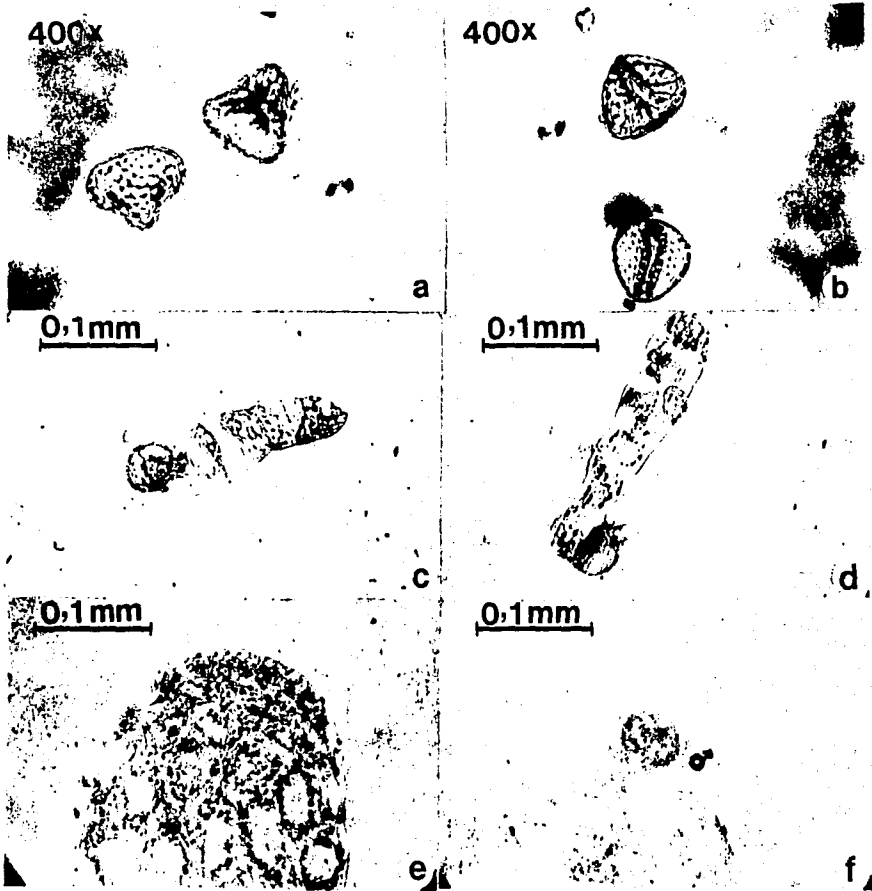


Lámina 57

mentos de 8 células, correspondiendo al tipo Cyathea , a los 45 días se observaron fases filamentosas con un número mayor de células vegetativas hasta 13 (Láms. 56 C y 57 d); a los 50-60 días se obtuvo una fase bidimensional en la que se comienza a diferenciar una célula meristemática obcónica (Láms. 56 D y 57 e). El desarrollo de esta especie fue muy pobre, a pesar de haberse hecho numerosas resiembras nunca obtuvimos más avances en su desarrollo, los cultivos se mantuvieron de 12-24 meses en observación.

Las observaciones corresponden a un periodo de 1 mes con 20 días a 2 meses.

DISCUSION

De los 34 taxa estudiados solamente Cnemidaria horrida (L.) Presl (como Hemitelia horrida (L.) R. Br.) y Lophosoria quadripinnata (Gmel.) C. Chr. hablan sido estudiadas desde el punto de vista de la morfogénesis del gametofito por Stokey (1930); posteriormente Galdi (1966) estudia desde el mismo punto de vista tres especies para México, que son Trichipteris costaricensis (Kuhn) Barr. (como Hemitelia costaricensis), Sphaeropteris horrida (Liebm.) Tryon (como Cyathea princeps) y Lophosoria quadripinnata encontrando diferencias en la ornamentación de las esporas, en la estructura y número de células de la pared del anteridio lo que ya había sido señalado por Stokey (1930). Sin embargo, su estudio de la morfogénesis de los gametofitos fue muy superficial; en esta investigación se amplía el conocimiento de la morfogénesis del gametofito de 28 taxa.

De los 34 taxa las esporas de 6 no germinaron: Cyathea delgadii Stern, Cyathea gracilis Griseb, Cyathea supraestrigosa (Christ) Maxon, Sphaeropteris brunei (Christ) Tryon, Sphaeropteris myosuroides (Liebm.) Tryon y Trichipteris costaricensis (Kuhn) Barr.

Se esperaba encontrar gametofitos adultos bisexuados tanto en Cyatheaceae, Lophosoriaceae y Metaxyaceae, por ser helechos homosporicos. Sin embargo esta condición se presentó solamente en 6 especies; en 13 taxa se formaron únicamente anteridios y en Metaxya rostrata se formaron gametofitos con arquegonios únicamente.

Es interesante citar que para Lophosoria quadripinnata, Stokey (1930, p. 19) señala una gran variación en el número,

la forma y posición de las células de la pared del anteridio de 5 a 7 células.

Es importante citar que el tipo de tricomas capitados unicelulares no concuerda con las observaciones de Stokey (1930, pp.12-15), pues ella cita tricomas pluricelulares observados en las especies estudiadas. Por los detalles de los dibujos presentados por Stokey, suponemos que no son tricomas sino crecimientos vegetativos por la presencia de cloroplastos en las células.

Con base en las características primitivas y derivadas de los gametofitos, postuladas por Atkinson & Stokey (1964) resumidas en la TABLA III, se observa que las especies estudiadas presentan en sus gametofitos un predominio de rasgos primitivos sobre derivados.

Con base en el sistema de clasificación de Pichi-Sermolli (1970, 1977) y Tryon & Tryon (1982), los resultados presentados aquí apoyan la separación de las familias Cyatheaceae Kaulf., Lophosoriaceae Pic. Ser. y Metaxyaceae Pic. Ser., aunque si analizamos a cada familia por separado usando las características más sobresalientes de la fase esporofítica y de la fase gametofítica (TABLA X), podemos ver que están muy relacionadas.

CYATHEACEAE Klf.

LOPHOSORIAACEAE Pic. Ser.

METAXYACEAE Pic. Ser.

