

## PROCESOS CITOGENÉTICOS DE ESPECIACIÓN EN *PTERIDOPHYTA*

por  
PALOMA CUBAS\*

### Resumen

CUBAS, P. (1989). Procesos citogenéticos de especiación en Pteridophyta. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 519-531.

Desde la publicación por I. Manton en 1950 del libro *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*, la citogenética se ha convertido en una de las principales herramientas para el estudio taxonómico y sistemático de los helechos. De los distintos procesos citogenéticos que han jugado un papel principal en la diferenciación y especiación de los helechos destaca la poliploidía (alopoliploidía, autopoliploidía y aloploidía segmental). Otros mecanismos, como la aneuploidía y el establecimiento de ciclos vitales apomicticos, también han contribuido a la diferenciación de los helechos, aunque su importancia en la especiación parece haber sido menor.

Palabras clave: *Pteridophyta*, citogenética, especiación.

### Abstract

CUBAS, P. (1989). Cytogenetic processes of speciation in the Pteridophyta. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 519-531 (in Spanish).

Since I. Manton published her book *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*, cytogenetics has become one of the most powerful tools in the taxonomy and systematics of ferns. Among the different cytogenetic processes that have played an important role in the differentiation and speciation of ferns, polyploidy (allopolyploidy, autopolyploidy and segmental allopolyploidy) seems to be the most important. Other mechanisms such as aneuploidy and apomictic alternation of generations have also contributed to the differentiation of ferns; however, the importance of these processes in fern speciation is apparently more restricted.

Key words: *Pteridophyta*, cytogenetics, speciation.

## INTRODUCCIÓN

La citogenética de los pteridófitos tiene una fecha clave: 1950. La publicación en ese año de la obra *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta* por la profesora Irene Manton marca el inicio de los estudios citogenéticos y de la comprensión de los mecanismos genéticos de diversificación y evolución de los helechos. En este trabajo se utilizaba extensivamente una técnica eficaz para efectuar recuentos cromosómicos en estas plantas: el método de "squash" o aplasta-

---

\* Departamento de Biología Vegetal II, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense. 28040 Madrid.

miento en acetocarmín de las células madre de las esporas para el estudio de meiosis. Las técnicas utilizadas anteriormente, especialmente el empleo de secciones de material incluido en parafina, presentaban graves dificultades y deficiencias técnicas, lo que impedía obtener resultados concluyentes y daba lugar a numerosos errores e incertidumbres en los recuentos cromosómicos. Gracias al empleo de esta nueva técnica, Manton pudo presentar en su obra datos citológicos altamente fiables de 90 especies de helechos pertenecientes a 27 géneros.

Pero aún más importante que estos datos es el enfoque de su trabajo, su discusión y conclusiones sobre los procesos citogenéticos que han influido en la evolución y especiación de los pteridófitos. Manton puso de relieve que en los helechos han operado básicamente los mismos mecanismos evolutivos que en las fanerógamas: i. e., hibridación, autopoliploidía, aloploidía (poliploidía sobreimpuesta a la hibridación), aneuploidía, mutaciones génicas y cambios en la forma y tamaño de los cromosomas.

El gran impulso dado a los estudios citogenéticos por este enfoque ha permitido que actualmente se conozcan los números cromosómicos de un elevado porcentaje de los helechos, lo que ha posibilitado mejorar considerablemente los sistemas de clasificación. Además, el estudio detallado de algunos géneros (*Dryopteris*, *Polypodium*, *Asplenium*, *Polystichum*, etc.) ha permitido confirmar y generalizar las ideas iniciales de Manton sobre los procesos citogenéticos de especiación en los helechos, poniendo de manifiesto las relaciones de parentesco entre especies y grupos de especies (complejos) en distintos géneros.

De los mecanismos citogenéticos que han producido cambios en el material hereditario y que han estado en la base de la diversificación y especiación de los helechos, uno de los más importantes es la poliploidía, tema que dada su relevancia citogenética se trata a continuación.

#### POLIPLOIDÍA

La información existente indica que la poliploidía, es decir, la multiplicación del número de juegos cromosómicos completos (genomas) presentes en la célula, ha sido uno de los principales mecanismos genéticos de diversificación y de especiación en los helechos. Esto se desprende de una de las características más conspicuas de la citología de estas plantas: el elevado número de cromosomas que presenta un alto porcentaje de ellas. KLEKOWSKI (1973) indica que el valor medio de los números cromosómicos gaméticos ( $n$ ) de los helechos homosporicos es de 54, mientras que el de los heterosporicos es de 13 (tabla 1), valor semejante al encontrado en las angiospermas (c. 16; KLEKOWSKI & BACKER, 1966).

La poliploidía es un fenómeno que debe ser enfocado bajo dos ángulos:

A) Por una parte, en tiempos geológicos antiguos debió ocurrir un proceso de ploidización, denominado por CHIARUGI (1960) paleoploidía, que multiplicó el número cromosómico de parte de los helechos a partir de números básicos mucho más bajos. Esto está apoyado por dos grupos de datos:

1. Los números básicos actuales ( $x$ ), es decir, los números gaméticos más bajos encontrados en cada género, son muy elevados. En este aspecto es de destacar la marcada diferencia que se observa entre los helechos homosporicos y los heterosporicos (tabla 1).

TABLA 1

NÚMEROS CROMOSÓMICOS GAMÉTICOS DE PTERIDÓFITOS.  
(DATOS DE KLEKOWSKI, 1973.)

