

Las fases gametofítica y esporofítica del helecho de cristal (*Vandenboschia speciosa*, Willd. Hymenophyllaceae) en el sector aljúbico y su dinamismo reproductivo (I)

Ramón Alvarado Saucedo, Domingo J. Mariscal Rivera y Francisco J. Jiménez Aguilar

Recibido: 20 de diciembre de 2020 / Revisado: 21 de diciembre de 2020 / Aceptado: 28 de diciembre de 2020 / Publicado: 5 de abril de 2021

RESUMEN

Se presenta una descripción detallada del helecho de cristal (*Vandenboschia speciosa* Willd., Hymenophyllaceae), tanto en su área mundial de distribución como en el sector aljúbico —provincias de Cádiz y Málaga—, a la luz de los últimos censos realizados en el territorio y del descubrimiento de numerosas poblaciones de su fase gametofítica independiente. Se catalogan las diversas estructuras macroscópicas en las que el gametofito se presenta en la naturaleza, especialmente en sus poblaciones andaluzas y se hace especial hincapié en la ecología de ambas fases —esporofítica y gametofítica—, sus requerimientos biológicos, la importancia de los hábitats en los que se refugian y el carácter peculiar de su dinamismo reproductivo.

Palabras clave: helecho de cristal, sector aljúbico, gametofito, esporofito, ecología, hábitat, dinamismo reproductivo

ABSTRACT

A detailed description of the glass fern (*Vandenboschia speciosa* Willd., Hymenophyllaceae), both in its worldwide distribution area and in the Aljibe sector -provinces of Cádiz and Málaga- is presented, in the light of the latest censuses carried out in the territory and the discovery of numerous populations of its independent gametophytic phase. The different macroscopic structures in which the gametophyte occurs in nature are catalogued, especially in its Andalusian populations, and special emphasis is placed on the ecology of both phases -sporophytic and gametophytic-, their biological requirements, the importance of the habitats in which they take refuge and the peculiar character of their reproductive dynamism.

Keywords: glass fern, Aljibe mountains (Sector Aljúbico), gametophyte, sporophyte, ecology, habitat, reproductive dynamism

1. INTRODUCCIÓN

El helecho de cristal, helecho transparente o helecho negro, *Vandenboschia speciosa* —Willd. Kunkel, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 76: 48, 1966—, es el único de los helechos europeos con gametofitos independientes que pueden crecer y persistir en ausencia de la generación esporofítica. Esta generación no solo es perenne, sino que produce las estructuras necesarias para su propagación vegetativa —*gemmae* o yemas—, permitiendo el desarrollo potencial de extensas comunidades de esta fase, que es generalmente poco visible (Rumsey et al. 1998) y, en muchos casos, aún desconocida por parte de la comunidad científica.

La distribución mundial de los esporofitos incluye las islas macaronésicas —Canarias, Madeira y Azores—, el sector aljúbico andaluz —Málaga y Cádiz—, la cornisa cantábrica —desde Galicia hasta el País Vasco Francés—, los Pirineos Occidentales, algunas zonas aisladas de Portugal —Porto—, las islas Británicas —País de Gales e Irlanda—, la costa occidental francesa —macizo Armoricano, Bretaña— y, puntualmente, la costa noroeste de Italia —Alpes Apuanos, Toscana— (Rumsey et al., 1998 y 2005; Prelli, 2002). Pero desde que se ha dado a conocer la fase gametofítica independiente, el mapa de la especie se ha ampliado considerablemente, extendiéndose por



Lámina 1. Grupo adulto de *Vandenboschia speciosa*. Imagen de Domingo Mariscal

diversas zonas del interior de Francia, Alemania, Luxemburgo, República Checa, y llegando, por su límite nororiental, hasta Polonia (Rumsey *et al.*, 1998 y 2005; Krippel, 2001; Krukowski *et al.*, 2004). No obstante es necesario señalar que estas poblaciones de gametofitos, aunque estén notablemente extendidas, también están extremadamente localizadas, con muy pocos lugares documentados en casi toda su área de distribución (Rumsey *et al.*, 1998).

Algo así está ocurriendo también en nuestro territorio, pues, cuando aún la exploración no ha hecho más que empezar, las localidades de gametofitos independientes casi igualan ya al número de sitios en los que están presentes las dos generaciones. Al igual que en otras zonas de su área europea, los gametofitos están muy extendidos, pero muy localizados, y muchas de sus poblaciones ubicadas significativamente en lugares en los que no hay constancia comprobable de que el esporofito haya existido nunca.

2. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

2.1 El esporofito

El esporofito de *Vandenboschia speciosa* es conocido en las diferentes regiones de su área de distribución como helecho de Killarney, helecho de cerdas, helecho transparente, helecho negro o helecho de cristal, algunos de estos nombres debidos al color o al aspecto translúcido propio de las frondes de las especies de la familia Hymenophyllaceae, que tienen una o muy pocas capas de células en los tejidos de sus frondes.