	CYATHEACEAE Klf.	LOPHOSORIAACEAE Pic. Ser.	METAXYACEAE Pic. Ser.
GAMETOFITO	Gametofitos epigeos, con clorofila, cordiformes y espatulados, con tricomas unicelulares capitados, con tricomas no capitados o sin tricomas, anteridios con 3-5 células	Gametofitos epigeos, con clorofila, espatulados, sin tricomas, bisexuados, con anteridios de 5 células	Gametofitos epigeos, con clorofila, cordiforme-espatulados, con tricomas unicelulares capitados, número de células del anteridio no observado
	Arborescentes Tallos erectos	Rizoma postrado, ápice erecto Tallos decumbentes a erectos	Rizoma postrado Tallos postrados a decumbentes
	Pecíolo con numerosos haces vasculares Hojas 1-3 pinnadas Indumento formado por escamas estructuralmente marginadas, con o sin setas o escamas conformes	Pecíolo con 3 haces vasculares convolutos Hojas 4-pinnadas Indumento formado por pelos	Pecíolo con un solo haz vascular convoluto Hojas 1-pinnadas Indumento formado por pelos
ESPOROFITO	Soros indusiados o exindusiados Esporangios con anillo oblicuo Esporas triletes, con ornamentación variada Esporas por esporangio 16, 32, 64 Número cromosómico n=69	Soros exindusiados Esporangios con anillo oblicuo Esporas triletes con un cíngulo ecuatorial, cara distal granulada y cara proximal tuberculada Esporas por esporangio 64 Número cromosómico n=65	Soros exindusiados Esporangios con anillo oblicuo Esporas triletes, esféricas superficie granular Esporas por esporangio 50 (64?) Número cromosómico n=94,96 2n=190-192

TABLA X. Características del gametofito y del esporofito de Cyatheaaceae, Lophosoriaceae y Metaxyaceae

CONCLUSIONES

- a) Se aporta el conocimiento de la morfogénesis de 28 taxa de helechos ciateoideos.
- b) Los gametofitos de Cyatheaceae Kaulf., Lophosoriaceae Pic. Ser. y Metaxyaceae Pic. Ser., comparten un patrón básico general en cuanto a periodo de latencia, germinación tipo Cyathea y desarrollo protálico tipo Adiantum.
- c) De acuerdo a las tendencias evolutivas sugeridas por Nayar & Kaur (1971, pp. 303,373), se concluye que el patrón de germinación tipo Cyathea se presenta en grupos de helechos primitivos como Cyatheaceae, Cheiropleuriaceae, Lophosoriaceae, Loxsomaceae y Metaxyaceae.
- d) El tipo de desarrollo protálico en el cual una célula meristemática apical se establece tempranamente durante la formación de la fase laminar, por ejemplo en el tipo Adiantum, parece ser más primitivo, comparado con tipos que establecen la célula meristemática tarde, como en el tipo Drynaria o nunca como en el tipo Ceratopteris (Nayar & Kaur, 1969, p. 186). Por eso, las familias Cyatheaceae, Lophosoriaceae y Metaxyaceae, tienen desarrollo protálico primitivo.
- e) En los 28 taxa en sus gametofitos hay un predominio de rasgos primitivos sobre derivados.
- f) Los resultados obtenidos del análisis de los 28 taxa, son elemento más para apoyar la separación de las familias Cyatheaceae Kaulf., Lophosoriaceae Pic. Ser., Metaxyaceae Pic. Ser. siguiendo los criterios postulados por Pichi-Sermolli en 1970 y 1977 y Tryon & Tryon 1982.
- g) Los rasgos de gametofitos de las especies estudiadas no son suficientes para diferenciar especies o géneros dentro

de Cyatheaceae, aunque si apoyan la segregación de Lophosoria y Metaxya ; las características de los gametofitos tienen valor taxonómico dentro de estas familias de helechos, junto con las características de la fase esporofítica.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ramón Riba por su valiosa dirección y su constante estímulo, comprensión e interés en la realización de este trabajo.

A la Organización de Estados Americanos (O.E.A.) por el apoyo económico dado mediante la Beca OEA-PRA No. 77666, durante mi estancia en Costa Rica. A la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa por el apoyo y las facilidades brindadas.

Al Prof. Luis Diego Gómez-Pignataro, Director del Museo Nacional de Costa Rica por su hospitalidad, apoyo y facilidades proporcionadas durante el periodo en que se realizó este trabajo, asimismo deseo expresar mi agradecimiento al Museo Nacional de Costa Rica y al Personal del mismo; a la M. en C. María Eugenia Fraile-Ortega por su colaboración; ayuda en este trabajo; al Dr. Rolla M. Tryon de la Universidad de Harvard por la certificación en la identificación de los ejemplares de Herbario; al Sr. Jorge Lodigiani por su importante labor en el trabajo fotográfico.

Agradezco al Dr. José Ramírez Pulido, Director de la División de C.B.S. de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, su apoyo para la impresión de este trabajo.

A los profesores Dr. Teófilo Herrera Suárez, Dr. José Ramírez Pulido, Dr. Carlos Rafael Vázquez Yanes, Dr. Jerzy Rzedowski Rotter, Dra. Alma Orozco Segovia, Dr. E. Mark Engleman por su revisión crítica del manuscrito y por aceptar ser miembros del jurado.

BIBLIOGRAFIA

- ATKINSON, L.R. 1960 a. A new germination pattern for the Hymenophyllaceae. *Phytomorphology*, 10: 26-36.
- ATKINSON, L.R. 1965. The gametophyte of *Cystodium*. *Amer. Fern. J.*, 55(1): 32-35.
- ATKINSON, L.R. 1973. The gametophyte and family relationship. pp. 73-93 IN : A. C. Jermy, J. A. Crabbe & B. A. Thomas (Eds.) The phylogeny and classification of the ferns. Academic Press London, New York, San Francisco, pp. 284.
- ATKINSON, L.R. & STOKEY, A. G. 1964. Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. *Phytomorphology*, 14: 51-70.
- ATKINSON, L. R. & STOKEY, A.G. 1973. The gametophyte of some Jamaican thelypteroid ferns. *Bot. J. Linn. Soc.*, 66(1): 23-36.
- BARRINGTON, D.S. 1976. New taxa and nomenclatural changes in the genus *Trichipteris* (Cyatheaceae). *Rhodora*, 78: 1-5.
- BARRINGTON, D.S. 1978. A revision of the genus *Trichipteris*. *Contr. Gray. Herb.*, 208: 1-93.
- BASILE, D.V. 1973. A simple method of initiating axenic cultures of pteridophytes from spores. *Amer. Fern J.*, 63: 147-151.
- BAUKE, H.R. 1876. Entwicklungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 10: 49-116.
- BAUKE, H. 1878. Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 11: 603-650.
- BECK, C. 1880. Entwicklungsgeschichte des prothalliums von *Scolopendrium*. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 29: 1-14.
- BIERHORST, D.W. 1965. Older gametophytes and young sporophytes of *Schizaea melanesica*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 92: 475-488.
- BIERHORST, D.W. 1966. The fleshy cylindrical subterranean gametophyte of *Schizaea melanesica*. *Amer. J. Bot.*, 53: 123-133.
- BIERHORST, D.W. 1967 a. The gametophyte of *Schizaea dichotoma*. *Amer. J. Bot.*, 54: 538-549.
- BIERHORST, D.W. 1967 b. The morphological common denominator of the order Filicales: Psilotaceae, Stromatopteridaceae and Schizaeaceae. *Amer. J. Bot.*, 54: 651-652.
- BIERHORST, D.W. 1968 a. Observations on *Schizaea* and *Actinostachys* spp. including *A. oligostachys* sp. nov. *Amer. J. Bot.*, 55: 87-108.
- BIERHORST, D.W. 1968 b. On the Stromatopteridaceae (fam. nov.) and the Psilotaceae. *Phytomorphology*, 18: 232-268.