	Heterospóricos	Homospóricos
Media . . . . .	13	54
Número básico medio* . . . . .	12,7	37,5
Diploides . . . . .	81	1.027
Poliploides . . . . .	11	682
Porcentaje de diploides . . . . .	12	40
<b>Total de táxones . . . . .</b>	<b>92</b>	<b>1.709</b>

\* Se considera número básico el número gamético más bajo encontrado en el género.

2. En algunos grupos se han conservado números cromosómicos bajos, por ejemplo en *Hymenophyllum tunbrigense*, con  $n = 13$  (MANTON, 1950), *H. peltatum* con  $n = 11$  (BROWNLIE, 1958, in LOVIS, 1977), a pesar de presentar especies con números cromosómicos elevados (LOVIS, 1977; TRYON & TRYON, 1982).

Para explicar la elevada incidencia de la poliploidía en los helechos homospóricos se han propuesto diversas hipótesis, relacionándola con mecanismos que contrarrestan la homocigosis resultante de un elevado porcentaje de autofecundación intragametofítica (KLEKOWSKI, 1973), pero no se ha llegado a un acuerdo general sobre las ventajas evolutivas que pudo tener la poliploidía para estas plantas.

Este proceso de multiplicación del número cromosómico básico ancestral debió asociarse con reajustes cromosómicos estructurales y con la pérdida de cromosomas completos (aneuploidía) y pudo ser la base genética para la diversificación de géneros y para la divergencia de grandes grupos supragenéricos (MANTON, 1950; LOVIS, 1977).

B) Por otra parte, dentro de los géneros actuales se presentan series poliploides que incluyen desde niveles diploides ( $2x$ ) hasta octoploides ( $8x$ ) y dodecaploides ( $12x$ ). Por citar algunos casos en el género *Asplenium*, el complejo *A. aethiopicum* presenta desde nivel diploide ( $2x$ ) hasta el dodecaploide ( $12x$ ) (BRAITHWAITE, 1986), partiendo de un número básico  $x = 36$ , *Psilotum* hasta el nivel  $8x$  con número básico  $x = 52$  (LOVIS, 1977), *Ophioglossum* hasta el  $10x$  (probablemente con aneuploidía asociada) partiendo de  $x = 120$  (LOVIS, 1977), etc. En general, dentro de los géneros bien conocidos son muy frecuentes los niveles tetra y hexaploide.

En la mayoría de los casos, la multiplicación del número de cromosomas se asocia con diferencias morfológicas, ecológicas y corológicas, por lo que, dentro de géneros e incluso especies, plantas con diferentes niveles de ploidía pueden reconocerse como táxones distintos.

En los helechos se han encontrado todos los tipos de poliploidía descritos por STEBBINS (1950) para las plantas superiores: alopoliploides genómicos y segmentales, autopoliploides y autoalopoliploides. Aunque estas categorías no están tan bien definidas en la Naturaleza como en los textos, pueden no obstante servir de

modelos útiles para el estudio de las distintas situaciones que se presentan en los helechos (fig. 1). De estos tipos, la alopoliploidía genómica es el que parece haber tenido una mayor importancia en el aislamiento reproductivo y en la formación de nuevas especies de helechos.

#### ALOPOLIPLOIDÍA

Los estudios biosistemáticos realizados en algunos géneros apuntan la idea de que la mayor parte de los helechos poliploides son en realidad alopoliploides. Un alopoliploide de nivel tetraploide (alotetraploide) puede ser representado por la fórmula genómica AABB, es decir, incluye los genomas de dos diploides: AA y BB (fig. 1). Se interpreta que los alopoloides de este tipo se han originado a través de la formación de un híbrido AB, que es estéril total o casi totalmente debido a que su meiosis es irregular por falta de homología entre los genomas A y B.

Posteriormente, si se dobla su complemento cromosómico y pasa a ser AABB, la meiosis se regulariza, ya que se pueden asociar los cromosomas homólogos, formándose bivalentes AA y BB. Los alotetraploides se estabilizan como especies, al poder formar esporas regularmente, con lo que pueden comenzar a propagarse y en muchos casos llegar a ocupar areales mucho más amplios que las especies que les dieron origen.

Ejemplos de esta situación son numerosas especies de *Asplenium* europeas, como *A. adiantum-nigrum*, originada a partir de *A. cuneifolium* y *A. onopteris*, y *A. balearicum* a partir de *A. obovatum* y *A. onopteris* (SHIVAS, 1969; LOVIS & *al.*, 1972).

Este origen postulado para los alopoliploides es factible y está apoyado por evidencias experimentales:

1. La formación de híbridos en helechos es relativamente frecuente. Por citar un caso ampliamente estudiado, en el género *Asplenium* se han descrito, solo

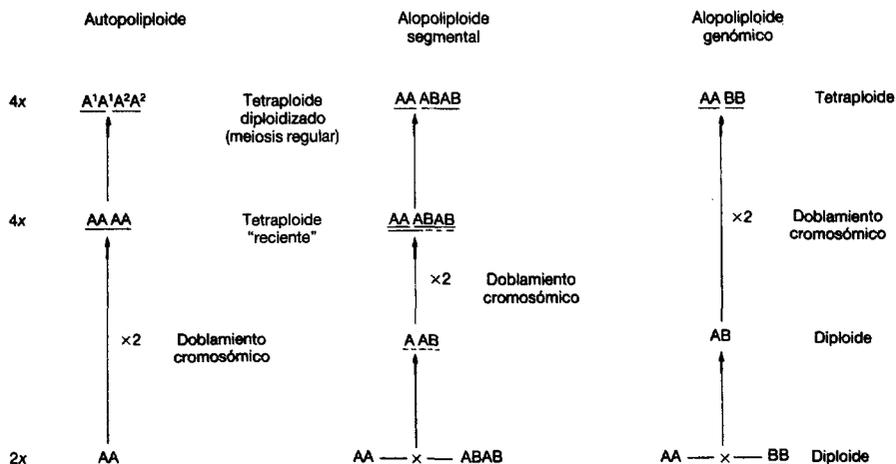


Fig. 1.—Naturaleza y origen de los principales tipos de poliploides (adaptado de: LOVIS, 1977): A y B, genomas completamente diferenciados; AB, genoma parcialmente diferenciado de A; AA, formación de bivalentes; AAAA, formación de tetravalentes; AA ABAB, apareamiento parcial o variable de genomas.

