



GAMETOFITOS DE *ELAPHOGLOSSUM* (DRYOPTERIDACEAE) Y SU MORFOGÉNESIS EN CINCO ESPECIES NATIVAS DE LAS YUNGAS AUSTRALES DEL NOROESTE ARGENTINO

GAMETOPHYTES OF *ELAPHOGLOSSUM* (DRYOPTERIDACEAE) AND THEIR MORPHOGENESIS IN FIVE NATIVE SPECIES OF THE SOUTHERN YUNGAS OF NORTHWESTERN ARGENTINA

Cristina J. Chambi^{1*}, Héctor A. Guaymás¹, Zulma J. Avilés¹ & Olga G. Martínez²

1. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. Salta, Argentina

2. Facultad de Ciencias Naturales - Instituto de Bio y Geociencias del NOA, CONICET, Universidad Nacional de Salta, Salta, Argentina

*janet.unsa8@gmail.com

Citar este artículo

CHAMBI, C. J., H. A. GUAYMÁS, Z. J. AVILÉS & O. G. MARTÍNEZ. 2026. Gametofitos de *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae) y su morfogénesis en cinco especies nativas de las Yungas australes del noroeste Argentino. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 61: 401-410.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v61.n3.50762>

Recibido: 23 Feb 2026
Aceptado: 10 Ago 2026
Publicado en línea: 17 Sep 2026
Publicado impreso: 30 Sep 2026
Editor: Leandro Freitas¹

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: The gametophytic phase of ferns has received little study. This study presents the morphology of the gametophytes of five *Elaphoglossum* species, from spore germination to the adult stage: *E. crassipes*, *E. hybridum*, *E. sellowianum*, *E. spathulatum*, and *E. yungense*.

M&M: The study was conducted using in vitro cultures of freshly collected spores on a solidified Dyer medium. Observations were made using light and scanning electron microscopes.

Results: Spore germination occurs within the first 10 days. Young laminar gametophytes are asymmetric, whereas adult gametophytes are ribbon-shaped, circular, and cordate symmetric or asymmetric. They either bear clavate and papillose hairs. Unisexual gametophytes were recorded in all five species, bisexual gametophytes only in *E. hybridum*, and vegetative gametophytes bearing propagules exclusively in *E. spathulatum*; gametangia exhibit the morphology typical of leptosporangiate ferns in the adult stage.

Conclusions: Differences were recorded in spore germination time and in gametangia formation, evidencing variation in the developmental pace of the gametophytic phase within the genus. The morphology of adult gametophytes, hair type, sexuality, and formation of vegetative propagules are relevant diagnostic characteristics of the sexual phase of these ferns.

KEY WORDS

Gametangia, hairs, sexual cycle of ferns, vegetative propagules.

RESUMEN

Introducción y objetivos: La fase gametofítica de los helechos ha sido escasamente estudiada. En este trabajo se presenta por primera vez la morfología de los gametofitos, desde la germinación de las esporas hasta el estado adulto, de cinco especies de *Elaphoglossum*, *E. crassipes*, *E. hybridum*, *E. sellowianum*, *E. spathulatum* y *E. yungense*.

M&M: El estudio se realizó mediante cultivos *in vitro* de esporas recién colectadas, en medio Dyer gelificado con agar. Las observaciones se realizaron con microscopio de luz y microscopio electrónico de barrido.

Resultados: La germinación de las esporas se produce durante los 10 primeros días. Los gametofitos de las cinco especies estudiadas son laminares y asimétricos cuando jóvenes, y de forma acintada, circular y/o cordada simétrica o asimétrica, con pelos claviformes y/o papilados. Se registraron gametofitos unisexuales en las cinco especies, bisexuales únicamente en *E. hybridum* y vegetativos con propágulos exclusivamente en *E. spathulatum*; los gametangios presentan la morfología típica los helechos leptosporangiatos en el estado adulto.

Conclusiones: Se registraron diferencias en el tiempo de germinación de las esporas y en la formación de los gametangios, lo que evidencia variaciones en el ritmo de desarrollo gametofítico dentro del género. La morfología de los gametofitos adultos, tipo de pelos, sexualidad y la formación de propágulos vegetativos constituyen caracteres diagnósticos relevantes de la fase sexual de estos helechos.

PALABRAS CLAVE

Ciclo sexual de helechos, gametangios, pelos, propágulos vegetativos.

INTRODUCCIÓN

El género *Elaphoglossum* Schott ex J. Sm. (Dryopteridaceae Herter) reúne aproximadamente unas 600 especies de distribución pantropical (PPG I, 2016). La mayor diversidad se encuentra en el continente americano donde crecen más de 450 especies principalmente en los bosques montanos húmedos de los Andes (Mickel & Atehortúa, 1980; Mickel & Smith, 2004). Recientemente Zuo *et al.* (2025) ubican al género en la subfamilia Elaphoglossoideae. A nivel genérico la monofilia de *Elaphoglossum* queda respaldada por las sinapomorfias descritas por Moran *et al.* (2010), las cuales incluyen la presencia de filopodios, hojas simples con márgenes enteros y hábito epífito.

Las especies del género *Elaphoglossum* en general son plantas terrestres, epipétricas, a veces epifitas; con rizomas cortos a largamente rastreros, escamosos; hojas fértiles de mayor o menor longitud que las estériles, de pecíolos articulados (o no) y láminas simples con venas libres; soros acrosticoides; esporas monoletes, esferoidales a globosas, con ornamentaciones tuberculadas o plegadas (Looser, 1938; Mickel, 1980; Mickel & Atehortúa, 1980; Tryon & Lugardon, 1990; Rodríguez, 1995; Mickel & Smith, 2004; Moran *et al.*, 2007; Matos & Mickel, 2014; Martínez-Becerril *et al.*, 2021). La morfología del rizoma, las hojas y las escamas del esporofito son consideradas como caracteres diagnósticos fundamentales en la taxonomía del género (Mickel & Atehortúa, 1980; Vasco, 2011; Matos & Mickel, 2014; Matos *et al.*, 2018; Martínez-Becerril & Vasco, 2024).