BIERHORST, D.W. 1975. The apogamous life cycle of Trichomanes pinnatum a confirmation of Klekowski's predictions on homoeologous pairing. Amer. J. Bot., 62: 448-456.

BOWER, F.O. 1894. On apospory and production of gemmae in Trichomanes Kaulfussii Hk. & Grev. Ann. Bot., 8: 465-468.

BOWER, F.O. 1926. The Ferns. vol.2. Cambridge University Press. pp. 344.

CAMPBELL, D.H. 1892. On the prothallium and embryo of Osunda claytoniana L. and O. cinnamomea L. Ann. Bot., 6: 49-94.

COLEBY, H. & C.T. DRUERY. 1904. Longevity of fern spores. Gard. Chron. 35: 13.

CONANT, D. S. 1975. Hybrids in American Cyatheaceae. Rhodora, 77: 441-455.

CONANT, D.S. 1983. A revision of the genus Alsophila (Cyatheaceae) in the Americas. J. Arnold. Arb., 64(3): 333-382.

CHRISTENSEN, C. 1906. Index Filicum. Hagerup, Hafniae. pp. 131.

CHRISTENSEN, C. 1938. Cap. 20. Filicinae. pp. 522-550. IN : Verdoorn (Edr.), Manual of Pteridology. Martinus Nijhoff. pp.

DIELS, L. 1902. Cyatheaceae, IN : A. Engler & K. Prantl (Eds.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien. I. Teil, Abteilung 4, Leipzig. pp. 113-139.

DOOP, W. 1927. Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung 8: 1-58.

DYER, A.F. 1979. Cap. 8. The culture of fern gametophytes experimental investigation, 253-305. IN : A.F. Dyer (Ed.) The experimental biology of Ferns. Academic Press, London, New York, San Francisco, pp. 657.

EVANS, A. M. 1964. Ameiotic alternation of generations a new life cycle in the ferns. Science, 143: 261-263.

FARRAR, D. R. 1978. Problems in the identity and origin of the Appalachian Vittaria gametophyte, a sporophyteless fern of the eastern United States. Amer. J. Bot., 65(1): 1-12.

FISCHER, H. 1911. Wasserkulturen von Farnprothallien, mit Bemerkungen über die Bedingungen der Sporenkeimung. Beih. Bot. Centralbl. 27: 54-59.

GALDI, BACA. Ma. E. 1966. Estudio comparativo de protalos de helechos arbóreos. México, Tesis, UNAM., Fac. Ciencias, pp. 38.

GASTONY, J.G. 1970. Phytogeography of the Tropical American

- genus *Nephelea* (Cyatheaceae . Amer. J. Bot., 57: 750-751.
- GASTONY, G.J. 1973. A revision of the fern genus *Nephelea* . Contr. Gray. Herb., 203: 81-148.
- GASTONY, G.J. 1974a. Sporangial capacity and propagule dispersal strategies in the Cyatheaceae. Amer. J. Bot., 6: 36.
- GASTONY, G.J. 1974b. Spore morphology in the Cyatheaceae. I. The perine and sporangial capacity: general observations. Amer. J. Bot., 61(6): 672-680.
- GASTONY, G.J. 1979. Spore morphology in the Cyatheaceae III. The genus *Trichipteris* . Amer. J. Bot., 66(10): 1238-1260.
- GASTONY, G.J. 1981. Spore morphology in the Dicksoniaceae. I. The genera *Cystodium* , *Ihycopteris* , and *Culcita* . Amer. J. Bot., 68: 808-819.
- GASTONY, G. J. 1982. Spore morphology in the Dicksoniaceae II. The genus *Cibotium* . Can. J. Bot., 60(6): 955-972.
- GASTONY, G.J. & TRYON, R. M. 1976. Spore morphology in the Cyatheaceae. II. The genera *Lophosoria* , *Metaxya* , *Sphaeropteris* , *Alsophila* , and *Nephelea* . Amer. J. Bot., 63: 738-758.
- GIESENHAGEN, K. 1890. Die Hymenophyllaceen. Flora, 73: 411-464.
- GOEBEL, K. 1877. Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramma leptophylla* . Bot. Ztg., 35: 671-678.
- GOEBEL, K. 1888. Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Anns. Jard. Bot. Buitenz, 7 : 74-119.
- GOMEZ P., L. D. 1971. Ricerche citologiche sulle pteridofite della Costa Rica. I. Ist. Bot. Reale Univ. Reale Lab. Crittog. Pavia Atti, VI, 7: 29-31.
- GOMEZ P., L. D. 1983. Cyatheaceae and Dicksoniaceae (Rabos de Mico, tree ferns) pp. 225-228. IN : D.H. Janzen (Edr.) *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, pp. 816.
- HARTT, C. E. 1925. Conditions for germination of spores of *Onoclea sensibilis* . Bot. Gaz. 79: 427-440.
- HEIM, C. 1896. Untersuchungen uber Farnprothallien. Flora, 82: 329-373.
- HOLTUM, R. E. 1963. Cyatheaceae. Flora Malesiana II, 1 (2): 65-176.
- HOLTUM, R. E. & SEN, U. 1961. Morphology and classification of the tree ferns. Phytomorphology, 11(4): 406-420.
- HUCKABY, C. S. & RAGHAVAN, V. 1981 b. Spore germination patterns in the ferns *Cyathea* and *Dicksonia* . Ann. Bot., 47 (3): 367.

JANCZEWSKI, E. & ROSTAFINSKI, J. 1875. Note sur la prothalle de l'Hymenophyllum tunbridgense. Mém. Soc. nat. Sci. nat. Math. Cherbourg, 19: 89-94.

KAULFUSS, G.H. 1827. Das wesen der Farnkrauter, besonders ihrer Fruchtheile, zugleich mit Rucksich auf Systematische Anordnung betrachtet. Erste Halfe, Leipzig.

KLEKOWSKI, E. J. Jr. 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. II. Theoretical considerations. Bot. J. Linn. Soc., 62: 347-359.

KLEKOWSKI, E. J. Jr. 1969b. Reproductive biology of the Pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae. J. Linn. Soc., 62: 361-377.

KLEKOWSKI, E. J. Jr. 1971. Evidence for a duplicated locus in the fern Osmunda regalis. J. Hered., 62: 367-370.

KLEIN, L. 1881. Bau und Verzweigung einiger dorsiventral Polypodiaceen. Nova Acta Akad. Caesar Leop. Carol., 42: 333-334, 335-396.

KNY, L. 1869. Entwicklungsgeschichte des vorkeims der Polypodiaceen und Schizaeaceen. Bot. Ztg., 27-46.

KNY, L. 1872. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Farnkrauter. I. Entwicklung des Vorkeims von Osmunda regalis L. Jahrb. Wiss. Bot., 8: 1-15.