2.2 Descripción

En nuestra zona es un helecho de pequeño o mediano tamaño, con frondes de ovadas a ovado-lanceoladas, membranosas y translúcidas, que miden entre 10-50 cm —o incluso más en algunos ejemplares documentados en la sierra de Ojén—, con peciolo, alado en su parte superior, que suele ocupar entre algo más de un tercio y la mitad de la longitud total de la fronde; la lámina tiene un color que va del verde claro en los ejemplares jóvenes al intenso verde oscuro de las hojas maduras, que le ha dado el apelativo de helecho negro con que se le conoce en algunas zonas (Lámina 1). Dicha lámina es tripinnada y está dividida en pinnas estrechamente lanceoladas, con pinnulas oblongas y obtusas formadas por un ala delgada que se extiende a ambos lados del raquis verde hasta el final de los últimos segmentos.

Los soros tienen forma de pequeño receptáculo tubular que suele aparecer en el borde de las pinnas y del que sale una cerda o pelo alargado, de mayor longitud que el tubo basal, en torno al cual se desarrollan los esporangios en espiral, formando como pequeñas botellitas de largo y fino cuello (Lámina 2).

El rizoma es rastrero o ascendente (es fácil observarlo trepando verticalmente por las paredes de las rocas) y aparece cubierto de escamas con aspecto de pelo oscuro. Suele propagarse formando una red de ramificaciones de las que brotan las frondes y que puede extenderse vegetativamente si las condiciones del hábitat son óptimas, formando colonias amplias y densas (Ni D'huill *et al.*, 2015) que llegan a cubrir rocas enteras y grandes superficies de las orillas y el cauce de las albinas y arroyos. Estos grupos de



Lámina 2. Fronde fértil con soros maduros. Imagen de Francisco Jiménez Aguilar

frondes forman a veces una maraña tan densa que es imposible dilucidar si están formados por un solo individuo o por varios. Se sabe que en Azores hay un único individuo, contrastado genéticamente, que tiene centenares de metros cuadrados. Este gran tamaño de las colonias es indicativo de su gran antigüedad, si bien, los esporofitos más pequeños no tienen por qué ser necesariamente jóvenes y puede que su extensión sea determinada más por las características de los microhabitats donde crecen que por su edad (Rumsey *et al.*, 2005). En nuestra zona, en una albina de la sierra de Ojén hemos documentado uno de estos grupos extensos con 35 m² y otro con más de 15 m² en una garganta de la sierra del Niño.

2.3 Ecología

Es un helecho esciófilo, siendo habitual que viva en zonas de microclima umbrío y elevada humedad, en ocasiones hasta la saturación, con temperaturas suaves y bastante regulares a lo largo del año. Algunas de sus características ecológicas son: necesidad de estar constantemente húmedo, incapacidad de resistir los inviernos fríos y capacidad para desarrollarse eficazmente en condiciones de luz extremadamente bajas, sobre todo en la parte norte y este de su territorio (Makgomol *et al.*, 2001)

Dado su carácter silicícola y basífugo (Rumsey *et al.*, 1998), prefiere los sustratos ácidos, principalmente rocosos, si bien parece, aunque sea excepcionalmente, no desdeñar del todo las rocas y suelos calizos; nosotros lo hemos observado ocupando este tipo de hábitat en el manantial de Obaya —Colunga, Asturias—.

Aunque en algunas regiones se sabe que pueden vivir en las zonas bajas, los pisos húmedos del bosque, sobre el suelo, o en taludes terrosos, en las sierras gaditanas es un helecho siempre vinculado a las zonas altas, a las rocas y, sobre todo, al agua, ya sea la de los cauces fluviales rocosos —canutos y gargantas—, la de las surgencias de las laderas y cabeceras de los arroyos —albinas y taludes rezumantes— o, en menor medida, la de las nieblas, tan habituales en las sierras costeras cercanas al estrecho de Gibraltar.

Con unos requerimientos ecológicos estrictos, es una especie muy vulnerable a las más mínimas alteraciones de su hábitat, sobre todo a la disminución anual del agua de los arroyos y al descenso de caudal de los largos estiajes veraniegos, habiéndose observado la desaparición de algunos individuos en determinadas poblaciones de la zona en las últimas décadas.

En las gargantas y canutos de las montañas silíceas del sureste gaditano y el oeste malagueño, crece al amparo de los bosques lauroides de ojaranzos, acebos, alisos, laureles y avellanillos, que se localizan en los parajes mejor conservados del Parque Natural Los Alcornocales, sobre todo en las sierras más cercanas al estrecho de Gibraltar. En estos parajes suele esconderse en pequeñas cuevas, amplias grietas, paredones rezumantes y zonas resguardadas de los cursos fluviales. Es la especie que más se comporta como reófilo de los cuatro helechos relictos que comparten el mismo hábitat, y puede resistir con bastante solvencia la corriente invernal de los cauces, viviendo en algunos casos incluso bajo las salpicaduras constantes del agua de las cascadas, ocupando la pared trasera de las mismas u oquedades y fisuras situadas en sus cercanías. En las gargantas más caudalosas pueden encontrarse en cavidades situadas a salvo de la corriente, bien en las orillas menos expuestas, en pequeños ramales paralelos al principal, o en el interior de covachas protegidas que dan la espalda a la fuerte corriente de las épocas lluviosas, como ocurre con varios individuos observados en la sierra del Niño, las de Ojén y Saladavieja o el valle del río de la Miel. No obstante, prefiere la comodidad de los arroyos pequeños, de escaso caudal, de aguas abundantes y continuas, y, sobre todo, el refugio tranquilo de las albinas y taludes rocosos

húmedos, hábitats estos en los que, según nuestros censos bianuales, sobrevive más del 90 % del total de su población andaluza, especialmente en las poblaciones de las sierras de Ojén y Saladavieja.

