



Acta Botanica
Mexicana

Desarrollo de la fase gametofítica de ocho especies de *Pellaea* (Pteridaceae, Polypodiophyta) presentes en México

Development of the gametophytic phase of eight species of *Pellaea* (Pteridaceae, Polypodiophyta) present in Mexico

Aniceto Mendoza-Ruiz^{1,2}, Jacqueline Ceja-Romero¹, Blanca Pérez-García¹

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Pellaea* (Pteridaceae) es un género de helechos de distribución subcosmopolita. Se ha documentado la morfología de las esporas y el desarrollo gametofítico de diversas especies de este taxon, registrándose de manera característica la presencia de apogamia. El objetivo de este trabajo fue describir y comparar el desarrollo protálico de ocho especies de *Pellaea* sect. *Pellaea* que habitan en México.

Métodos: De cada una de las especies se recolectaron los ejemplares de respaldo en el campo, así como las pinnas fértiles de las que se obtuvieron las esporas, las cuales fueron sembradas en cajas Petri con agar y medio de Thompson. Los cultivos se mantuvieron a una temperatura de 18-25 °C, con un fotoperiodo de 12 horas luz/oscuridad, desde el inicio de la germinación hasta la madurez del gametofito.

Resultados clave: Todos los taxones tuvieron esporas triletes y presentaron germinación tipo Vittaria. Se observaron dos tipos de desarrollo protálico: Adiantum y Ceratopteris. La forma de los gametofitos adultos fue cordiforme, espatulado-cordiforme o cordiforme-reniforme; los márgenes fueron lisos, ondulados o con dos células en forma de dientes. Los esporofitos de *P. notabilis*, *P. ribae*, *P. sagittata*, *P. ternifolia* y *P. villosa* fueron de origen sexual, mientras que los de *P. cordifolia* y *P. oaxacana* fueron apogámicos. *Pellaea sagittata* y *P. ternifolia* formaron esporofitos de origen sexual y también apogámicos. *Pellaea pringlei* y un representante de *P. cordifolia* no formaron esporofitos.

Conclusiones: El desarrollo y las características de los gametofitos estudiados fueron similares a lo reportado en otros trabajos; se obtuvieron en la mayoría de las especies esporofitos de origen sexual y/o apogámico. Se describe por primera vez el desarrollo protálico de *P. oaxacana*, *P. ribae* y *P. villosa*, lo que permite conocer la información de 15 de las 16 especies de *Pellaea* sect. *Pellaea* que crecen en México.

Palabras clave: apogamia, bisexual, esporas, gametofitos, helechos, unisexual.

Abstract:

Background and Aims: *Pellaea* (Pteridaceae) is a fern genus with a subcosmopolitan distribution. The spore morphology and gametophytic development of several species of this taxon have been studied and the presence of apogamy has been characteristically registered. The aim of this work was to describe and compare the prothallial development of eight species of *Pellaea* sect. *Pellaea* from Mexico.

Methods: Voucher specimens were collected for each species, as well as fertile pinnae from which spores were obtained, which were then sowed in Petri dishes with agar and Thompson's medium. Cultures were maintained at a temperature of 18-25 °C, with a 12 h light/dark photoperiod, from the start of germination until the gametophyte maturity.

Key results: All taxa had trilete spores and showed Vittaria-type germination. Two types of prothallial development were observed: Adiantum and Ceratopteris. The shape of the adult gametophytes was cordate, spatulate-cordate or cordate-reniform; the margins were smooth, undulate or with two tooth-shaped cells. The sporophytes of *P. notabilis*, *P. ribae*, *P. sagittata*, *P. ternifolia* and *P. villosa* were of sexual origin, whereas those of *P. cordifolia* and *P. oaxacana* were apogamous. *Pellaea sagittata* and *P. ternifolia* developed sporophytes of both sexual and apogamous origins. *Pellaea pringlei* and a specimen of *P. cordifolia* did not produce sporophytes.

Conclusions: The development and characteristics of the gametophytes studied were similar to those reported in other studies, obtaining in most species sporophytes of sexual and/or apogamous origin. For the first time, the prothallial development of *P. oaxacana*, *P. ribae* and *P. villosa* is described, providing information for 15 of the 16 species of *Pellaea* sect. *Pellaea* occurring in Mexico.

Key words: apogamy, bisexual, ferns, gametophyte, spores, unisexual.

¹Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Departamento de Biología, Área de Botánica Estructural y Sistemática Vegetal, Av. Ferrocarril de San Rafael Atlixco 186, Colonia Leyes de Reforma 1ra Sección, Iztapalapa, 09310 Cd. Mx., México.

²Autor para la correspondencia: amr@xanum.uam.mx

Recibido: 6 de septiembre de 2024.

Revisado: 17 de septiembre de 2024.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 19 de noviembre de 2024.

Publicado Primero en línea: 19 de noviembre de 2024.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 131(2024).

Citar como: Mendoza-Ruiz, A., J. Ceja-Romero y B. Pérez-García. 2024. Desarrollo de la fase gametofítica de ocho especies de *Pellaea* (Pteridaceae, Polypodiophyta) presentes en México. Acta Botanica Mexicana 131: e2401. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2401>



Este es un artículo de acceso abierto
bajo la licencia Creative Commons 4.0
Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Pellaea Link es un género de helechos de la familia Pteridaceae, cuya delimitación taxonómica es compleja. Tryon y Tryon (1982) y Tryon et al. (1990) incluyeron dentro del grupo 35 especies distribuidas en cuatro secciones: *Pellaea* sect. *Holcochlaena* Hook. & Baker, *Pellaea* sect. *Ormopteris* (J. Sm.) R.M. Tryon & A.F. Tryon, *Pellaea* sect. *Pellaea* y *Pellaea* sect. *Platyloma* (J. Sm.) Hook. & Baker. La evidencia molecular reciente muestra que esta clasificación es polifilética (Gastony y Rollo, 1995, 1998; Kirkpatrick, 2007). La sección *Ormopteris* se reconoce actualmente como un género independiente (PPG I, 2016) y las secciones *Holcochlaena* y *Platyloma* en un futuro probablemente se acepten como géneros válidos (Kirkpatrick, 2007).

En México habitan 16 especies de *Pellaea* sect. *Pellaea* (Mickel y Smith, 2004; Velázquez-Montes, 2019; Alexander, 2021), grupo que se distribuye principalmente en el suroeste de los Estados Unidos de América y en México, cuyos representantes se caracterizan por presentar una lámina imparipinnada, con segmentos peciolulados, casi glabra, con venación libre, falso indusio marginal continuo y soros terminales sobre los ápices de las venas (Tryon, 1957).

La fase gametofítica de *Pellaea sensu* Tryon et al. (1990) se ha relacionado frecuentemente con la presencia de apogamia, por lo que diversos trabajos han documentado las características e influencia de las condiciones de cultivo en el desarrollo de esta forma de reproducción asexual (Steil, 1911, 1915, 1918; Hayes, 1924; Pickett y Manuel, 1925; Rigby, 1973). Se ha descrito la morfología de las esporas y el desarrollo gametofítico de alrededor de 60% de las especies del género, 12 de las cuales pertenecen a la sección *Pellaea* (Nayar y Bajpai, 1963; Pray, 1968a, b, 1970, 1971; Tryon, 1968; Herrera-Soriano et al., 2011; Huerta-Zavala et al., 2013), registrándose la presencia de formas sexuales y apogámicas. Además, recientemente Grusz et al. (2021), en su revisión sobre los factores genéticos y ambientales asociados con la apomixis en helechos, tomaron como modelo de estudio a *Pellaea* y grupos afines.

Con el fin de complementar la información que se tiene hasta el momento sobre la fase gametofítica de

Pellaea, en este trabajo describimos y comparamos la morfología de las esporas y las distintas etapas del desarrollo del prótalo de ocho especies que habitan en México: *Pellaea cordifolia* (Sessé & Moc.) A.R. Sm., *Pellaea notabilis* Maxon, *Pellaea oaxacana* Mickel & Beitel, *Pellaea pringlei* Davenp., *Pellaea ribae* A. Mend. & Windham, *Pellaea sagittata* (Cav.) Link, *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link y *Pellaea villosa* (Windham) Windham & Yatsk. Cabe mencionar que para tres de ellas no se contaba con información previa sobre el tema.

Materiales y Métodos

Se recolectaron plantas con esporangios maduros de las especies de *Pellaea* mencionadas (Cuadro 1), las cuales fueron determinadas, procesadas y depositadas en el Herbario Metropolitano UAMIZ (Thiers, 2023). Además, se guardaron pinnas fértiles en sobres de papel que se dejaron secar a temperatura ambiente, cuyo contenido se tamizó con una malla con poros de 0.74 mm de diámetro.

