

**MORFOGÉNESIS DE LOS GAMETOFITOS Y MORFOLOGÍA
DE LOS ESPOROFITOS JOVENES DE *CHEILANTHES BONARIENSIS*
(WILLD.) PROCTOR (PTERIDACEAE-HELECHOS)***

**THE MORPHOGENIC DEVELOPMENT OF GAMETOPHYTE AND
MORPHOLOGY OF THE SPOROPHYTES OF *CHEILANTHES BONARIENSIS*
(WILLD.) PROCTOR (PTERIDACEAE-HELECHOS)***

Jorge Huerta-Zavala¹, María de la Luz Arreguín-Sánchez^{2},
David Leonor Quiroz-García^{2**} y Rafael Fernández-Nava^{2**}**

¹Egresado ENCB-IPN, ²Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias
Biológicas, Plan de Ayala y Carpio, col. Santo Tomás, México DF 11340.

Correo electrónico: luzma1950ipn@gmail.com

RESUMEN

Se describe la morfogénesis de los gametófitos de *Cheilanthes bonariensis* a partir de esporas recolectadas en el municipio de Tlaxco, Tlaxcala, México. La siembra se realizó en vasos de unisel de 262 ml en dos sustratos naturales (maquique y tierra de hoja). Las esporas son triletes de forma esférica u ovalada. La germinación de tipo *Vittaria* se observó desde los 15 días en ambos sustratos. El desarrollo del prótalo corresponde al tipo *Adiantum*, el gametófito joven se presentó a los 31 días en tierra de hoja y a los 54 en maquique. Los gametófitos adultos se observaron desde los 44 días en tierra de hoja y 54 en maquique; no se apreció la formación de gametangios. Los esporófitos se desarrollaron a través de una yema apogámica a partir de los 54 días en tierra de hoja y a los 93 en maquique. A

los 148 días los esporófitos se formaron a partir de prótalos viejos necrosados. El desarrollo del esporófito en maquique fue lento en relación al crecimiento en tierra de hoja y con base en los tiempos de desarrollo de los esporófitos de esta especie se sugiere que puede ser susceptible para una posible explotación comercial.

Palabras clave: apogamia, formación de esporófitos, explotación comercial, prótalos necrosados.

ABSTRACT

The morphogenic development of gametophyte *Cheilanthes bonariensis* is described from spores collected in the municipality of Tlaxco, Tlaxcala, Mexico. Its were sown in polyurethane vessel of 262 ml in two natural substrates (maquique and plant

* Proyecto apoyado por la Dirección de Estudios de Posgrado del Instituto Politécnico Nacional, clave 20130714.

** Becarios de COFAA.

litter). This taxon has trilete spores with spherical or oval shape. The germination *Vittaria* type was observed at 15 days in both substrates. The gametophyte development was *Adiantum* type, the young gametophyte was presented to 31 days in plant litter and 54 in maquique. The adult gametophytes were observed at 44 days in plant litter and 54 days in maquique; the gametangia were not appreciated. The sporophytes were established through an apogamic bud from 54 days in plant litter and maquique at 93 days. In the day 148, the sporophytes were formed from old prothalli necrotic. The development of the sporophyte in maquique was slow, in plant litter was quick. Based on the time of development of the sporophytes of this species it may be susceptible to a possible commercial exploitation.

Key words: apogamy, training of the sporophytes, commercial exploitation, prothalli necrotic.

INTRODUCCIÓN

Las licofitas y los helechos (conocidos como pteridofitas) se desarrollaron en el periodo Devónico hace aproximadamente 400 millones de años. Durante su ciclo de vida se alternan dos fases independientes y de vida libre, una perenne y conspicua que es el esporófito ($2n$) y la otra relativamente corta e inconspicua llamada gametófito (n) (Pérez-García, *et al.*, 1995). En los esporófito se forman los esporangios y cuando maduran liberan miles de esporas que son transportadas por el viento facilitando así su dispersión, cuando las esporas encuentran condiciones favorables para germinar producen gametófitos, los que se desarrollan hasta formar nuevos esporofitos (Lira y Riba, 1993).

El género *Cheilanthes* agrupa a plantas terrestres o epipétricas con frondes monomorfas. El género comprende entre 200 a 150 especies, la mayoría de lugares secos y de zonas rocosas. En México se han registrado unas 60 especies (Mickel y Smith, 2004). El género ha tenido diversos cambios de circunscripción y algunas especies han sido confundidas con taxones de *Pellaea*, *Notholaena* y *Aleuritopteris* (Mickel y Beitel, 1988; Arreguín-Sánchez *et al.*, 2004 y Mickel y Smith, *op. cit.*). *Cheilanthes bonariensis* (fig. 1) se distingue de otras especies por las láminas pinnadas-pinnatifidas, el haz con tricomas dispersos a densos y el envés con tricomas densos de color blanco, (Mickel y Smith, *op. cit.*).