Sobre la fase gametofítica de las Dryopteridaceae, Nayar & Kaur (1971) caracterizaron a la familia Dryopteridaceae por presentar germinación de esporas tipo *Vittaria*, donde la primera célula protálica crece en sentido perpendicular al eje de la célula rizoidal, y desarrollo gametofítico tipo *Aspidium*, identificado porque la célula meristemática apical se divide y origina una célula con un pelo que detiene la actividad mitótica y otra célula sin pelo, que continúa la división y forma una lámina asimétrica. También Imaichi (2013) y Xie *et al.* (2025) determinaron que la morfología de los gametofitos maduros de los helechos homosporicos depende de la dinámica de tres meristemas, el meristemo basado en la célula apical, el meristemo apical multicelular y el

meristemo marginal multicelular. Los gametofitos laminares de *Elaphoglossum* fueron descritos como cordados en los estadios jóvenes y elongados al alcanzar la madurez (Stokey & Atkinson, 1957; Pérez-García & Reyes Jaramillo, 1990; Sánchez-Montiel *et al.*, 2008; Lagomarsino *et al.*, 2012; Choo *et al.*, 2014), características que han sido recientemente confirmadas mediante el estudio de poblaciones *in situ* de *E. latifolium* (Sw.) J.Sm. (Aros-Mualin, *et al.*, 2023).

La finalidad de este estudio es describir el desarrollo gametofítico de cinco especies nativas de *Elaphoglossum* que habitan en las yungas australes del noroeste argentino, *E. crassipes* (Hieron.) Diels, *E. hybridum* (Bory) Brack, *E. sellowianum* (Klotzsch ex Kuhn) Moore, *E. spathulatum* (Bory) T. Moore, y *E. yungense* de la Sota, con la finalidad de entender mejor la biología y desarrollo de esta fase del ciclo de vida de estas especies y de aportar información para futuros estudios ecológicos, taxonómicos y/o filogenéticos del género, así como para contribuir a la conservación y protección de su hábitat natural.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se realizó mediante cultivo *in vitro* de esporas colectadas en ambientes naturales del noroeste argentino. Los ejemplares de referencias fueron depositados en el Herbario MCNS (Thiers, 2025).

Material estudiado: Elaphoglossum crassipes: ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Tafi del Valle, RP 307, 04-I-2012, Martínez 2998 (MCNS). Prov. Jujuy, Dpto. Ledesma, Parque Nacional Calilegua, 09-IV-2022, Chambi *et al.* 951 (MCNS). Dpto. Dr. Manuel Belgrano, Termas de Reyes, 28-X-2024, Chambi *et al.* 1067 (MCNS). *Elaphoglossum hybridum*: ARGENTINA. Prov. Jujuy, Dpto. Ledesma, Parque Nacional Calilegua, 05-V-2012, Guaymás *et al.* 83 (MCNS). Dpto. Valle Grande, San Francisco, 08-X-2022, Chambi *et al.* 981 (MCNS). Prov. Salta, Dpto. Orán, Angosto de Paraní, 27-VI-2015, Chambi *et al.* 696 (MCNS). *Elaphoglossum sellowianum*: Prov. Jujuy, Dpto. Ledesma, Parque Nacional Calilegua, 24-VIII-2010, Martínez & Guerra 1978 (MCNS); Prov. Salta, Dpto. Orán, Angosto de Paraní, 27-VI-

2015, Chambi et al. 680 (MCNS). *Elaphoglossum spathulatum*: Prov. Jujuy, Dpto. Ledesma, Parque Nacional Calilegua, 05-V-2012, Guaymás et al. 87 (MCNS). Dpto. Valle Grande, San Francisco, 08-X-2022, Chambi et al. 983 (MCNS). Prov. Tucumán, Dpto. Taft del Valle, RP 307, 13-VII-2024, Chambi et al. 1041 (MCNS). *Elaphoglossum yungense*: Prov. Jujuy, Dpto. Valle Grande, San Francisco, 26-VII-2011, Martínez 2181 (MCNS). Dpto. Ledesma, Parque Nacional Calilegua, 09-IV-2022, Chambi et al. 961 (MCNS).

Se recolectaron de tres a cuatro hojas fértiles de individuos distintos por cada especie. A partir del material de estudio se evaluó la viabilidad de las esporas frescas mediante el análisis de 20 muestras aleatorias de cada especie mediante microscopio de luz (ML). Se consideraron esporas viables aquellas con contenido celular y esporas no viables a las esporas colapsadas o de tamaño reducido. De las esporas viables se registraron con ML las dimensiones de diámetro ecuatorial (DE) y diámetro polar (DP) de al menos 400 esporas por especie.

La siembra de esporas, siempre con material recientemente colectado, se repitió en diferentes momentos a lo largo de varios años con la finalidad de corroborar los datos registrados. Previo a la siembra, las esporas fueron desinfectadas con hipoclorito de sodio al 10 % v/v durante diez minutos. La siembra, con 5 repeticiones por especie, se realizó bajo cámara de flujo laminar en cápsulas de Petri y frascos de 5 cm de diámetro con medio de cultivo de Dyer gelificado con 9 g/L de agar (Dyer, 1979). El cultivo se mantuvo en cámara de crecimiento a 25 ± 3 °C con fotoperiodo de 12 horas de luz e intensidad luminosa de 10 W.m⁻².

