

Sobre la biología reproductiva de los helechos

Olga G. Martínez*, María E. Tanco**, Janet Chambi**, María C. Bonomo**, María S. Ramírez**, Zulma Avilez**

* IBIGEO-CONICET y Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta

** Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta

INTRODUCCIÓN

Hasta la década del '90, los helechos y las licófitas eran incluidas en el grupo de plantas conocido como Pteridophyta (Engler 1924). Posteriores estudios morfológicos, moleculares y filogenéticos, permitieron reconocer que los helechos propiamente y las articuladas o equisetos (cola de caballo), constituyen un grupo monofilético separado de las licófitas (Pryer *et al.* 2001, Smith *et al.* 2006).

En la actualidad, los helechos y las licófitas, representan el 8% de las plantas vasculares; según Moran (2008) existen aproximadamente 12.240 especies, distribuidas en todo el mundo.

Los helechos crecen en varios ecosistemas, desde regiones húmedas hasta la periferia de los desiertos. Pueden ser terrestres, epífitos, hemiepífitos, rupícolas o acuáticos. La mayor diversidad de helechos se encuentra en regiones montañosas, tropicales o templadas, hecho que se explica por la heterogeneidad ambiental que se produce por los relieves montañosos, con microclimas y elevaciones que favorecen el establecimiento de diferentes grupos (Moran 2008).

El ciclo de vida de los helechos presenta dos fases o etapas, independientes en tiempo y espacio; la fase esporofítica (diploide o $2n$), representada por la planta propiamente dicha y conocida como "helecho" (Fig. 1), con soros en el envés de las hojas (Fig. 2) responsables de la producción de esporas; y la fase gametofítica (haploide, n), generalmente poco visible, de unos pocos milímetros, de vida corta en la que se originan las gametas, masculinas y femeninas y que se desarrolla fuera del cuerpo de la planta.

La mayoría de los helechos son plantas homospóreas o isospóreas, es decir, que producen esporas morfológicamente semejantes (Fig. 3 A); algunos helechos son heterospóreas porque desarrollan dos tipos de esporas, megásporas y micrósporas. Estas son diferentes en tamaño, en color y a veces en las ornamentaciones de sus paredes. La cantidad de esporas de los helechos es variable, la mayoría produce varios cientos de miles de esporas, que pueden dispersarse por acción de la gravedad, fuerzas electrostáticas, agua, corrientes de viento, etc. En las regiones tropicales o subtropicales la primera precipitación después de una temporada seca, arrastra la mayor cantidad de esporas suspendidas en el aire o retenidas en la copa de los árboles.



Figura 1: Esporofito de *Peluma filicula*, con soros.



Figura 2: Soros en el envés de la hoja en *Campyloneurum lorentzii*.

El color de las esporas es generalmente castaño, en algunos grupos taxonómicos son verdes por la presencia de clorofila, como ocurre en las Equisetáceas, Grammitidáceas y Osmundáceas; aunque la presencia de clorofila puede ser ocultada. Recientemente, Sundue *et al.* (2011) encontraron que algunas especies de los géneros *Elaphoglossum* y *Pleopeltis* contienen clorofila enmascarada por la pigmentación castaña de las paredes de las esporas.

GERMINACIÓN DE LAS ESPORAS

La germinación de las esporas es un proceso que depende de diversos factores, como la luz, la temperatura, la humedad, el pH del sustrato, la presencia de hormonas conocidas como anteridiógenos, las condiciones de almacenamiento de las esporas, la información genética, la maduración de las esporas, y/o el tipo de reservas nutritivas en las esporas, tales como proteínas, aceites y azúcares, etc. (Raghavan 1989, Schneller 2008).

La viabilidad de las esporas clorofilicas es muy reducida, se inicia entre dos y siete días después de su liberación y dura unas pocas semanas; en cambio las esporas sin clorofila de paredes amarillentas, castañas o negras, presentan viabilidad media a extensa. En condiciones de laboratorio se ha observado que pequeños porcentajes de esporas de *Pteris vittata* comienzan a germinar a los dos o tres días después de su siembra, este proceso se mantiene hasta después de cincuenta días; en otros helechos, como el helecho arbóreo de Noroeste argentino, *Alsophila odonelliana*, se ha encontrado que las esporas son viables aún después de tres años de almacenamiento en frío a [3°–5°]C.