ANTECEDENTES

Entre los estudios relacionados con aspectos reproductivos del género *Cheilanthes* tenemos los de Pickett (1923), Whittier (1965 y 1970) Knobloch (1966 y 1969), Peláez-Peláez y Alvitez-Izquierdo (2004), Gómez-Alanis (2007), Farfán-Roldán (2008), Rodríguez *et al.* (2008 y 2011), Grusz *et al.* (2009), Gutiérrez-Caballero (2012). Así también se encuentran trabajos relacionados con géneros pertenecientes a los helechos Cheilanthoides, la mayoría de ellos concerniente al género *Cheilanthes* como los de Beck *et al.* (2011), Sigel *et al.* (2011), Johnson *et al.* (2012) Grusz *et al.* (2014) e investigaciones relacionadas con la secuenciación de ADN nuclear para establecer las fronteras genéricas de los complejos de helechos Cheilanthoides como el de Windham *et al.* (2009).

OBJETIVOS

El propósito de este trabajo es describir la morfogénesis de los gametófitos y la mor-



Fig. 1. *Cheilanthes bonariensis*, fotografía tomada en el sitio de recolecta.

fología de los esporófitos de *Cheilanthes bonariensis* siguiendo las fases de desarrollo de la biología de este helecho y su posible cultivo para incorporarlo en sitios perturbados, como planta de ornato y de uso medicinal, así como comparar las etapas reproductiva en dos soportes naturales (maquique y tierra de hoja).

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares fueron colectados en el Rancho El Pardo, a 7 km al Noreste del municipio de Tlaxco, en el estado de Tlaxcala, México el día 12 de abril del 2003 en un bosque perturbado de *Pinus* a 2450 m.s.n.m. El día de la recolecta se obtuvieron frondes de una misma población y de tres ejemplares diferentes, cuyas láminas foliares contenían esporangios con esporas maduras, se intercalaron en los sobres de papel blanco las láminas foliares de los tres organismos y se dejaron durante 15 días en un lugar seco y oscuro.

Por otra parte, se recolectó material que se herborizó e identificó con literatura especializada en taxonomía de pteridofitas como las de Smith, 1981; Mickel y Beitel, 1988 y Mickel y Smith, 2004, el ejemplar de referencia se encuentra depositado en el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB).

Pasados 15 días después de la recolecta, se realizó la siembra de las esporas en cinco vasos de unicel de 9.5 x 5.5 cm de 262 ml de capacidad, se tomaron muestras de cada uno de los sustratos que se fueron muestreando durante cinco meses cada 15 días, dejando un vaso de cada sustrato como testigo. Se realizaron un total de 58 preparaciones fijas y se midieron diez fases del desarrollo por cada muestreo que se presentaron en cada fecha. En los resultados se incluyen las medidas mínimas, entre paréntesis el promedio y las medidas máximas de la misma fase del mismo sustrato en las diferentes fechas en que se encontró. Se elaboró

el cuadro 1 en donde se indican los días en que se observaron cada una de las fases que en su mayoría fueron asincrónicas. Con ese material se realizaron preparaciones fijas para el seguimiento de la morfogénesis de los gametófitos del taxón y la morfología de los esporófitos jóvenes con base en la técnica de Montoya-Casimiro *et al.* (2000).

De las preparaciones fijas que se realizaron a través del muestreo quincenal, además de realizar las observaciones y medidas de cada fase, se eligieron las mejores para la toma de fotomicrografías que muestren las secuencias del desarrollo morfogénico, figuras 3 a la 15 y las etapas resumidas en la figura 2. Las fotomicrografías se tomaron con un microscopio de luz Xiophot 1 Zeiss, con cámara digital ZVS-47DE y un microscopio estereoscópico Stemi SAV-Zeiss con cámara digital SONY DXCISIA (640 X 480 líneas) y el programa de captura y procesamiento de imágenes KS-400 Zeiss.

RESULTADO

Esporas. Triletes, castaño oscuras, esféricas a ovadas de 59.5(72.6)76.5 de largo x 46.8(566)68 μm de profundidad, grosor de la exina menor de 1 μm , sexina de 1.6(1.8)2.1 μm y perisporio de 2.9(3.8)5

μm (figs. 2 y 3) y se contaron 32 esporas por esporangio.

Germinación. Comenzó a los 15 días después de la siembra en los dos sustratos (maquique y tierra de hoja) y en maquique se prolongó hasta los 30 días, el tipo de germinación fue de tipo *Vittaria*, la cual fue descrita por Nayar y Kaur, 1971 (figs. 2 y 4). La fase filamentosa no se registró, y la explicación de ello es que fue efímera y no se detectó durante la toma de muestras.