KNY, L. 1875. Die Enterwicklung der Parkeriaceen dargestellt and Ceratopteris thalictroides Brong. Nova Acta K. Leop. Carol. Deut. Akad. Naturf., 37: 1-66.

LAAGE, A. 1907. Bedingungen der Keimung von Farne-und Moosporen. Beih. Bot. Centralbl. 21: 76-115.

LINDSAY, J. 1794. Account on the germination and raising of ferns from the seed. Trans. Linn. Soc. London, 2: 93-100.

LOVE, A., LOVE, D. & PICHI-SERMOLLI, R.E.G. 1977. Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta. Cramer, Vaduz. pp. 398.

LUCANSKY, T.W. 1974 a. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the neotropical Cyatheaceae. I. Metaxya and Lophosoria. Amer. J. Bot., 61: 464-471.

LUCANSKY, T. W. 1974 b. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the neotropical Cyatheaceae II. Squamate genera. Amer. J. Bot., 61: 472-480.

LUCANSKY, T. W. 1976. Anatomical studies of the Neotropical Cyatheaceae. I. Alsophila and Nephelea. Amer. Fern J., 66(3): 93-101.

LUCANSKY, T. W. 1982. Anatomical studies of the Neotropical Cyatheaceae. II. Metaxya and Lophosoria. Amer. Fern J., 72: 19-29.

- LUCANSKY, T. W. & WHITE, R. A. 1974. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the neotropical Cyatheaceae III. Nodal and petiole patterns; summary and conclusions. *Amer. J. Bot.*, 61: 818-828.
- LUGARDON, B. 1971. Contribution a la connaissance de la morphogenese et de la structure des parois sporales chez les Filicinaes isosporées. Thèse Univ. P. Sabatier, Toulouse.
- MAXON, W. R. 1911. The tree ferns of North America. *Smith. Inst. Ann. Rep.*, pp. 463-491.
- METTENIUS, G. 1856. *Felices harti botanici Lipsiensis*. Leopold Voss, Leipzig.
- METTENIUS, G. 1864. Über die Hymenophyllaceen. *Abh. sachs. Ges. Wiss.*, 7: 401-501.
- MILLER, J. H. 1968. Fern gametophytes as experimental material. *The Botanical Review*, 34(4): 316-440.
- MOHR, H. & BARTH, C. 1962. Ein Vergleich der Photomorphogenese der Gametophyten von Alsophila australis R.Br. und Dryopteris filix-mas (L.) Schott. *Planta*, 58: 580-593.
- MOMOSE, S. 1942. Studies on the gametophytes of ferns. *Jour. Jap. Bot.* 18: 49-65, 139-152, 189-196.
- MORISON, R. 1699. Plantarum Historiae Universalis Oxoniensis Pars tertia, Post Auctoris Mortem Expleta et absoluta a Jacobo Bobartio, Theatro Scheldoniano, Oxonii.
- NAYAR, B. K. 1962. Morphology of the spores and prothalli of some species of Polypodiaceae. *Bot. Gaz.*, 123: 223-232.
- NAYAR, B.K. 1963 a. Contributions to the morphology of some species of Microsorium. *Ann. Bot.*, 27: 89-100.
- NAYAR, B. K. 1963 b. Contributions to the morphology of Leptochilus and Paraleptochilus. *Amer. J. Bot.*, 50: 301-308.
- NAYAR, B. K. 1965. Gametophytes and juvenile leaves of Drynarioid ferns. *Bot. Gaz.*, 126: 46-52.
- NAYAR, B.K. & BAJPAI, N. 1964. Morphology of the gametophytes of some species of Pellaea and Notholaena. *J. Linn. Soc. Bot.*, 59: 63-76.
- NAYAR, B.K. & CHANDRA, S. 1965. Ferns of India. XV. Pyrosia Mirbel. *Bull. nat. bot. Gdns. Lucknow, India.* 117: 1-98.
- NAYAR, B. K. & KAUR, S. 1968. Spore germination in homosporous ferns. *J. Palynol.*, 4: 1-14.
- 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.

NAYAR, B. K. & RAZA, F. 1966. Morphological studies on some species of Blechnum, Doodia, Woodwardia and Stenochlaena I. The gametophytes and juvenile sporophytes. J. Linn. Soc. Bot. 59: 405-423.

NISHIDA, M. 1965. Types of spore germination in the ferns. Jour. Jap. Bot. 40: 161-171.

PEREZ-GARCIA, B. & RIBA, R. 1982. Germinación de esporas de Cyatheaceae bajo diversas temperaturas. Biotropica, 14(4):281-287.

PICHI-SERMOLLI, R. E. G. 1958. The higher taxa of the Pteridophyta and their classification, pp. 70-90 IN : O. Hedberg (Edr.) Systematics Today. Hundenquistka Bokhandeln, Uppsala, pp.

PICHI-SERMOLLI, R. E. G. 1970. Fragmenta Pteridologiae II. Webbia, 24(2): 699-722.

PICHI-SERMOLLI, R. E. G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia, 31(2): 313-512.

PRAY, T. R. 1968. The gametophytes of Pellaea, Section Pellaea : Dark-stiped series. Phytomorphology, 18: 113-143.

RAGHAVAN, V. 1985. Cytology of germination of spores of homosporous ferns. Proc. Roy. Soc. Edinb., 86B: 5-11.

RAUWENHOFF, N. 1890. La génération sexuée des Gleicheniacées. Archs neêrl. Sci., 24: 157-231.

REIMERS, H. 1954. Pteridophyta. Farn Pflanzen. IN : H. Melchior & E. Windermann (Eds.) A. Engler's syllabus der Pflanzenfamilien. Gebruder Borntraeger, Berlin. Nikolasse-e.pp. 269-311.

RIBA, R. 1963. Notas sobre los helechos arbóreos de México. An. Inst. Biol., 34(1-2): 151-162.

RIBA, R. 1967. Revisión monográfica del complejo Alsophila Swartziana Martius. (Cyatheaceae). An. Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot., 38: 61-100.

RIBA, R. 1967a. New taxa in the genus Alsophila. Rhodora, 69 (777): 65-68.

RIBA, R. 1969. The Alsophila swartziana complex (Cyatheaceae). Rhodora, 71(785): 7-17.

RIBA, R. 1971. Ecology and distribution of Cyatheaceae in America (Especially the genus Trichipteris). AIBS, Annual Meeting, Edmonton, Alberta, Canada (no publicado).

RIBA, R. 1981. Flora de Veracruz, Fasc. 17, Cyatheaceae, pp. 1-42.

ROY, S. K. & HOLTUM, R. E. 1965. New cytological records for Cystodium and Dicksonia. Amer. Fern J., 55: 35-37.

ROY, S.K. & HOLTUM, R. E. 1965a. Cytological and morphological observations on Metaxya rostrata (H.B.K.) Presl. Amer. Fern J., 53(4): 160-164.

SASS, J. E. 1964. Botanical Microtechnique. Third edition. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. pp. 18.