Excepcionalmente, en las sierras de Luna y del Niño aparece formando discretas colonias de esporofitos juveniles y pequeños adultos —de entre 8 y 12 cm de longitud—, fuera de los cauces, en zonas de una elevada humedad relativa, viviendo únicamente al amparo de las nieblas y en algún caso compartiendo hábitat con una flora briofítica de distribución íbero-macaronésica de las más interesantes del continente europeo, con taxones tan peculiares como *Frullania teneriffae*, *Ulota calvescens* o el epífito endémico *Exsertotheca baetica* (Guerra *et al.*, 2003 y 2010).

2.4 El gametofito

El gametofito de esta especie parece haber pasado completamente desapercibido en el campo antes de la década de los años noventa, cuando los primeros estudios realizados, primero por Farrar (1989) y luego por Rumsey (1990, 1993, 1994 y 1998), sobre su distribución en las Islas Británicas y en otros lugares de Macaronesia y Europa, lo pusieron en escena.

2.5 Descripción macroscópica

Las colonias del gametofito de *Vandenboschia speciosa*, en sus etapas maduras, tienen aspecto de musgo sedoso, de textura suave, regular y mullida, de un color que suele ir de un verde brillante claro cuando están bien hidratadas, a un tono entre azulado y negro cuando los filamentos se arrugan con la sequedad. En su tacto se asemejan al fieltro y forman estructuras de un tamaño variable, desde pequeñas superficies cercanas al centímetro hasta extensiones superiores al metro cuadrado. En un porcentaje importante de casos aparecen colonizando la roca mediante colonias irregulares, de geometrías y volúmenes diversos, pero generalmente tienden a agruparse en formas reconocibles y clasificables que responden, en sentido amplio, a cinco tipos de estructuras que, aunque nos pueden permitir, cuando el ojo ya está habituado a ellas, reconocerlas de un vistazo, deben confirmarse acudiendo al microscopio de campo, para evitar posibles confusiones con otros organismos que pueden crecer utilizando

agrupamientos similares. A estas estructuras, por su similitud con formas cotidianas, las hemos denominado:

2.5.1 Esterillas. Son estructuras irregulares que cubren superficies planas de la roca, extendiéndose formando colonias con diferentes grosores con respecto al sustrato, aunque generalmente tenues, con un espesor casi siempre milimétrico. Pueden tener una extensión variable y parecen ser la estructura inicial mediante la cual los filamentos gametofíticos comienzan a colonizar la superficie rocosa (Imagen 1).

2.5.2 Cojines. Son pequeñas estructuras redondeadas con un espesor variable, desde escasos milímetros hasta poco más de un centímetro (Imagen 2). Los cojines suelen aparecer aislados, repartidos por las superficies rocosas o rellenando grietas y oquedades, aunque también pueden unirse formando esteras.

2.5.3 Penachos y alineaciones de penachos imbricados —tejadillos—. Los penachos son estructuras pequeñas y planas, arraigadas al sustrato solo por su zona proximal, manteniéndose su zona distal separada de la roca (Imagen 3). Mayormente aparecen formando conjuntos alineados e imbricados, asemejándose a pequeños tejados con sus aleros al aire (Imagen 4). Este rasgo permite a los gametofitos romperse, dividirse, y desplazarse con la ayuda del agua o de la gravedad, lo cual nos sugiere que, si son depositados luego en un microhábitat idóneo, pueden formar una nueva colonia mediante un proceso de clonación o reproducción vegetativa.

2.5.4 Esteras o alfombras. Son superficies con mayor volumen que las esterillas, más extensas, y ocupan a veces superficies cercanas o superiores al metro cuadrado (Imagen 5). Constituyen una etapa madura del desarrollo del gametofito y aparece cuando las condiciones del microhábitat son óptimas para su viabilidad, aunque puedan no serlo para el desarrollo del esporofito. En nuestra zona abundan las esteras

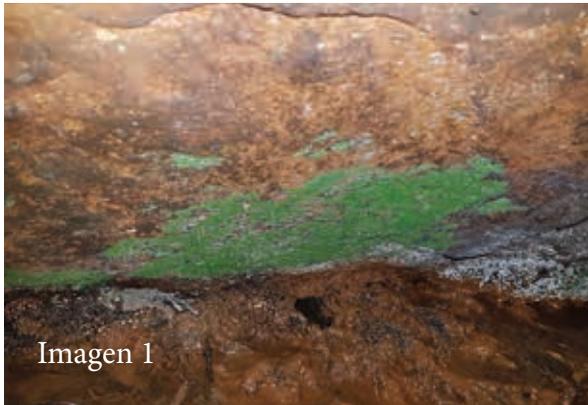


Lámina 3. Descripción macroscópica. Imágenes de Domingo Mariscal (1, 2, 4, 5, 6, 7 y 8) y de Francisco Jiménez Aguilar (3)

pequeñas, las extensas son menos comunes, y aunque hay algún lugar en el que aparecen alfombras de gametofitos independientes, suelen ser más frecuentes en localidades donde comparten el hábitat con los esporofitos, como en la sierra de Ojén. La textura de su techo es variable, desde esteras de superficie más o menos plana, a alfombras rugosas, con cojines (Imagen 6) o penachos (Imagen 7), estos últimos habitualmente formando líneas paralelas.