Gametófito joven o fase espatulada. Se consideró esta fase antes de formarse por completo el meristemo y por lo tanto la escotadura que conforma el prótalo cordado. El desarrollo del gametófito fue de tipo *Adiantum* (Nayar y Kaur, 1971). Esta fase se apreció de los 54 a los 69 días en maquique, mientras que en tierra de hoja se observó a los 31 días. Las medidas de estos gametofitos fueron en maquique de 0.4(0.8)1.3 mm de largo x 0.3(0.4)0.5 mm de ancho con 5(15)33 rizoides, el largo de los mismos fue de 0.4(1.1)1.4 mm. En tierra de hoja esta misma fase presentó las siguientes medidas 0.3(0.5)1.0 mm de largo x 1.4(2.6)3.8 mm de ancho, los rizoides oscilaron en número entre 4(8)12 con una longitud de 3.4(3.5)3.8 mm (figs. 2, 5 y 6).

Cuadro 1. Resultados resumidos de la morfogénesis de los gametófitos y los esporófitos jóvenes de *Cheilanthes bonariensis* en los dos sustratos.

Etapas de desarrollo	Maquique	Tierra de hoja
germinación	15 a 30 días	15 días
gametófito joven	54 a 69 días	31 días
gametófito cordado	54 a 108 días	54 a 118 días
esporófito con yema apogámica	93 a 108 días	54 a 118 días
esporófito sin formación de yema apogámica	148 días en adelante	148 días en adelante

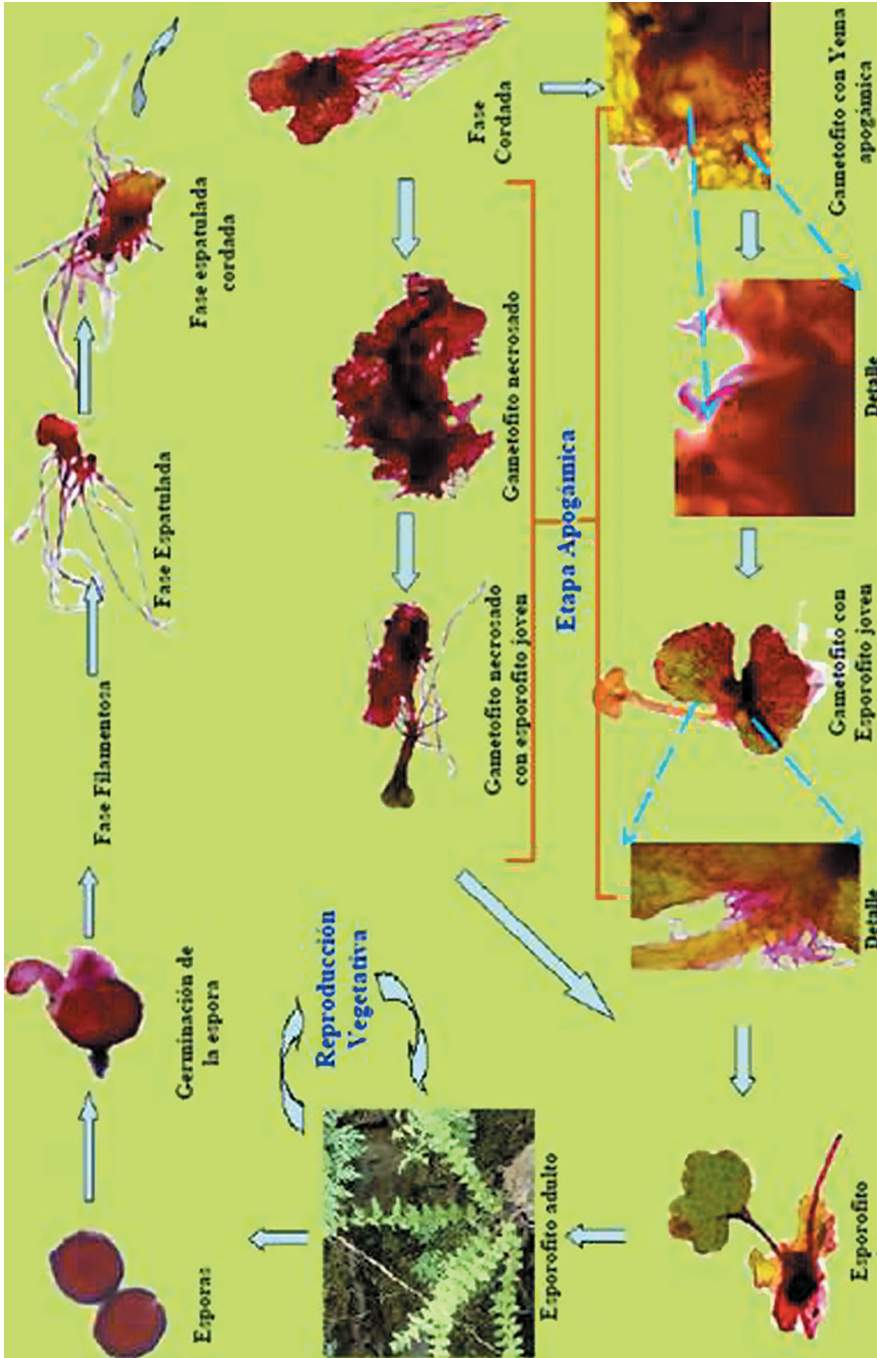


Fig. 2. Etapas resumidas de la morfogenésis de las fases gametofítica y esporofítica de *Cheilanthes bonariensis*.