SCHLUMBERGER, O. 1911. Familien mer kale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der gatung Woodsia und verwandter. Arten zu beiden familien. Flora, Jena, 102: 383-414.

SCHMELZEISEN, W. 1933. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der prothallien einiger Marattiaceen, Cyatheaceen und Polypodiaceen. Flora, 127: 46-80.

STAFLEU, F. A. 1981. Regnum vegetabile 106. Index Herbariorum, 7ma. Edition, pp. 452.

STOKEY, A.G. 1930. Prothallia of the Cyatheaceae. Bot. Gaz., 90: 1-45.

STOKEY, A. G. 1940. Spore germination and vegetative stages of the gametophyte of Hymenophyllum and Trichomanes. Bot. Gaz., 101: 759-790.

STOKEY, A. G. 1948. Reproductive structures of the gametophyte of Hymenophyllum and Trichomanes. Bot. Gaz., 109: 363-380.

STOKEY, A. G. 1948b. The gametophyte of Actiniopteris australis (L. fil.) Link. Jour. Indian Bot. Soc. 27: 40-49.

STOKEY, A. G. 1951. The contribution by the gametophyte to the classification of the homosporous ferns. Phytomorphology, 1: 39-58.

STOKEY, A. G. 1959. Polypodium pectinatum and P. plumula Polypodiaceae or Grammitidaceae. Amer Fern J., 94: 142-146.

STOKEY, A.G. & ATKINSON, L. R. 1952 a. The gametophyte of Stenochlaena palustris (Burm.) Bedd. Phytomorphology, 2: 1-9.

STOKEY, A. G. & ATKINSON, L. R. 1952 b. The gametophyte of Blechnum spicant (L.) Wirther, and B. buchtienii Rosenst. Phytomorphology, 2: 9-15.

STOKEY, A. G. & ATKINSON, L. R. 1956 a. The gametophyte of the Osmundaceae. Phytomorphology, 6: 19-40.

STOKEY, A. G. & ATKINSON, L. R. 1957. The gametophyte of some American species of Elaphoglossum and Rhipidopteris. Phytomorphology, 7: 275-292.

STOKEY, A. G. & ATKINSON, L. R. 1958. The gametophyte of the Grammitidaceae. Phytomorphology, 8: 391-403.

STOLZE, R. G. 1974. A taxonomic revision of the genus Cnemida-

ria (Cyatheaceae). Fieldiana Bot., 37: 1-98.

STUBNER, G. 1882. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Vorkoms der Polypodiaceen. 30th Ber. K. Realsch. und Landwirtsch. Dobein.

TARDIEU-BLOT, M. L. 1966. Sur les spores de fougères Malgaches: Filicales, Marattiales, Ophioglossales (1). Pollen Spores, 8: 75-122.

THURET, M. 1849. Sur les anthéridies des fougères. Ann. Sci. Nat., Ser. 3, 11: 5-11.

TRYON, A. F. 1964. Platyzoma-A Queensland fern with incipient heterospory. Amer. J. Bot., 51(9): 939-942.

TRYON, R. 1970a. The classification of the Cyatheaceae. Contrib. Gray Herb., 200: 3-53.

TRYON, R. 1970b. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. Biotropica, 2(2): 76-84.

TRYON, R. 1971. The american tree ferns allied to Sphaeropteris horrida. Rhodora, 73: 1-19.

TRYON, R. 1976. A revision of the genus Cyathea. Contr. Gray Herb., 20: 19-101.

TRYON, A. F. & FELDMAN, L. J. 1975. Tree fern indusia: studies of development and diversity. Canad. J. Bot., 53: 2260-2273.

TRYON, R. & TRYON, A. F. 1982. Ferns and allied plants with special reference to Tropical America. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, pp. 156-212.

TSCHUDY, R. H. & TSCHUDY, B. D. 1965. Modern fern spores of Rancho Grande, Venezuela. Acta Bot. Venez., 1: 9-71.

WALKER, T. 1966. A cytotaxonomic survey of the pteridophytes of Jamaica. Trans. Roy. Soc. Edinburgh., 66: 169-237.

WALKER, T. G. 1973. Evidence from cytology in the classification of ferns. pp. 91-110 IN: A.C. Jermy, J. A. Crabbe, & B. A. Thomas (Eds). The phylogeny and classification of the ferns. Academic Press, London. pp. 284.

WHITE, R. A. 1974 a. Comparative anatomical studies of the ferns. Ann. Mo. Bot. Gard., 61(2): 379-387.

WHITE, R. A. 1974 b. Comparative ontogeny of young sporophytes of the tree ferns (Cyatheaceae). Amer. J. Bot., 61(5): 39.

WHITE, R. A. & T. W. LUCANSKY. 1975. Comparative ontogenetic studies in young sporophytes of tree ferns. II. the squamate genera. Amer. J. Bot., 12: 29-30.

WHITE, R. A. & NORRIS, M. D. 1975. Comparative anatomy of the Cyatheaceae. I. Ontogeny of the sporangium of Cyathea and

Trichipteris. Amer. J. Bot., 62(6): 40.

WHITE, R. A. & WEIDLICH, W. A. 1974. The relationships between stem anatomy and growth habit in tree ferns (Cyatheaceae and other ferns with erect stems). Amer. J. Bot., 61(5): 39-40.

WINDISCH, P. G. 1973. Filices novae austroamericanae. I. Bradea, 1: 371-376.

WINDISCH, P. G. 1976 a. Filices novae austroamericanae. II. Bradea, 2: 57-60.

WINDISCH, P. G. 1977. Synopsis of the genus Sphaeropteris (Cyatheaceae) with a revision of the neotropical exindusiata species. Bot. Jahrd. Syst., 98(2): 176-198.

WINDISCH, P. G. 1978. Sphaeropteris (Cyatheaceae). The systematic of the group of Sphaeropteris hirsuta. Mem. New Bot. Gard., 29: 2-22.

A P E N D I C E

RECOLECTORES

A continuación se indican las abreviaturas utilizadas para citar a los recolectores en el texto:

KB Kerry Barringer
AC Alonso Carbajal
ICH Isidro Chacón
RCH Rafael Chacón
ECH Erick Christensen
DDC David & Deborah Clark
LDG Luis Diego Gómez
JGL Jorge Gómez Laurito
EJ Emmet Judziewicz
RL Ronald Liesner
RLS Rafael Lira Saade
FL Francisco Lorea
RM Robbin C. Moran
RO Rafael Ocampo
LP Leticia Pacheco
BPG Blanca Pérez García
RP Richard Pohl
FR Fernando Ramírez
RR Ramón Riba
JKU John & Kathleen B. Utley
RW Richard White
CW Carlos Wellé

Los ejemplares estudiados están depositados en los siguientes herbarios
(Los acrónimos son los citados en el Index Herbariorum (Stafleu, 1981)),
excepto UAMIZ.