2.5 5 Almohadillas. Son la forma gametofítica menos común, esteras redondeadas mayores que los cojines, mullidas, muy espesas y profundas, de superficie regular, textura sedosa y casi siempre de un color verde intenso brillante (Imagen 8). Solo las hemos observado en la sierra de Montecoche y en la sierra de la Palma.

2.6 Descripción microscópica

Los gametofitos de *Vandenboschia*, en una visión microscópica in situ con microscopio de campo, aparecen como una maraña entremezclada de filamentos cilíndricos (Lámina 4), alargados, ramificados y con los últimos segmentos de paredes paralelas y de extremo obtuso y romo. Dichos filamentos crecen paralelos al sustrato, sin ramificaciones erectas. Tienen un color verde oscuro brillante y son traslúcidos. Aparecen segmentados en células cilíndricas separadas entre sí por paredes perpendiculares a la dirección de los propios filamentos, con unas dimensiones de 40-55 μm ancho y 150-300 μm de largo (Rumsey *et al.*, 1998). En una visión microscópica en el laboratorio, con mayores aumentos, podremos observar que las células de los filamentos del gametofito contienen numerosos cloroplastos pequeños, esféricos u ovoides (Makgomol *et al.* 2001). También observaremos la presencia escalonada de rizoides marrones unicelulares; la existencia de propágulos multicelulares, bien

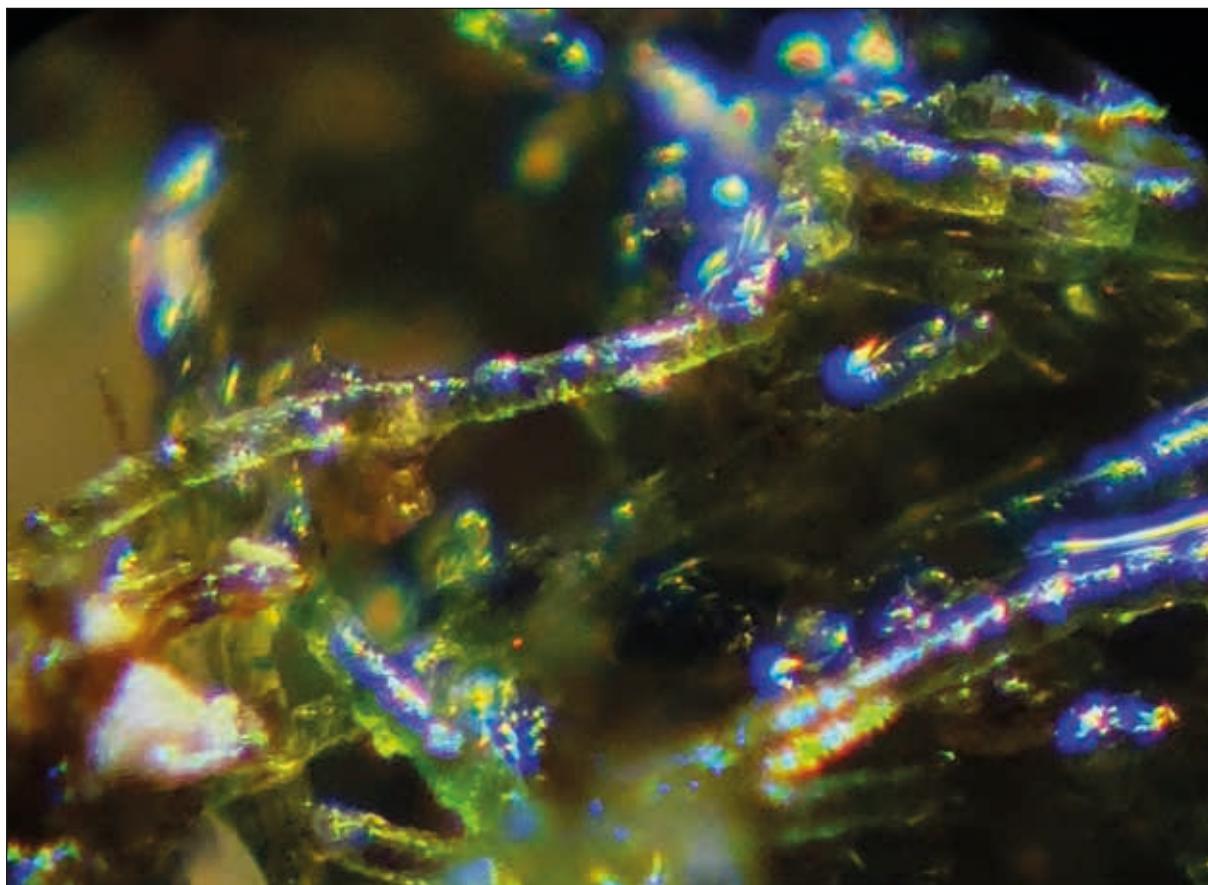


Lámina 4. Filamentos gametofíticos vistos al microscopio. Imagen de Domingo Mariscal

