

Contribución al conocimiento de las esporas de licófitos y pteridófitos en la atmósfera de la península Ibérica

David Rodríguez de la Cruz¹, Sonia Molino², Carmen Prada³, Silvia Sabariego Ruiz⁴, José Ángel Sánchez Agudo⁵, Andrea Seral⁶, Rubén Vázquez Ferreira⁷

Resumen. Las plantas vasculares que no forman semillas son conocidas con el nombre vulgar de helechos, presentando unas 120 especies en la península ibérica, más abundantes en ambientes forestales húmedos y saxícolas. En entornos urbanos y semiurbanos no suelen ser muy numerosos, un hecho que parece estar unido a la escasa presencia de sus esporas en la atmósfera de estas zonas, en comparación con otras partículas biológicas como las esporas fúngicas o los granos de polen. El objetivo de este trabajo es proporcionar una clave de determinación de los tipos de esporas de licófitos y helechos más comunes en los entornos urbanos o sus proximidades, discriminando para ello 12 géneros. Se pretende así facilitar su identificación en muestras aerobiológicas y permitir, con ello, un mayor conocimiento de estos tipos esporales y sus dinámicas atmosféricas urbanas.

Palabras clave: Helechos, licófitos, esporas, atmósfera, España, Portugal, Aerobiología.

[en] Contribution to the knowledge of lycophytes and pteridophytes in the atmosphere of the Iberian Peninsula

Abstract. Vascular plants that do not form seeds are known by the common name of ferns, with about 120 species in the Iberian Peninsula, which are more abundant in humid forests and saxicolous environments. In urban and semi-urban environments they are usually not very common, a fact that seems to be linked to the low presence of their spores in the atmosphere in these areas, compared to other biological particles such as fungal spores or pollen grains. The aim of this work is to provide a key to determine the spore types of the most common lycophytes and ferns in or near urban environments, discriminating 12 genera. In addition, it is intended to facilitate their identification in aerobiological samples and thus allow a better understanding of these spore types and their urban atmospheric dynamics.

Keywords: Ferns, lycophytes, spores, atmosphere, Spain, Portugal, Aerobiology

¹ Departamento de Botánica y Fisiología Vegetal, Área de Botánica, Universidad de Salamanca. Avda. Licenciado Méndez Nieto, s/n. 37007-Salamanca, España.

E-mail: droc@usal.es.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3885-5111>

² Unidad de Botánica, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense. Avda. José Antonio Nováis 12, 28040-Madrid, España.

E-mail: sonimoli@ucm.es.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2396-4649>

³ Unidad de Botánica, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense. Avda. José Antonio Nováis 12, 28040-Madrid, España.

E-mail: cpm@bio.ucm.es.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5087-3545>

⁴ Unidad de Botánica, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense. Avda. José Antonio Nováis 12, 28040-Madrid, España.

E-mail: ssabarie@farm.ucm.es.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3880-025X>

⁵ Departamento de Botánica y Fisiología Vegetal, Área de Botánica, Universidad de Salamanca. Avda. Licenciado Méndez Nieto, s/n. 37007-Salamanca, España.

E-mail: jasagudo@usal.es.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7901-4899>

⁶ Unidad de Botánica, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense. Avda. José Antonio Nováis 12, 28040-Madrid, España.

E-mail: andrease@ucm.es.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0234-6107>

⁷ Unidad de Botánica, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense. Avda. José Antonio Nováis 12, 28040-Madrid, España.

E-mail: rubvaz01@ucm.es.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2788-2560>

Introducción

Los helechos son plantas vasculares sin semilla. Presentan una gran riqueza y, junto con los licófitos, suponen el grupo de plantas vasculares terrestres más antiguo. Presentan alrededor de 13.000 especies, constituyendo el segundo grupo de plantas más diverso tras las angiospermas (Smith 1972; Baker & Wolf 2010; PPG I 2016).

Los helechos son cosmopolitas y podemos encontrarlos en todo tipo de hábitats y en todos los continentes salvo en la Antártida, teniendo su máximo de diversidad en zonas tropicales, donde encuentran las condiciones de humedad y temperatura que más favorecen su crecimiento (Salvo Tierra 1990; Prada 2004; Wolf et al. 2015).

Son plantas que se dispersan fácilmente, ya que sus esporas pueden ser transportadas a grandes distancias, al menos en algunos casos, alcanzando así zonas muy alejadas (Smith 1972, 1993; Barrington 1993; Muñoz et al. 2004). En la península ibérica contamos con alrededor de 120 especies de licófitos y helechos, siendo uno de los territorios con más diversidad pteridofítica de Europa (Castroviejo 1986; Salvo Tierra 1990; Gabriel y Galán et al. 2018). Los pteridófitos se reparten de forma heterogénea por la Península y Baleares, aunque abundan en zonas forestales lluviosas, así como en ambientes saxícolas (Moreno et al. 2015).