DESARROLLO GAMETOFÍTICO

Después de la germinación de las esporas se inicia la fase gametofítica de los helechos que corresponde a la fase haploide (n) del ciclo de vida de estas plantas.

En la primera etapa se origina un gametofito formado por unas pocas células que se disponen unas detrás de otras, organizando un filamento uniseriado, clorofílico, denominado gametofito filamentosos (Fig. 3 B) que al finalizar su crecimiento se divide en varios sentidos para formar un estrato laminar, plano, conocido como gametofito laminar (Fig. 3 C). Este gametofito crece hasta alcanzar la forma adulta durante un tiempo (entre 15–100 días desde la germinación) que depende de factores ambientales y de la especie.

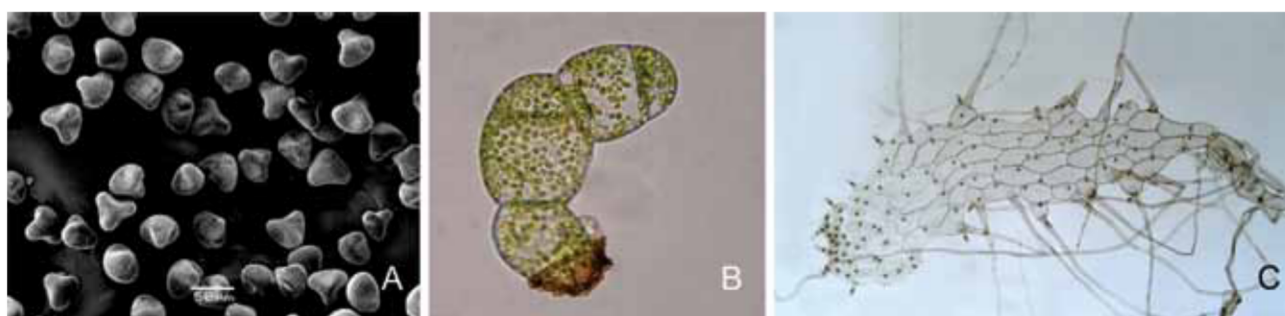


Figura 3: A) Esporas sin clorofila de un helecho isospóreo. Primeras etapas de la fase gametofítica de los helechos isospóreos: B) Gametofito filamentosos. C) Gametofito laminar.

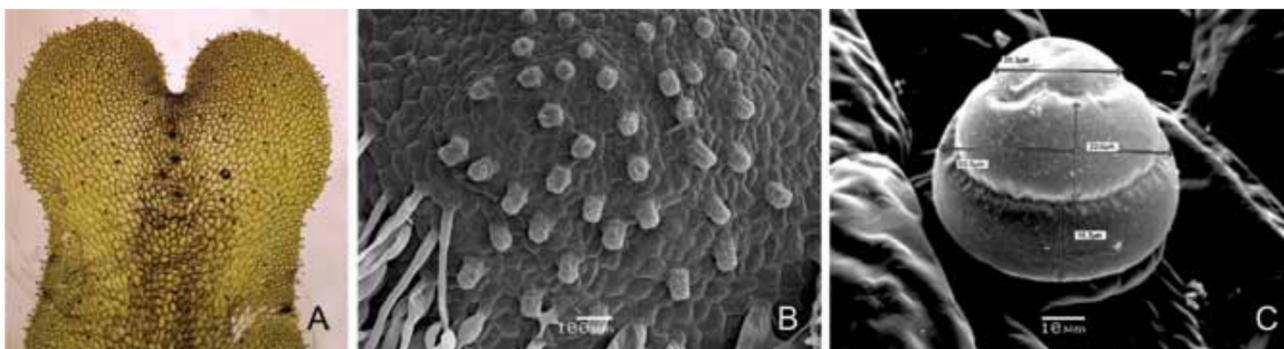


Figura 4: Gametofitos adultos: A) Gametofito adulto cordiforme alargado, fotografía tomada con microscopio óptico. B) Gametofito mostrando los cuellos de los arquegonios o gametangios femeninos, fotografía tomada con microscopio electrónico de barrido (LASEM-UNSa). C) Gametangio masculino o anteridio, mostrando desde abajo hacia arriba, la célula basal, la célula anular y en extremo la célula opercular, cada una con sus dimensiones, fotografía tomada con microscopio electrónico de barrido (LASEM-UNSa).