La germinación de las esporas se registró cada siete días durante tres meses. En cada observación se analizaron 10 campos con aumento 4X, donde se contabilizaron cantidad de esporas germinadas y sin germinar. La edad de los gametofitos se determinó como el tiempo transcurrido desde la germinación de las esporas hasta el día en que se tomaron los datos. La descripción de las etapas de desarrollo de los gametofitos se basa en la propuesta de Nayar & Kaur (1971).

Los gametofitos fueron fijados en hidrato de cloral acetocarminado (Edwards & Miller, 1972) para observaciones con ML y en glutaraldehído al 2,5 % con buffer fosfato para observaciones con

microscopio electrónico de barrido (MEB). Se utilizaron los equipos ML Zeiss modelo Standar 16 y MEB JEOL JSM 6480 LV.

RESULTADOS

Esporas

Las esporas de las cinco especies incluidas en este estudio son monoletes, elípticas a globosas, con DE entre 22 y 60 µm y DP entre 13 y 43 µm (Tabla 1). Se registraron entre 10-35 % de esporas sin contenido celular (Tabla 1), las especies con mayor porcentaje de esporas no viables son *E. sellowianum* y *E. yungense*.

Germinación

El patrón de germinación de las cinco especies es tipo *Vittaria* (Fig. 1A-B). La germinación comenzó entre los 5-9 días desde la siembra de las esporas (Tabla 1). Las especies que germinaron con mayor rapidez, a los 5 días, son *E. sellowianum* y *E. spathulatum*, y la que necesitó más tiempo, hasta 9 días, es *E. yungense*.

Fase filamentosa

La fase filamentosa de los gametofitos tiene de 4-8 células (Tabla 1, Fig. 1C-D). Los más cortos, 4-5-células, se observaron en *E. sellowianum*, y los más largos, 6-8-células, en *E. yungense*. En el extremo distal de la fase filamentosa se distingue la célula meristemática que origina el inicio de la fase laminar (Fig. 1D). Esta última fase comienza entre los 16-18 días desde la germinación.

Fase laminar

Al inicio de esta fase se formó una lámina alargada y asimétrica, para dar lugar a una lámina espatular asimétrica entre los 16-20 días (Fig. 1E-G). En la mayoría de las especies se observaron pelos después de los 20 días. Los mismos son del tipo claviforme y/o papilado glandular (Figs. 1H-J, 2). Sólo una especie, *E. sellowianum*, desarrolló pelos en la etapa tardía de la fase laminar, entre los 80-90 días (Tabla 1).

En todas las especies estudiadas la distribución de los pelos es marginal en las láminas jóvenes (Fig. 1E, H), mientras que en la etapa adulta la distribución se extiende sobre ambas superficies, adaxial y abaxial (Fig. 2). Los pelos claviformes

Tabla 1. Cuadro comparativo de las esporas y de las etapas del desarrollo gametofítico en cinco especies de *Elaphoglossum*.

Especies	<i>E. crassipes</i>	<i>E. hybridum</i>	<i>E. sellowianum</i>	<i>E. spathulatum</i>	<i>E. yungense</i>
Dimensión de esporas DE x DP	23(28)36 × 15(18)25 µm	22(28)33 × 13(16)20 µm	40(48)55 × 24(37)43 µm	22(28)33 × 13(16)20 µm	42(47)60 × 27(32)41 µm
Esporas no viables	14 %	24 %	30 %	10 %	35 %
Inicio de germinación	6-7 días	6-7 días	5-6 días	5-7 días	7-9 días
Fase filamentosa	5-6 células	5-6 células	4-5 células	5-7 células	6-8 células
Fase laminar	16 días	16 días	18 días	18 días	18 días
Aparición de pelos tipo de pelos	20-40 días claviformes y papilados	20-40 días papilados y claviformes	80-90 días claviformes	20-40 días papilados y claviformes	20-40 días papilados y claviformes
Formas de gametofitos adultos	cordados asimétricos, acintados	cordados asimétricos, acintados	cordados asimétricos, acintados	cordados asimétricos, acintados y circulares	cordados simétricos
Aparición de gametangios	80 días	80 días	150 días	240 días	210 días
Sexualidad	unisexuales anteridiados	unisexuales y bisexuales	unisexuales arquegoniados	vegetativos y unisexuales anteridiados y arquegoniados	unisexuales arquegoniados
Forma de gametofitos con anteridios	acintados	acintados	-	acintados	-
Forma de gametofitos con arquegonios	-	cordados	acintados	cordados	cordados
Propágulos (presencia)	-	-	-	+	-

tienen distribución superficial y los papilados son frecuentemente marginales (Figs. 1H, 2B-C), excepto *E. sellowianum* que tiene pelos claviformes tanto sobre el margen como en la superficie laminar (Fig. 2A).

Los gametofitos laminares adultos pueden ser de forma acintada, circular y cordada asimétrica o simétrica, pudiendo cada especie presentar una o más formas; así *E. yungense* tiene únicamente gametofitos cordados simétricos y *E. spathulatum* tiene tres formas, acintados, circulares y cordados asimétricos (Tabla 1).

El margen de los gametofitos adultos es entero en *E. spathulatum* y *E. sellowianum* (Fig. 2A), mientras que en *E. crassipes* y *E. hybridum* es irregular con proyecciones pluricelulares en forma de dientes (Figs. 1H, 2B), y en *E. yungense* irregular con proyecciones paucicelulares (Fig. 2C).

Sexualidad

Los gametangios se desarrollaron desde los 80 días en la mayoría de las especies, excepto en *E. spathulatum* y *E. yungense*, donde los

gametangios surgen después de los 200 días (Tabla 1). Los gametangios masculinos, anteridios, se formaron antes que los arquegonios. La forma de los gametangios es típica de los helechos leptosporangiados, los anteridios con tres células (basal, anular y opercular) y los arquegonios con cuatro columnas de cuatro a seis células cada uno.