en Europa, unos 50 híbridos, la mayoría de los cuales han sido estudiados citológicamente e incluso obtenidos experimentalmente a partir de los parentales postulados (REICHSTEIN, 1981).

2. El doblamiento cromosómico puede hacerse por alteraciones en la meiosis que dan lugar a la formación de diplosporas (esporas de número cromosómico no reducido). Se ha comprobado que en los híbridos se presentan con cierta frecuencia, mezcladas con las esporas de morfología abortiva, un porcentaje de esporas de tamaño mucho mayor y que se interpretan como diplosporas. En algunos casos, la siembra controlada del contenido de los esporangios de los híbridos ha dado origen a unos pocos gametofitos, que tras fecundarse originaron esporofitos alotetraploides fértiles y que procedían de la germinación de las diplosporas producidas en el híbrido (*A. × ebenoides*, WAGNER & WHITMIRE, 1957; *A. × proto-adulterinum* y *A. viride* × *A. fontanum*, LOVIS & REICHSTEIN, 1968; LOVIS, 1970).

Estas dos etapas, comprobadas bajo condiciones experimentales, deben ocurrir igualmente en la Naturaleza, aunque su baja frecuencia y las pocas posibilidades de supervivencia del alotetraploide recién formado, en competencia con sus progenitores bien adaptados al medio, debe ser la causa de que rara vez se encuentren en la naturaleza los dos progenitores, el híbrido de ellos y el alotetraploide derivado. Este proceso ha podido darse siempre que hayan coincidido en una misma localidad las dos especies parentales, por lo que los alotetraploides pueden haberse originado en distintos momentos y lugares repetidamente. Esta hipótesis (el origen politópico de algunos aloploiploides) no está suficientemente confirmada, pero hay ciertas evidencias que la apoyan en algunos casos particulares, como el polimorfismo encontrado en el alotetraploide *A. lepidum* (BROWNSEY, 1976), o los estudios de alozimas realizados en especies americanas de *Asplenium* (WERTH & al., 1985).

La comprobación de que una planta se ha originado por aloploiploidía requiere la producción controlada de híbridos con especies no emparentadas y con los supuestos parentales (LOVIS, 1968; VIDA, 1972; REICHSTEIN, 1981). En el caso señalado en la figura 2, el origen alotetraploide de *Asplenium balearicum* se probó (SHIVAS, 1969; LOVIS & al., 1972; SLEEP, 1983) mediante la hibridación de *A. balearicum* (4x) con *A. kobayashii* (tetraploide asiático, morfológicamente muy alejado). El híbrido resultante mostró en metafase I meiótica 144 univalentes, es decir, ningún cromosoma encontró otro homólogo o al menos lo suficientemente parecido como para aparearse. Esto mostraba que tanto *A. balearicum* como *A. kobayashii* eran alotetraploides y que los dos pares de genomas distintos que tienen cada uno en su fórmula genómica no coinciden. El cruce con otro tetraploide no emparentado, *A. haussknechtii* (ahora denominado *A. lepidum* var. *haussknechtii*; BROWNSEY, 1976), mostró idéntico resultado. Sin embargo, el híbrido resultante del cruzamiento entre *A. balearicum* y *A. adiantum-nigrum* presentó distinto comportamiento de sus cromosomas en la meiosis: 72 cromosomas quedaban sin aparear, como univalentes, pero los restantes se asociaban por pares, formando 36 bivalentes. Esto indicaba que un juego de cromosomas de *A. balearicum* era idéntico a un juego de cromosomas de *A. adiantum-nigrum*. La explicación alternativa de que los pares procedieran todos de *A. balearicum* podía descartarse, al ser esta planta alotetraploide; y que los pares procedieran todos de *A. adiantum-nigrum* quedaba descartado al haberse demostrado en experimentos anteriores que *A. adiantum-nigrum* también es un alotetraploide derivado de

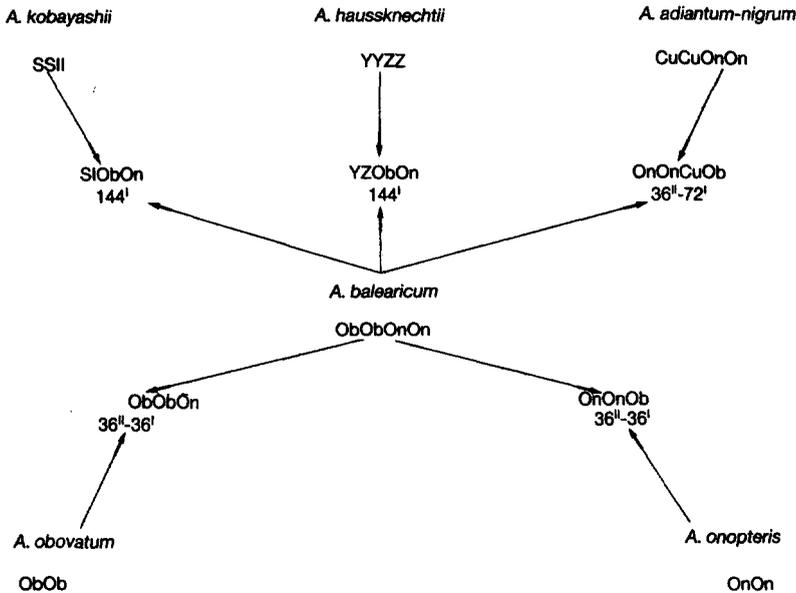


Fig. 2.—Programa de hibridación de *A. balearicum* (adaptado de: SHIVAS, 1969; LOVIS & *al.*, 1972).