Las esporas obtenidas se guardaron en viales de vidrio a una temperatura de 5-8 °C. Para cada una de las especies se sembraron esporas en cinco cajas de Petri de 6 cm de diámetro con agar y medio de cultivo de Thompson (Klekowski, 1969). Una de ellas se cubrió con papel aluminio para determinar la presencia de fotoblastismo positivo. Los cultivos se mantuvieron con un régimen lumínico de 12 hr luz/oscuridad, a una temperatura de 18-25 °C. Las cajas permanecieron durante todo el proceso dentro de bolsas de polietileno transparente, abriéndose 1-2 veces por semana para revisar su contenido y humedecer el medio con agua destilada esterilizada para evitar la desecación.

Las fotomicrografías de las esporas y de los gametofitos fueron realizadas con una cámara digital (Olympus C5060, Tokio, Japón), adaptada a un microscopio estereoscópico (American Optical AO 580, Southbridge, EUA) y un microscopio óptico (Olympus BX41, Tokio, Japón). Las láminas fueron elaboradas con Adobe Photoshop CS4® (Adobe, 2008) y solo se incluyeron las fotografías más representativas de cada estado de desarrollo.



Cuadro 1: Sitios de recolección en México de ocho especies de *Pellaea* Link. Colectores: AMR=Aniceto Mendoza Ruiz, ANZ=Arturo Nava Zafra, JCR=Jacqueline Ceja Romero, JRT=Jesús Rivera Tapia, LAFG=Luis Antonio Fonseca Gutiérrez. Tipos de vegetación: BP=bosque de pino, BE=bosque de encino, MX=matorral xerófilo, BPE=bosque de pino encino, BTC=bosque tropical caducifolio, VS=vegetación secundaria.

Especies	No. de colecta y de registro de herbario	Estado, municipio	Altitud m	Tipo de vegetación
<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé & Moç.) A.R. Sm.	AMR 950 (UAMIZ 61720)	Zacatecas, Sombrerete	2404	BP
<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé & Moç.) A.R. Sm.	AMR 2600 (UAMIZ 91044)	Oaxaca, Teotitlán del Valle	1852	BE
<i>Pellaea notabilis</i> Maxon	LAFG 14 (UAMIZ 85430)	Tamaulipas, Cd. Victoria	370-450	MX
<i>Pellaea oaxacana</i> Mickel & Beitel	AMR 2599 (UAMIZ 91042)	Oaxaca, Teotitlán del Valle	1852	BE
<i>Pellaea pringlei</i> Davenp.	ANZ 1634 (UAMIZ 80700)	Oaxaca, Santiago Textitlán	1562	BP
<i>Pellaea ribae</i> A. Mend. & Windham	AMR 250 (UAMIZ 53405)	San Luis Potosí, San Nicolás	1260-1350	MX
	AMR 986 (UAMIZ 61724)	Tolentino		
<i>Pellaea sagittata</i> (Cav.) Link	AMR 870 (UAMIZ 69720)	Oaxaca, Chalcatongo de Hidalgo	2585	BP
<i>Pellaea sagittata</i> (Cav.) Link	AMR 2589 (UAMIZ 91046)	Oaxaca, Villa Díaz Ordaz	2799	BPE
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link	AMR 776 (UAMIZ 59015)	Oaxaca, Albarradas	2115	BPE
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link	AMR 945 (UAMIZ 61362)	Morelos, Tlayacapan	2160	BPE
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link	JCR 1561 (UAMIZ 67885)	Querétaro, Cadereyta de Montes	2109	BTC
<i>Pellaea villosa</i> (Windham) Windham & Yatsk.	JRT s.n. (UAMIZ 91045)	Hidalgo, Chapantongo	2282	VS derivada de BE

Resultados

Esporas

Las ocho especies son homospóricas, con esporas triletes (Cuadro 2, Fig. 1A-H). Las esporas de *Pellaea cordifolia* midieron 37 (39) 42 μm de diámetro (tamaño mínimo, promedio y máximo), fueron de color pardo oscuro, semiesféricas distalmente a triangulares en vista proximal, con el perisporio ligeramente rugulado, crestas inconspícuas y lesura resaltada (Fig. 1A). Las de *P. notabilis* midieron 43 (45) 48 μm de diámetro, fueron de color pardo claro, semiesféricas a triangular-globosas, con el perisporio rugulado y crestas irregulares prominentes (Fig. 1B). Las de *P. oaxacana* midieron 53 (57) 60 μm de diámetro, fueron de color pardo oscuro, semiesféricas, con el perisporio rugulado y pliegues ligeramente ondulados (Fig. 1C). Las de *P. pringlei* midieron 48 (51) 53 μm de diámetro, fueron de color pardo claro a oscuro, semiesféricas a globosas, con el perisporio regulado y con pliegues irregulares ondulados (Fig. 1D). Las de *P. ribae* midieron 53 (55) 60 μm de diámetro, fueron de color pardo oscuro, tetraédrico-globosas a globosas, con el perisporio rugulado a rugoso y crestas irregulares prominentes, a menudo equinuladas (Fig. 1E). Las de *P. sagittata* midieron 41 (46) 49 μm de diámetro, fueron de color pardo oscuro, semiesféricas, con el

perisporio rugulado y con crestas ligeramente prominentes (Fig. 1F). Las de *P. ternifolia* (AMR 776 y 945) midieron 51 (54) 59 μm y 50 (53) 58 μm de diámetro, respectivamente, fueron de color pardo claro, triangulares a globosas, con el perisporio ligeramente rugoso, con crestas inconspícuas y la lesura ligeramente resaltada (Fig. 1G), mientras que las del número JCR 1561 midieron 38 (40) 43 μm . Finalmente, las esporas de *Pellaea villosa*, 46 (49) 53 μm de diámetro, fueron de color pardo oscuro, semiesféricas, con el perisporio rugulado y con crestas o pliegues tenuemente visibles (Fig. 1H).

Germinación

Todas las especies presentaron germinación exospórica, la cual inició entre los (5) 6-8 días después de haber sido sembradas las esporas (Fig. 2A-C). De acuerdo con los tipos de germinación propuestos por Nayar y Kaur (1971) y Raghavan (1989), los taxones presentaron el tipo Vittaria (Cuadro 2), que se caracteriza porque la primera división, que da lugar a la célula del rizoides y a la célula protálica inicial, es perpendicular al eje polar de la espóra. Las siguientes divisiones de la célula protálica inicial son perpendiculares a la primera división y producen un filamento uniseriado (Fig. 2D).



Cuadro 2: Fases del desarrollo sexual de especies de *Pellaea* Link. Colectores: AMR=Aniceto Mendoza Ruiz, AN=Arturo Nava, JCR=Jacqueline Ceja Romero, JRT=Jesús Rivera Tapia LAFG=Luis Antonio Fonseca Gutiérrez, ND=sin datos.