Los gametofitos adultos pueden ser unisexuales, bisexuales o vegetativos (Tabla 1). En las cinco especies estudiadas se hallaron gametofitos adultos unisexuales, anteridiados y/o arquegoniados (Fig. 3A). Además, se registraron gametofitos bisexuales en *E. hybridum* (Fig. 3B) y gametofitos vegetativos en *E. spathulatum* (Fig. 3F).

Los anteridios se desarrollaron en la superficie abaxial de los gametofitos generalmente acintados. Son superficiales en *E. crassipes*, *E. hybridum*, en cambio, en *E. spathulatum* los anteridios se presentan tanto sobre la superficie como sobre el margen (Fig. 3C) y en *E. sellowianum* y *E. yungense* no se formaron estos gametangios durante el tiempo de la experimentación (Tabla 1).

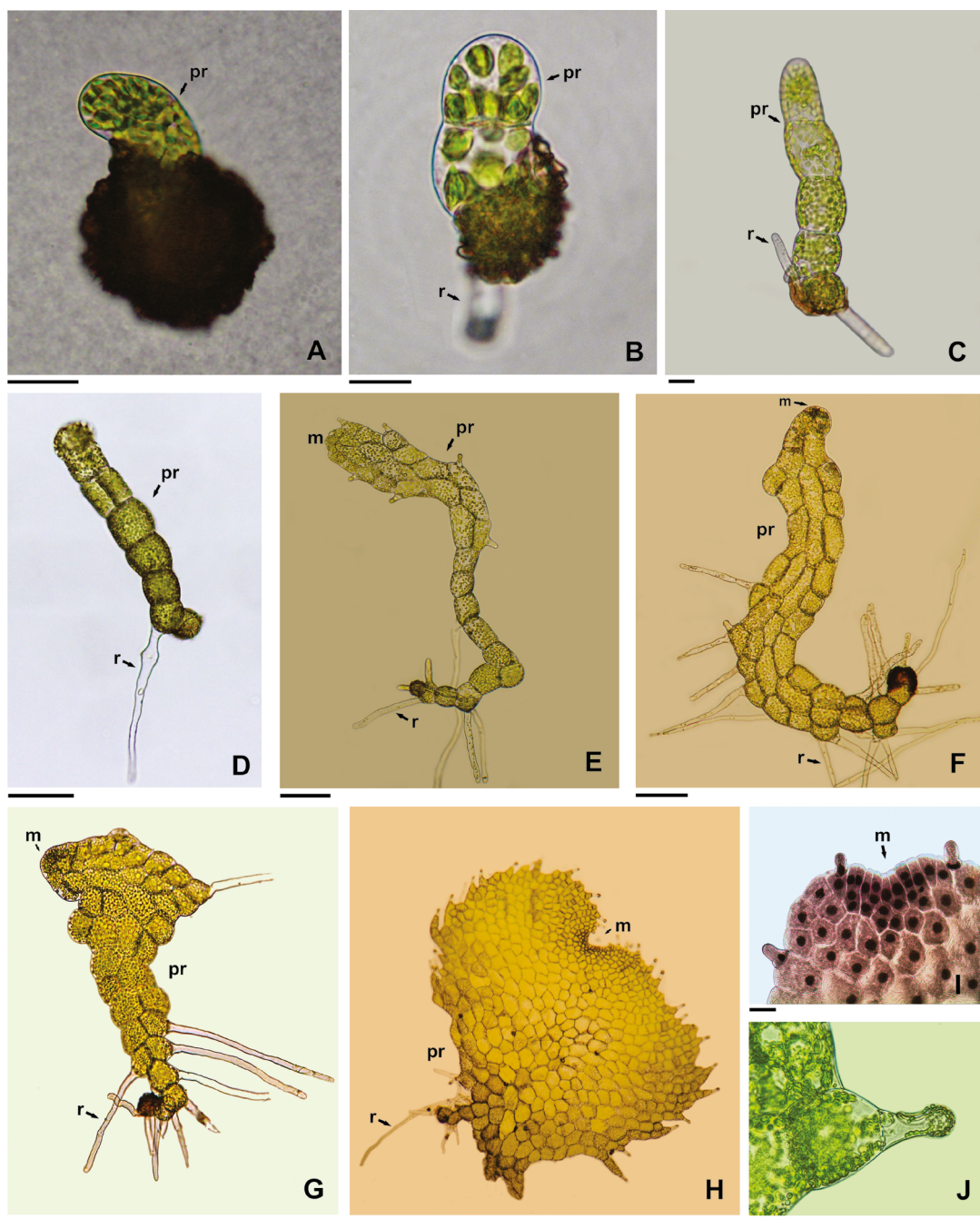


Fig. 1. Etapas del desarrollo gametofítico en cinco especies de *Elaphoglossum*. **A:** Germinación de las esporas de *E. spathulatum*. **B:** Gametofito filamentosos joven de *E. crassipes*. **C:** Gametofito filamentosos de *E. hybridum*. **D:** Gametofito filamentosos en transición a laminar de *E. crassipes*. **E:** Gametofito laminar espatular con pelos marginales de *E. hybridum*. **F:** Gametofito laminar joven de *E. spathulatum*. **G:** Gametofito laminar espatular con meristemo apical de: *E. sellowianum*. **H:** Gametofito laminar cordiforme de *E. hybridum* con pelos papilados, marginales. **I:** Pelos claviformes marginales de *E. yungense*. **J:** Pelo papilado glandular de *E. spathulatum*. Abreviaturas= pr: célula protálica; r: rizoide; m: meristemo. Escalas= A-C: 25 µm; D-H: 100 µm; I: 30 µm; J: 20 µm.