- BM British Museum (Natural History), Londres.
- CR Herbario Nacional de Costa Rica, Museo Nacional, San José.
- ENCB Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México,
D.F.
- F Field Museum of Natural History, Chicago, Ill.
- GH Gray Herbarium of Harvard University, Cambridge, Mass.
- MEXU Herbario Nacional de México, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- MO Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Mo.
- UAMIZ Herbario Metropolitano, UAM - Iztapalapa, México, D.F.
- US United States National Herbarium, Smithsonian Institution, Washington,
D.C.
- XAL Herbario del Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos,
Xalapa, Veracruz, México.

APENDICE

Alsophila salvinii Hook.

MEXICO

Oaxaca: El tramo 63 Km entre Valle Nacional y Cerro Pelón, Rzedowski s/n(UAMIZ).

Cnemidaria apiculata (Hook.)Stolze

MEXICO

Veracruz: Arroyo a 2 Km E Santa Martha, sobre vereda al Volcán de Santa Martha, Mun. San Pedro Soteapan, R.R. & B.P.G. 1096-80 (MEXU,UAMIZ); Volcán Santa Martha, R.L. 30 (MEXU,UAMIZ).

Cnemidaria choricarpa (Maxon)Tryon

COSTA RICA

Prov. Puntarenas: 2.4 Km antes de Río Claro, rumbo a Piedras Blancas, B.P.G., R.W., D.D.C. 333 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ); B.P.G., R.W., D.D.C. 336 (BM, CR, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ,US).

Cnemidaria decurrens (Liebm.)Tryon

MEXICO

Veracruz: 9 Km al este, brecha al Campamento Hermanos Cedillo a la Laguna, B.P.G. & R.R. 819 (MEXU, UAMIZ); Santa Martha, a orillas del arroyo al W de la rancharía, Municipio de San Pedro Soteapan, R.R., B.P.G. 1070-80 (MEXU, UAMIZ).

Cnemidaria horrida (L.)Presl

COSTA RICA

Prov. Cartago: Reserva de Tapanti, B.P.G., L.D.G. 213 (CR, GH, UAMIZ).

Cnemidaria mutica (Christ)Tryon var. contigua (Maxon)Stolze

COSTA RICA

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 177 (CR, GH, MEXU, MO, UAMIZ).

Cnemidaria mutica (Christ)Tryon var. grandis (Maxon)Stolze

COSTA RICA

Prov. Cartago: Reserva de Tapanti, B.P.G., L.D.G., R.CH. 200 (CR, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ); B.P.G., L.D.G. 214 (CR, ENCB,

GH, MEXU, UAMIZ, XAL); B.P.G., L.D.G. 217 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ); B.P.G., L.D.G. 219 (CR, F, GH, MO, UAMIZ, US); B.P.G., L.D.G. 220 (CR, F, GH, MEXU, UAMIZ).

Prov. San José: Reserva de San Ramón, B.P.G., K.B., J.G.L., A.C. 586 (CR, ENCB, MEXU, UAMIZ).

Cnemidaria mutica (Christ) Tryon var. mutica

COSTA RICA

Prov. Alajuela: San Ramón, Cerro Azar, B.P.G., J.G.L. 446 (CR, ENCB, F, MEXU, UAMIZ, XAL); B.P.G., J.G.L. 448 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ); B.P.G., J.G.L. 450 (CR, F, MEXU, UAMIZ).

Prov. Cartago: Taucito de Drosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 172 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, UAMIZ, US); B.P.G., L.D.G., R.P. 179 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ); Reserva de Tapantí, B.P.G., L.D.G. 212 (CR, ENCB, MEXU, UAMIZ, XAL); B.P.G. 218 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ).

Prov. Heredia: Zurquí, B.P.G. 280 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, XAL); Virgen del Socorro-Cariblanco, B.P.G., R.CH., R.O. 479 (CR, GH, UAMIZ); B.P.G., R.CH., R.O. 418 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); Río Patria arriba de San Rafael y San José de la Montaña, B.P.G., K.B., R.M., E.CH. 499 (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ); B.P.G., K.B., R.M., E. CH. 501 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ).

Prov. Heredia y Limón: Parque Nacional Braulio Carrillo, B.P.G., K.B., E.CH., R.M. 608 (CR, MEXU, MO, UAMIZ); B.P.G., K.B., E.CH., R.M. 609 (BM, CR, ENCB, MEXU, MO, UAMIZ, US); B.P.G., K.B., E.CH., R.M. 611 (CR, F, MEXU, MO, UAMIZ, XAL); B.P.G. K.B., E.CH., R.M. 612 (BM, CR, GH, MEXU, UAMIZ, US).

Prov. Puntarenas y Alajuela: Reserva de Monteverde, B.P.G., K.B., E.CH. 662 (CR, GH, UAMIZ, XAL).

Prov. San José: La Palma, B.P.G. 191 (CR, ENCB, F, GH, UAMIZ, XAL); B.P.G. 192 (BM, CR, MEXU, MO, UAMIZ, US); B.P.G. 194 (BM, CR, ENCB, F, GH, UAMIZ); Reserva de San Ramón, B.P.G., K.B., J.G.L., A.C. 585 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ).

Cyathea delgadii Stern

COSTA RICA

Prov. San José: 13 Km oeste de San Isidro, Tinamastes, camino a Playa Dominical, B.P.G., R.P. 207 (CR, ENCB, F, MEXU, UAMIZ, US).

Cyathea divergens Kze. var. divergens

COSTA RICA

Prov. Heredia: Rio Patria arriba de San Rafael y San José de la Montaña, B.P.G., K.B., R.M., E.CH. 500 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ); B.P.G., K.B., R.M., E.CH. 510 (CR, GH, MO, UAMIZ).

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C. W. 252 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., C. W. 255 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US).

Cyathea divergens Kze. var. luerckheimii (Maxon) Tryon

MEXICO

Veracruz: Santa Martha a orillas del arroyo al W de la rancharía, Municipio San Pedro Soteapan, R.R. & B.P.G. 1088-80 (MEXU, UAMIZ).

Cyathea fulva (Mart. & Gal.) Fée

COSTA RICA

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 184 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US).

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico, Las Cruces, B.P.G., C.W. 241 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US); B.P.G., C.W. 253 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Puntarenas y Alajuela: Reserva de Monteverde, B.P.G., K.B., E. CH. 660 (UAMIZ).

MEXICO

Puebla: N. de Xilotepec de Juárez, Barranca de Texcalco, B.P.G., R.R. 916 A (MEXU, UAMIZ); A 5 Km al N de Cuetzalan, R.R., B.P.G. 959 (MEXU, UAMIZ).

Hidalgo: 9 Km N de Tlanchinol, sobre la carretera a Tampico, R.R., B.P.G. 1077 (MEXU, UAMIZ).

Cyathea gracilis Griseb.

COSTA RICA

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 181, 182 (CR, UAMIZ).

Cyathea multiflora Sm.