Especie/ colector y número de colecta	Nivel de ploidía/ fuente bibliográfica	No. de esporas/ esporangio	Tipo/ tamaño de esporas	Tipo/ tiempo de germinación	No. células del filamento	Tipo de desarrollo protálico
<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé & Moc.) A.R. Sm. AMR 950	Diploide (Grusz et al., 2021)	64	Trilete 37 (39) 42 µm	Tipo Vittaria 6-8 días	2-6 células de largo 12-14 días	Tipo Adiantum 21-27 días
<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé & Moc.) A.R. Sm. AMR 2600	Diploide (Tryon, 1968)	64	Trilete 37 (39) 42 µm	Tipo Vittaria 6-8 días	2-6 células de largo 14-17 días	Tipo Adiantum 17-24 días
<i>Pellaea notabilis</i> Maxon LAFG 14	Diploide (Tryon, 1972)	64	Triletes 43 (45) 48 µm	Tipo Vittaria 7-8 días	2-6 células de largo 8-10 días	Tipo Adiantum 17-24 días
<i>Pellaea oaxacana</i> Mickel & Beitel AMR 2599	Triploide (Tryon, 1968)	32	Triletes 53 (57) 60 µm	Tipo Vittaria 6-8 días	2-6 células de largo 8-10 días	Tipo Adiantum 17-24 días
<i>Pellaea pringlei</i> Davenp. AN 1634	Diploide (Grusz et al., 2021)	64	Triletes 48 (51) 53 µm	Tipo Vittaria 7 días	2-6 células de largo 14 días	Tipo Adiantum 25-38 días
<i>Pellaea ribae</i> A. Mend. & Windham AMR 250	ND (Mendoza et al., 2001)	64	Triletes 53 (55) 60 µm	Tipo Vittaria 7 días	2-5 células de largo 12-14 días	Tipo Adiantum 14-30 días
<i>Pellaea ribae</i> A. Mend. & Windham AMR 986	ND (Mendoza et al., 2001)	64	Triletes 53 (55) 60 µm	Tipo Vittaria 7 días	2-5 células de largo 13-15 días	Tipo Adiantum 14-27 días
<i>Pellaea sagittata</i> (Cav.) Link AMR 870	Triploide (Tryon, 1968; Grusz et al., 2021)	64	Triletes 41 (46) 49 µm	Tipo Vittaria 8 días	2-6 células de largo 8-11 días	Tipo Ceratopteris 11-24 días
<i>Pellaea sagittata</i> (Cav.) Link AMR 2589	Triploide (Tryon, 1968; Grusz et al., 2021)	32	Triletes 41 (46) 49 µm	Tipo Vittaria 8 días	2-6 células de largo 8-11 días	Tipo Ceratopteris 15-24 día
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link AMR 776	Diploide y tetraploide (Tryon, 1968; Grusz et al., 2021)	64	Triletes 51 (54) 59 µm	Tipo Vittaria 6-7 días	2-5 células de largo 8-14 días	Tipo Ceratopteris 14-45 días
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link AMR 945	Diploide y tetraploide (Tryon, 1968; Grusz et al., 2021)	64	Triletes 50 (53) 58 µm	Tipo Vittaria 5-6 días	2-5 células de largo 7 días	Tipo Adiantum 15-27 días
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link JCR 1561	Diploide y tetraploide (Tryon, 1968; Grusz et al., 2021)	64	Triletes 38 (40) 43 µm	Tipo Vittaria 6 días	2-5 células de largo 7 días	Tipo Adiantum 38 días
<i>Pellaea villosa</i> (Windham) Windham & Yatsk. JRT s.n.	Tetraploide (Windham y Yatskievych, 2003)	64	Triletes 46 (49) 53 µm	Tipo Vittaria 7 días	2-5 células de largo 9 días	Tipo Adiantum 11-14 días

Fase filamentosa

Se presentó entre los 7 y 17 días. Los filamentos tuvieron 2-5 células de longitud en *Pellaea ribae*, *P. ternifolia* y *P. villosa*, mientras que en *P. cordifolia*, *P. notabilis*, *P. oaxacana*, *P. pringlei* y *P. sagittata* llegaron a tener hasta seis células (Fig. 2E, F). En todos los casos, los filamentos fueron cilíndricos,

uniseriados, con uno a dos rizoides que se desarrollaron en la célula basal (Cuadro 2).

Fase laminar

De manera general se presentó entre los 14 y 30 días después de la germinación de las esporas. Sin embargo, en



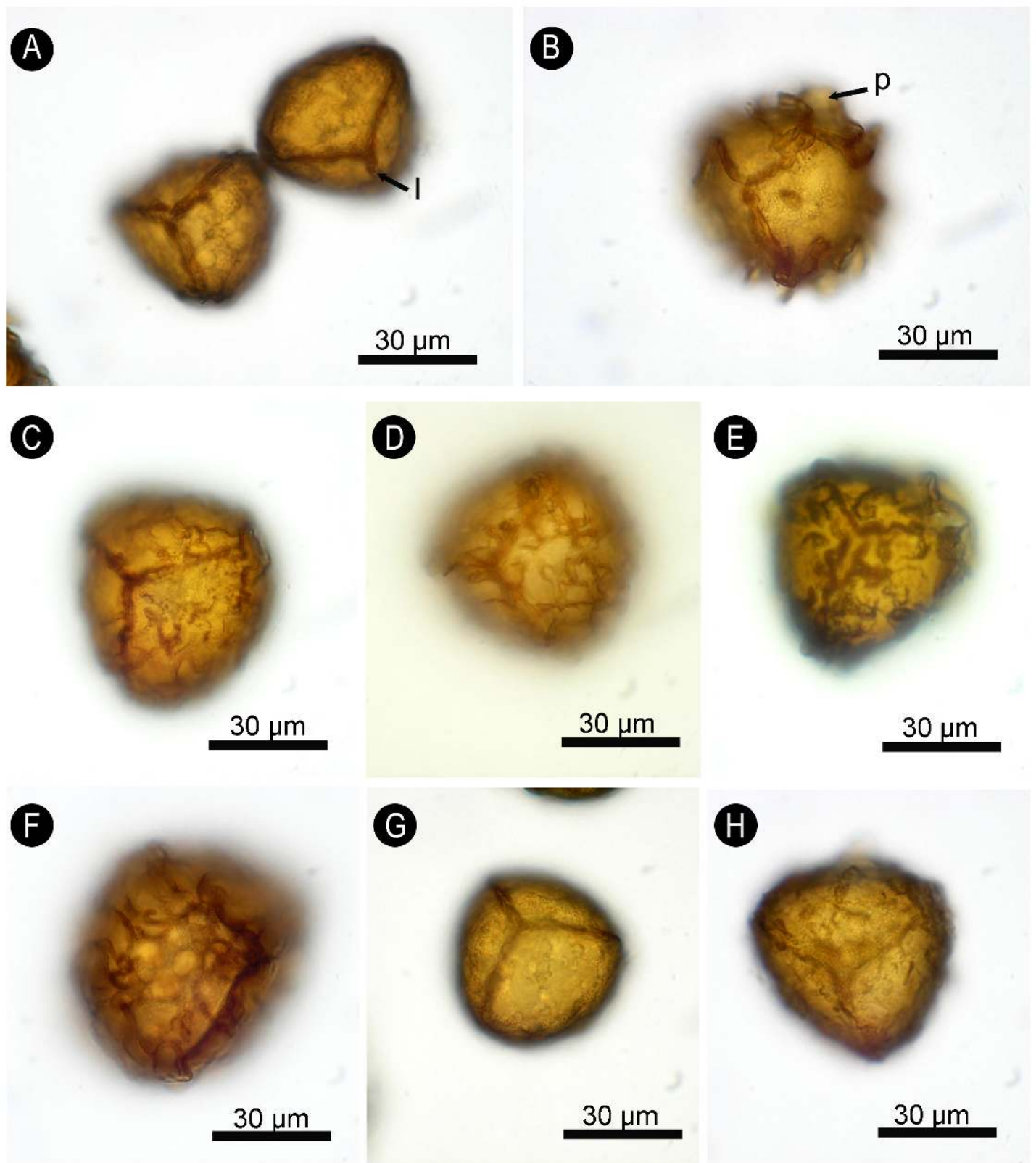


Figura 1: Ornamentación de las esporas de *Pellaea* Link (Pteridaceae). A. esporas de *Pellaea cordifolia* (Sessé & Moc.) A.R. Sm., la literal (l) indica la lesión; B. espora de *P. notabilis* Maxon, la literal (p) indica el perisporio; C. espora de *P. oaxacana* Mickel & Beitel; D. espora de *P. pringlei* Davenp.; E. espora de *P. ribae* A. Mend. & Windham; F. espora de *P. sagittata* (Cav.) Link; G. espora de *P. ternifolia* (Cav.) Link; H. espora de *P. villosa* (Windham) Windham & Yatsk.