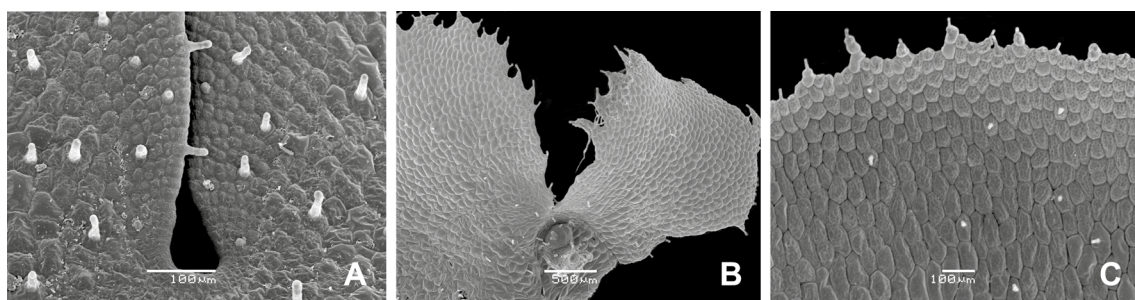


Fig. 2. Tipos de pelos en gametofitos laminares en cinco especies de *Elaphoglossum*. **A:** Pelos claviformes superficiales y marginales de *E. sellowianum*. **B:** Pelos papilados marginales de *E. crassipes*. **C:** Pelos papilados marginales de *E. yungense*.

Los arquegonios son frecuentes debajo de la escotadura meristemática de los gametofitos cordados, excepto en *E. sellowianum*, donde los arquegonios también se encuentran en los gametofitos acintados (Tabla 1). Solo una especie, *E. crassipes*, no desarrolló arquegonios (Tabla 1). Los cuellos del arquegonio tienen 4-6 hileras de células, los cuellos más cortos se presentaron en *E. spathulatum* (Fig. 3D) y en *E. yungense* (Fig. 3E).

Propágulos

Los propágulos de forma laminar espatulada a elongada surgieron como pequeñas proyecciones dispuestas alrededor de la escotadura del cuello del gametofito (Fig. 3F). *E. spathulatum*, es la única especie que desarrolló propágulos en la lámina de los gametofitos circulares vegetativos. Los propágulos continúan su crecimiento hasta lograr la forma de los gametofitos laminares adultos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

El presente estudio reporta las dimensiones de las esporas para cinco especies de *Elaphoglossum*: *E. crassipes*, *E. hybridum*, *E. sellowianum*, *E. spathulatum* y *E. yungense*. Se describen por primera vez datos de las esporas de *E. sellowianum*, y se encuentra que las dimensiones de las esporas de *E. spathulatum* y *E. yungense* son mayores a las mencionadas por Lavallo & Rodríguez (2014), probablemente porque en este estudio se consideraron solamente esporas con contenido celular, viables, sin almacenamiento previo.

La germinación de las esporas de *Elaphoglossum* se produce en los primeros 10 días un patrón consistente entre las especies analizadas. Este resultado concuerda con lo reportado por Stokey & Atkinson (1957) y Chiou *et al.* (1998). Sin embargo, Pérez-García & Reyes Jaramillo (1990) documentaron un patrón contrastante, al observar que la germinación de *E. petiolatum* ocurre entre los 47-77 días.

El patrón de germinación tipo *Vittaria* (Nayar & Kaur, 1971) hallado en las especies estudiadas, es frecuente en *Elaphoglossum* y otras Dryopteridaceae (Stokey & Atkinson, 1957; Pérez-García & Reyes Jaramillo, 1990; Chiou *et al.*, 1998; Mendoza *et al.*, 1999; Narváez *et al.*, 2008; Sánchez-Montiel *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2011; Chambi *et al.*, 2013). En la fase filamentosa, los gametofitos son relativamente cortos, hasta ocho células, al igual que otras especies de *Elaphoglossum* americanas o de Taiwan (Pérez-García & Reyes Jaramillo, 1990; Chiou *et al.*, 1998).

El desarrollo gametofítico tipo *Aspidium* (Nayar & Kaur, 1969, 1971) se describió para varias especies de *Elaphoglossum*, *E. alatum* Gaud., *E. amygdalifolium*, *E. callifolium* (Bl.) Moore, *E. crassifolium* (Gaud.) Anderson & Crosby, *E. decursivum*, *E. marginatum* (Wall ex Fee) Moore, *E. minutum*, *E. paleaceum* (Hook. & Grev.) Sledge, *E. petiolatum* y *E. yoshinaga* (Yatabe) Makino (Pérez-García & Reyes Jaramillo, 1990; Chiou *et al.*, 1998; Sánchez-Montiel *et al.*, 2008; Lagomarsino *et al.*, 2012; Choo *et al.*, 2014), y en otros géneros de Dryopteridaceae, tales como, *Ctenitis*, *Dryopteris*, *Polystichum* (Narváez *et al.*, 2008; Gabriel y Galán