*A. onopteris* y *A. cuneifolium* (SHIVAS, 1969; LOVIS & *al.*, 1972), y, por tanto, en sus gametos van dos genomas diferentes.

El paso siguiente fue encontrar los diploides parentales de *A. balearicum*. Uno de ellos debía ser *A. onopteris* o *A. cuneifolium* para que el resultado obtenido previamente fuera explicable. El otro diploide debía ser una especie con cierta relación morfológica. Los híbridos triploides producidos al cruzar *A. balearicum* ( $4x$ ) con *A. onopteris* ( $2x$ ) y con *A. obovatum* ( $2x$ ) dieron la clave del origen de *A. balearicum*: en ambos casos, el híbrido ( $3x$ ) presentó en la meiosis la formación de 36 bivalentes y 36 univalentes. En el híbrido de *A. obovatum* con *A. balearicum* se apareaban los cromosomas de los dos genomas Ob presentes (uno procedente de *A. obovatum* y otro de *A. balearicum*), quedando como univalentes los del genoma On (de *A. balearicum*); en el híbrido de *A. balearicum* por *A. onopteris*, los pares se formaban entre los cromosomas de los dos genomas On (igualmente uno de *A. balearicum* y otro de *A. onopteris*), y los univalentes eran los cromosomas del genoma Ob (de *A. balearicum*). Al ser *A. balearicum* alotetraploide, los dos genomas iguales que se observaban en cada caso no podían proceder ambos de *A. balearicum*. Por tanto, *A. balearicum* se originó de la hibridación de *A. onopteris* y *A. obovatum*, que formó un híbrido diploide probablemente estéril que en algún momento produjo diplosporas que al germinar y fecundarse los gametofitos resultantes dieron origen a una planta con doble número de cromosomas, ya que llevaba dos genomas Ob y dos genomas On.

Este origen propuesto sobre hibridaciones experimentales corresponde bien y apoya el origen de dos híbridos silvestres: *A. × bourharmontii* (diploide, ObOn), considerado derivado de *A. obovatum*  $\times$  *A. onopteris* (BADRE & *al.*, 1981), que presenta en meiosis 72 univalentes, y *A. × tyrrhenicum* (*A. balearicum*  $\times$  *onopte-*

*ris*, triploide, ObObOn), que presenta hasta un máximo de 36 bivalentes y 36 univalentes en metafase I (fig. 3, CUBAS & *al.*, 1987).

#### AUTOPOLIPLOIDÍA

Otro proceso citogenético que se ha dado con cierta frecuencia en los helechos es la autoploidía, es decir, la multiplicación de los genomas de una planta pasando de tener un par de genomas iguales, AA, a tener cuatro veces el mismo, AAAA (fig. 1). Generalmente, los derivados autoploides no presentan diferencias morfológicas acusadas respecto a los diploides, aunque suelen presentar diferencias ecológicas, por lo que reciben rango taxonómico de subespecies. Así, en el género *Asplenium* se conoce el origen autoploide de plantas como *A. petrarckae* subsp. *petrarckae* (4x), derivado de la subsp. *bivalens* (2x) (SLEEP, 1966; LOVIS & *al.*, 1969; SLEEP, 1983); *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* (4x), relacionado con la subsp. *dolomiticum* (2x) (LOVIS, 1964), y *A. septentrionale* subsp.

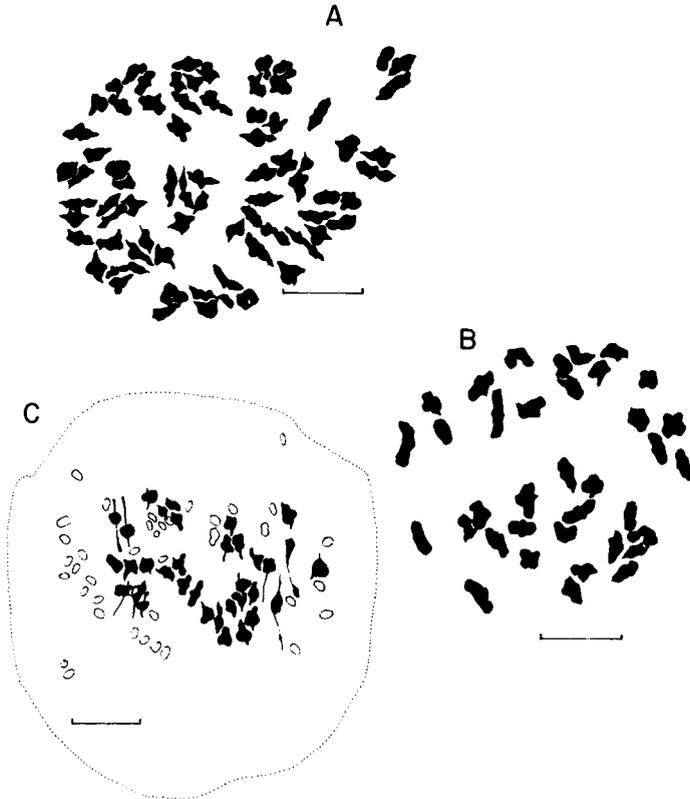


Fig. 3.—Diagramas mostrando los cromosomas en metafase I meiótica en: A, *A. balearicum*, Favaritx, ObObOnOn, 72 bivalentes; B, *A. onopteris*, Llinaritx Nou, OnOn, 36 bivalentes; C, *A. ×tyrrhenicum*, Mongofre Nou, ObOnOn, 35 bivalentes y 38 univalentes (adaptado de CUBAS & *al.*, 1988). Escala: 10  $\mu$ m.