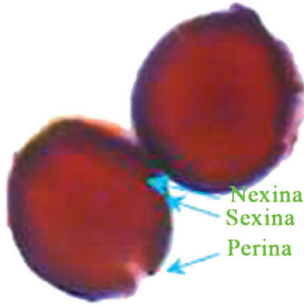


Fig. 3. Esporas 400X.

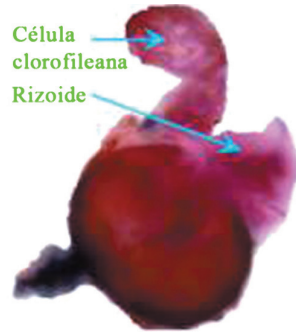


Fig. 4. Germinación de la espora 400X.

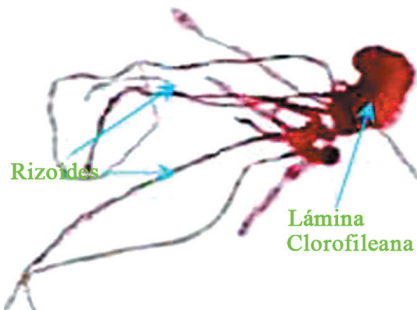


Fig. 5. Gametofito joven (espatulado) 200 X.



Fig. 6. Gametofito espatulado-cordado 200 X.

Gametófito cordado o adulto. En maqui- que se pudieron apreciar de los 54 a los 108 días y las medidas de estos prótalos fueron de 0.6(0.9)1.6 mm de largo por 0.4(0.7)1.4 mm de ancho con 17(27)50 rizoides con un largo de 0.7(1.6)3.4 mm. En tierra de hoja también se presentó esta fase desde los 54 a los 118 días con las siguientes dimensiones 0.4(0.6)0.8 mm de largo por 0.4(0.6)0.9 mm de ancho con 5(17)30 rizoides que midieron de 0.9(1)1.3 mm (figs. 2 y 7).

Formación de esporófitos jóvenes. Esta fase está representada por la diferenciación

de una yema apogámica que se forma a partir de un grupo de células localizadas por debajo de la escotadura del gametófito, este grupo de células se divide activamente hasta formar lo que será el peciolo de la lámina del esporófito joven. Cuando comienza la formación de la yema aparecen tricomas que la cubren, los cuales conforme crece esta protuberancia van aumentando tanto en tamaño como en número (figs. 2, 8, 9 y 10).

El desarrollo de los esporófitos en maqui- que fue a partir de los 93 días hasta los 108 y los esporófitos fueron muy escasos, por cada

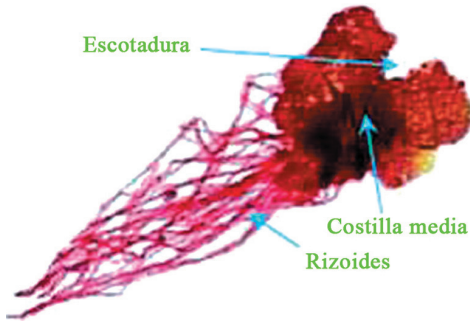


Fig. 7. Gametofito cordado 50X.

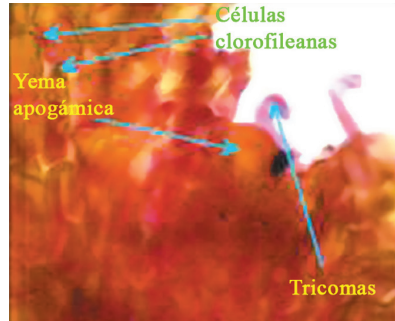


Fig. 8. Inicio de la apogamia 100X.

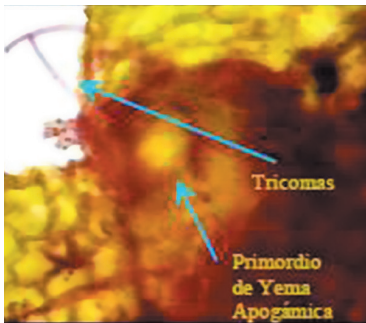


Fig. 9. Estadio más avanzado de la apogamia 200X.