La aerobiología es una disciplina desarrollada recientemente en el transcurso de la segunda mitad del siglo XX, y puede definirse como la ciencia que se ocupa del estudio de las partículas de origen animal o vegetal que son transportadas por el viento, así como de conocer las interrelaciones que existen entre estas partículas y los procesos de producción, liberación, transporte y deposición (Spiexma 1992), puesto que estos procesos van a condicionar la incorporación de las diferentes partículas biológicas a la atmósfera, su permanencia y sus variaciones espacio-temporales. Las diferentes técnicas empleadas para conocer el contenido de estas partículas en un lugar y un tiempo determinados se fundamentan en su captura a través de diversos mecanismos y equipamientos (Mandrioli et al. 1998). El más empleado en Europa y adoptado por las diferentes redes nacionales de control aerobiológico es el método volumétrico, basado en la filtración de volúmenes conocidos de aire, con el empleo de captadores de succión (Hirst 1952). Estos captadores poseen una veleta para orientarse según los vientos dominantes y un orificio de entrada de aire por el que se aspira un volumen de 10 l/m gracias a una bomba de vacío, pretendiendo simular el volumen que respira una persona en condiciones normales, y permitiendo a las partículas de aire impactar sobre una cinta recubierta con un adhesivo. Otro tipo de aparatajes basados en métodos gravimétricos, de filtración o de impacto (Cour 1974; Durham 1946; Perkins 1957) son menos empleados en las últimas décadas.

Los elementos aerobiológicos más estudiados a nivel mundial han sido los granos de polen y las esporas fúngicas, dada la importancia que tienen algunos de estos tipos de polen y esporas como agentes desencadenantes de respuestas alérgicas en personas sensibilizadas en entornos urbanos o semiurbanos (Buters et al. 2018; D'Amato et al. 2007; Lo et al. 2019, Simon-Nobbe et al. 2008). En la península ibérica también estas partículas biológicas son las más analizadas (Camacho et al. 2020; Fuentes Antón et al. 2019). En el caso de las esporas de licófitos y helechos existen, por el contrario, un bajo número de referencias relativas a concentraciones atmosféricas esporales, centradas principalmente en zonas tropicales o subtropicales (Huang et al. 2008; Ramírez Cotes & Mosquera Mosquera 2019), donde existe una mayor abundancia cuantitativa y cualitativa de taxones de estos grupos vegetales, e incluso adquieren mayor importancia en la delimitación de unidades de vegetación (Kreft et al. 2010). En Europa se repite este escaso interés científico por el comportamiento aerovagante de este tipo de esporas, con referencias puntuales a algunos géneros (Leitão et al. 1996; Nilsson & Praglowski 1974), posiblemente debido a las concentraciones poco relevantes que alcanzan en el aire (Rodríguez de la Cruz et al. 2009). Pese a que estudios experimentales muestran producciones elevadas de esporas, que varían en taxones bien representados en la península Ibérica desde el millón de esporas por fronde de *Struthiopteris spicant* (L.) F.W. Weiss (sub. *Blechnum spicant* L.) (Esteves & Dyer 2003) hasta los trescientos millones de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. (Conway 1957), su capacidad de dispersión a través del viento es un tema controvertido, con autores que sostienen una alta capacidad potencial de dispersión (Schneller & Liebst 2007) y otros que afirman que su dispersión no va más allá de pocos metros (Rose & Dassler 2017). Debe reseñarse que existen estudios que demuestran la alergenidad de diversas esporas de licófitos y helechos, principalmente en el sureste asiático (Chew et al. 2000; Devi et al. 1989), incluso con géneros procedentes de esas áreas u otras de similar carácter bioclimático empleadas como ornamentales (Kofler et al. 2000).

El objeto del presente trabajo es presentar una sencilla clave de determinación de los principales tipos de esporas de licófitos y helechos a nivel de género presentes en la península Ibérica para facilitar su determinación al microscopio óptico en muestras obtenidas a través de captadores volumétricos y siguiendo la metodología propuesta por la Red Española de Aerobiología (REA) (Galán et al. 2007).

Material y métodos

La elección de los tipos esporales más relevantes en la península Ibérica se ha realizado teniendo en cuenta su distribución y abundancia (Castroviejo et al. 1986; Salvo Tierra 1990) en las diferentes áreas