*septentrionale* (4x), afín a la subsp. *caucasicum* (2x) (LOVIS, inéd., in REICHSTEIN, 1981).

Si bien en una primera etapa la meiosis de los autopoloides presenta numerosas irregularidades, en la mayoría se produce posteriormente la diploidización, al inhibirse la formación de asociaciones multivalentes entre los cromosomas homólogos, llegando a presentar una meiosis completamente regular. Estos autopoloides ya estabilizados se representan al nivel 4x por la fórmula genómica  $A^1A^1A^2A^2$ . Un ejemplo clásico del comportamiento de los autopoloides de formación reciente son las plantas autopoloides producidas en *Osmunda* ( $n=22$ ) por MANTON (1950): las plantas autotriploides presentaban hasta 20 trivalentes por célula, y las autotetraploides, hasta 21 cuadrivalentes (fig. 4).

Relacionado con esta situación debe considerarse otro posible origen de los alopoloides, a través de lo que se ha denominado alopoliploidía diferida (LOVIS, 1977). El origen de estas plantas se explica a través de la hibridación de dos autotetraploides relativamente antiguos, en los que ya se ha producido cierta diferenciación de sus genomas, que pueden representarse por la fórmula  $A^1A^1A^2A^2$  y

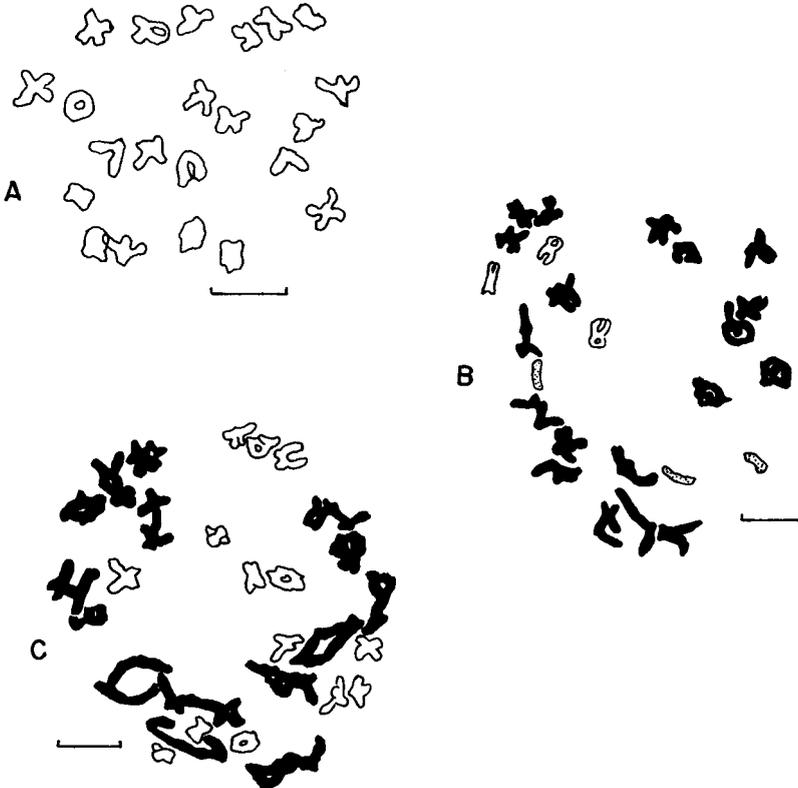


Fig. 4.—Diagrama mostrando el comportamiento meiótico de los cromosomas en la serie poliploide de *Osmunda regalis* (adaptado de: MANTON, 1950): A, diploide, meiosis regular, 22 bivalentes; B, triploide, 19 trivalentes, 3 bivalentes y 3 univalentes; C, tetraploide, 15 tetravalentes y 14 bivalentes. Univalentes, en punteado; bivalentes, en blanco; trivalentes y tetravalentes, en negro. Escala: 10  $\mu$ m.

$B^1B^1B^2B^2$ . El producto de la hibridación es una planta  $A^1A^2B^1B^2$  que presenta meiosis regular, ya que se forman bivalentes entre los cromosomas autosindéticos (aportados por el mismo parental) que aunque no son idénticos son lo bastante semejantes como para emparejarse:  $A^1A^2$  y  $B^1B^2$ . La meiosis es completamente regular y se forman esporas viables que, al menos en condiciones controladas, germinan dando lugar a gametofitos. En la meiosis de éstos se produce segregación de caracteres, ya que los gametos pueden llevar las siguientes combinaciones genómicas:  $A^1B^1$ ,  $A^1B^2$ ,  $A^2B^1$  y  $A^2B^2$ , más el posible resultado de los sobrecruzamientos. Tras la fecundación crecen los esporofitos de la generación  $F_2$ , en los que se manifiesta variabilidad morfológica como resultado de las distintas combinaciones de los gametos.