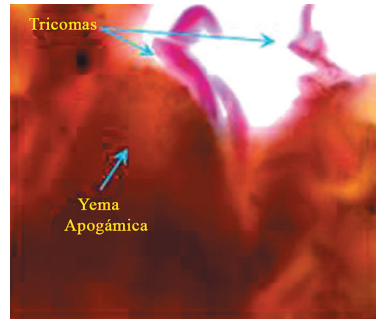


Fig. 10. Detalle de la yema apogámica. 400X.

gametófito se observó generalmente un peciolo con su respectiva lámina, el largo de los peciolos osciló de 2(6)12 mm, el largo de la lámina de 6(10)18 mm por 6(13)24 con venación dicotómica.

En tierra de hoja los esporófitos se presentaron a partir de los 54 a los 118 días, apreciándose generalmente uno por cada prótalo, el largo de los peciolos fue de 4(10)23 mm; el largo de la lámina de 4(9)21 mm por 6(12)24 mm de ancho con venación dicotómica. Los peciolos de ambos sustratos presentaron tricomas conformados de dos

a cuatro células que alcanzaron un largo de 119(219)399 μm (figs. 2, 11 y 12).

La formación de esporófitos en tierra de hoja fue mucho mayor, apreciándose los vasos germinadores completamente saturados de los mismos y éstos se observaban más grandes y vigorosos como puede corroborarse por las medidas anteriormente citadas. El número de esporófitos formados en maquique fue mucho menor encontrándose cuando mucho siete esporofitos en cada vaso germinador.

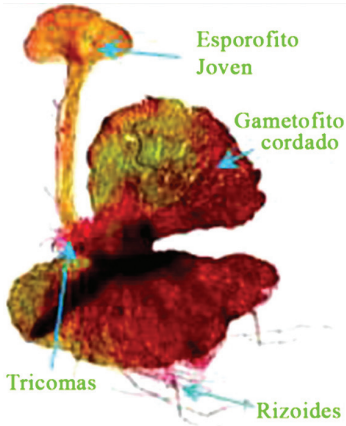


Fig. 11. Gametofito cordado con esporofito apogámico.

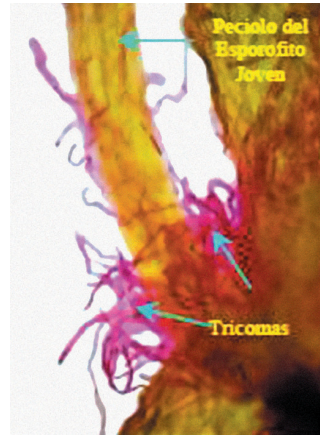


Fig. 12. Detalle del peciolo del esporofito joven 120X.

Formación de esporófitos no apogámicos.

Al haberse concluido el desarrollo de las dos fases gametofítica y esporofítica de esta especie (de los 93 a los 108 días en maqui que y de los 54 a 118 días en tierra de hoja), se comenzó a notar que en los vasos germinadores donde aún prevalecían algunos gametófitos, a partir de los 148 días se observaron prótalos con porciones necrosadas, en los cuales empezaban a producirse primordios de esporófitos sin la presencia de yema apogámica, los cuales terminaron por desarrollar un peciolo y una pequeña lámina foliar (figs. 2, 13, 14 y 15).

DISCUSIÓN

Las especies de *Cheilanthes* citadas en la bibliografía indican que las esporas son triletes, el tipo de germinación de las mismas tipo *Vittaria* y el desarrollo de los prótalos tipo *Adiantum*, características también apreciadas para *C. bonariensis* (Willd.) Proctor.

En cuanto a la sexualidad de los gametofitos se han encontrado tanto apogámicos como sexuales con gametófitos unisexuales con anteridios y arquegonios como en *C. gracillima* (Pickett 1923) y en *Aleuritopteris farinosa* (antes *Cheilanthes farinosa*), según (Gómez-Alaín, 2007), lo mismo se encontró para *C. lendigera*, pero, además, los gametófitos primarios formaron prótalos secundarios que produjeron gametangios masculinos (Gutiérrez-Caballero, 2012).

Estudios realizados con especies del género *Cheilanthes* muestran que cuando los esporangios presentan 32 esporas, el desarrollo de los esporofitos es apogámico (Knobloch, 1966). En *C. bonariensis* se encontró este número de esporas y el desarrollo fue a través de una yema apogámica. También se menciona en la literatura que las especies de este género que presentan 64 esporas no son apogámicas, aunque algunas de ellas no son funcionales, éstas se distinguen por

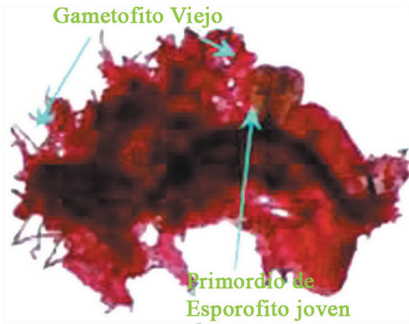


Fig. 13. Gametofito adulto degenerando e inicio de la formación del esporofito 100X.