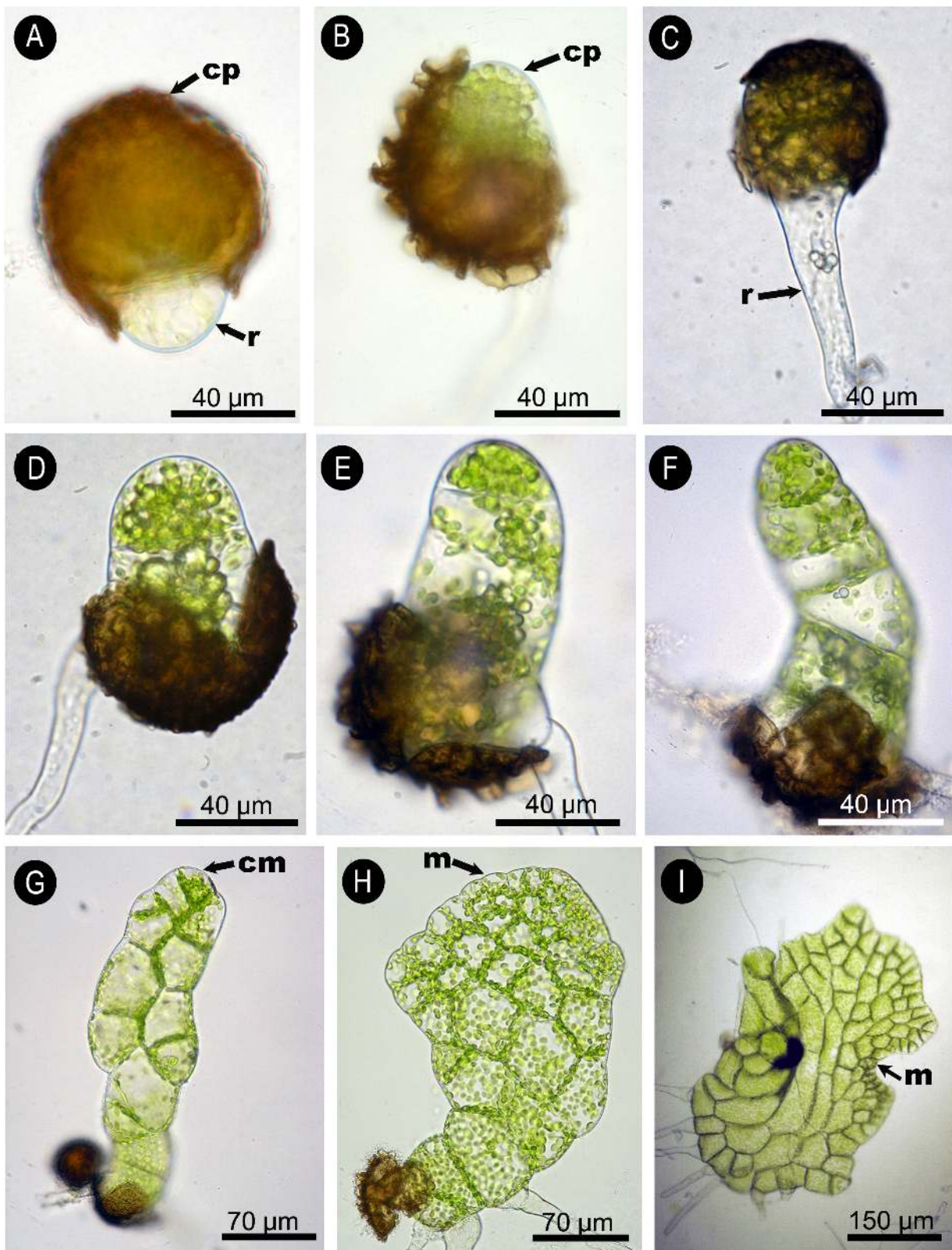


Figura 2: Germinación, filamentos y diversos estados laminares de gametofitos de *Pellaea* Link (Pteridaceae). A. germinación de *P. ternifolia* (Cav.) Link; B. primera célula protálica de *P. notabilis* Maxon; C. germinación y primera célula rizoidal de *P. cordifolia* (Sessé & Moc.) A.R. Sm.; D. filamento y células con cloroplastos de *P. ternifolia*; E-F. gametofitos filamentosos con 4-6 células de *P. notabilis*; G. inicio de la formación de la lámina en *P. ternifolia*; H. gametofito joven con meristemo apical diferenciado en *P. ternifolia*; I. gametofito joven con meristemo lateral diferenciado en *P. sagittata* (Cav.) Link. Cm=célula meristemática, cp=célula protálica, m=meristemo, r=rizoide.

P. villosa se produjo entre los 11 y 14 días, mientras que en *P. ternifolia* (AMR 776) tuvo lugar entre los 14 y los 45 días (Cuadro 2). La mayor parte de los taxones tuvieron un desarrollo del prótalo tipo *Adiantum* (Nayar y Kaur, 1971), que se caracteriza por la formación de una célula meristemática apical en etapas tempranas del desarrollo. Esta es reemplazada por un meristemo pluricelular apical que produce un crecimiento bidimensional simétrico (Fig. 2G, H). Dos representantes de *P. sagittata* y uno de *P. ternifolia* (AMR 776) presentaron el tipo *Ceratopteris* (Fig. 2I), caracterizado porque el meristemo es lateral y produce un crecimiento asimétrico. En la madurez se vuelve simétrico debido al desplazamiento del meristemo hacia la región apical central. En general, la forma de los gametofitos jóvenes fue espatulado-cordiforme, con alas simétricas a ligeramente asimétricas (Fig. 3A-D).

Fase adulta

Se considera a partir de que los gametofitos están totalmente diferenciados e inicia la formación y desarrollo de los gametangios. Los gametofitos adultos de *Pellaea cordifolia* se observaron entre los 42-76 días (Cuadro 3). Fueron cordiforme-reniformes, presentan un cojinete central corto, amplias alas que se ondulan y forman pliegues, márgenes lisos o irregulares, con células pareadas dando la apariencia de pequeños dientes y una muesca meristemática o seno poco profundo (Fig. 3E-G). Los de *P. notabilis*, *P. oaxacana* y *P. pringlei* se presentaron entre los 42-50 días. Fueron espatulado-cordiformes, con el cojinete central corto, una zona meristemática o seno pronunciado, con amplias alas, márgenes irregulares con células resaltadas en pequeños dientes de dos células (Figs. 3H-L; 4A, B). En *P. ribae*, *P. sagittata*, *P. ternifolia* y *P. villosa* la madurez del prótalo ocurrió entre los 40-50 días. Los gametofitos fueron espatulado-cordiformes a cordiforme-reniformes (Fig. 4C-G), con el cojinete central corto a largo. Los márgenes de los gametofitos de *P. ribae* fueron irregulares con dientes de dos células prominentes (Fig. 4D), los de *P. sagittata* y *P. villosa* fueron lisos y los de *P. ternifolia* fueron ligeramente ondulados a ondulados; la zona meristemática resultó con un seno poco pronunciado (Fig. 4H, I; Cuadro 3).

Gametangios

La mayoría de las especies presentaron gametofitos protóginos, con excepción de *P. ribae* que presenta protándricos, y de *P. ternifolia* (AMR 945) y *P. villosa*, en que ambos gametangios se desarrollaron de manera simultánea. Los arquegonios iniciaron su formación entre los 40-75 días, presentaron cuellos cortos formados por cuatro hileras de células, se concentraron en la región apical del cojinete, cerca de la zona meristemática y se orientaron hacia la región basal del gametofito (Fig. 4J, K). En general los anteridios iniciaron su diferenciación entre los 50 y 70 días, excepto en *P. villosa* que lo hicieron a los 24 días y en *P. ribae* a partir de los 27 días. En todos los casos los gametangios masculinos estuvieron conformados por tres células: basal, media y la opercular (Figs. 4L, 5A). La mayoría se localizaron en la región media basal del gametofito o sobre las alas.

Los gametofitos de *P. cordifolia* (AMR 950), *P. sagittata* (AMR 870), *P. ternifolia* (AMR 945) y *P. villosa* (JRT s.n.) fueron monoicos; los de *P. notabilis* (LAFG 14) y *P. ribae* (AMR 250, AMR 986) fueron dioicos; los de *P. cordifolia* (AMR 2600), *P. oaxacana* (AMR 2599), *P. pringlei* (AN 1634), *P. sagittata* (AMR 2589) y *P. ternifolia* (JCR 1561) desarrollaron solo arquegonios o permanecieron estériles; y finalmente los de *P. ternifolia* (AMR 776) no desarrollaron gametangios (Cuadro 3).

Esporofitos

Las especies cuyos gametofitos presentaron gametangios, pero no formaron esporofitos después de 200 días en cultivo, fueron *Pellaea cordifolia* (AMR 950) y *P. pringlei* (AN 1634). Por otra parte, *P. cordifolia* (AMR 2600), *P. oaxacana* (AMR 2599), *P. sagittata* (AMR 2589) y *P. ternifolia* (JCR 1561) produjeron arquegonios, pero no anteridios; los esporofitos fueron apogámicos y se formaron a partir de las células del cojinete (Figs. 3I; 5B-D). Los gametofitos de *P. ternifolia* (AMR 776) no formaron gametangios, pero sí produjeron esporofitos apogámicos. Finalmente, los prótalos de *P. notabilis* (LAFG 14), *P. ribae* (AMR 250, AMR 986), *P. sagittata* (AMR 870), *P. ternifolia* (AMR 945) y *P. villosa* (JRT s.n.) desarrollaron ambos órganos sexuales, así como esporofitos producto de la fecundación (Fig. 5E-I).