La forma de los gametofitos adultos es para la mayoría de los helechos, cordada, laminar, con clorofila (Fig. 4 A) y en esta etapa se originan los órganos sexuales o gametangios.

Los gametangios femeninos o arquegonios (Fig. 4 B) tienen forma de botella, originan a la ovocélula o gameta femenina. Dentro del tejido del gametofito sólo emerge sobre la superficie una estructura tubular conocida como cuello del arquegonio que tiene la finalidad de proteger a la ovocélula y guiar a los anterozoides o gametas masculinas para que se produzca la fecundación.

Los gametangios masculinos o anteridios (Fig. 4 C) se desarrollan entre las raíces del gametofito, por debajo de los arquegonios. Tienen el cuerpo globoso u ovoide, formado por tres células; una célula basal que constituye el pie; una célula anular, con una concavidad donde se alojan las gametas masculinas o anterozoides y; una célula opercular, que tiene la función de mantener cerrado el compartimento hasta que los anterozoides maduren. Cuando llega el momento de la liberación de los anterozoides, la célula opercular se desprende y las gametas masculinas o anterozoides salen al exterior. Estas gametas son células espiraladas con motilidad propia, por lo tanto necesitan un medio líquido para trasladarse hasta los arquegonios, producir la fecundación y originar nuevos esporofitos.

Tradicionalmente se consideraba que las plantas isospóreas desarrollaban gametofitos bisexuales, con anteridios y arquegonios; sin embargo los estudios sobre la biología reproductiva de los helechos indican que la sexualidad de los gametofitos depende de numerosas condiciones, tales como la densidad de esporas en el sustrato, la interacción con gametofitos vecinos, la disponibilidad de nutrientes, el efecto del agar en los cultivos *in vitro*, etc. (Klekowski Jr. 1969, Huang *et al.* 2004, De Soto *et al.* 2008). Por lo tanto la sexualidad de los gametofitos es variable, es decir que los helechos isospóreos, pueden originar gametofitos masculinos, femeninos, bisexuales o neutros, según las condiciones externas a las que se encuentran expuestos.

ANTERIDIÓGENOS

Los gametofitos femeninos pueden producir feromonas u hormonas denominadas anteridiógenos. Según Warne & Hickok (1989) y Menéndez *et al.* (2006) la composición química de los anteridiógenos corresponde a las giberelinas, hormonas que permiten el crecimiento de las plantas.

Los anteridiógenos tienen la capacidad de modificar la expresión sexual de los gametofitos de la gran mayoría de los helechos, induciendo la formación de gametofitos masculinos o bisexuales; de esta manera promueven el entrecruzamiento intergametofítico y por lo tanto el intercambio genético. Otra función de los anteridiógenos es estimular la germinación de las esporas que se almacenan en la oscuridad, por ejemplo cuando las esporas se encuentran cubiertas por la hojarasca del bosque, entre órganos vegetales o debajo del suelo.

En la naturaleza, los gametofitos crecen sobre sustratos saturados de agua y nutrientes que se generan sobre rocas o troncos tapizados de musgos y líquenes, allí crecen gametofitos de distintas especies, donde algunos producen anteridiógenos que estimulan la formación de gametas masculinas en gametofitos de otras especies y contribuyen de esta manera al cruzamiento de plantas de diferentes especies que pueden resultar en nuevas plantas denominadas “plantas híbridas”. La formación de híbridos es un proceso muy frecuente entre los helechos y se manifiesta en el polimorfismo que se observa en las hojas de las plantas. Entre los helechos capaces de producir anteridiógenos, se encuentran *Anemia phyllitidis*, *Blechnum spicant*, *Campyloneurum angustifolium*, *Phlebodium aureum*, *Pteris vittata*, etc., (Näf et al. 1975, Chiou & Farrar, 1997, Menéndez et al. 2006).