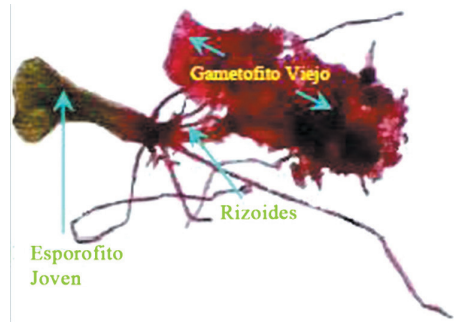


Fig. 14. Esporofito joven formándose a partir de un gametofito adulto (viejo) 100X.



Fig. 15. Esporofito joven formado a partir de un prótalo viejo y parcialmente necrosado 40X.

presentar un tamaño más pequeño o estar colapsadas (Knobloch, *op. cit.*).

Investigaciones realizadas con *Cheilanthes alabamensis* y *C. tomentosa* relacionan la apogamia a condiciones de estrés hídrico (Whittier, 1965). En *C. castanea* se encontró apogamia obligada (Whittier, 1970) al igual que en *C. pyramidalis* (Farfán-Roldán, 2008). En estudios efectuados por Peláez-Peláez y Alvitez-Izquierdo, (2004) para *C. myriophylla* y *C. bonariensis* reco-

lectadas en Perú, encontraron el mismo tipo de germinación y desarrollo de los prótalos como los anteriormente citados para el género; no se profundiza en la fase gametofítica, ni se describe la morfogénesis de los esporofitos. En la presente investigación se observó que *C. bonariensis* formó esporofitos apogámicos, con formación de la yemas entre los 54 a los 118 días del experimento, después de los 148 días cuando era notorio en los germinadores la escasez de agua, los prótalos, ya con varias zonas necrosadas,

formaron directamente esporofitos, así que en este estudio, la apogamia no tuvo relación con el estrés hídrico pues ésta se presentó con escasez y sin escasez de agua.

En trabajos como los de Rodríguez *et al.* (2008) observaron que en las esporas de especies xerófilas del género *Cheilanthes* obtuvieron la germinación después de los 14 días de haber realizado la siembra aludiendo que este género es precoz en el tiempo de germinación de sus esporas, así también, observaron un rápido desarrollo del esporófito en distintas especies, ya que se presentaron entre los 90 y los 120 días después de haber sido sembradas utilizando como sustrato tierra de hoja de un bosque de encino y pino, los autores enfatizan que los elementos considerados de vegetación xérica como es el género *Cheilanthes* requieren de un alto contenido de materia orgánica. Rodríguez *et al.* (2011), mencionan que la estrategia de la reproducción apogámica no se ha reportado en condiciones ambientales naturales, sólo bajo condiciones de cultivo.

Varios aspectos observados por estos autores coinciden con los resultados de este trabajo en cuanto a la germinación precoz de las esporas y al desarrollo de los esporófitos, sin embargo, se considera que después de los datos obtenidos en esta investigación, existen otros elementos para explicar la apogamia aparte de la condición xérica como es la perturbación de la vegetación, ya que el ejemplar de estudio fue recolectado en un bosque de pino perturbado. Así también puede deberse a la carga genética de los taxones como lo menciona Bell (1992) y en este trabajo, se considera que la alta plasticidad de los prótalos es importante para adaptarse a las condiciones circundantes como la formación de esporófitos, a partir

de gametófitos viejos y necrosados debido a que la cantidad de humedad en los germinadores había disminuido al no encontrarse totalmente sellados.

Rodríguez *et al.* (2008) indican que las especies del género *Cheilanthes* requieren de un alto contenido de materia orgánica, lo cual podría ocurrir en algunos taxones, pero en el caso de *C. bonariensis*, tanto se obtuvieron esporófitos en tierra de hoja como en maqui que, que presenta poco contenido de materia orgánica, aunque en este último sustrato tardó 93 días en desarrollarse contra los 53 de tierra de hoja, y fue menor el número de esporófitos que se desarrollaron en relación a la tierra de hoja, lo cual muestra que aún en condiciones con poca materia orgánica también son capaces de formarse.

La reproducción directa de gametófitos viejos parcialmente necrosados para formar esporófitos puede ser un aspecto propio del taxón de este estudio, pues se ha observado que es una especie que invade con éxito ambientes perturbados, coloniza espacios por presentar alta tolerancia a los rayos solares, forma esporófitos apogámicos, que después según Rodríguez-Romero (2011) formarán esporas y así completará su ciclo.