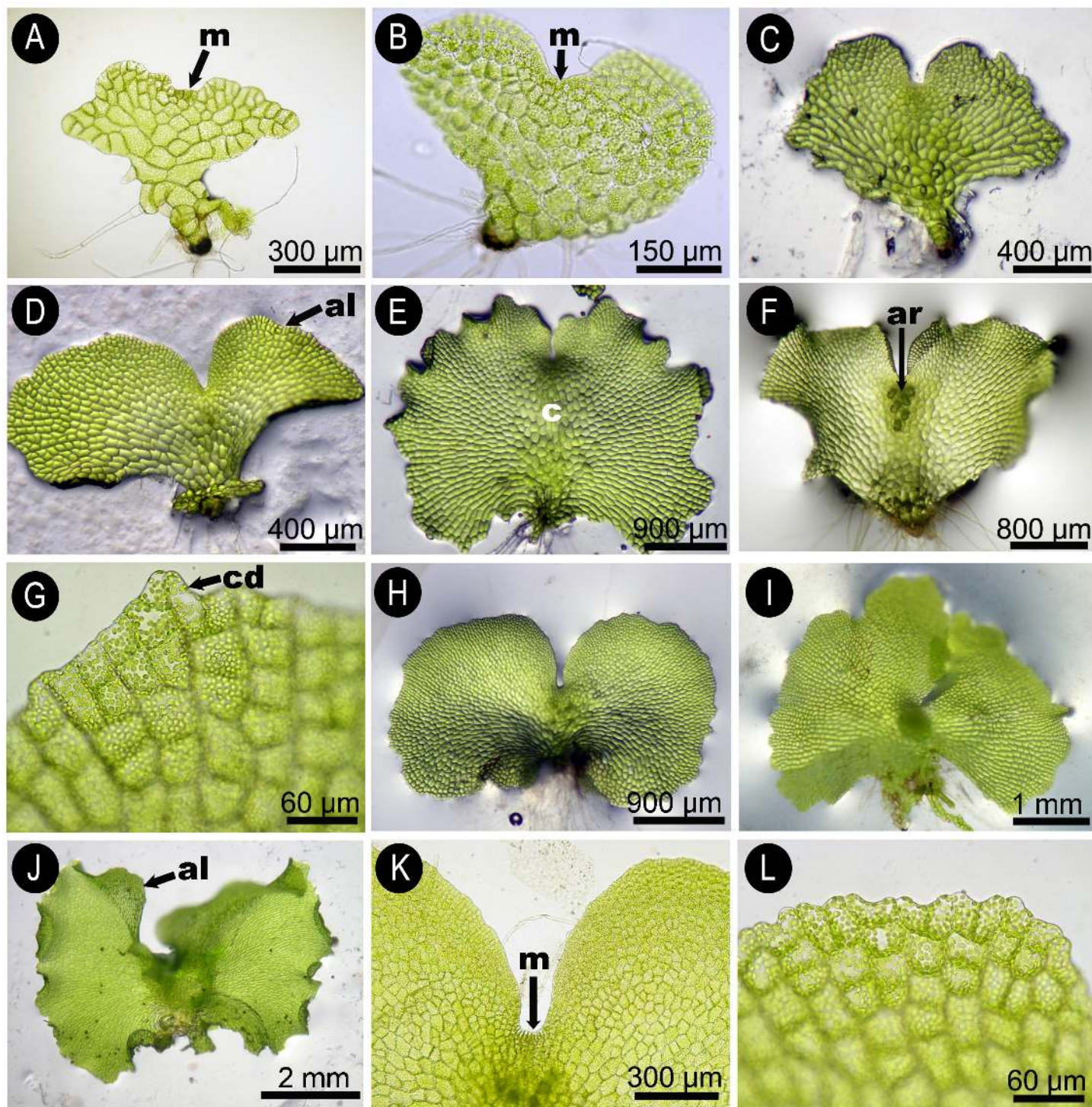


Figura 3: Fase laminar y márgenes de gametofitos de *Pellaea* Link (Pteridaceae). A. gametofito laminar joven de *P. sagittata* (Cav.) Link; B-C. gametofito laminar joven de *P. notabilis* Maxon; D. gametofito cordiforme vegetativo de *P. villosa* (Windham) Windham & Yatsk.; E. gametofito cordiforme de *P. cordifolia* (Sessé & Moc.) A.R. Sm.; F. gametofito espatulado con arquegonios de *P. cordifolia*; G. margen con células pareadas en forma de dientes en *P. cordifolia*; H. gametofito cordiforme con arquegonios de *P. notabilis* Maxon; I. gametofito cordiforme con embrión apogámico en *P. oaxacana* Mickel & Beitel; J. gametofito cordiforme en forma de mariposa de *P. pringlei* Davenp.; K. meristemo central con seno pronunciado en *P. notabilis*; L. margen con células onduladas en *P. notabilis*. Al=alas del gametofito, ar=arquegonios, c=cojinete, cd=células dientes, m=meristemo.

Cuadro 3: Fase adulta del desarrollo sexual de especies de *Pellaea* Link. Colectores: AMR=Aniceto Mendoza Ruiz, AN=Arturo Nava, JCR=Jacqueline Ceja Romero, JRT=Jesús Rivera Tapia LAFG=Luis Antonio Fonseca Gutiérrez, ND=sin datos.

Especie/colector y número de colecta	Forma del gametofito adulto	Margen	Gametofitos/gametangios	Esporofitos/tiempo
<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé & Moc.) A.R. Sm. AMR 950	cordiforme con alas amplias, onduladas o con pliegues 48-76 días	liso	bisexuales arquegonios, 75 días anteridios, 77 días	no se observaron
<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé & Moc.) A.R. Sm. AMR 2600	espatulado-cordiforme a cordiforme-reniforme con alas amplias 42-58 días	irregular, con algunas células resaltadas en tenues pares de dientes	unisexuales femeninos y vegetativos arquegonios, 42-66 días	apogámico 50 días
<i>Pellaea notabilis</i> Maxon LAFG 14	espatulado-cordiforme con alas amplias 42-50 días	irregular, con células resaltadas en tenues pares de dientes	unisexuales arquegonios, 42-58 días anteridios, 50 días	sexual 71-100 días
<i>Pellaea oaxacana</i> Mickel & Beitel AMR 2599	espatulado-cordiforme con alas amplias 42 días	irregular, con células resaltadas en pares de dientes	unisexuales femeninos y vegetativos arquegonios, 42 días	apogámico 42-50 días
<i>Pellaea pringlei</i> Davenp. AN 1634	espatulado-cordiforme con alas amplias 48-50 días	irregular, con células resaltadas en tenues pares de dientes	unisexuales femeninos y vegetativos arquegonios, 106 días	no se observaron
<i>Pellaea ribae</i> A. Mend. & Windham AMR 250	espatulado-cordiforme a cordiforme-reniforme con alas amplias 48-60 días	irregular, con células resaltadas en tenues pares de dientes	unisexuales arquegonios, 40-67 días anteridios, 27-52 días	sexual 74-157 días
<i>Pellaea ribae</i> A. Mend. & Windham AMR 986	espatulado-cordiforme a cordiforme-reniforme con alas amplias 48-50 días	irregular, con células resaltadas en pares de dientes	unisexuales arquegonios, 40-52 días anteridios, 27-75 días	sexual 100 días
<i>Pellaea sagittata</i> (Cav.) Link AMR 870	cordiforme-reniforme con alas amplias, onduladas 57 días	liso	bisexuales arquegonios, 40-52 días anteridios, 50 días	Sexual 244 días
<i>Pellaea sagittata</i> (Cav.) Link AMR 2589	espatulado-cordiforme a cordiforme -reniforme con alas amplias, onduladas 42-58 días	liso	unisexuales femeninos y vegetativos arquegonios, 42 días	apogámico 50-60 días
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link AMR 776	espatulado-cordiformes con lóbulos irregulares, alas onduladas 32-80 días	ondulado	vegetativos	apogámico 85-135 días
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link AMR 945	espatulados-cordiformes a cordiformes-reniformes, con alas onduladas 49-64 días	ligeramente ondulado	bisexuales arquegonios, 49-76 días anteridios, 49-76 días	sexual 164 días
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link JCR 1561	espatulados-cordiformes a cordiformes-reniformes, alas onduladas 50-64 días	ondulado	unisexuales femeninos y vegetativos arquegonios, 50-64 días	apogámico 50-100 días
<i>Pellaea villosa</i> (Windham) Windham & Yatsk. JRT s.n.	espatulados-cordiformes a cordiformes reniformes, alas amplias planas (no onduladas) 24 días	liso	bisexuales arquegonios, 24 días anteridios, 24 días	sexual 50-100 días