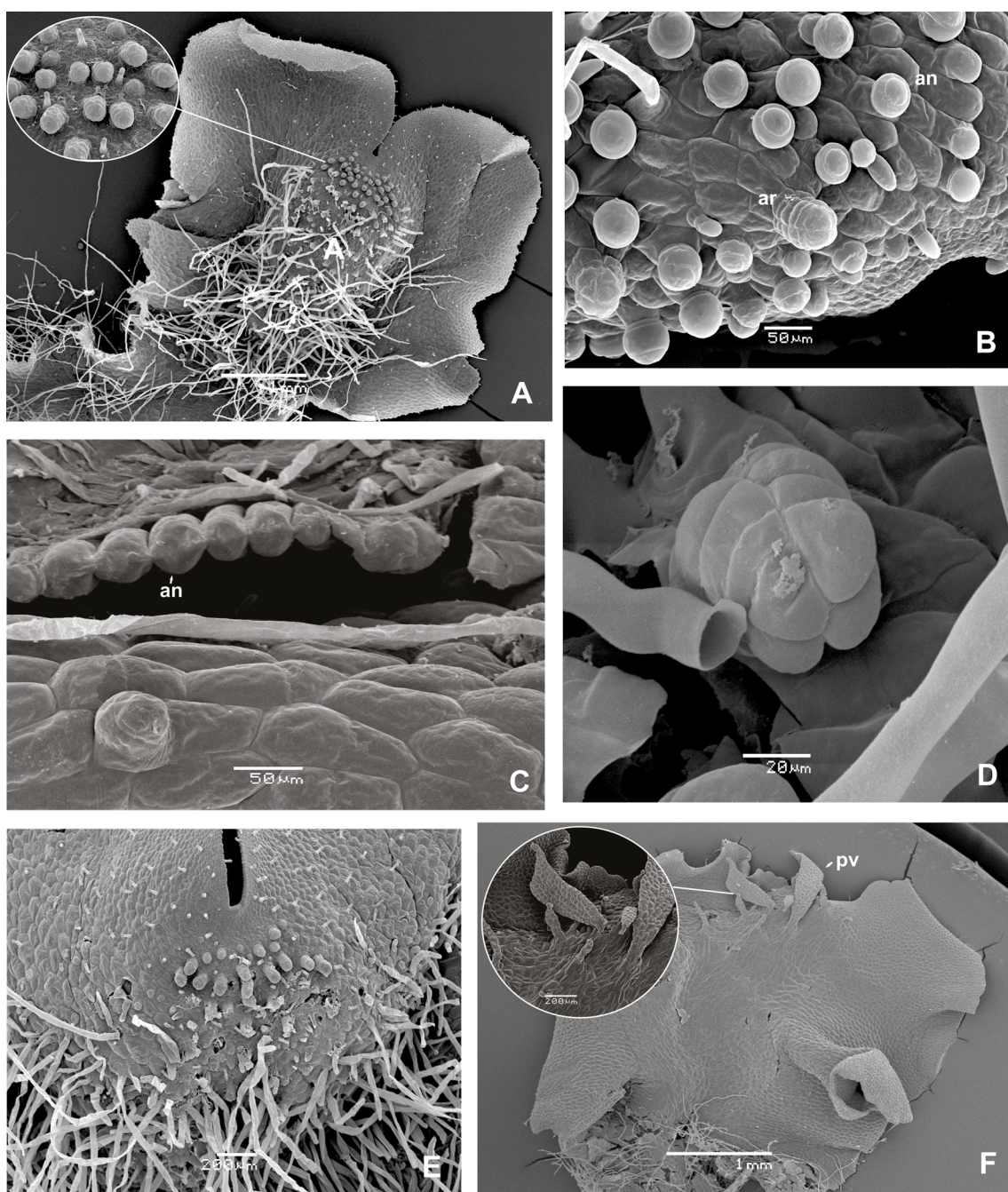


Fig. 3. Gametofitos adultos en cuatro especies de *Elaphoglossum*. **A.** Gametofito acintado arquegoniado de *E. sellowianum*. **B.** Detalle del gametofito bisexual de *E. hybridum*. **C.** Anteridios sobre el margen de la lámina de *E. spathulatum*. **D.** Detalle del arquegonio de *E. spathulatum*. **E.** Gametofito cordado arquegoniado de *E. yungense*. **F.** Gametofito circular con propágulos de *E. spathulatum*. Abreviaturas= an: anteridio; ar: arquegonio; pv: propágulos vegetativos.

& Prada, 2010; Zhang *et al.*, 2011; Chambi *et al.*, 2013; Ramos Giacosa *et al.*, 2017). En este estudio este tipo de desarrollo no se registró tal como lo describen Nayar & Kaur (1971), debido a que los pelos surgen en la incipiente lámina y no al final de la fase filamentosa, aunque la asimetría se manifiesta desde el inicio de la fase laminar.

La morfología de los gametofitos, laminares, cordados, circulares hasta acintados, fue descrita incluso dentro de una misma especie de un mismo hábitat (Stokey & Atkinson, 1957; Nayar & Kaur, 1969; Chiou *et al.*, 1998; Sanchez-Montiel *et al.*, 2008; Aros-Mualin, *et al.*, 2023), aunque Chiou *et al.* (1998) y Lagomarsino *et al.* (2012) encuentran que las especies epífitas y hemiepífitas, presentan diferentes tipos morfológicos de gametofitos. El margen irregular de los gametofitos laminares de *E. crassipes* y *E. yungense*, también fue observado en *E. petiolatum*, (Pérez-García & Reyes Jaramillo, 1990) y otras especies de Dryopteridaceae (Zhang *et al.*, 2011; Guo & Liu, 2013).

Sexualidad de los gametofitos

Es frecuente que los gametofitos unisexuales se transformen en bisexuales cuando alcanzan la madurez (Stokey & Atkinson, 1957; Pérez-García & Reyes Jaramillo, 1990; Chiou *et al.*, 1998; Sánchez-Montiel *et al.*, 2008), aunque Lagomarsino *et al.* (2012) describen que *E. amygdalifolium* solo originó gametofitos unisexuales anteridiados. Aquí *E. hybridum* es la única especie con gametofitos bisexuales desde la etapa juvenil hasta la madura. La distribución de los anteridios superficial y marginal, también se presentó en *E. minutum* y *E. petiolatum* (Stokey & Atkinson, 1957; Pérez-García & Reyes Jaramillo, 1990; Sánchez-Montiel *et al.*, 2008). Por otro lado, Aros-Mualin, *et al.* (2023) reportan por primera vez para el género la presencia de anteridios pedunculados en *E. latifolium*, ampliando una diversidad morfológica en esta estructura.