de España y Portugal, así como los ambientes que ocupan, descartando aquellos géneros que prosperan en hábitats muy específicos como gleras de media o alta montaña o incluso en emplazamientos con unas condiciones climáticas escasamente representadas en ambos países. De igual forma se ha revisado la literatura aerobiológica acerca de esporas de plantas vasculares sin semilla en la península ibérica (Leitão et al. 1996; Rodríguez de la Cruz et al. 2009, 2020) y en el resto de Europa (Caulton et al. 2000; Kasprzyk 2004; Haratym et al. 2014; Newson et al. 2000; Nilsson & Pragłowski 1974), dado que el norte del área peninsular comparte bioclima con gran parte del continente europeo (Rivas-Martínez & Rivas-Sáenz, 2020). Para la clasificación y nomenclatura de los diferentes taxones se ha seguido a Gabriel y Galán et al. (2018), mientras que para la terminología relativa a la morfología de esporas se ha tenido en cuenta las recomendaciones de glosarios internacionales (Lellinger & Taylor 1997; Punt et al. 2007) y adaptados al español (Sáenz Laín 2004). Los caracteres morfológicos de las esporas se han contrastado con trabajos especializados (Tyron & Lugardon 1991, Zenktele 2012). Se incluyen también ilustraciones de elaboración propia para los tipos de esporas tratados y facilitar así su identificación a través de un uso conjunto con la clave propuesta.

Breves notas acerca de la morfología de esporas de licopodios y helechos

Las características más importantes para poder evaluar las diferencias entre los distintos tipos de esporas pasan por conocer aspectos básicos sobre el origen de dichas esporas. De forma general, en las diferentes especies existen unas estructuras denominadas esporangios en cuyo interior hay unas células llamadas esporocitos que producirán cuatro células haploides en forma de tétrada tras la meiosis. Estas células diferenciadas se obtienen de un ciclo con alternancia de generaciones independientes, el esporófito (cormófito) y el gametófito (talófito), esto es una característica única de los helechos y los licófitos dentro de las plantas vasculares (Prada 2004). La parte de cada una de las cuatro esporas que está orientada hacia el centro de la tétrada se llama cara proximal y la que está en el lado opuesto, es decir, hacia el exterior de la tétrada, es la cara distal. El centro de cada una de estas caras puede considerarse como uno de los polos, y por este motivo, cuando la espora se observa al microscopio desde una de estas caras recibe el nombre de vista polar. La vista opuesta, en la que podrían diferenciarse las dos caras o polos, se considera como vista ecuatorial. Esta tétrada acaba separándose, dejando esporas individuales que, en el momento de la

germinación, pueden abrirse mediante aberturas o lesuras en la cara proximal. A su vez, las esporas pueden tener simetría radial o bilateral. Las esporas con simetría radial tienen una lesura trirradiada formada por tres brazos que convergen en un punto, el polo proximal, recibiendo el nombre de esporas trilesas (Fig. 1.a.). Este tipo de esporas, al observarse en vista polar, pueden tener un contorno circular o más o menos triangular, como resultado de su forma general esférica o tetraédrica, respectivamente. Las esporas con simetría bilateral tienen una lesura lineal, siendo conocidas como esporas monolesas (Fig. 1.b.), que en vista polar puede tener una forma elíptica, cuando es alargada y con los extremos de igual anchura, ovoide, cuando uno de los dos extremos es más estrecho que el otro, esférica, o reniforme (en forma de judía cuando se observa en vista ecuatorial). Hay otro tipo de espora en el género *Equisetum* L. que no tiene lesura, por lo que su espora se denomina alesa o alete, pero sí estructuras especiales, los eláteres o amplessorios (en este último caso, término italiano propuesto por Ferrarini et al. 1986), con propiedades higroscópicas (Lellinger & Taylor 1997; Salvo Tierra 1990; Contreras-Duarte et al. 2006).

En el grupo de plantas vasculares carentes de semilla tratadas en el presente trabajo, el tamaño de las esporas se encuentra generalmente entre 30 y 60 micrómetros (μm), si bien existen esporas de gran tamaño, cercanas a 100 μm , como en *Botrychium* Sw. (Castroviejo et al. 1986). En todo caso, las esporas de licófitos y helechos suelen ser de mayor tamaño que los granos de polen (Trigo et al. 2008), y en el caso de las muestras aerobiológicas, a las que se añade generalmente glicerogelatina con fucsina básica, no adquieren ningún tipo de tinción como sí les ocurre a las partículas polínicas. Las diferencias de tamaño con respecto a las esporas fúngicas, que tampoco se tiñen, son mucho más evidentes, pues estas últimas rara vez superan los 20 μm (Saézn Laínz & Gutiérrez Bustillo 2003), y permiten diferenciarlas de esporas de origen pteridofítico.

La pared de una espora se denomina esporodermis y consta de una serie de capas (Fig. 1.c.). El exosporio es la capa principal de la pared de una espora, pues en ella se delimitan las aberturas (si existen), quedando por debajo otra capa, el endosporio, que delimita al contenido citoplasmático. También puede diferenciarse una capa más externa, el perisporio. El perisporio y el exosporio son responsables del relieve superficial de las esporas, variable entre los diferentes taxones. Así, independientemente de la capa a la que se deben las diferentes ornamentaciones que conforman los distintos tipos de superficie (Lellinger & Taylor 1997), se pueden encontrar esporas con superficies levigadas, rugosas, reticuladas, tuberculadas o granulosas, equinadas, entre otras (Fig. 1.d, e, f, g, h, i).