COSTA RICA

Prov. Alajuela: 4 Km Sureste de Fortuna, 2.5 Km Suroeste sobre brecha, B.P.G., R.L., E.J. 372 (BM, CR, ENCB, F, GH, MO, UAMIZ, US); Lado suroeste del Lago Cote, 3 Km Norte del camino Tilarán-Arenal sobre la carretera a Guatuso, 1.5 Km Oeste sobre brecha a la Finca Cote, B.P.G., R.L., E.J. 380 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ); B.P.G., R.L., E.J. 381 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, UAMIZ, US); B.P.G., R.L., E.J. 382 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US).

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 176 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); Reserva de Tapanti, B.P.G., L.D.G. 227 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ); 1,5 Km este de Tres Equis, sobre la carretera Turrialba a Limón, B.P.G., R.L., E.J. 440 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., R.L., E.J. 441 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., R.L., E.J. 442 (CR, ENCB, F, MO, UAMIZ, XAL); B.P.G., R.L., E.J. 445 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ).

Prov. Heredia: Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, B.P.G., I. CH. 296 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, UAMIZ, US); B.P.G., I. CH. 305 (CR, ENCB, MEXU, UAMIZ); B.P.G., I. CH. 308 (BM, CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., I. CH. 326 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US); Virgen del Socorro-Cariblanco, B.P.G., R.CH., R.O. 468 (BM, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., R.CH., R.O. 469 (CR, ENCB, F, UAMIZ); B.P.G., R.CH., R.O. 470 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ); B.P.G., R.CH., R.O. 472 (CR, ENCB, F, UAMIZ).

Prov. Limón: Suretka - Bri Bri, B.P.G., K.B., R.M., J.G.L. 534 (BM, CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, XAL); B.P.G., K.B., R.M., J.G.L. 543 (BM, CR, F, UAMIZ); B.P.G., K.B., R.M., J.G.L. 548 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ).

Prov. San José: Reserva de San Ramón, B.P.G., K.B., J.G.L., A.C. 583 (BM, CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ, US, XAL).

Cyathea suprastrigosa (Christ) Maxon

COSTA RICA

Prov. Alajuela: San Ramón, cerro Azar, B.P.G., J.G.L. 451 (CR, GH, MO, XAL); B.P.G., J.G.L. 452 (BM, CR, ENCB, F, GH).

Prov. Heredia: Río Patria, arriba de San Rafael y San José de la Montaña, B.P.G., K.B., R.M., E.CH. 503 (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. San José: El Empalme, B.P.G., R.P. 202 (CR, ENCB, F, MEXU, UAMIZ).

Lophosoria quadripinnata (Gmel.) C. Christ

COSTA RICA

Prov. Alajuela: San Ramón, Cerro Azar, B.P.G., J.G.L. 449 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P.186 (CR, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ); Reserva de Tapanti, B.P.G., L.D.G. 215 (BM, CR, ENCB, F, MEXU, UAMIZ, US); B.P.G., L.D.G. 236 (CR, ENCB, MEXU, UAMIZ).

Prov. Heredia: Zurquí, B.P.G. 278 (CR, US, XAL); B.P.G., 282 (CR, MEXU, MO, UAMIZ); Río Patria arriba de San Rafael y San José de la Montaña, B.P.G., B.K., R.M., E.CH. 502 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C.W. 243 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US).

Prov. San José: La Palma, B.P.G. 193 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ); 13 Km Oeste de San Isidro, Tinamastes, camino a Playa Dominical, B.P.G., R.P. 206 (BM, CR, ENCB, MEXU, UAMIZ); Cerro Daser (Cerros de Escazú), B.P.G., J. & K. U. 698 (CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ, US, XAL).

MEXICO

Hidalgo: 8 Km N de Tlanchinol, sobre carretera a Tampico, R.R., B.P.G. 1076 (MEXU, UAMIZ); R.R., B.P.G. 1080 (MEXU, UAMIZ); Tianguistengo, entre Zacualtipán y Tianguistengo, R.R., B.P.G. 1092 (MEXU, UAMIZ).

Puebla: Adelante de Zacapuaxtla, 30 Km antes de Cuetzalán, R.R. B.P.G. 956 (MEXU, UAMIZ).

Veracruz: Km 52 de Naolinco a Misantla, cerca de la cañada del Huérfano, R.R., B.P.G. 926 A (MEXU, UAMIZ); Cerca de Naolinco, R.R., B.P.G. 953 (MEXU, UAMIZ).

Metaxya rostrata (H.B.K.) Presl

COSTA RICA

Prov. Puntarenas: Esquinas, Península Osa, B.P.G., R.W., D. & D.C. 337 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US).

Nephelea erinacea (Karst.) Tryon var. erinacea

COSTA RICA

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 173 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL); Reserva de Tapanti, B.P.G. 188 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., L.D.G. 211 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ).

Prov. Heredia: Zurquí, B.P.G. 277 (CR, GH, MEXU, MO, UAMIZ); Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, B.P.G., I.CH. 298 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US); B.P.G., I.CH. 303 (BM, CR, ENCB, F, GH, MO, UAMIZ); B.P.G., I.CH. 304 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., I.CH. 307 (BM, CR, UAMIZ).

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C.W. 245 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. San José: La Palma, cerca de La Finca Buenaventura, B. P.G. 187 (BM, CR, F, GH, MEXU, UAMIZ, US); Reserva de San Ramón, B.P.G., K.B., J.G.L., A.C. 567 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL).

Nephelea mexicana (Schlecht. & Cham.) Tryon

COSTA RICA

Prov. Alajuela: 4 Km Sureste de Fortuna, 2.5 Km al suroeste del Lago Cote, 3 Km noreste del camino Tilarán-Arenal sobre la carretera a San Rafael de Guatuso, entonces 1 Km oeste sobre brecha a la Finca Cote, B.P.G., R.L., E.J. 384 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Guanacaste y Alajuela: Cerro Cacao, B.P.G., K.B., E.CH. 641 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL).

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C.W. 254 (CR, F, GH, MO, UAMIZ).

Prov. San José: Hacienda El Rodeo, B.P.G., K.B., R.M. 552 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

MEXICO

Hidalgo: 8 Km N Tlanchinol, sobre la carretera a Tampico, R.R., B.P.G. 1083 (MEXU, UAMIZ).

Puebla: Xicotepec de Juárez, "Hotel Mi Ranchito", R.R., B.P.G. 911 A (MEXU, UAMIZ).

Nephelea polystichoides (Christ) Tryon

COSTA RICA

Prov. Cartago: Reserva de Tapanti, B.P.G., L.D.G. 224 (CR, MEXU, UAMIZ); B.P.G., L.D.G. 229 (CR, GH, MEXU, UAMIZ); B.P.G., L.D.G. 676 (BM, CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL).

Prov. Heredia: Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, B.P.G., I.CH. 297 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, UAMIZ, US); B.P.G., I.CH. 299 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US); Virgen del Socorro-Cariblanco, B.P.G., R. CH., R.O. 477 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., R.CH., R.O. 478 (CR, ENCB, F, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); B.P.G., R. CH., R.O. 480 (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL); B.P.G., R.CH., R.O. 483 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Puntarenas y Alajuela: Reserva de Monteverde, B.P.G., K.B., E.CH. 664 (BM, CR, ENCB, F, MEXU, UAMIZ, US, XAL).