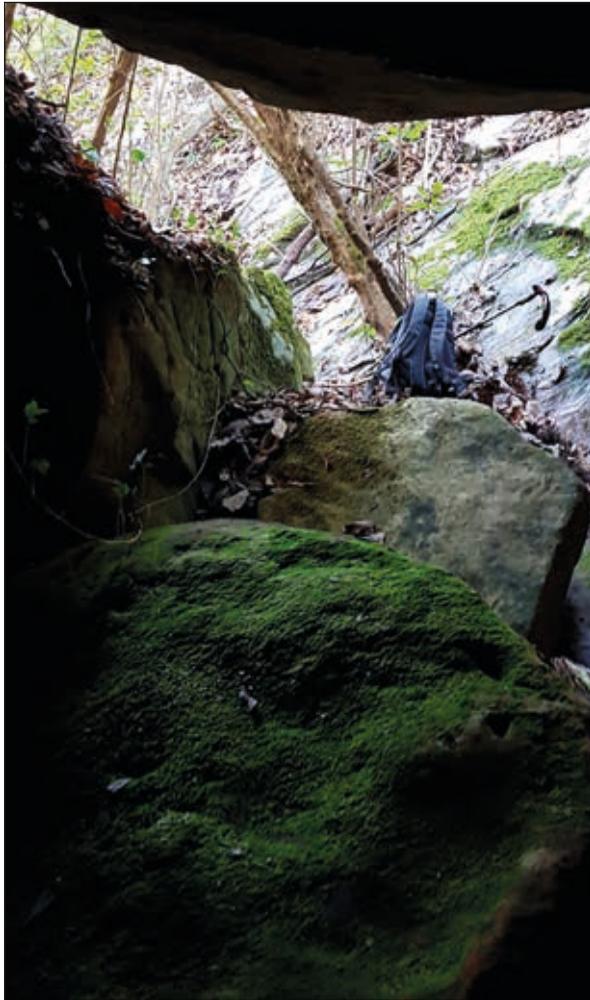


Lámina 5. Amplia estera de gametofitos sobre una roca, en el interior de una cueva situada en un lugar oscuro y protegido del cauce fluvial. Imagen de Domingo Mariscal

caracterizados por una patente cicatriz lateral marrón, que sostienen sobre los filamentos las células gemíferas y las gemas —yemas—; y bases unicelulares de forma tronco cónica sobre las que están fijados transversalmente los propágulos antes de desprenderse (Prelli, 2002). Gracias a estos orgánulos microscópicos presentes en los filamentos —propágulos, células gemíferas y gemas—, los gametofitos pueden reproducirse vegetativamente, clonarse e incluso expandirse para colonizar nuevas zonas. Todo esto los convierten en organismos con una vida útil potencialmente indefinida, (Rumsey *et al.*, 2005). No obstante, algún especialista sugiere que, aunque sea posible, la colonización de nuevos microhábitats por parte de la fase gametofítica es poco frecuente (Rumsey *et al.*, 1998).

La función del gametofito es la generación de esporofitos mediante reproducción sexual. Para ello cuenta con la presencia de los orgánulos sexuales o gametangios: los arquegonios —que producen los gametos femeninos— y los anteridios —que producen los masculinos—.

2.7 Ecología

La fase gametofítica de *Vandemboschia speciosa* es más resistente que la esporofítica a las alteraciones de su hábitat, es menos frágil y puede soportar condiciones más secas, más frescas y más oscuras. Esas capacidades le permiten colonizar lugares sin agua permanente, aguantando la sequía estival, resistir temperaturas más bajas y más altas que el esporofito, hasta el punto de sobrevivir en algunas zonas de Polonia (Krukowski *et al.*, 2004), y de colonizar microhábitats muy oscuros, pudiendo realizar la fotosíntesis en unas condiciones de luz muy baja, según algunos estudios hasta el 1% de la luz visible (Makgomol *et al.*, 2001). Esto le permite competir con ventaja frente a otros organismos vegetales en el fondo de oquedades y cuevas en las que, para poder observarlos, es absolutamente necesario utilizar linternas. De este modo, su éxito se atribuye a una baja tasa metabólica y a la incapacidad de otras especies para hacer frente a una intensidad de luz tan débil, pues tiene la capacidad, realizando la fotosíntesis a tan baja irradiación, de mantener un equilibrio positivo de carbono en un ambiente que sería demasiado oscuro para la fotosíntesis de otros helechos terrestres (Rumsey *et al.*, 1996), lo cual le permite la explotación de un entorno estable, libre de competencia y moderado climáticamente. Esta circunstancia debe ser considerada la responsable de la supervivencia de la especie en gran parte de las islas británicas y de Europa continental (Rumsey *et al.*, 1998).

En esas condiciones, prefiere vivir, principalmente, en la superficie de las rocas, a menudo en techos y fondos de cuevas (Lámina 5), a los lados de los arroyos, en fisuras, grietas, paredes rocosas sombrías, bosques muy frondosos, orillas pedregosas de los cauces fluviales, en zonas relativamente húmedas, pero, preferentemente, no mojadas (Rumsey *et al.*, 1998; Makgomol *et al.*, 2001).