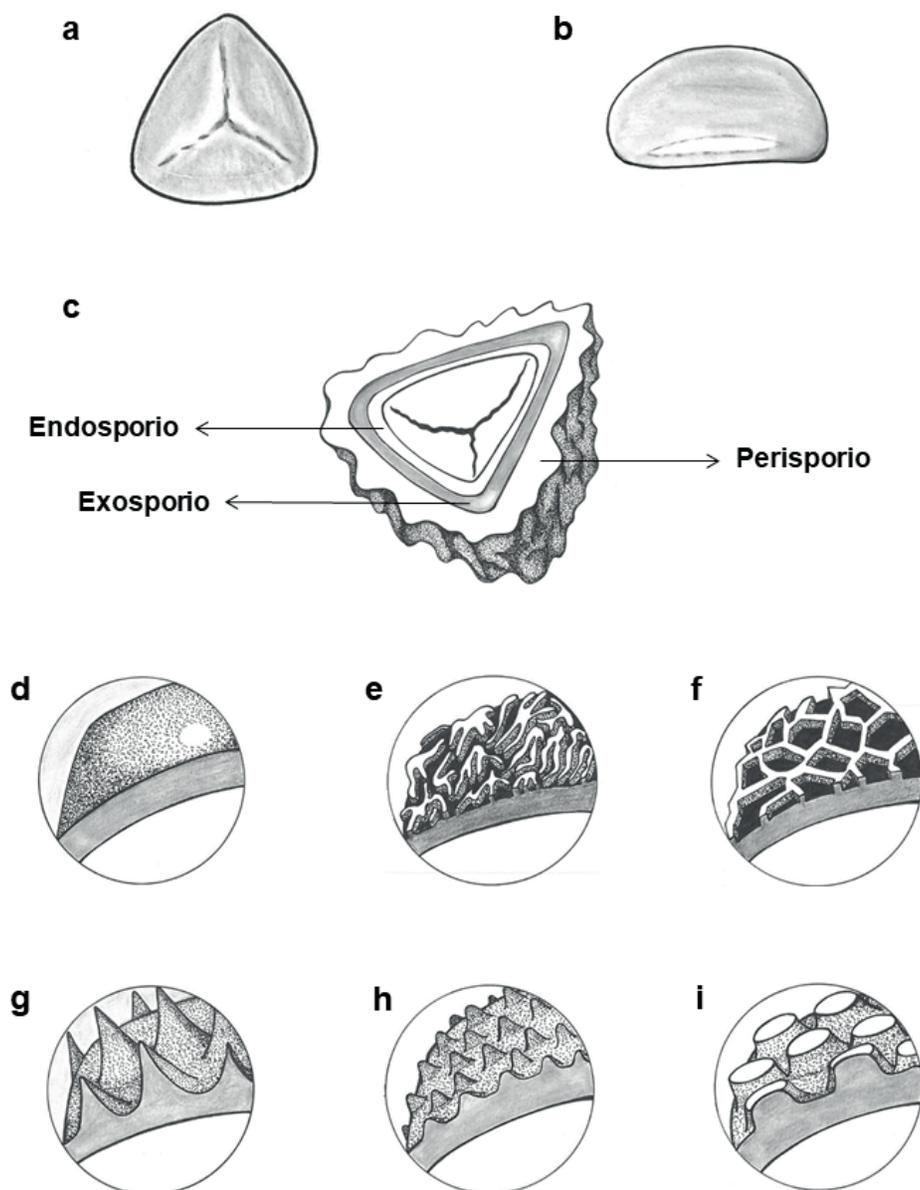


Figura 1. Caracteres micromorfológicos de las esporas. Aberturas: trilesa (a), monolesa (b). Estructura de la esporodermis (c). Ornamentación de la superficie: lisa o psilada (d), rugosa (e), reticulada (f), equinada (g), granulosa o tuberculada (h), verrugosa (i).

Resultados

En la Tabla 1 se recogen los géneros tratados en la presente clave, entendiéndolos a todos ellos como tipos de esporas, y teniendo en cuenta los criterios descritos en el apartado de material y métodos. Del mismo

modo, y con los géneros destacados, se aporta una clave de identificación para esporas que, potencialmente, puedan aparecer dentro del conjunto de partículas de origen biológico en la atmósfera de entornos urbanos.

Tabla 1. Géneros tratados en el presente artículo ordenados taxonómicamente según Gabriel y Galán et al. (2018).