Aunque en la Naturaleza parece ser muy poco frecuente que un híbrido de este origen logre dar una progenie abundante, la importancia de la aloploidia diferida radica en que la variabilidad morfológica que se produce puede ser un patrimonio valioso para que se establezca un genotipo capaz de competir con éxito y establecerse como especie.

Esto se ha confirmado experimentalmente en el híbrido *Asplenium* × *murbeckii* (*A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* × *A. septentrionale* subsp. *septentrionale*), cuya  $F_2$  obtenida en cultivo presenta segregación de caracteres (LOVIS & REICHSTEIN, inéd., in LOVIS, 1977; REICHSTEIN, 1981) (fig. 5).

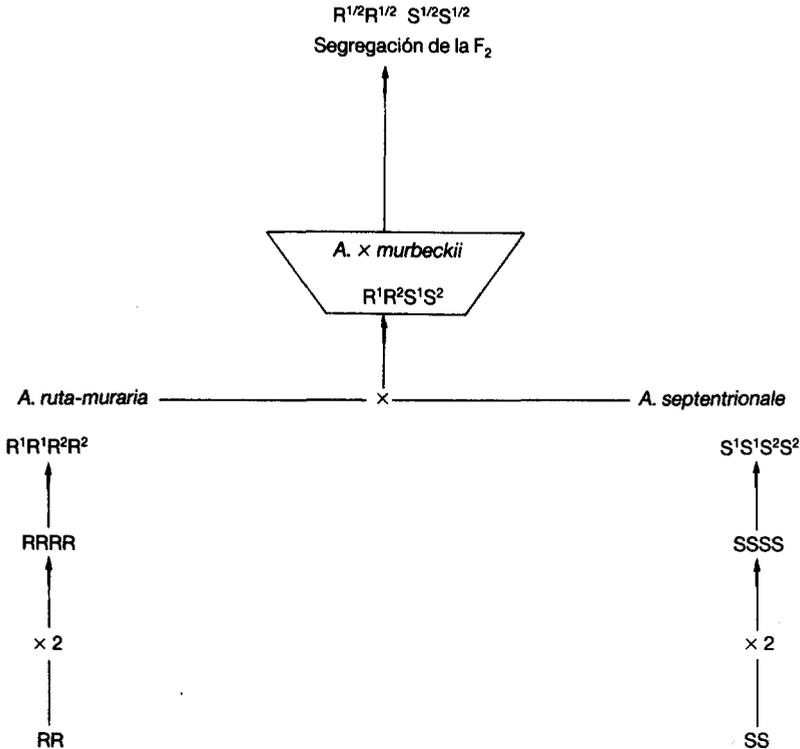


Fig. 5.—Origen de *A. x murbeckii* (adaptado de: LOVIS, 1977; REICHSTEIN, 1981).

## ALOPOLIPLOIDÍA SEGMENTAL

Los alopoliploides segmentales (fig. 1) son poliploides que contienen dos pares de genomas que poseen en común un número considerable de segmentos cromosómicos homólogos o incluso cromosomas completos homólogos, pero que difieren respecto a un número suficientemente grande de genes (STEBBINS, 1950, *in LOVIS*, 1977).

La característica más importante de los alopoliploides segmentales es su capacidad de presentar segregación en las sucesivas generaciones respecto a algunos de los caracteres en que difieren sus especies ancestrales. Un ejemplo destacado y bien estudiado de esta situación se presenta en el género *Polystichum* ( $n = 41$ ), que muestra un elevado número de especies alopoliploides segmentales tanto en Europa (SLEEP, 1966) como en Norteamérica (WAGNER, 1973) y Japón (DAIGOBO, 1974, *in LOVIS*, 1977). Especies diploides, como *P. setiferum* (SS) y *P. lonchitis* (LL), que difieren claramente en morfología y ecología, forman híbridos diploides (*P. × lonchitiformis*, LS) que presentan un número elevado de bivalentes en la meiosis (12-15 en promedio) (SLEEP, 1966) debido al apareamiento de cromosomas homeólogos (los pertenecientes a distinto genoma pero con porciones semejantes). Otro tanto ocurre en los híbridos 3x originados por cruzamiento entre diploides y tetraploides no relacionados (fig. 6) (SLEEP & REICHSTEIN, 1967), como en el híbrido triploide *P. × meyeri* (*P. lonchitis* × *P. braunii*). En esta planta, a pesar de que sus tres genomas son diferentes (LYZ), se forman hasta 15 asociaciones bivalentes. Esto sugiere que parte del genoma de *Polystichum* se ha