En nuestra zona hasta ahora solo ha sido

observado en el área montañosa y en el seno del bosque, con la excepción de una única localidad, ubicada en paisaje rocoso de cumbre. Aunque hay excepciones, suele aparecer en galerías fluviales de orientación Norte, Este, Noreste o Noroeste. Casi siempre forma pequeñas colonias de entre 5-20 cm², si bien las superficies superiores al metro cuadrado no son excepcionales, sobre todo en las áreas en las que comparte hábitat con la fase esporofítica. Se localiza en lugares umbríos, colonizando las areniscas del Aljibe, ocupando los cauces de los arroyos y las albinas, en los lugares más protegidos del cauce. En las localidades con menos agua —por ejemplo cursos fluviales que se pueden secar en verano— solo coloniza los rincones más profundos y oscuros, siempre sobre sustrato rocoso. En los hábitats más óptimos, donde abundan las estructuras gametofíticas maduras, también puede ocupar, aunque raramente y de un modo marginal, pequeñas áreas de suelo terroso o adherirse a raíces y otros restos vegetales anexos a las densas colonias cercanas. En las superficies rocosas colonizan paredes más o menos sombrías, en función de la humedad existente, ocupando los bordes de las cascadas y las oquedades menos

expuestas. Es un gran amante de las pequeñas grietas y fisuras rocosas y puede llegar a rellenarlas, en parte o por completo, al amparo de la humedad que se acumula en las zonas de fractura o debido a la presencia en las mismas de materiales más disgregados, en los que le es posible hidratarse por capilaridad. En ocasiones rellena también concavidades circulares fruto de la erosión alveolar, o rocas más iluminadas del interior del cauce, fuera de la cobertura de covachas y cavidades, ocupando todas sus caras, protegidos únicamente por la sombra de la galería o del bosque circundante; aunque esto solo ocurre cuando hay agua abundante y permanente, en localidades maduras con adultos fértiles y muchos microhábitats disponibles, incluso en lugares alejados varios metros del curso fluvial. Aunque coloniza algunas áreas de los taludes rezumantes, en los que busca las grietas y recovecos menos mojados, hemos observado excepcionalmente colonias mojadas en algunas localidades. Puede encontrarse en algunas pequeñas rocas de las albinas sombrías, e incluso en tobas ferruginosas, un hábitat muy raro en la comarca, y que desconocemos si se repite en algún otro sitio del resto de su área de distribución.



Lámina 6. Área de regeneración triangular. Imagen de Domingo Mariscal

3. ÁREAS DE REGENERACIÓN Y DINAMISMO REPRODUCTIVO. EL ESPOROFITO Y SUS ESTADIOS DE CRECIMIENTO

Podemos plantear la distribución de *Vandenboschia speciosa* en nuestra zona en función de la capacidad de la especie para desarrollar esporofitos maduros y fértiles. En la bibliografía consultada se especifica la dificultad de encontrar individuos fértiles en una parte importante del área de distribución de la planta (Ratcliffe *et al.*, 1993), siendo más frecuentes los grados normales de fertilidad cuanto más al Sur y más al Oeste de su territorio, produciéndose una reducción de la misma conforme avanzamos hacia el Norte. Estos problemas de fertilidad en las zonas septentrionales pueden tener una causa climática, como la exposición al frío (Rumsey *et al.*, 2005). Hay lugares en el área gaditana, fundamentalmente más del 80% de las subpoblaciones de las sierras de Ojén y Saladavieja y algunas localidades puntuales del río de la Miel, la sierra del Niño y la sierra del Aljibe, en los que el helecho vive completando plenamente su ciclo de vida y comportándose de

un modo pteridofítico característico (“como un helecho normal”), a diferencia de las poblaciones situadas más al norte de su área de distribución (islas británicas y el resto de Europa continental). En estas localidades “privilegiadas” coexisten abundantes grupos densos de esporofitos fértiles maduros, estrechamente asociados con áreas localizadas de gametofitos y numerosos esporofitos juveniles (Rumsey *et al.*, 2005). A este tipo de áreas en las que conviven las superficies, más o menos extensas, de la fase gametofítica, con diversos esporofitos —pequeñas plántulas, individuos juveniles y adultos maduros fértiles—, las hemos denominado áreas de regeneración. En función de las condiciones de idoneidad de los microhábitats que coloniza la planta, estas áreas de regeneración llegarán a culminar su proceso reproductivo, en los lugares más óptimos, con el reclutamiento de ejemplares adultos maduros y fértiles, o se quedarán en diferentes etapas intermedias, bien generando solo individuos juveniles que no llegan a convertirse nunca en adultos o bien produciendo solamente un número indeterminado de plántulas que pueden no conseguir pasar nunca de ese estadio



Lámina 7. Área de regeneración triangular. Imagen de Domingo Mariscal

inicial. Son tres estadios de desarrollo con esporofitos. El cuarto estadio es el de la fase gametofítica independiente, con un buen número de localidades en las que las condiciones son adecuadas para el desarrollo de los gametofitos, pero en las que la escasez de agua, provocada principalmente por la falta de caudal de los arroyos durante la larga sequía estival, impide totalmente el desarrollo de la fase esporofítica.