Clase	Subclase	Orden	Suborden	Familia	Subfamilia	Género		
Lycopodiopsida		Lycopodiales		Lycopodiaceae	Lycopodielloideae	<i>Lycopodium</i> L.		
	Equisetidae	Equisetales		Equisetaceae		<i>Equisetum</i> L.		
Polypodiopsida	Ophioglossidae	Ophioglossales		Ophioglossaceae	Botrychioideae	<i>Botrychium</i> Sw.		
		Osmundales		Osmundaceae		<i>Osmunda</i> L.		
	Polypodiidae	Polypodiales	Pteridineae	Pteridaceae	Pteridaceae	Vittarioideae	<i>Adiantum</i> L.	
			Dennstaedtiineae	Dennstaedtiaceae	Dennstaedtiaceae		<i>Pteridium</i> Gled ex Scop.	
		Aspleniineae	Aspleniaceae	Aspleniaceae	Aspleniaceae		<i>Asplenium</i> L.	
			Blechnaceae	Blechnaceae	Blechnaceae	Blechnoideae	<i>Struthiopteris</i> (Scop.) Weiss	
			Athyriaceae	Athyriaceae	Athyriaceae		<i>Athyrium</i> Rotj	
		Polypodiineae	Polypodiaceae	Dryopteridaceae	Dryopteridaceae	Dryopteridaceae	Dryopteridoideae	<i>Dryopteris</i> Adans.
				Polypodiaceae	Polypodiaceae	Polypodiaceae	Polypodiaceae	<i>Polystichum</i> Roth
				Polypodiaceae	Polypodiaceae	Polypodiaceae	Polypodiaceae	<i>Polypodium</i> L.

Clave tipos esporales de helechos s.l. en entornos urbanos atmosféricos de la península Ibérica

En las Figuras 2 y 3 se muestran ilustraciones de los tipos esporales tratados.

- 1.a. Esporas clorofilicas (con coloración verde)..... 2
 1.b. Esporas no clorofilicas..... 3
- 2.a. Esporas de superficie granulosa, con abertura circular imperceptible y eláteres higroscópicos, tamaño 35-50 μm *Equisetum* (Fig. 2.a)
 2.b. Esporas trilesas de superficie verrugosa y tamaño >50 μm *Osmunda* (Fig. 2.b)
- 3.a. Esporas trilesas..... 4
 3.b. Esporas monolesas..... 8
- 4.a. Esporas de gran tamaño (alrededor de 100 μm), subtetraédricas, superficie rugosa-verruginosa..... *Botrychium* (Fig. 2.c)
 4.b. Esporas menores de 100 μm y morfología esférica o tetraédrica..... 5
- 5.a. Esporas de tamaño >50 μm , poco clorofilicas y superficie verrugosa..... *Osmunda* (Fig. 2.b)
 5.b. Esporas de tamaño <50 μm , con coloración y superficie variables..... 6
- 6.a. Esporas reticuladas, tamaño alrededor a 40 μm *Lycopodium* (incluye a *Spinulum*) (Fig. 2.d)

- 6.b. Esporas con otra ornamentación (granulosas, verrugosas)..... 7
- 7.a. Esporas marcadamente granulosas o ruguladas, de 34-49 μm *Adiantum* (Fig. 2.e)
 7.b. Esporas psiladas, sublisis o finamente granulosas, de 28-36 μm *Pteridium* (Fig. 2.f)
- 8.a. Esporas levemente reniformes, tamaño >60 μm , perisporio verrugoso..... *Polypodium* (Fig. 3.a)
 8.b. Esporas de otra morfología, tamaño <60 μm 9
- 9.a. Perisporio no muy evidente o marcado..... 10
 9.b. Perisporio muy patente..... 11
- 10.a. Esporas lisas o ligeramente rugosas, de 45-50 μm *Struthiopteris* (= *Blechnum*) (Fig. 3.b)
 10.b. Esporas escábridas, de 31-42 μm *Athyrium* (Fig. 3.c)
- 11.a. Esporas elipsoidales-ovoideas con superficie crestada más o menos reticulada..... *Asplenium* (Fig. 3.d)
 11.b. Esporas netamente elipsoidales, ornamentación no reticulada..... 12
- 12.a. Superficie con amplios pliegues irregulares..... *Dryopteris* (Fig. 3.e)
 12.b. Superficie tuberculada-equinada a equinada-crestada..... *Polystichum* (Fig. 3.f)