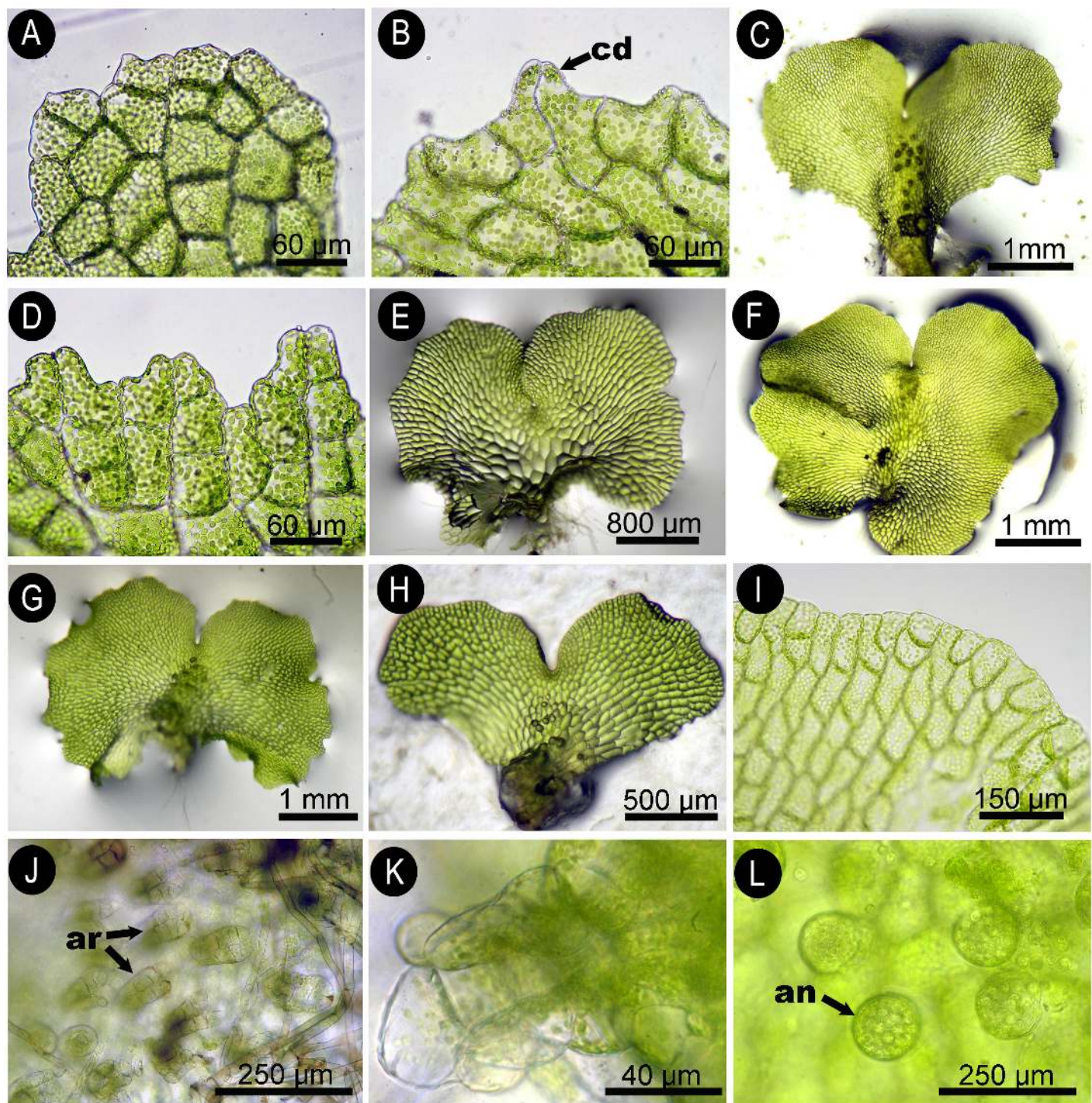


Figura 4: Formas y márgenes de gametofitos cordiformes adultos con gametangios de *Pellaea* Link (Pteridaceae). A. margen con algunas células onduladas de *P. oaxacana* Mickel & Beitel; B. margen con células pareadas en forma de dientes en *P. pringlei* Davenp.; C. gametofito con anteridios y arquegonios de *P. ribae* A. Mend. & Windham; D. margen con células pareadas en forma de dientes de *P. ribae*; E. gametofito cordiforme vegetativo de *P. sagittata* (Cav.) Link; F. gametofito con arquegonios de *P. sagittata*; G. gametofito con arquegonios de *P. ternifolia* (Cav.) Link; H. gametofito con anteridios de *P. villosa* (Windham) Windham & Yatsk.; I. margen con células de paredes lisas de *P. sagittata* (Cav.) Link; J. cuellos de arquegonios sobre el cojinete en *P. notabilis* Maxon; K. acercamiento al cuello del arquegonio de *P. ternifolia* (Cav.) Link; L. diferenciación de anteridios en *P. ternifolia*. An=anteridios, ar=arquegonios, cd=células en forma de dientes.



Figura 5: Gametangios y esporofitos jóvenes de *Pellaea* (Pteridaceae). A. vista lateral del anteridio en *P. sagittata* (Cav.) Link; B. gametofito con embrión apogámico en *P. oaxacana* Mickel & Beitel; C. acercamiento al embrión apogámico; D. formación de embrión apogámico en *P. sagittata* (Cav.) Link; E. gametofito con esporofito de *P. notabilis* Maxon; F. hoja con la lámina semicircular de *P. sagittata* (Cav.) Link; G. hoja con la lámina espatulada de *P. ternifolia* (Cav.) Link; H. hoja con la lámina espatulada de *P. villosa* (Windham) Windham & Yatsk.; I. hojas con la lámina cordiforme o reniforme de *P. notabilis* Maxon. cb=célula basal, cm=célula media, co=célula opercular, e=embrión, es=escamas del esporofito, l=lámina, p=pecíolo.

En las especies en las que se formó el esporofito de origen sexual o apogámico, la primera hoja presentó forma espatulada a espatulada-cordiforme, las siguientes fueron cordiformes y finalmente, adquirieron la forma y los grados de división que presentan sus respectivos representantes adultos.

Discusión

Esporas

Autores como Manton (1950), Tryon (1968), Wagner (1974), Barrington et al. (1986; 2020), Beck et al. (2011), Grusz et al. (2021) y Henry et al. (2014) han relacionado el tamaño de las esporas con el nivel de ploidía de los individuos



que las producen, señalando que generalmente las especies poliploides presentan esporas más grandes que las diploides. Sin embargo, Dyer et al. (2013) señalaron que, si bien la variación en el tamaño del genoma puede deberse al aumento en el número de cromosomas, también puede ser causado por el incremento en su tamaño debido a la amplificación del ADN repetitivo. Barrington et al. (2020) mencionaron que en algunos grupos es necesario considerar además la biología reproductiva, la ecología y el tamaño de las esporas de progenitores-híbrido.

Las esporas de las especies estudiadas formaron dos grupos: las que midieron entre 37 y 49 μm (*P. cordifolia*, *P. notabilis*, *P. pringlei*, *P. sagittata*, *P. ternifolia* JCR 1561 y *P. villosa*) y las de 50 a 60 μm (*P. oaxacana*, *P. ribae* y *P. ternifolia* AMR 776, AMR 945). La mayoría de los representantes del primer grupo han sido determinados en otros trabajos (Cuadro 2) como diploides o con individuos diploides, mientras que algunos de los elementos del segundo grupo han sido definidos como triploides o tetraploides. Sin embargo, se debe resaltar que *P. villosa* es un taxon tetraploide cuyas esporas miden 46 a 53 μm , por lo que ejemplificaría una excepción en la correlación entre el número de cromosomas y las dimensiones de las esporas. En el caso de *P. ribae* aún no se ha determinado el nivel de ploidia.

En los helechos, el número de esporas por esporangio se ha usado para inferir su tipo de reproducción: las especies sexuales presentan 64 esporas, mientras que las especies asexuales, 32 (Knobloch, 1966; Beck et al., 2011; Hernández et al., 2015). Esta reducción del número de esporas por esporangio se debe a la supresión de una división mitótica en las células madre de las esporas antes de entrar en meiosis (Picard et al., 2021). Sin embargo, *P. cordifolia* (AMR 2600) y *P. ternifolia* (AMR 776 y 1561) presentaron 64 esporas y se reprodujeron por apogamia. La presencia de dos tipos de reproducción en una misma especie se puede relacionar con diferencias en las condiciones ambientales. En este estudio las condiciones de cultivo fueron las mismas para todas las especies; sin embargo, no se puede descartar esta posibilidad. En el caso particular de *P. ternifolia* (AMR 776), cuyo tamaño de esporas sugiere se trata de un poliploide, la presencia de apogamia permitiría mantener el nivel de ploidia.