Tipos de cruzamientos

Según Rainker & Geiger (2008) el cruzamiento de los gametofitos puede ser de tres tipos:

- 1- fecundación cruzada o alogamia: los gametos que se unen corresponden a gametofitos provenientes de distintas plantas (Fig. 5);
- 2- autofecundación intergametofítica o autogamia: los gametos provienen de distintos gametofitos procedentes de una misma planta (Fig.6);
- 3- autofecundación intragametofítica o automixis: la fecundación se produce entre gametos de un mismo gametofito (Fig. 7).

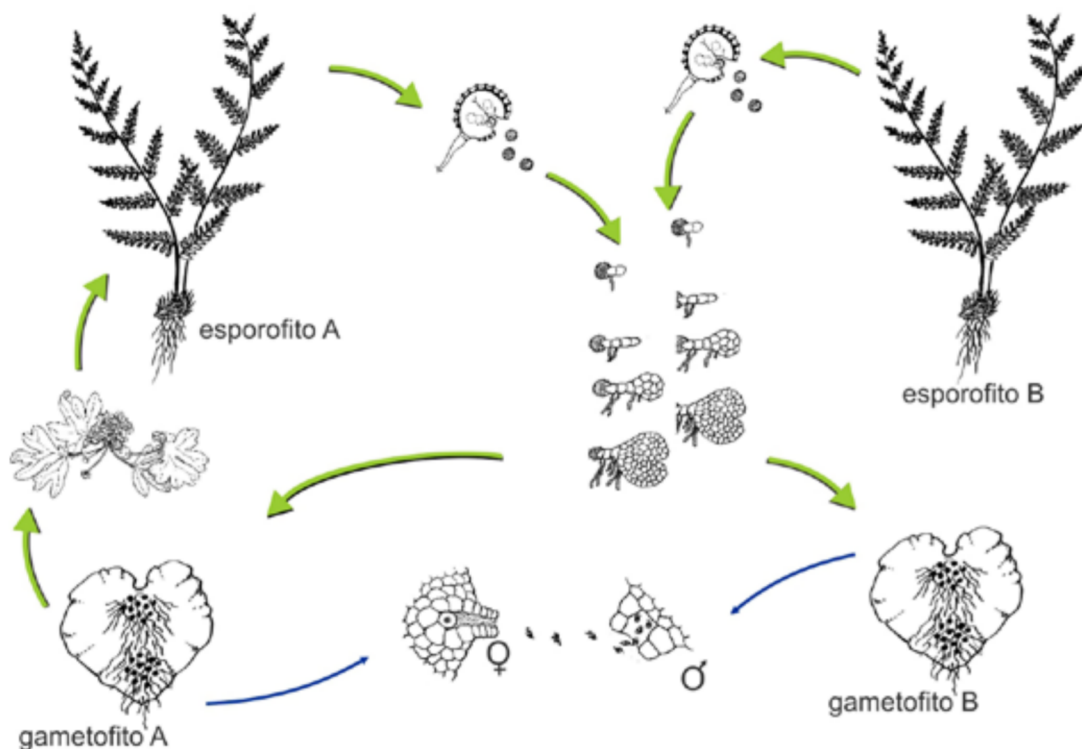


Figura 5: Fecundación cruzada o alogamia. Ilustración María del Carmen Otero Cabada.



Figura 6: Autofecundación intergametofítica o Autogamia. Ilustración María del Carmen Otero Cabada.



Figura 7: Autofecundación intragametofítica o Automixis. Ilustración María del Carmen Otero Cabada

REPRODUCCIÓN NO SEXUAL

Otro tipo de reproducción en los helechos es la apogamia también denominada agamosporia por Walker (1985). Este tipo de reproducción permite la formación de esporofitos o plantas nuevas a partir de gametofitos sin la fecundación de la ovocélula. Se produce cuando se desarrollan gametofitos sin gametangios o con gametangios no viables, este mecanismo ha sido observado en *Argyroschisma*, *Cheilanthes*, *Dryopteris*, *Pteris*, etc. (Knobloch 1966, Martínez 2010, Narváez, et al. 2008). Durante la apogamia intervienen factores endógenos y exógenos que provocan la diferenciación celular en los gametofitos, formándose masas de células que formarán nuevas plantas.