La presencia de propágulos en gametofitos vegetativos de *E. spathulatum*, también fue registrada en otras especies de *Elaphoglossum*, *E. alatum*, *E. callifolium*, *E. crassifolium*, *E. marginatum* y *E. yoshinaga* (Chiou *et al.*, 1998). El desarrollo de estas proliferaciones permitiría al gametofito prolongar su persistencia más allá de los ciclos estacionales y expandirse sobre el sustrato, lo que constituiría una estrategia de colonización

eficaz (Chiou & Farrar, 1997; Chiou *et al.*, 1998).

Este estudio describe por primera vez los gametofitos de *E. crassipes*, *E. hybridum*, *E. sellowianum*, *E. spathulatum*, y *E. yungense*. Los resultados muestran que la morfología de los gametofitos, el tipo de pelos, la sexualidad y la presencia de propágulos aportan caracteres distintivos entre las especies de *Elaphoglossum*. Así, en *E. crassipes* se destacan los gametofitos acintados anteridiados; *E. hybridum* se distingue por los gametofitos bisexuales; en *E. sellowianum*, los pelos surgen después de los 80 días; *E. spathulatum* se caracteriza por los gametofitos circulares con propágulos; y *E. yungense* es la única especie con gametofitos cordados arquegoniados. Los caracteres morfológicos de los gametofitos representan una herramienta que podría ser relevante en estudios taxonómicos y filogenéticos de estas plantas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a A. Jarsun, A. Saladino y M. Morales por la valiosa colaboración durante los viajes de campaña, a M. Gerónimo por el procesamiento del material herborizado, y al Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta por financiar este estudio.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

CJC: Conceptualización, Análisis Formal, Investigación, Metodología, y Redacción del Borrador Original. HAG: Investigación, Metodología, Análisis Formal. ZA: Investigación, Metodología, Revisión. OM: Conceptualización, Análisis Formal, Metodología, Supervisión, Revisión y Redacción.

BIBLIOGRAFÍA

- AROS-MUALIN, D., S. PÁEZ, J. A. PELOSI, E. SOROJSRISOM & C. FLORES-GALVÁN. 2023. In situ observations of the gametophytes of six fern species of Costa Rica. *Am. Fern J.* 113: 170-190.
- CHAMBI, C. J., R. M. CARDOZO & O. G. MARTÍNEZ. 2013. Germinación de esporas y gametofitos de *Polystichum montevidense* (Spreng.) Rosenst.

- (Dryopteridaceae). *Bot. Complut.* 37: 47-52.
https://doi.org/10.5209/rev_BOCM.2013.v37.42268
- CHIOU, W-L & D. R. FARRAR. 1997. Comparative gametophyte morphology of selected species of the family Polypodiaceae. *Am. Fern J.* 87: 77-86.
- CHIOU, W-L, D. R. FARRAR & T. A. RANKER. 1998. Gametophyte morphology and reproductive biology in *Elaphoglossum*. *Canad. J. Bot.* 76: 1967-1977.
- CHOO, T. Y. S., F. B. MATOS & R. C. MORAN. 2014. The gametophytes and young sporophytes of *Elaphoglossum decursivum* (Dryopteridaceae) in Costa Rica. *Am. Fern J.* 104: 49-57.
<https://doi.org/10.1640/0002-8444-104.2.49>
- DYER, A. F. 1979. The culture of fern gametophytes for experimental investigation. En: DYER, A. F. (ed.), *The experimental biology of ferns*, pp. 254-305. Academic Press, London.
- EDWARDS, M. E. & J. H. MILLER. 1972. Growth regulation by ethylene in fern gametophytes III. Inhibition of spore germination. *Amer. J. Bot.* 59: 458-465.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1972.tb10117.x>
- GABRIEL Y GALÁN, J.M. & C. PRADA. 2010. Gametophyte of the Andean fern *Polystichum pycnolepis* (Kunze ex Klotzsch) T. Moore (Dryopteridaceae). *Am. Fern J.* 100: 103-109.
<https://doi.org/10.1640/0002-8444-100.2.103>
- GUO, Z. Y. & H. M. LIU. 2013. Gametophyte morphology and development of three species of *Cyrtogonellum* Ching (Dryopteridaceae). *Am. Fern J.* 103: 153-165.
<https://doi.org/10.1640/0002-8444-103.3.153>
- IMAICHI, R. 2013. A new classification of the gametophyte development of homosporous ferns, focusing on meristem behaviour. *Fern Gaz.* 19: 141-156.
- LAGOMARSINO, L. P., A. L. GRUSZ & R. C. MORAN. 2012. Primary hemiepiphytism and gametophyte morphology in *Elaphoglossum amygdalifolium* (Dryopteridaceae). *Brittonia* 64: 226-235.
- LAVALLE, M. C. & M. RODRÍGUEZ. 2014. Morfología de las esporas en especies de *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae) del noroeste argentino. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 49: 373-379.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n3.9468>
- LOOSER, G. 1938. El género *Elaphoglossum* Schott (Filices) en Chile. *Anais da primeira Reunião Sul-Americana de Botânica* 3: 399-408.
- MARTÍNEZ-BECERRIL, A. G., E. SOLANO & A. VASCO. 2021. Spore morphology of the Mexican species of the *Elaphoglossum petiolatum* complex (Dryopteridaceae). *Brittonia* 73: 131-142.
<https://doi.org/10.1007/s12228-020-09643-8>
- MARTÍNEZ-BECERRIL, A. G. & A. VASCO. 2024. Taxonomic revision of the Petiolatum Clade of *Elaphoglossum* sect. *Lepidoglossa* (Dryopteridaceae). *Ann. Missouri Bot. Gar.* 109: 208-243. <https://doi.org/10.3417/2024894>
- MATOS, F. B. & J. T. MICKEL. 2014. The Brazilian species of *Elaphoglossum* section *Polytrichia* (Dryopteridaceae). *Brittonia* 66: 371-395.
<https://doi.org/10.1007/s12228-014-9352-2>
- MATOS, F., A. VASCO & R. C. MORAN. 2018. *Elaphoglossum doanense* and *E. tonduzii*: new members of *Elaphoglossum* sect. *Squamipedia* (Dryopteridaceae) and their significance for inferring the evolution of rhizome habit and nest-forming leaves within the genus. *Int. J. Plant Sci.* 179: 296-313. <https://doi.org/10.1086/696687>
- MENDOZA, A., B. PÉREZ-GARCÍA & R. RIBA. 1999. Morfología y anatomía del gametofito de *Didymochlaena truncatula* (Dryopteridaceae). *Rev. Biol. Trop.* 47: 93-99.
- MICKEL, J. T. 1980. Relationships of the dissected elaphoglossoid ferns. *Brittonia* 32: 109-117.
- MICKEL, J. L. & G. ATEHORÚA. 1980. Subdivision of the genus *Elaphoglossum*. *Am. Fern J.* 70: 47-68.
- MICKEL, J. T. & A. R. SMITH. 2004. The Pteridophytes of México. *Mem. New York Bot. Gard.* 88.
- MORAN, R. C., J. GARRISON HANKS & G. ROUHAN. 2007. Spore morphology in relation to phylogeny in the fern genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). *Int. J. Plant Sci.* 168: 905-929.
<https://doi.org/10.1086/518269>
- MORAN, R. C., P. H. LABIAK, & M. SUNDUE. 2010. Phylogeny and character evolution of the Bolbitidoid ferns (Dryopteridaceae). *Int. J. Plant Sci.* 171, 547-559.
- NARVÁEZ, P. L., O. G. MARTÍNEZ & E. R. DE LA SOTA. 2008. Gametofitos y esporofitos jóvenes de *Dryopteris wallichiana* (Spreng.) Hyl. (Dryopteridaceae - Pteridophyta). *Bot. Complut.* 32: 85-90.
- NAYAR, B. K. & S. KAUR. 1969. Types of prothallial development in homosporous ferns. *Phytomorphology* 19: 179-188.
- NAYAR, B. K. & S. KAUR. 1971. Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev.* 37: 295-396.
- PÉREZ-GARCÍA, B. & I. REYES JARAMILLO. 1990. Desarrollo del gametofito de *Elaphoglossum petiolatum* (Sw.) Urban (Lomariopsidaceae). *Acta*