Estas áreas de regeneración suelen ocupar las zonas más adecuadas dentro de las galerías fluviales, con una elevada sombra y humedad abundante y permanente, si bien, en algunos casos, sometida a la irregularidad del índice de precipitaciones propio del clima mediterráneo. A veces los gametofitos aparecen formando colonias dispersas entre la flora briofítica que coloniza los tajos, y las plántulas y juveniles surgen aquí y allá de un modo desordenado que parece no obedecer a ningún patrón establecido. Sin embargo, en ocasiones, las áreas de regeneración presentan una zonación característica, que se suele repetir en un número importante de las localidades en las que aparecen. En algunas poblaciones, con elevada humedad relativa, principalmente en albinas altas en las que inciden frecuentemente las nieblas, las áreas están formadas por una estera madura de gametofitos en cuyo centro se desarrollan grupos abundantes de plántulas e individuos juveniles, adquiriendo el conjunto una forma más o menos triangular (Lámina 6), redondeada o elipsoidal. En otros casos, la estera gametofítica aparece en la parte superior, mientras que las plántulas y juveniles forman un cinturón alargado en la zona inferior, en una línea cercana al agua de los cauces (Lámina 7). En ambos casos la viabilidad de las plántulas y juveniles dependerá de la capacidad del rizoma para acceder al agua y de ese modo conseguir desarrollarse posteriormente, colonizando el espacio cercano, alternándose las frondes a ambos lados del estípite, e iniciándose la formación de un grupo denso que puede llegar a colonizar una amplia superficie de roca.

Como hemos comentado, la mayor parte de las poblaciones con esporofitos maduros se encuentran en los arroyos de menor caudal, ocupando el mayor número de individuos los cursos altos y las albinas de cabecera. Desde esa zona hacia el inferior de los cursos fluviales, el

número, el tamaño y la madurez de los esporofitos va descendiendo, haciéndose cada vez más raros los adultos fértiles, ocupando las zonas inferiores del cauce las áreas de regeneración en las que solo se desarrollan plántulas y juveniles, en algunos casos, en gran número. En partes más bajas del arroyo, los esporofitos empiezan a escasear hasta desaparecer. Es la zona en la que predominan los microhábitats en los que solo crecen pequeñas colonias de gametofitos independientes.

Si bien este esquema suele repetirse en un número importante de localidades, no es raro que haya excepciones en algunas zonas del cauce, sobre todo en las cotas inferiores donde abundan solo los gametofitos; en esa zona baja a veces puede haber microhábitats privilegiados, adecuados para el desarrollo óptimo de los esporofitos, bien albinas laterales de agua permanente, o zonas rocosas con taludes rezumantes, cuevas y oquedades sombrías y húmedas, en los que, junto a grupos más o menos densos de adultos fértiles, coexisten extensas áreas de regeneración, con gametofitos y esporofitos de diferentes edades y tamaños.

En algunas localidades ubicadas a mayor altura, con las albinas de cabecera situadas dentro del cinturón de nieblas —por encima de los 600 m— este patrón de distribución se invierte en las cotas superiores. Es decir, empieza la colonización del cauce con pequeñas estructuras de gametofitos independientes ocupando la parte inferior del arroyo, luego comienzan a observarse más arriba áreas de regeneración con plántulas y juveniles; si seguimos subiendo pueden aparecer, o no, algunos adultos, en mayor o menor número en función de la idoneidad de la localidad, y al llegar a las orlas de las albinas altas, cuando la humedad edáfica se acaba, vuelven a observarse pequeñas colonias de gametofitos situadas fuera del cauce, en oquedades oscuras de las rocas, al amparo de la sombra cerrada de los ojaranzales y acebedas, viviendo únicamente de la humedad de las nieblas, bien por la condensación de la precipitación horizontal en las mismas esteras gametofíticas, bien surtiéndose de la humedad de la misma roca, que puede llegar a los rizoides por capilaridad.

Aunque nuestro proyecto es joven, ya llevamos cuatro años anotando observaciones

directas sobre la dinámica reproductiva de *Vandenboschia speciosa*, a lo que se suma una importante información acumulada en FAME, fruto del trabajo realizado por anteriores investigadores que han ido alternándose en los equipos de los proyectos que precedieron al Plan de Recuperación y Conservación de Helechos de Andalucía. Gracias a ello hemos podido observar que varias colonias de gametofitos independientes, en el último bienio, después de no haberse documentado ningún indicio de regeneración desde que se comenzó a llevar un seguimiento de la generación gametofítica en la comarca —año 2008—, han comenzado a producir esporofitos, plántulas e incluso juveniles, tras las fuertes precipitaciones de la primavera del año 2017, a la que siguió un verano más corto que los anteriores. Aunque con posterioridad hemos vuelto a tener dos años secos —2018 y 2019—, los días con nieblas en las cumbres durante el verano han sido iguales o superiores a lo habitual en esas fechas. Los individuos nacidos en esas colonias se han mantenido vivos y sanos, si bien su crecimiento ha sido lento. Incluso en una de ellas las frondes ya han adquirido la forma triangular característica de los esporofitos adultos, aunque todavía son de pequeño tamaño —juveniles de segunda generación, con longitudes no superiores a 8-10 cm— y no han mostrado indicios de fertilidad. Esta circunstancia nos permite sugerir que existe en ciertas poblaciones del helecho de cristal un dinamismo regenerativo determinado por la irregular incidencia de los ciclos climáticos mediterráneos, en los que se alternan períodos de años secos, de largos veranos, con rachas de años más lluviosos, caracterizados por otoños y primaveras húmedas y veranos más cortos, destacando la importancia de las nieblas para atenuar los efectos negativos de la sequía estival.