Algunos investigadores, como Whittier (1964), han inducido la formación de embriones, mediante técnicas de laboratorio, alterando la composición química del sustrato. La obtención de esporofitos apogámicos es muy útil cuando se trata de obtener numerosas plántulas en tiempos breves, esta metodología es aplicada para la reproducción masiva de helechos en proyectos de conservación o con fines comerciales.

Los distintos mecanismos que intervienen en la biología reproductiva de los helechos son los que les han facilitado a estas plantas colonizar la Tierra, formar extensos bosques en épocas pasadas, mantener a veces caracteres morfológicos primitivos en plantas actuales o modificar los caracteres morfológicos originando nuevas especies, contribuyendo así a aumentar la biodiversidad del planeta.

Referencias

- Chiou W.L. y D.R. Farrar. 1997. Antheridiogen production and response in Polypodiaceae species. *American Journal of Botany*, 84: 633–640.
- De Soto L., Quintanilla L.G. y M. Méndez. 2008. Environmental sex determination in ferns: effects of nutrient availability and individual density in *Woodwardia radicans*. *Journal of Ecology*, 96: 1319–327.
- Engler A. 1924. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Borntraeger, Berlín. Pp. 254.
- Huang Y-M., Chou H-M. y W-L. Chou. 2004. Density Affects Gametophyte Growth and Sexual Expression of *Osmunda cinnamomea* (Osmundaceae, Pteridophyta). *Annals of Botany*, 94: 229–232.
- Klekowski E.J. Jr. 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. II. Theoretical considerations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 62: 347–359
- Knobloch I. W. 1966. A Preliminary Review of Spore Number and Apogamy within the Genus *Cheilanthes*. *American Fern Journal*, 56: 163–167
- Menéndez V., Revilla MA, Bernard P, Gotor V, y H. Fernández. 2006. Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. *Plant Cell Reports*, 25:1104–10.
- Moran R. C. 2008. Diversity, Biogeography, and Floristic. In: T.A. Ranker and C.H. Haufler eds. *Biology and Evolution of Fern and Lycophytes*. Cambridge University Press, 367–394.
- Näf U., Nakanishi K. y M. Endo. 1975. On the physiology and chemistry of fern antheridiogen. *Botanical Review*, 41: 315–359.
- Martínez O.G. 2010. Gametófitos y esporófitos jóvenes de cuatro especies naturalizadas de *Pteris* (Pteridaceae) en América. *Biología Tropical*, 59: 81–92.
- Narváez P.L., Martínez O.G. y E.R. de la Sota. 2008. Gametofitos y Esporofitos Jóvenes De *Dryopteris wallichiana* (Spreng.) Hyl. (Dryopteridaceae-Pteridophyta). *Botánica Complutensis*, 32: 85–90.
- Pryer K.M., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Wolf P.G., Hunt J.S., y S.D. Sipes 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature*, 409: 618–622.
- Raghavan V. 1989. *Developmental Biology of Ferns*. New York: Cambridge University Press, Pp. 361.
- Rainker T.A. y J.M.O. Geiger. 2008. Population genetics. In: *Biology and evolution of fern and lycophytes*, R.A. Ranker and C.H. Haufler, eds. Cambridge University Press, Cambridge, 175–198.
- Schneller J.J. 2008. Fern Phylogeny. Chapter 5 In Ranker, T.A. y C.H. Haufler eds. *The Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge Univ. Press, 134–158.
- Smith A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H. y Wolf, P. G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon*, 55: 705–731.
- Sundue M., Vasco, A., y R.C. Moran, 2011. *Cryptochlorophyllous* spores in ferns: Nongreen spores that contain chlorophyll. *International Journal of Plant Sciences*, 172: 1110–1119.
- Walker T. G. 1985. Some aspects of agamospory in ferns the Braithwaite system. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 86B: 59–66.
- Warne T. R. y L.G. Hickok. 1989. Evidence of a gibberellin biosynthetic origin of *Ceratopteris* antheridiogen. *Plant Physiology*, 89: 535–538.
- Whittier D. P. 1964. The Influence of Cultural Conditions on the Induction of Apogamy in *Pteridium gametophytes*. *American Journal of Botany*, 51: 730–736.