Germinación

La germinación tipo Vittaria y el número de células que constituyen la fase filamentosa (Cuadro 2) son similares en todas las especies estudiadas y concuerdan con los registrados por otros autores (Pray, 1968a, 1970; Huerta-Zavala et al., 2013), salvo para *P. notabilis*, especie para la que Pray (1970) reportó filamentos de dos células y que en este trabajo fueron de dos a seis células.

La presencia de dos tipos de desarrollo protálico en *Pellaea* fue observado por Pray (1968a; 1970) quien señaló diferencias en la ubicación del meristemo marginal. La mayoría de las especies estudiadas en este trabajo presentaron el tipo Adiantum, con el meristemo en posición apical produciendo gametofitos simétricos desde las etapas juveniles. El tipo Ceratopteris se observó en *P. sagittata* y *P. ternifolia* AMR 776, en las que el meristemo es inicialmente lateral y posteriormente se desplaza a una posición apical, dando lugar en etapas tempranas a un prótalo asimétrico que en la madurez adquiere una forma cordiforme simétrica. *Pellaea ternifolia* registró ambos tipos de desarrollo y *P. sagittata* el tipo Ceratopteris. Cabe señalar que los mecanismos celulares que determinan el desarrollo de los meristemas en los gametofitos de helechos siguen siendo en gran medida desconocidos (Wu et al., 2021).

Reproducción

Las características y tiempo de desarrollo de los gametofitos adultos son similares en las especies estudiadas. Sin embargo, el tipo de reproducción (asexual o sexual) varía: *P. cordifolia* (AMR 2600), *P. oaxacana*, *P. sagittata* (AMR 2589) y *P. ternifolia* (JCR 1561 y AMR 776) formaron esporofitos apogámicos, estrategia reproductiva que ya había sido reportada para estas especies (Pray, 1968a, 1970; Tryon, 1968; Huerta-Zavala et al., 2013). *Pellaea ternifolia* (AMR 776) no formó gametangios. El resto de los taxones solo produjeron arquegonios, lo que de acuerdo con Horny et al. (2022), dentro de los helechos es más frecuente de lo que se ha registrado anteriormente, aunque al no estar presentes los anteridios su potencial reproductivo es nulo. Se observa que el tiempo de aparición de los esporofitos apogámicos es menor que en los de origen sexual (Cuadro 3). Se ha señalado que esto tiene claras ventajas



en hábitats xéricos donde la humedad es escasa o está disponible por un tiempo limitado (Haufler et al., 2016). Una síntesis de las características de este tipo de reproducción en helechos, y particularmente en *Pellaea* y géneros asociados, fue realizado por Grusz (2016) y Grusz et al. (2021), quienes propusieron un modelo de evolución y establecimiento de esta estrategia reproductiva. Además, resaltan su relación con la presencia de factores ambientales estresantes, como la temperatura y la disponibilidad del agua, así como con las características genéticas de los taxones que la presentan.

El desarrollo de prótalos unisexuales masculinos y femeninos en *P. notabilis* y *P. ribae* se relaciona con la presencia de fecundación intergametofítica (alogámica), es decir la fusión de gametos procedentes de dos gametofitos independientes que pueden provenir de un mismo esporofito (geitonogamia) o de esporofitos separados (genogamia). Requiere la llegada sincrónica de dos esporas genéticamente compatibles y viables a un sitio (Beck et al., 2011), lo que puede limitar la colonización de nuevos hábitats, pero también producir una mayor variabilidad genética.

Pellaea sagittata (AMR 870), *P. ternifolia* (AMR 945) y *P. villosa* desarrollaron gametofitos bisexuales (con ambas estructuras sexuales en el mismo prótalo), condición que ya había sido registrada para las dos primeras especies (Tryon, 1968, 1972; Huerta-Zavala et al., 2013) y que se relaciona con la presencia de fecundación intergametofítica (autogámica). Esta se asume como ventajosa para la dispersión a larga distancia y el establecimiento de nuevas poblaciones en las que no hay disponibilidad de parejas, lo que permite colonizar nuevos hábitats a partir de una sola espora (Bucharová y Münzbergová, 2012; Haufler et al., 2016). Se considera que la presencia de este tipo de reproducción puede resultar ventajosa, o al menos no perjudicial, en especies poliploides (*P. sagittata* es triploide y *P. ternifolia* y *P. villosa* son tetraploides) ya que el material genético adicional que se presenta después de la duplicación del genoma puede servir como un “amortiguador” contra los efectos de la homocigosis en alelos deletéreos. Además, acorta los tiempos de fecundación en regiones con disponibilidad de agua limitada y permite

que los eventos de dispersión puedan introducir diversidad genética adicional a través del desarrollo de la reproducción sexual (Sessa et al., 2016). Si bien se ha planteado que en gametofitos monoicos la maduración diferencial de los gametangios puede promover el cruce alogámico (Haufler, 2014), en *P. ternifolia* y *P. villosa* ambas estructuras sexuales se producen casi al mismo tiempo (Cuadro 3). Este mecanismo puede asegurar un esporófito por autogamia en especies poliploides. La reproducción sexual en tetraploides fue reportada por Grusz et al. (2021) para *P. wrightiana* Hook., *P. ternifolia* y *P. rufa* A.F. Tryon y ahora, en este trabajo, se puede sumar a *P. villosa*.

Pellaea cordifolia (AMR 950) y *P. pringlei* presentaron gametangios, pero no formaron esporofitos después de 200 días. De acuerdo con Sessa et al. (2016), puede deberse a las condiciones de cultivo en laboratorio, que las especies tardan mucho tiempo en alcanzar la madurez sexual y a que, por lo tanto, no se observen durante el período en que se realiza el estudio o que requieran forzosamente de fecundación cruzada. Cabe mencionar que para *P. cordifolia*, Díaz Espinoza (2002) registró la presencia de gametangios entre los 103 y 311 días. Para *P. ovata*, Herrera-Soriano et al. (2011) mencionaron que los esporofitos se formaron hasta los 380 y 390 días en dos sustratos distintos, lo que plantea la necesidad de mantener y observar los cultivos el mayor tiempo posible.

Con la adición en este trabajo de la información correspondiente al desarrollo de la fase sexual de *P. oaxacana*, *P. ribae* y *P. villosa*, se tienen registradas en condiciones de laboratorio las características de esta etapa del ciclo de vida, de 15 de las 16 especies de *Pellaea* sección *Pellaea* que crecen en México. Sin embargo, aún es necesario, pese a su complejidad, realizar observaciones *in situ* que permitan conocer la manera en que se relacionan los diferentes tipos de reproducción del grupo con los factores bióticos y abióticos de los lugares en los que habitan, así como su impacto en la distribución geográfica y taxonomía del grupo.

Contribución de autores

AMR y JCR realizaron la recolección e identificación de los ejemplares, concibieron y diseñaron el estudio, realizaron



las figuras y cuadros; AMR, JCR y BPG escribieron el manuscrito, contribuyeron a la discusión y aprobaron el documento final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa a través del presupuesto asignado al proyecto de “Biología de Pteridofitas”, complementado con recursos de los autores.

Agradecimientos

Se agradece a los revisores y editores sus comentarios y sugerencias, las cuales enriquecieron notablemente el manuscrito.