Hemos podido documentar, al menos en una de las localidades, situada en la zona media del río de la Miel, un interesante proceso de ida y vuelta: hay constancia allí de la desaparición de un esporofito en el pasado, 30 años antes de su nueva aparición en el mismo lugar. Según las anotaciones de campo de uno de los autores de este artículo, en la localidad existió un individuo adulto que desapareció en el año 1988. En aquellos años aún no conocíamos la existencia del gametofito

independiente, pero no es difícil suponer que, aunque el esporofito desapareciera, las esteras gametofíticas permanecieran en las cercanías para poder generar un nuevo esporofito en el año 2018, gracias a que las condiciones climáticas de nuevo volvieron a permitirlo. Este hecho contrastado y documentado nos permite apoyar la idea del dinamismo cíclico al que parecen estar sometidas algunas poblaciones de *Vandenboschia speciosa* en nuestra región. ■

AGRADECIMIENTOS

A Miguel A. R. Palomo, Javier Gil, Francisco Torres y Alberto Sarmiento, miembros del Grupo de Voluntarios del Plan de Recuperación y Conservación de Helechos de Andalucía —Colectivo Cuentahelechos—, por sus contribuciones en el trabajo de campo.

4. BIBLIOGRAFÍA

- Guerra J.; Jiménez-Martínez, J. F. y Jiménez, J. A. (2010). “*Neckera baetica* sp. nov. (Neckeraceae, Bryophyta) from southern Spain, based on morphological and molecular data”. *Nova Hedwigia* (9), pp. 255-263.
- Guerra J.; Cano, M. J.; Pérez Latorre, A. V.; Ross, R. M. y Cabezudo B. (2003). “Flora brio-pteridofítica de los bosques lauroides de *Rhododendron ponticum* L. del Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz-Málaga, España)”. *Acta Botanica Malacitana* (28), pp. 19-36.
- Krippel, Y. (2001). “Aire de répartition et statut de *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae) au Luxembourg”. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.* (102).
- Krukowski, M. y Swierkosz, K. (2004). “Descubrimiento del gametofito de *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae: pteridophyta) en Polonia y su importancia biogeográfica”. *Fern Gaz.* (17-2), pp. 79-84.
- Makgomol, K. y Sheffield, E. (2001). “Gametophyte morphology and ultrastructure of the extremely deep shade fern *Trichomanes speciosum*”. *New Phytol* (151), pp. 243-255.
- Ni Dhúill, E.; Smyth, N.; Waldren, S. y Lynn, D. (2015). “Monitoring methods for the Killarney Fern (*Trichomanes speciosum* Willd.) in Ireland”. *Irish Wildlife Manuals* (82). Irlanda: National Parks and Wildlife Service, Department of Arts, Heritage and the Gaeltacht.

- Prelli, R. (2002). *Les fougères et plantes alliées de France et d'Europe Occidentale*. Paris: Ed. Belin.
- Ratcliffe, D. A.; Birks, H. J. y Birks, S. A. (1993). "La ecología y conservación del helecho de Killarney, *Trichomanes speciosum* Willd, en Gran Bretaña e Irlanda". *Biol* (66), pp. 231-247.
- Rumsey, F. J.; Headley, A. D. y Sheffield, E. (1996). "Gametophytic adaptations to low light - how unique are *Trichomanes* species?". *American journal of botany* (83-6) Suppl. 122.
- Rumsey, F. J.; Jermy, A. C. y Sheffield, E. (1998a). "The independent gametophytic stage of *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae), the Killarney Fern, and its distribution in the British Isles". *Watsonia* (22), pp. 1-19.
- Rumsey, F.J.; Vogel, J. C.; Russell, S. J.; Barrett, J. A. y Gibby, M. (1998b). "Climate, colonisation and celibacy: population structure in Central European *Trichomanes speciosum* (Pteridophyta)". *Botanica Acta* (111), pp. 481-489.
- Rumsey F.J.; Barrett, J. A.; Gibby, M.; Russell, S. J. y Vogel, J. C. (2005). "Reproductive strategies and population structure in the endangered pteridophyte *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta)". *Fern Gaz.* (17-4), pp. 205-215.

Ramón Alvarado Saucedo

Coordinador técnico del Plan de recuperación y conservación de helechos de Andalucía. Agencia de Medio Ambiente y Agua

Domingo J. Mariscal Rivera

Miembro del grupo de trabajo científico-técnico de asesoramiento del Plan de recuperación y conservación de helechos de Andalucía. Miembro de la Sección X del Instituto de Estudios Campogibaltareños. Miembro del grupo de voluntarios del Plan de recuperación y conservación de helechos de Andalucía (Colectivo Cuentahelechos)

Francisco J. Jiménez Aguilar

Miembro del grupo de voluntarios del Plan de recuperación y conservación de helechos de Andalucía (Colectivo Cuentahelechos)

Cómo citar este artículo:

Ramón Alvarado Saucedo, Domingo J. Mariscal Rivera y Francisco J. Jiménez Aguilar (2021). "Las fases gametofítica y esporofítica del helecho de cristal (*Vandenboschia speciosa*, Willd. Hymenophyllaceae) en el sector aljibico y su dinamismo reproductivo". *Almoraima. Revista de Estudios Campogibaltareños* (54), abril 2021. Algeciras: Instituto de Estudios Campogibaltareños, pp. 185-196