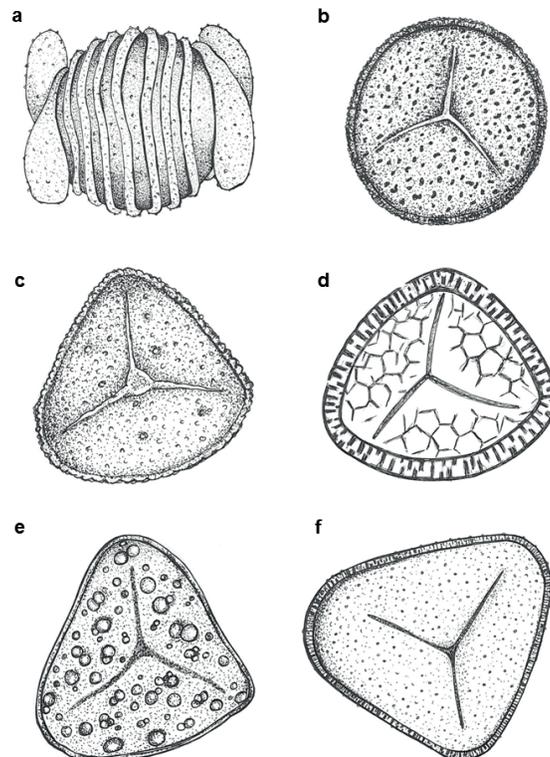


Figura 2. Ilustraciones de tipos de esporas clorofilicas y trilesas: *Equisetum* (a), *Osmunda* (b), *Botrychium* (c), *Lycopodium* (d), *Adiantum* (e), *Pteridium* (f). Las ilustraciones no reflejan la misma escala: las diferentes esporas poseen tamaños reales diferentes.

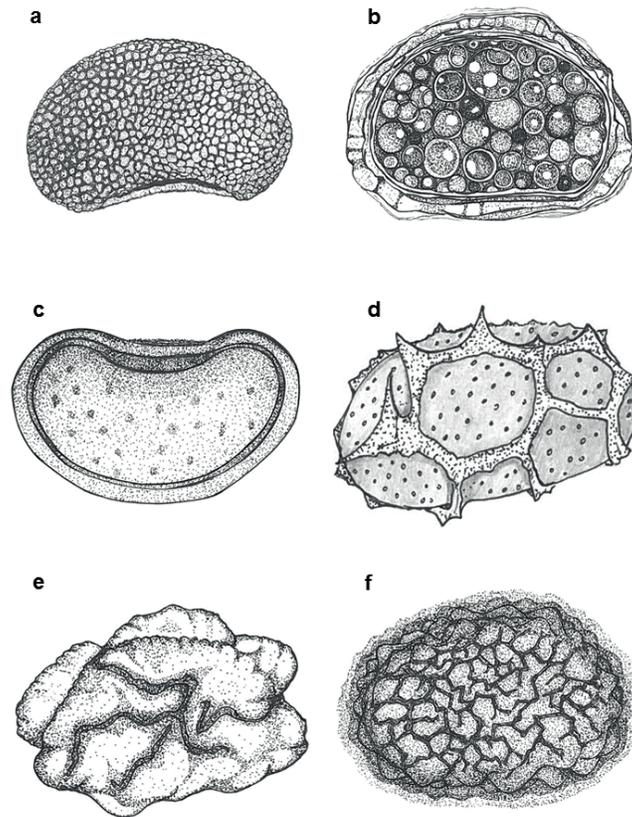


Figura 3. Ilustraciones de tipos de esporas monolesas: *Polypodium* (a), *Struthiopteris* (b), *Athyrium* (c), *Asplenium* (d), *Dryopteris* (e), *Polystichum* (f). Las ilustraciones no reflejan la misma escala: las diferentes esporas poseen tamaños reales diferentes.

Referencias bibliográficas

- Barker, M.S. & Wolf, P.G. 2010. Unfurling fern biology in the genomics age. *Bioscience* 60: 177-185. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.3.4>
- Barrington, D.S. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *J. Biogeogr* 20: 275–280.
- Buters, J.T.M., Antunes, C., Galveias, A., Bergmann, K.C., Thibaudon, M., Galán, C., Schmidt-Weber, C. & Oteros, J. 2018. Pollen and spore monitoring in the world. *Clin Transl Allergy* 8: 9. <https://doi.org/10.1186/s13601-018-0197-8>
- Camacho, I., Caeiro, E., Nunes, C. & Morais-Almeida, M. 2020. Airborne pollen calendar of Portugal: a 15-year survey (2002–2017). *Allergol Immunopath* 48(2): 194-201. <http://doi.org/10.1016/j.aller.2019.06.012>
- Castroviejo, S., Lainz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendia, F., Paiva, J. & Villar, L. 1986. *Flora iberica 1*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, España.
- Caulton, E., Keddie, S., Carmichael, R. & Sales, J. 2000. A ten year study of the incidence of spores of bracken, (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) in an urban rooftop airstream in south east Scotland. *Aerobiologia* 16: 29-33. <https://doi.org/10.1023/A:1007674431125>
- Chew, F.T., Lim, S.H., Shang, H.S., Siti Dahlia, M.D., Goh, D. Y.T & Lee, B.W. 2000. Evaluation of the allergenicity of tropical pollen and airborne spores in Singapore. *Allergy* 55: 340–347. <http://doi.org/10.1034/j.1398-9995.2000.00308.x>
- Contreras-Duarte, A.R., Bogotá-Ángel, R.G. & Jiménez-Bulla, L.C. 2006. Atlas de las esporas de pteridófitos de Chipaque (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia* 28(2): 327-357.
- Conway, E. 1957. Spore production in bracken. *J. Ecol.* 45: 273-284.
- Cour, P. 1974. Nouvelles techniques de détection des flux et des retombées polliniques; étude de la sédimentation des pollens et des spores à la surface du sol. *Pollen et Spores* 16: 103-141
- D'Amato, G., Cecchi, L., Bonini, S., Nunes, C., Annesi-Maesano, I., Behrendt, H., Liccardi, G., Popov, T. & Van Cauwenberge, P. 2007. Allergenic pollen and pollen allergy in Europe. *Allergy* 62: 976-990. <https://doi.org/10.1111/j.1398-9995.2007.01393.x>
- Devi, S., Yasmeen, Singh, J. & Shankar, R. 1989. Patch Testing Animals to Allergenic Fern Spores. *Cutan. Ocul. Toxicol.* 8(2):167-172. <http://doi.org/10.3109/15569528909104825>
- Durham, O.C. 1946. The volumetric incidence of atmospheric allergens: IV. A proposed standard method of gravity sampling, counting, and volumetric interpolation of results. *J. Allergy* 17: 79-86.
- Esteves, L.M. & Dyer, A.F. 2003. The vertical distributions of live and dead fern spores in the soil of a semi-natural woodland in southeast Scotland and their implica-