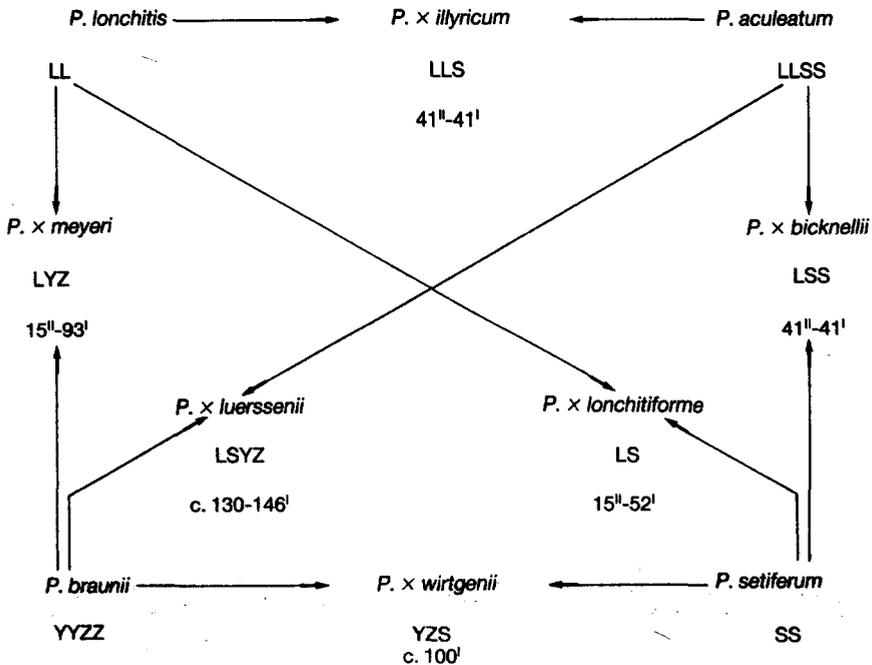


Fig. 6.—Relaciones entre distintos táxones del género *Polystichum* (datos tomados de: SLEEP & REICHSTEIN, 1967).

conservado común en las distintas especies, por lo que se manifiestan homologías residuales citológicas a pesar de la diferenciación morfológica y ecológica. Sin embargo, en híbridos como *P. × illyricum* (LLS, *P. lonchitis* × *P. aculeatum*), que presentan dos genomas iguales, hay apareamiento preferencial de los cromosomas homólogos sobre los homeólogos, por lo que no se observa la formación de trivalentes (fig. 6).

La importancia para la especiación de este tipo de poliploidía radica en el hecho de que, si bien los alotetraploides existentes han logrado estabilizar su meiosis, de modo que los bivalentes se formen solo entre cromosomas homólogos y no entre los homeólogos, no puede descartarse que esta estabilización se rompa en un momento dado, y que se produzca segregación de caracteres con la consiguiente evolución del poliploide (LOVIS, 1977). Igualmente, la posibilidad de introgresión con las especies parentales está mucho más abierta que en los aloploides genómicos estrictos, como indican experimentos preliminares en *Polystichum* (VIDA & REICHSTEIN, 1975).

#### OTROS MECANISMOS CITOGENÉTICOS

Además de la poliploidía, en sentido amplio, otros mecanismos citogenéticos que ya fueron señalados por MANTON (1950) han jugado un cierto papel en la diferenciación y especiación. Así, la aneuploidía pudo tener gran importancia en la diversificación ancestral de grupos de géneros y familias, probablemente asociada a profundos reajustes cromosómicos estructurales (MANTON, 1950; LOVIS, 1977) que debieron afectar al tamaño y forma de los cromosomas. Por ejemplo, familias como *Thelypteridaceae* presentan números básicos cromosómicos ( $x$ ) que varían entre 27 y 36, siendo muy homogéneos citológicamente cada uno de los géneros incluidos dentro de esta familia; una situación semejante se observa en *Gleichenaceae* e *Hymenophyllaceae* (WALKER, 1979). En este último grupo se superpusieron, al menos, dos procesos: la aneuploidía y la poliploidía. Hoy día las plantas de esta familia son relativamente homogéneas morfológica y ecológicamente, pero presentan grandes diferencias citológicas tanto intergenéricas como intragenéricas (TRYON & TRYON, 1982).

Otro proceso que ha jugado cierto papel en la especiación, asociado generalmente a la hibridación, es el establecimiento de ciclos vitales con alternancia apomítica de generaciones (agamospermia; WALKER, 1979) mediante la formación de diplosporas (esporas no reducidas) y el desarrollo de un nuevo esporofito a partir de células vegetativas del gametofito, sin mediar fecundación (apogame-tría) (MANTON, 1950; LOVIS, 1977). En estas plantas, el gametofito tiene el mismo número cromosómico que el esporofito debido a una alteración de la mitosis premeiótica (MANTON, 1950) o de la primera división meiótica (BRAITHWAITE, 1964).

Se ha encontrado agamospermia en aproximadamente 18 géneros de helechos (WALKER, 1979) y generalmente ocurre en plantas de origen híbrido, comúnmente triploides, que de este modo han logrado soslayar la esterilidad propia de su condición híbrida y estabilizarse como especies. WALKER (1979) estima que la incidencia de este mecanismo no ha debiso pasar de c. 10% de todas las especies.

Un ejemplo clásico de ciclo vital apomítico es *Dryopteris affinis*, especie con

gran variabilidad infraespecífica en la que se han reconocido varios táxones con diferente nivel de ploidía: diploide (p.e.: subsp. *affinis*), triploide (p.e.: subsp. *borreri*) (FRASER-JENKINS, 1980) y plantas tetraploides y pentaploides (*D. × tavelii*) originadas por la hibridación de *D. filix-mas* con *D. affinis*.

### CONCLUSIÓN

En los grupos de helechos que han sido estudiados intensivamente desde el punto de vista citogenético se ha puesto de manifiesto que la especiación ha procedido en un alto porcentaje a través de la formación de complejos poliploides (en el sentido de STEBBINS, 1971) formados por especies diploides y derivados poliploides que presentan distintos grados de hibridación en su origen.

El reconocimiento de estos complejos y el establecimiento de las relaciones de parentesco entre los distintos táxones ha sido y será de especial importancia no solo para la comprensión de los mecanismos citogenéticos que han operado en la especiación de los helechos, sino también para el establecimiento en este grupo de plantas de una taxonomía moderna fuertemente apoyada en la filogenia.

### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BADRÉ, F., M. BOUDRIE, R. PRELLI & J. SCHNELLER (1981). *Asplenium × sleepiae* (A. billotii × A. forensense) et *Asplenium × bouharmontii* (A. obovatum × A. onopteris), hybr. nov. (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 4<sup>e</sup> sér., 3, Section b, Adansonia* 4: 473-481.
- BRAITHWAITE, A. F. (1964). A new type of apogamy in ferns. *New Phytol.* 63: 293-305.
- BRAITHWAITE, A. F. (1986). The *Asplenium aethiopicum* complex in South Africa. *Bot. J. Linnean Soc.* 93: 343-378.
- BROWNSEY, P. J. (1976). A biosystematic investigation of the *Asplenium lepidum* complex. *Bot. J. Linnean Soc.* 72: 235-267.
- CHIARUGI, A. (1960). Tavole cromosomiche delle pteridophyta. *Caryologia* 13: 27-150.
- CUBAS, P., E. PANGUA & J. A. ROSSELLÓ (1987). Un nuevo híbrido balear del género *Asplenium*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(2): 534-536.
- CUBAS, P., J. A. ROSSELLÓ & E. PANGUA (1988). Comparative study of *Asplenium balearicum*, A. onopteris and its spontaneous hybrid A. × tyrrhenicum. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45(1): 75-92.
- FRASER-JENKINS, C. R. (1980). *Dryopteris affinis*: A new treatment for a complex species in the European Pteridophyte flora. *Willdenowia* 10: 107-115.
- KLEKOWSKI, E. J. (1973). Sexual and subsexual systems in homosporous pteridophytes: A new hypothesis. *Amer. J. Bot.* 60(6): 535-544.
- KLEKOWSKI, E. J. & H. G. BACKER (1966). Evolutionary significance of polyploidy in the Pteridophyta. *Science* 153: 305-307.
- LOVIS, J. D. (1964). Autopolyploidy in *Asplenium*. *Nature* 203: 324-325.
- LOVIS, J. D. (1968). Fern hybridists and fern hybridising. II. Fern hybridising at the University of Leeds. *Brit. Fern Gaz.* 10(1): 13-20.
- LOVIS, J. D. (1970). The synthesis of a new *Asplenium*. *Brit. Fern Gaz.* 10(3): 153-157.
- LOVIS, J. D. (1977). Evolutionary Patterns and Processes in Ferns. *Advances Bot. Res.* 4: 229-415.
- LOVIS, J. D. & T. REICHSTEIN (1968). Über das spontane Entstehen von *Asplenium adulterinum* aus einem natürlichen Bastard. *Naturwiss.* 55: 117-120.
- LOVIS, J. D. & G. VIDA (1969). The resynthesis and cytogenetic investigation of × *Asplenophyllitis* microdon and × A. jacksonii. *Brit. Fern Gaz.* 10(2): 53-67.
- LOVIS, J. D., A. SLEEP & T. REICHSTEIN (1969). Der Farnbastard *Asplenium × sollerense* hybr. nov. = *Asplenium majoricum* Lit. × A. petrarchae (Guérin) D. C. subsp. petrarchae. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 79: 369-375.
- LOVIS, J. D., P. J. BROWNSEY, A. SLEEP & M. G. SHIVAS (1972). The origin of *Asplenium balearicum*. *Brit. Fern Gaz.* 10(5): 263-269.

- MANTON, I. (1950). *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*. Cambridge University Press.
- REICHSTEIN, T. (1981). Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Bot. Helv.* 91: 89-139.
- SHIVAS, M. G. (1969). A cytotaxonomic study of the *Asplenium adiantum-nigrum* complex. *Brit. Fern Gaz.* 10(2): 68-80.
- SLEEP, A. (1966). Some cytotaxonomic problems in the fern genera *Asplenium* and *Polystichum*. Ph D. Thesis, The University of Leeds.
- SLEEP, A. (1983). On the genus *Asplenium* in the Iberian Peninsula. *Acta Bot. Malacitana* 8: 11-46.
- SLEEP, A. & T. REICHSTEIN (1967). Der Farnbastard *Polystichum* × *meyeri* hybr. nov. = *Polystichum braunii* (Spenner) Fée × *P. lonchitis* (L.) Roth und seine Zytologie. *Bauhinia* 3: 299-374.
- STEBBINS, G. L. (1950). *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press.
- STEBBINS, G. L. (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Edward Arnold (Publishers) Ltd.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON (1982). *Ferns and Allied Plants*. Springer Verlag.
- VIDA, G. (1972). Cytotaxonomy and Genome Analysis of the European Ferns. In: G. VIDA (Ed.), *Evolution in Plants*: 51-60. Budapest.
- VIDA, G. & T. REICHSTEIN (1975). Taxonomic Problems in the Fern Genus *Polystichum* Caused by Hybridization. In: S. M. Walters (Ed.), *European Floristic and Taxonomic Studies*: 126-135.
- WAGNER, W. H. (1973). Reticulation of Holly Ferns (*Polystichum*) in the Western United States and adjacent Canada. *Am. Fern J.* 63: 99-115.
- WAGNER, W. H. & R. S. WHITMIRE (1957). Spontaneous production of a morphologically distinct fertile allopolyploid by a sterile diploid of *Asplenium ebenoides*. *Bull. Torrey Bot. Club* 84: 79-89.
- WALKER, T. G. (1979). The Cytogenetics of Ferns. In: A. F. Dyer (Ed.), *The Experimental Biology of Ferns*: 87-132. Academic Press.
- WERTH, C. R., S. I. GUTTMAN & W. H. ESHBAUGH (1985). Recurring origins of allopolyploid species in *Asplenium*. *Science* 228: 731-733.

Acceptado para publicación: 17-VI-1988