



# ESTUDIO PALINOLÓGICO DE LAS LICOFITAS (LYCOPODIOPSIDA) DE LAS SIERRAS PAMPEANAS CENTRALES DE ARGENTINA

## PALYNOLOGICAL STUDY OF THE LYCOPHYTES (LYCOPODIOPSIDA) FROM THE SIERRAS PAMPEANAS CENTRALES OF ARGENTINA

C. Cecilia Macluf<sup>1\*</sup>, Marcelo D. Arana<sup>2,3</sup>, Gabriela E. Giudice<sup>1</sup> &  
M. Luján Luna<sup>1</sup>

### SUMMARY

1. Laboratorio de Anatomía Comparada, Conservación y Propagación de Embriofitas “Dr. Elías R. de la Sota” (LACPE), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina

2. Instituto Criptogámico, Área Botánica, Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina

3. Grupo GIVE, Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Instituto ICBIA (UNRC-CONICET), Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Córdoba, Argentina

\*ccmacluf@fncnym.unlp.edu.ar

### Citar este artículo

MACLUF, C. C., M. D. ARANA, G. E. GIUDICE & M. L. LUNA. 2024. Estudio palinológico de las Licofitas (Lycopodiopsida) de las Sierras Pampeanas centrales de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 311-320.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v59.n3.44725>

Recibido: 14 Abr 2024

Aceptado: 5 Jun 2024

Publicado en línea: 30 Sep 2024

Publicado impreso: 30 Sep 2024

Editor: Gonzalo J. Márquez

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

**Background and aims:** The Sierras Pampeanas Centrales of Argentina constitute the fourth centre of diversity of lycophytes and ferns in the Cono Sur, where representatives of four families of lycophytes live: Huperziaceae, Lycopodiaceae, Isoetaceae and Selaginellaceae. The aim of this work is to provide data of the morphology of their spores observed with optical and scanning electron microscopes, as a contribution to the taxonomy and conservation.

**M&M:** The materials were analysed without prior chemical treatment and photographic records were obtained with both observation equipments.

**Results:** The morphological diagnostic features of the spores are presented. The Huperziaceae and Lycopodiaceae are isosporous with trilete spores. Huperziaceae presents foveolated or fossulated spores, while Lycopodiaceae spores are reticulate, scabrate and baculate. In *Isoetes hieronymi* (heterosporate), the microspores are monolete with echinate ornamentation, while the megaspores are trilete, with reticulate ornamentation. The Selaginellaceae, all heterosporate, produce trilete microspores and megaspores, both with varied ornamentation.

**Conclusions:** Spore characteristics provide relevant information for regional floristic studies as well as for taxonomic assignments, both of extant flora and fossil records. Also, for studies of the composition of soil spore banks as a tool for the conservation of local floristic biodiversity.

### KEY WORDS

Argentina, lycophytes, morphology, spores, systematics.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** Las Sierras Pampeanas Centrales de Argentina constituyen el cuarto centro de diversidad de licofitas y helechos del Cono Sur, donde habitan representantes de cuatro familias de Licofitas: Huperziaceae, Lycopodiaceae, Isoetaceae y Selaginellaceae. El objetivo de este trabajo es aportar datos sobre la morfología de las esporas observadas con microscopios óptico y electrónico de barrido como contribución a la taxonomía y conservación.

**M&M:** El material fue analizado sin tratamiento químico previo y se obtuvieron registros fotográficos con ambos equipos de observación.

**Resultados:** Se presentan las características diagnósticas de la morfología de las esporas. Las Huperziaceae y Lycopodiaceae son isosporadas con esporas triletes. Huperziaceae presenta esporas foveoladas o fosuladas, mientras que en las Lycopodiaceae las esporas son reticuladas, escabradas y baculadas. En *Isoetes hieronymi* (heterosporada), las microsporas son monoletes con ornamentación equinada, en tanto que las megasporas son triletes, con ornamentación reticulada. Las Selaginellaceae, todas heterosporadas, producen microsporas y megasporas triletes, ambas con ornamentación variada.