Prov. San José: La Palma, B.P.G. 195 (BM, CR, ENCB, F, GH, MO, US, UAMIZ); 13 Km oeste de San Isidro, Tinamastes, camino a Playa Dominical, B.P.G., R.P. 205 (CR, ENCB, F, MEXU, UAMIZ, US); Reserva de San Ramón, B.P.G., K.B., J.G.L., A.C. 587 (CR, ENCB, F, MO, UAMIZ, US, XAL).

Nephelea tryoniana Gastony

MEXICO

Veracruz: Santa Martha, orillas de arroyo al W de la ranchería Municipio San Pedro Soteapan, R.R. & B.P.G. 1087-80 (MEXU, UAMIZ); Arroyo 2 Km E de Santa Martha, camino al volcán Santa Martha, R.R. & B.P.G. 1094-80 (MEXU, UAMIZ); Norte de San Fernando, 1 Km hacia el Río Huazuntlán, Mun. de San Pedro Soteapan, R.R., B.P.G. 1175 (MEXU, UAMIZ).

Sphaeropteris brunei (Christ) Tryon

COSTA RICA

Prov. Cartago: Reserva de Tapanti, B.P.G., L.D.G. 228 (BM, CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Puntarenas y Alajuela: Reserva de Monteverde, B.P.G., K.B., E.CH. 659 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. San José: Jardín del Museo Nacional de Costa Rica, B.P.G. 292 (CR, ENCB, MEXU, UAMIZ).

Sphaeropteris elongata (Hook.) Tryon

COSTA RICA

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C.W. 249 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Sphaeropteris horrida (Liebm.) Tryon

COSTA RICA

Prov. Cartago: Reserva de Tapanti, B.P.G., L.D.G. 674 (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ).

MEXICO

Veracruz: Arroyo 2 Km E de Santa Martha, camino al volcán Santa Martha, Municipio de San Pedro Soteapan R.R. & B.P.G. (MEXU, UAMIZ); norte de San Fernando, orillas del río Huazuntlán rumbo al volcán Santa Martha, R.R. & B.P.G. 1187 (MEXU, UAMIZ).

Sphaeropteris myosurpoides (Liebm.) Tryon

MEXICO

Oaxaca: Distrito Ixtlán, 15 Km S of bridge at Valle Nacional. Trail from Puerto Eligio east toward Soyalapam, Mickel 6505 (MEXU); Distrito Juchitan, Cerro de las Flores between El Tejon and La Chiguzhe, Hallberg 1689 (MEXU).

Trichipteris bicrenata (Liebm.) Tryon

MEXICO

Veracruz: Cañada del Huérfano, Santa Rita, R. R. & B.P.G., 991 (MEXU, UAMIZ).

Trichipteris costaricensis (Kuhn.) Barr.

MEXICO

Veracruz: Campamento Hermanos Cedillo y Plan de Pericos a orillas del río Solosúchil, B.P.G. & R.R. 855 (MEXU, UAMIZ).

Trichipteris mexicana (Mart.) Tryon

MEXICO

Chiapas: Lagunas de Montebello, Lago Montebello, R.R. 1352 (UAMIZ).

Trichipteris microdonta (Desv.) Tryon

MEXICO

Veracruz: Playa Vicente, 7 Km E de Lealtad de Muñoz, hacia la Isla, R.R. 1266 (MEXU, UAMIZ); Arroyo a 2 Km E de Santa Martha, Municipio de San Pedro Soteapan, R.R. & B.P.G. 1110-80 (MEXU, UAMIZ).

Trichipteris aff. pilosissima (Baker) Barr.

COSTA RICA

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C.W. 250 (CR, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ); B.P.G., C.W. 251 (CR, GH, MO, UAMIZ).

Trichipteris scabriuscula (Maxon) Tryon

MEXICO

Veracruz: Cerca del Rancho La Mesa-Banderilla, B.P.G. 112 (UAMIZ); Mina de arena entre Angel R. Cabadas y Santiago Tuxtla, R.R. 941-A (UAMIZ); 2-3 Kms al este de Coyame, rumbo a La Peninsula de Moreno, R.R., B.P.G., R.L. 1218, 1216 (UAMIZ).

Trichipteris schiedeana (Presl) Tryon

COSTA RICA

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 183 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, UAMIZ, US).

Prov. Heredia: Virgen del Socorro-Cariblanco, B.P.G., R.CH., R.O. 482 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL); San Miguel de Sarapiquí rumbo a Cariblanco, B.P.G., R.CH., 557a (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL); B.P.G., R.CH., R.O. 558 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, UAMIZ).

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C.W. 238 (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US); B.P.G., C.W. 240 (CR, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US).

Prov. San José: Cerro Daser (Cerros de Escazú), B.P.G., J. & K. U. 696 (CR, ENCB, MEXU, UAMIZ, XAL).

MEXICO

Veracruz: San Pedro Soteapan, Santa Martha a orillas del arroyo al W de la ranchería, R.R., B.P.G. 1077-80 (MEXU, UAMIZ); Entre Pajapan y Jicacal, Coyame y La Peninsula a orillas de arroyos y cortes de caminos, Mun. de Pajapan, R.R., B.P.G. 1194 (MEXU, UAMIZ).

Trichipteris stipularis (Christ) Tryon

COSTA RICA

Prov. Cartago: Taucito de Orosi, B.P.G., L.D.G., R.P. 185 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Puntarenas: San Vito de Java, Jardín Botánico Las Cruces, B.P.G., C.W. 244 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL); B.P.G., C.W. 246 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US, XAL).

Prov. Puntarenas y Alajuela: Reserva de Monteverde, B.P.G., K. B., E.CH. 661 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL).

Trichipteris trichiata (Maxon) Tryon

COSTA RICA

Prov. Alajuela: 4 Km Sureste de Fortuna, entonces 2.5 Km sureste sobre brecha, B.P.G. R.L., E.J. 373 (BM, CR, ENCB, GH, MEXU, UAMIZ); Lado Sureste del Lago Cote, 3 Km Noreste del camino Tilarán-Arenal sobre la carretera a San Rafael Guatuso, entonces 1.5 Km oeste sobre camino de brecha a la Finca Cote, B.P.G., R.L., E.J. 373 a (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, XAL).

Prov. Cartago: 13 Km Este de Turrialba sobre la carretera a Limón, B.P.G., R.L., E.J. 429 (CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, XAL).

Prov. Heredia: Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, B.P.G., I.CH. 295 (BM, CR, ENCB, F, GH, MEXU, MO, UAMIZ, US); B.P.G., I.CH. 313 (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ); Colonia Virgen del Socorro, B.P.G., R.CH., R.O. 556 (BM, CR, ENCB, F, MO, UAMIZ).

Prov. Limón: Suretka -BriBri, B.P.G., K.B., R.M., J.G.L. 519 (CR, ENCB, GH, MEXU, MO, UAMIZ).