- tions for spore movement in the formation of soil spore banks. In: Chandra, S. & Srivastava, M. (eds.), *Pteridology in the New Millennium*. pp 261-282. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Países Bajos.
- Ferrarini, E., Ciampolini, F., Pichi Sermolli R. & Marchetti, D. 1986. *Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae*. *Webbia* 40(1): 202. <https://doi.org/10.1080/00837792.1986.10670386>
- Fuentes Antón, S, Rodríguez de la Cruz, D, Sánchez Sánchez, J. & Sánchez Reyes, E. 2019. Analysis of the airborne fungal spores present in the atmosphere of Salamanca (MW Spain): a preliminary survey. *Aerobiologia* 35: 447–462. <https://doi.org/10.1007/s10453-019-09569-z>
- Gabriel y Galán, J. M., Molino, S., de la Fuente, P., & Serral, A. 2018. Novedades para la pteridoflora ibérica en el contexto de un nuevo sistema para las plantas vasculares sin semilla. *Botanica Complutensis*, 42: 69-81. <https://doi.org/10.5209/BOCM.61369>
- Galán, C., Cariñanos, P., Alcázar, P., & Dominguez, E. 2007. Manual de Calidad y Gestión de la Red Española de Aerobiología. Servicio de publicaciones de la Universidad de Córdoba, Córdoba, España.
- Haratym, W., Weryszko-Chmielewska, E. & Dmitruk M. 2014. An analysis of the content of Pteridophyta spores in aeroplankton of Lublin (2013-2014). *Acta Agrobot.* 67 (3): 21-28. <https://doi.org/10.5586/aa.2014.041>
- Hirst, J.M. 1952. An automatic volumetric spore-trap. *Ann. Appl. Biol.* 39: 257-265.
- Huang, T-C., Huang, S-Y., Hsiao, A. & Chen, S-H. 2008. Aeropalynological Study of Kinmen Island, Taiwan. *Taiwania* 53(4): 369-382. [http://doi.org/10.6165/tai.2008.53\(4\).369](http://doi.org/10.6165/tai.2008.53(4).369)
- Kasprzyk, I. 2004. Airborne pollen of entomophilous plants and spores of pteridophytes in Rzeszów and its environs (SE Poland). *Aerobiologia* 20: 217-222. <https://doi.org/10.1007/s10453-004-1185-0>
- Kofler, H., Hemmer, W., Focke, M. & Jarisch R. 2000. Fern allergy. *Allergy* 55: 299-300. <http://doi.org/10.1034/j.1398-9995.2000.00421.x>.
- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J. & Barthlott, W. 2010. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Eco-geography* 33: 408-419. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06434.x>
- Leitão, M.T., Santos, M.F., Sérgio, C., Ormonde, J. & Carvalho, G. M. 1996. Plantas criptogâmicas na atmosfera de Coimbra, Portugal. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 30-36.
- Lellinger, D.B. & Taylor, W.C. 1997. A classification of spore ornamentation in the Pteridophyta. In: Johns, R.J. (ed.), *Holtum memorial volume*: 33-42. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Lo, F., Bitz, C.M., Battisti, D.S. Hess, J.J. 2019. Pollen calendars and maps of allergenic pollen in North America. *Aerobiologia* 35, 613–633. <https://doi.org/10.1007/s10453-019-09601-2>
- Mandrioli, P., Comtois, P. & Levizzani, V. 1998. *Methods in Aerobiology*. Pitagora Editrice Bologna, Bologna.
- Moreno, J.C., Pataro, L. & Pajarón, S. 2015. Atlas de los pteridófitos de la Península Ibérica e Islas Baleares. *Acta Bot Malac* 40: 5-55. <http://doi.org/10.24310/Actabotanicaabm.v40i0.2540>
- Muñoz, J., Felicísimo, A.M., Cabezas, F., Burgaz, A.R. & Martínez, I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304: 1144–1147. <http://doi.org/10.1126/science.1095210>
- Newson, R., Strachan, D., Corden, J. & Millington, W. 2000. Fungal and other spore counts as predictors of admissions for asthma in the Trent region. *Occup. Environ. Med.* 57: 786-792. <https://dx.doi.org/10.1136/oem.57.11.786>
- Nilsson, S. & Praglowski, J. 1974. Pollen and Spore Incident and Phenology in the Stockholm Area during 1972. *Grana* 14(2): 78-84.
- Perkins, W.A. 1957. The rotorod sampler. Second Semiannual Report. CLM 186. Stanford Univ, California.
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J Sys Ev* 54(6): 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Prada, C. 2004. Helechos. En: Izco, J. (Ed.) *Botánica*. pp. 385-415. McGraw Hill, Madrid, España.
- Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S. & Le Thomas, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev Palaeobot Palyno* 143 (1–2): 1-81 <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>.
- Ramírez Cotes, D.A. & Mosquera Mosquera, H.R. 2019. Annual diagram of airborne spores of Pteridophytes from Ibagué Tolima city. In: Desprat, S., Laure, D. & Sánchez Goñi, M.F. (eds.), *The Mediterranean Palynological Societies Symposium, Abstract Book*: 44. Université de Bordeaux. Burdeos, Francia. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02274992>
- Rivas-Martínez, S. & Rivas-Sáenz, S. 2020. Worldwide Bioclimatic Classification System, 1996-2020. Phytosociological Research Center, Spain. <http://www.globalbioclimatics.org> Accedido en enero 2021.
- Rodríguez de la Cruz, D., Sánchez-Reyes, E. & Sánchez-Sánchez, J. 2009. Effects of meteorological factors on airborne bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) spores in Salamanca (middle-west Spain). *Int. J. Biometeorol* 53: 231-237. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0208-5>
- Rodríguez de la Cruz, D., Sánchez-Reyes, E., Martín Baz, A. & Sánchez-Agudo J.A. 2020. Aerobiological notes in the Biosphere Reserve “Sierras de Béjar y Francia” (MW Spain). *Aerobiologia* 36: 305-311. <https://doi.org/10.1007/s10453-020-09630-2>
- Rose, J.P. & Dassler, C.L. 2017. Spore Production and Dispersal in Two Temperate Fern Species, With an Overview of the Evolution of Spore Production in Ferns. *Am. Fern J.* 107(3): 136-155. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-107.3.136>
- Saénz Laín, C. 2004. Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25: 93-112.
- Saénz Laín, C. & Gutiérrez Bustillo, M. 2003. *Esporas atmosféricas en la Comunidad de Madrid*. Publ. Comunidad de Madrid: Documentos Técnicos de Salud Pública, 83, Madrid, España.