**Conclusiones:** Las características de las esporas aportan información relevante para estudios florísticos regionales así como para asignaciones taxonómicas, tanto de la flora actual como de registros fósiles. También, para estudios de la composición de los bancos de esporas del suelo como herramienta para la conservación de la biodiversidad florística local.

### PALABRAS CLAVE

Argentina, esporas, licofitas, morfología, sistemática.

## INTRODUCCIÓN

En la actualidad las licofitas son las plantas vasculares más antiguas y fueron el principal componente de la vegetación del Paleozoico Tardío (Wikstrom & Kenrick, 2001). En el presente existen unas 1.200 especies de licofitas, que pertenecen a tres linajes diferentes (Lycopodiales, Isoëtales y Selaginellales), los que habrían divergido durante el Paleozoico (PPG I, 2016). Entre ellas, las especies de *Phlegmariurus* Holub, *Lycopodiella* Holub, *Palhinhaea* Vasc. & Franco y *Lycopodium* L., se encuentran comúnmente en los bosques del hemisferio sur. El género *Selaginella* Pal. Beauv. es más diverso en los trópicos, donde muchas especies crecen como epífitas, mientras que *Isoetes* L. es un relicto del linaje que incluye especies gigantes del Carbonífero (Bateman *et al.*, 1992). Las Sierras Centrales de Argentina, la entidad orográfica más oriental de las Sierras Pampeanas, es un área de integración de elementos bióticos con distribuciones e historias biogeográficas variadas (Arana *et al.*, 2013, 2021; Martínez *et al.*, 2017). Constituyen el cuarto centro de diversidad de licofitas y helechos del Cono Sur de América del Sur, donde habitan representantes de las cuatro familias de Licofitas: Huperziaceae Rothm., Lycopodiaceae P. Beauv. ex Mirb. (ambas pertenecientes a Lycopodiales); Isoetaceae Rchb. (Isoëtales) y Sellaginellaceae Willk. (Selaginellales) (Arana *et al.*, 2004; Arana & Bianco, 2011). Particularmente para las licofitas, las Sierras Centrales de Argentina constituyen el extremo austral de un componente biótico ancestral, estando estrechamente vinculadas con las Sierras Subandinas y Andes del Norte (Arana *et al.*, 2011).

Este trabajo comprende el estudio palinológico de las especies de licofitas que crecen en los sistemas serranos pampeanos del centro de Argentina: *Phlegmariurus saururus* (Lam.) B. Øllg., *Lycopodium clavatum* L., subsp. *clavatum*, *Diphasiastrum thyoides* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Holub, *Isoetes hieronymi* U. Weber, *Selaginella microphylla* (Kunth) Spring, *Bryodesma peruvianum* (Milde) Sojak y *Bryodesma sellowii* (Hieron.) Sojak.

En estudios previos sobre licofitas de Argentina se abordan aspectos taxonómicos y morfo-anatómicos, siendo escasos los trabajos palinológicos. Morbelli (1977) y Morbelli *et al.* (2001) estudiaron la esporodermis de megasporas y

microsporas de ocho especies de *Selaginella* (sensu lato) que crecen en Argentina. Posteriormente, di Pasquo *et al.* (2016) describieron las esporas de *B. sellowii* (como *Selaginella sellowii*). Por su parte, Macluf (2012) y Macluf *et al.* (2006) analizaron las megasporas y microsporas de *Isoetes* en el cono sur de América del Sur. Con respecto a las Lycopodiaceae, Rolleri (1971) estudió las especies de *Lycopodium* (sensu lato) del noroeste de Argentina, con una breve descripción de las esporas, y Ramos Giacosa *et al.* (2016) estudiaron la morfología y ultraestructura de la pared de esporas de distintos taxones del noroeste de Argentina. Tryon & Lugardon (1991) analizaron especies pertenecientes a cuatro géneros de licofitas con microscopio electrónico de barrido y de transmisión, y finalmente Rincón *et al.* (2014) analizaron las esporas de representantes de ocho géneros que crecen en Colombia.