Literatura citada

- Adobe. 2008. Adobe Photoshop CS4 extended. Adobe Systems Incorporated. San José, USA. www.adobe.com/products/photoshop.html (consultado junio de 2023).
- Alexander, P. J. 2021. *Pellaea zygophylla*, a new combination for a distinctive & well-known but neglected fern. *Journal of Semiarid Environments* 2: 1-33. DOI: <https://doi.org/10.31219/osf.io/k8sqd>
- Barrington, D. S., C. A. Paris y T. A. Ranker. 1986. Systematic inferences from spore and stomate size in the ferns. *American Fern Journal* 76 (3): 149-159. DOI: <https://doi.org/10.2307/1547723>
- Barrington, D. S., N. R. Patel y M. W. Southgate. 2020. Inferring the impacts of evolutionary history and ecological constraints on spore size and shape in the ferns. *Applications in Plant Sciences* 8(4): e11339. DOI: <https://doi.org/10.1002/aps3.11339>
- Beck, J. B., M. D. Widham y K. M. Pryer. 2011. Do asexual polyploid lineages lead short evolutionary lives? A case study from the fern genus *Astrolepis*. *Evolution* 65(11): 3218-3229. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01362.x>
- Bucharová, A. y Z. Münzbergová. 2012. Gene Flow among Populations of Two Rare Co-occurring Fern Species Differing in Ploidy Level. *PLoS ONE* 7(9): e45855. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045855>
- Díaz Espinoza, J. A. 2002. Ciclo biológico de *Diplazium lonchophyllum* Kunze (Pteridophyta-Woodsiaceae) y *Pellaea cordifolia* (Sessé & Mociño) A. R. Sm. (Pteridophyta-Pteridaceae). Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Cd. Mx., México. 94 pp.
- Dyer, R. J., J. Pellicer, V. Savolainen, I. J. Leitch y H. Schneider. 2013. Genome size expansion and the relationship between nuclear DNA content and spore size in the *Asplenium monanthes* fern complex (Aspleniaceae). *BMC Plant Biology* 13: 219. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-219>
- Gastony, G. J. y D. R. Rollo. 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) inferred from *rbcl* nucleotide sequences. *American Fern Journal* 85(4): 341-360. DOI: <https://doi.org/10.2307/1547814>
- Gastony, G. J. y D. R. Rollo. 1998. Cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) in the southwestern United States and adjacent Mexico—a molecular phylogenetic reassessment of generic lines. *Aliso* 17: 131-144. DOI: <https://doi.org/10.5642/aliso.19981702.04>
- Grusz, A. L. 2016. A current perspective on apomixis in ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54: 656-665. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12228>
- Grusz, A. L., M. D. Windham, K. T. Picard, K. M. Pryer, E. Schuettpelz y C. H. Haufler. 2021. A drought-driven model for the evolution of obligate apomixis in ferns: evidence from pellaeids (Pteridaceae). *American Journal of Botany* 108(2): 263-283. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1611>
- Haufler, C. H. 2014. Ever since Klekowski: Testing a set of radical hypotheses revives the genetics of ferns and lycophytes. *American Journal of Botany* 101(12): 2036-2042. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400317>
- Haufler, C. H., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, E. B. Sessa, D. F. Farrar, R. Moran, J. J. Schneller, J. E. Watkins y M. D. Windham. 2016. Sex and the single gametophyte: Revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research. *BioScience* 66(11): 928-937. DOI: <https://doi.org/10.1093/biosci/biw108>
- Hayes, D. W. 1924. Some studies of apogamy in *Pellaea atropurpurea* (L.) Link. *Transactions of American Microscopical Society* 43: 119-135. DOI: <https://doi.org/10.2307/3221661>



- Henry, T. A., J. D. Bainard y S. G. Newmaster. 2014. Genome size evolution in Ontario ferns (Polypodiidae): evolutionary correlations with cell size, spore size, and habitat type and an absence of genome downsizing. *Genome* 57(10): 555-566. DOI: <https://doi.org/10.1139/gen-2014-0090>
- Hernández, M. A., R. A. Andrada, V. A. Páez y O. G. Martínez. 2015. Ploidy level and obligate apogamy in *Argyrochosma nivea* (Poir.) Windham var. *tenera* (Pteridaceae). *Hoehnea* 42(2): 233-237. DOI: <https://doi.org/10.1590/2236-8906-36/2014>
- Herrera-Soriano, A., M. L. Arreguín-Sánchez, S. Rojas-Velasco y L. Á. Lepe-Becerra. 2011. Biología reproductiva de *Pellaea ovata* (Desv.) Weath. (Pteridaceae-Pteridophyta). *Polibotánica* 31: 51-59.
- Hornych, O., A. Férová, K. Hori, J. Košnar y L. Ekrt. 2022. Apomictic fern fathers: an experimental approach to the reproductive characteristics of sexual, apomict, and hybrid fern gametophytes. *American Journal of Botany* 109(4): 628-644. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1817>
- Huerta-Zavala, J., M. L. Arreguín-Sánchez, D. Quiroz-García y R. Nava. 2013. Ciclo de vida de *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link subsp. *ternifolia* (Pteridaceae-Polypodiidae). *Polibotánica* 35: 65-84.
- Kirkpatrick, R. E. B. 2007. Investigating the monophyly of *Pellaea* (Pteridaceae) in the context of a phylogenetic analysis of Cheilanthes ferns. *Systematic Botany* 32(3): 504-518. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364407782250616>
- Klekowski, E. J. 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 62(3): 361-377. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1969.tb01973.x>
- Knobloch, I. W. 1966. A Preliminary Review of Spore Number and Apogamy within the Genus *Cheilanthes*. *American Fern Journal* 56(4): 163-167. DOI: <https://doi.org/10.2307/1545934>
- Manton, I. 1950. Problems of cytology and evolution in the pteridophytes. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 316 pp.
- Mendoza, A., M. Windham, B. Pérez-García y G. Yatskievych. 2001. Una nueva especie de *Pellaea* (Pteridaceae) del estado de San Luis de Potosí, México. *Acta Botanica Mexicana* 57: 15-21. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm57.2001.881>
- Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 1-1054.
- Nayar, B. K. y N. Bajpai. 1963. Morphology of the gametophytes of some species of *Pellaea* and *Notholaena*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 59(376): 63-76. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1964.tb00046.x>
- Nayar, B. K. y S. Kaur. 1971. Gametophytes of homosporous ferns. *Botanical Review (London)* 37: 295-396. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02859157>
- Picard, K. T., H. Ranft, A. L. Grusz, M. D. Windham y E. Schuettpeiz. 2021. When it only takes one to tango: assessing the impact of apomixis in the fern genus *Pteris*. *American journal of Botany* 108(11): 2220-2234. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1761>
- Pickett, F. L. y M. E. Manuel. 1925. Development of prothallus and apogamous embryo in *Pellaea glabella* Mettenius. *Bulletin of the Torrey Club* 52: 507-514.
- PPG I. 2016. A community-based classification for extant ferns and lycophytes. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6): 563-603. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Pray, T. R. 1968a. The gametophytes of *Pellaea* section *Pellaea*: Dark-stiped series. *Phytomorphology* 18: 113-143.
- Pray, T. R. 1968b. Interpopulational variation in the gametophytes of *Pellaea andromedaefolia*. *American Journal of Botany* 55: 951-960.
- Pray, T. R. 1970. The gametophytes of *Pellaea* section *Pellaea*: Light-stiped series. *Phytomorphology* 20: 137-144.
- Pray, T. R. 1971. The Gametophytes of Natural Hybrids in the Fern Genus *Pellaea*. *American Fern Journal* 61(3): 121-136.
- Raghavan, V. 1989. Developmental biology of fern gametophytes. Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 362. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511529757>
- Rigby, S. J. 1973. Induction of apogamy in *Pellaea glabella* var. *occidentalis*. *American Fern Journal* 63(4): 158-164. DOI: <https://doi.org/10.2307/1546796>
- Sessa, E. B., W. L. Testo y J. E. Watkins Jr. 2016. On the widespread capacity for, and functional significance of, extreme inbreeding in ferns. *New Phytology* 211(3): 1108-1119.
- Steil, W. N. 1911. Apogamy in *Pellaea atropurpurea*. *Botanical Gazette* 52: 400-401.
- Steil, W. N. 1915. New cases of apogamy in ferns. Preliminary note. *Science* 41: 293-294.



- Steil, W. N. 1918. Studies of some new cases of apogamy in ferns. Bulletin of the Torrey Botanical Club 45(3): 93-108.
- Thiers B. 2023-continuously updated. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (consultado junio de 2023).
- Tryon, A. F. 1957. A revision of *Pellaea* section *Pellaea*. Annals of the Missouri Botanical Garden 44: 125-193.
- Tryon, A. F. 1968. Comparisons of sexual and apogamous races in the fern genus *Pellaea*. Rhodora 70: 1-24.
- Tryon, A. F. 1972. Spores, chromosomes and relations of the fern *Pellaea atropurpurea*. Rhodora 74: 220-241.
- Tryon, R. M. y A. F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants, with special reference to tropical America. Springer-Verlag. Nueva York, USA. 857 pp.
- Tryon, R. M., A. F. Tryon y K. U. Kramer. 1990. Pteridaceae. In: Kubitzki, K. (ed.). The families and genera of vascular plants 1. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany. Pp. 230-256. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-02604-5>
- Velázquez-Montes, E. 2019. Pteridaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes 210: 1-254. DOI: <https://doi.org/10.21829/fb.40.2019.210>
- Wagner, W. H. Jr. 1974. Structure of spores in relation to fern phylogeny. Annals of the Missouri Botanical Garden 61(2): 332-353. DOI: <https://doi.org/10.2307/2395061>
- Windham, M. D. y G. Yatskievych. 2003. Revised nomenclature and a new North American record for the villose cliff brake (*Pellaea*, Pteridophyta). Novon 13(3): 358-362. DOI: <https://doi.org/10.2307/3393272>
- Wu, X., A. Yan, S. A. M. McAdam, J. A. Banks, S. Zhang y Y. Zhou. 2021. Timing of meristem initiation and maintenance determines the morphology of fern gametophytes. Journal of Experimental Botany 72(20): 6990-7001. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erab307>