Después de las observaciones de este trabajo es probable que en el ambiente natural los prótalos que no formaron esporófitos vía yema apogámica y comienzan a necrosarse, diferencien directamente esporófitos debido a que *Cheilanthes* y *Pellaea ternifolia* subsp. *ternifolia* cuentan con hojas resistentes a la desecación Page, 1979 (citado por Rodríguez-Romero, *op. cit.*), y la especie como un intento más de sobrevivencia recurra a este tipo de reproducción asexual para soportar las inclemencias del ambiente en la

fase esporofítica que le proporcionará más éxito de vida y no esperar a la formación de esporas para iniciar nuevamente el ciclo. *C. bonariensis* presentó una morfogénesis estrictamente apogámica y según los resultados de Grusz *et al.* (2009) explican que este tipo de reproducción en taxones del género *Cheilanthes* indica un origen híbrido o bien un linaje poliploide; así también, la prevalencia de la poliploidía, hibridación y la apomixis en helechos sugieren que estos procesos juegan un estado significativo en la evolución y diversificación de los taxones y que resulta difícil descifrar estas relaciones y para ello es necesario utilizar métodos bio-sistemáticos, secuenciación de ADN nuclear e información electroforética.

Así también, existen trabajos relacionados con helechos *Cheilanthes* que tratan de explicar la asexualidad en algunos taxones afines a *Cheilanthes* y que se han separado del mismo en fechas recientes. Beck *et al.* (2011) indican que una transición de historia de vida asexual es vista como un mayor riesgo de extinción y concluyen que la asexualidad limita el potencial evolutivo en *Astroblepis*. Relacionando este estudio con *C. bonariensis* se está totalmente de acuerdo con los autores, ya que a través de la reproducción sexual es la única forma de lograr una recombinación genética.

Se han investigado los patrones de diversidad y adaptaciones al ambiente xerófilo en el género *Myriopteris*, también separado de *Cheilanthes*, al respecto, Grusz *et al.* (2014) indican que fuertes presiones selectivas impuestas por hábitats propensos a la sequía han contribuido a una amplia convergencia morfológica y esperan que a través de análisis filogenéticos moleculares se proporcio-

nen las bases para una clasificación de este grupo y de su compleja historia evolutiva apoyándose con una revisión reproductiva y de los niveles de ploidía que presenta este linaje de helechos cheilanthoides. Con relación a *C. bonariensis* se considera que la adaptación del gametofito al ambiente xerófilo de este taxón es el producir hasta el último momento esporofitos a partir de prótalos ya necrosados. Considerando los resultados de Grusz *et al.* (*op. cit.*), la especie de estudio sería una entidad taxonómica híbrida o poliploide como muchos otros taxones de helechos cheilanthoides.

Los datos obtenidos en este trabajo son relevantes porque se trata de una especie que fácilmente se puede cultivar y propagar, además prospera en lugares perturbados, la cual podría implementarse como planta colonizadora de estos sitios y fijadora de suelo, así también es factible ocuparla como ornato por sus frondes verdes y blancas (en el envés), o bien estudiar sus principios activos, pues existen datos de que las hojas de esta taxón son usadas para aliviar problemas del corazón, dolor de pecho y espalda, así mismo se utiliza en cuadros de diarrea, disentería, dolor de cintura para lo cual se cuecen las hojas y se toma la cocción por las tardes y las noches (Instituto Nacional Indigenista, 1994) http://semarnat.gob.mx/pfnm/cheilanthes_bonariensis.

CONCLUSIONES

El desarrollo de *Cheilanthes bonariensis* es estrictamente apogámico y precoz al desarrollarse el esporofito a partir de los 53 días en tierra de hoja y 93 en maquique, siendo hasta ahora el desarrollo más rápido que se ha citado para una especie de este género.

Se observa por primera vez la reproducción asexual de prótalos viejos necrosados que producen directamente esporófitos de las partes clorofilicas que aún prevalecen en el talo, sin la formación de yema apogámica, evento que puede explicarse por la alta plasticidad del gametófito y la adaptabilidad que presenta la especie para ocupar sitios deteriorados formando hasta el último momento esporófitos que le permitan soportar más fácilmente los rayos solares debido a que las frondes de este taxón son gruesas y están cubiertas desde muy jóvenes con tricomas que evitan la pérdida de agua.

Se recomienda el cultivo de esta especie por su rápida germinación, formación del esporófito y crecimiento, siendo el sustrato idóneo la tierra de hoja en la cual se desarrolló con mayor rapidez y se produjeron la mayor cantidad de esporófitos, es una especie idónea para incluirla en sitios con alta perturbación en donde se requiera retener suelo, además de su aprovechamiento como planta de ornato y de uso medicinal.