- Salvo Tierra, E. 1990. Guía de helechos de la Península Ibérica y Baleares. Ed. Pirámide, Madrid, España.
- Schneller, J. & Liebst, B. 2007. Patterns of variation in a common fern (*Athyrium filix-femina*; Woodsiaceae): population structure along and between altitudinal gradients. *Am. J. Bot.* 94: 965–971. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.6.965>
- Simon-Nobbe, B., Denk, U., Pöll, V., Rid, R. & Breitenbach M: 2008. The Spectrum of Fungal Allergy. *Int. Arch. Allergy Immunol.* 145: 58-86. <https://doi.org/10.1159/000107578>
- Smith, A.R. 1972. Comparison of fern and flowering plant distributions with some evolutionary interpretations for ferns. *Biotropica* 4: 4–9. <https://doi.org/10.2307/2989639>
- Smith, A.R. 1993. Phytogeographic principles and their use in understanding fern relationships. *J. Biogeogr.* 20: 255–264. <https://doi.org/10.2307/2845633>
- Spieksma, F.T.H.M. 1992. Allergological aerobiology. *Aerobiologia* 8(1): 5-8. <https://doi.org/10.1007/BF02291320>
- Trigo, M.M., Jato, V., Fernández, D. & Galán, C. 2008. Atlas aeropalínológico de España. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de León, León, España.
- Tryon, A.F. & Lugardon, B. 1991. Spores of the Pteridophyta. Springer-Verlag, New York, EEUU.
- Wolf, P.G., Sessa, E.B., Marchant, D.B., Li, F.-W., Rothfels, C.J., Sigel, E.M., Gitzendanner, M.A., Visger, C.J., Banks, J.A., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Pryer K.M. & Der, J.P. 2015. An exploration into fern genome space. *Genome Biology and Evolution* 7: 2533-2544. <http://doi.org/10.1093/gbe/evv163>
- Zenkter, E. 2012. Morphology and peculiar features of spores of fern species occurring in Poland. *Acta Agrobot.* 65(2): 3-10. <https://doi.org/10.5586/aa.2012.053>