- Bot. Mex.* 10: 23-30.
<https://doi.org/10.21829/abm10.1990.592>
- RAMOS GIACOSA, J. P., D. A. GORRER, G. E. GIUDICE & M. L. LUNA. 2017. Gametophyte development and conservation of *Ctenitis submarginalis* (Dryopteridaceae) in Buenos Aires Province, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 52: 697-703.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n4.18857>
- PPG I. 2016. A community-based classification for extant ferns and lycophytes. *J. Syst. Evol.* 54: 563-603.
<https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- RODRÍGUEZ, R. R. 1995. Lomariopsidaceae. En: MARTICORENA, C. & R. RODRÍGUEZ (eds.), *Flora de Chile* vol. 1, pp. 276-280. Universidad de Concepción, Concepción.
- SÁNCHEZ-MONTIEL, L., M. L. ARREGUÍN-SÁNCHEZ & R. FERNÁNDEZ-NAVA. 2008. Gametofitos y esporofitos jóvenes de dos pteridofitas: *Asplenium monanthes* L. (Aspleniaceae-Pteridophyta) y *Elaphoglossum minutum* (Pohl ex Fée) T. Moore (Lomariopsidaceae-Pteridophyta). *Polibotánica* 25: 29-43.
- STOKEY, A. & L. ATKINSON. 1957. The gametophyte of some American species of *Elaphoglossum* & *Rhipidopteris*. *Phytomorphology* 7: 275-292.
- THIERS, B. 2025. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponible en <http://sweetgum.nybg.org/ih>. [Acceso: 15 abril 2025].
- TRYON, A. F. & B. LUGARDON. 1991. *Spores of the Pteridophyta. Surface, wall structure, and evolution based on electron microscope studies*. Springer-Verlag, Nueva York.
- VASCO, A. 2011. Taxonomic revision of *Elaphoglossum* subsection *Muscosa* (Dryopteridaceae). *Blumea* 56: 165-202. <https://doi.org/10.3767/000651911X592722>
- XIE C, C. ZHANG, X. LIU & Y. ZHOU. 2025. The cellular basis of meristem development in fern gametophytes. *Biochem. Soc. Trans.* 53: 327-336.
<https://doi.org/10.1042/BST20240728>
- ZUO, Z.-Y., G. ROUHAN, S.-Y. DONG, H.-M. LIU, ... & J.-M. LU. 2025. A revised classification of Dryopteridaceae based on plastome phylogenomics and morphological evidence, with the description of a new genus, *Pseudarachniodes*. *Plant Divers.* 47: 34-52. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2024.07.010>
- ZHANG, K. M., B. D. LIU, Y. M. FANG, L. SHI & S. J. TANG. 2011. Studies on the gametophytes of eight Chinese species of *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *Am. Fern J.* 101: 12-24.
<https://doi.org/10.1640/0002-8444-101.1.12>