LITERATURA CITADA

- Arreguín-Sánchez, M.L.; R. Fernández-Nava, y D.L. Quiroz García, 2004. *Pteridoflora del Valle de México*. Instituto Politécnico Nacional, Secretaría de Educación Pública. 470 pp.
- Bech, J.B.; M.D. Windham, y K.M. Pryer. 2011. "Do sexual polyploid lineage lead short evolutionary lives? A case study from the fern genus *Astrolepis*". *Evolution*, **65**(11): 3217-3229.
- Bell, P.R., 1992. "Apospory and Apogamy: Implications for understanding the plant life cycle". *Int. J. Plant Sci.*, **153**(3): 123-136.
- Farfán-Roldán, I., 2008. "Ciclo de vida de *Cheilanthes pyramidalis* Feé (Pteridaceae-Pteridofita)". Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. 65 pp.
- Gomez-Alanis, M.C., 2007. "Ciclo de vida de *Cheilanthes farinosa* (Forssk.) Kaulf. y su potencial uso ornamental". Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, 73 pp.
- Grusz, A.L.; M.D. Windham, y K.M. Pryer, 2009. "Deciphering the origins of apomictic polyploids in the *Cheilanthes yavapensis* complex (Pteridaceae)". *Amer. J. Bot.*, **96**(9): 1636-1645.
- Grusz, A.L.; M.D. Windham, G. Yatskievych, y L. Huiet, 2014. "Patterns of diversification in the xeric-adapted fern genus *Myriopteris* (Pteridaceae). *Syst. Bot.*, **39**(3): 698-714.
- Gutiérrez-Caballero, J.A., 2012. "Seguimiento del ciclo de vida de *Cheilanthes lendigera* (Cav.)Sw.". Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, 78 pp.
- Johnson, A.K.; C.J. Rothfels, M.D. Windham, y K.M. Pryer, 2012. "Unique expression of a sporophytic carácter on the gametophytes of *Notholaenid ferns* (Pteridaceae)." *Amer. J. Bot.*, **99**(6): 1118-1124.

- Knobloch, I.W., 1966. "A preliminary review of spore number and Apogamy within the genus *Cheilanthes*". *Amer. Fern J.*, **56**(6): 163-167.
- _____, 1969. "The spore pattern in some species of *Cheilanthes*". *Amer. J. Bot.*, **56**(6): 646-653.
- Lira, R., y R. Riba, 1993. "Las pteridofitas (helechos y plantas afines) de México". *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, **44**: 99-108.
- Mickel, J.T., y J.M., Beitel, 1988. "Pteridophyte flora of Oaxaca, México". *Mem. N.Y. Bot. Garden*, **46**: 210-245.
- Mickel, T.J., y A.R. Smith, 2004. "The pteridophytes of México". *Mem. N. Y. Bot. Gard.*, **88**: 176-213.
- Montoya-Casimiro, M. del C.; R. Álvarez-Varela, S. Pérez-Hernández, y M.L. Arreguín-Sánchez, 2000. "Ciclos biológicos de *Blechnum occidentale* L. var. *occidentale* (Blechnaceae-Pteridophyta) y *Thelypteris resinifera* (Desv.) Proctor (Thelypteridaceae-Pteridophyta)". *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx.*, **46**(3): 317-339.
- Nayar, B.K., y S. Kaur, 1971. "Gametophytes of homosporous ferns botanical review". *Phytomorphology*, **19**(2): 179-188.
- Pelaez-Pelaez, F., y E. Alvitez-Izquierdo, 2004. "Morfogénesis de la fase sexual de algunas especies de *Cheilanthes* Sw. (Pteridaceae-Pteridophyta) del Departamento de la Libertad". Informes finales, código: 7381-BIO-BIO. 2004.
- <http://www.unitru.edu.pe/oficinas/ogprodein/fac/biologicas>. PDF, recuperado diciembre 2004.
- Pickett, F.L., 1923. "An ecological study of *Cheilanthes gracillima*". *Torrey Bot. Club.*, **50**: 329-338.
- Rodríguez, L.; L. Pacheco, y J.A. Zavala, 2008. "Pteridofitas indicadoras de alteración ambiental en el bosque templado de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, México". *Rev. Biol. Trop.*, **56**(2): 641-656.
- Rodríguez, L.; J. A. Zavala, y L. Pacheco, 2011. "Presencia, abundancia y estrategias reproductivas de helechos en áreas alteradas de la Sierra Nevada, México". *Rev. Biol. Trop.*, **59**(1): 417-433.
- Rodríguez-Romero, M.L., 2011. "Pteridofitas indicadoras de alteraciones ambientales en la Sierra Nevada, Texcoco, Estado de México". Tesis de doctorado en ciencias. Universidad Nacional Autónoma Metropolitana. 91 pp.
- Sigel, E.M.; M.D. Windham, L. Huiet, G. Yatskievych, y K.M. Pryer, 2011. "Species relationships and farina evolution in the Cheilanthoid fern genus *Argyrochosma* (Pteridaceae)". *Syst. Bot.*, **36**(3): 554-564.
- Smith, A.R., 1981. "Flora of Chiapas, Pteridophyte". *Calif. Academy of Scienc.*, **22**: 69-74.
- Whittier, D.P., 1965. "Obligate apogamy in *Cheilanthes tomentosa* and *C. alabamensis*". *Bot. Gaz.*, **126**(4): 275-281.