El objetivo de este trabajo es aportar datos sobre la morfología de las esporas de las especies de licofitas que crecen en las Sierras Pampeanas centrales de Argentina, observadas con microscopios óptico y electrónico de barrido, como contribución a la taxonomía de los linajes a los que pertenecen estas especies, dada la escasez de información sobre la morfología y ultraestructura de las esporas de licofitas en general, la cual es esencial para respaldar las relaciones taxonómicas y sistemáticas en el grupo (Zhang & Zhou, 2022; Zhou & Zhang, 2023). La información surgida de este estudio aportará también a la identificación de las esporas contenidas en los bancos del suelo, los cuales constituyen reservorios de la biodiversidad de un lugar (Dyer & Lindsay, 1992).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones se basaron en materiales frescos y de herbario. Los herbarios consultados fueron CORD, LIL, LP, RCVC y SI (Thiers, 2024). Para el estudio con microscopio óptico (MO) y microscopio electrónico de barrido (MEB), el material fue analizado sin tratamiento químico previo y se obtuvieron registros fotográficos con ambos medios de observación.

Para su observación al MEB las esporas fueron montadas sobre cinta bifaz en porta-especímenes de bronce y posteriormente metalizadas con oro.

Se examinaron con un microscopio FEI Quanta 200 model del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido y Microanálisis del LIMF, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional de La Plata. Para su observación al MO, las esporas fueron montadas en portaobjetos con gelatina glicerina. Se estudiaron y fotografiaron con un microscopio Nikon E200.

Las medidas y otros caracteres de las esporas analizadas se obtuvieron con el programa Image J versión IJ 1.46r (Ferreira & Rasband, 2012). Las dimensiones fueron estimadas en 25 esporas por espécimen y los valores máximos y mínimos fueron expresados en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ). Para la descripción de la ornamentación se utilizaron los términos propuestos por Lellinger (2002) y Tryon & Lugardon (1991).

#### Material estudiado

Isoetaceae: *Isoetes hieronymi* U. Weber. ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. San Alberto, RP 34, entrada al Parque Nacional Quebrada del Condorito, Marquez *et al.*, 233 (LP). Lycopodiaceae: *Diphasiastrum thyoides* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Holub. ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. San Alberto: Pampa de Achala, alrededores del colegio Liqueño, Altamirano *s.n.* (CORD 685). *Lycopodium clavatum* L. ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. Calamuchita: Sierra de Comechingones, Quebrada del Rayo, pastizal, Bianco & Cantero 5164 (RCVC, RIOC). Huperziaceae: *Phlegmariurus saururus* (Lam.) B. Øllg. ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. San Alberto: Pampa de Achala, pastizal, Arana *s.n.* (RCVC 3707). Selaginellaceae: *Bryodesma peruvianum* (Milde) Sojak. ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. San Alberto. Los Gigantes, von Müller *s.n.* (RCVC 345). *Bryodesma sellowii* (Hieron.) Sojak. ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. Calamuchita: Zona Embalse Río Tercero, Bocco *s.n.* (RCVC 936). *Selaginella microphylla* (Kunth) Spring. ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. Río Cuarto: Las Albahacas, Sierra de Comechingones, Arana & Oggero *s.n.* (RCVC).

## RESULTADOS

A continuación, se presentan las características de la morfología de las esporas como forma, diámetro, características de la lesura y ornamentación de la esporodermis.

Las esporas de las Lycopodiales (Huperziaceae y Lycopodiaceae) son triletes, de forma subglobosa con la cara distal hemisférica, y a veces con ángulos marcados de contorno triangular.

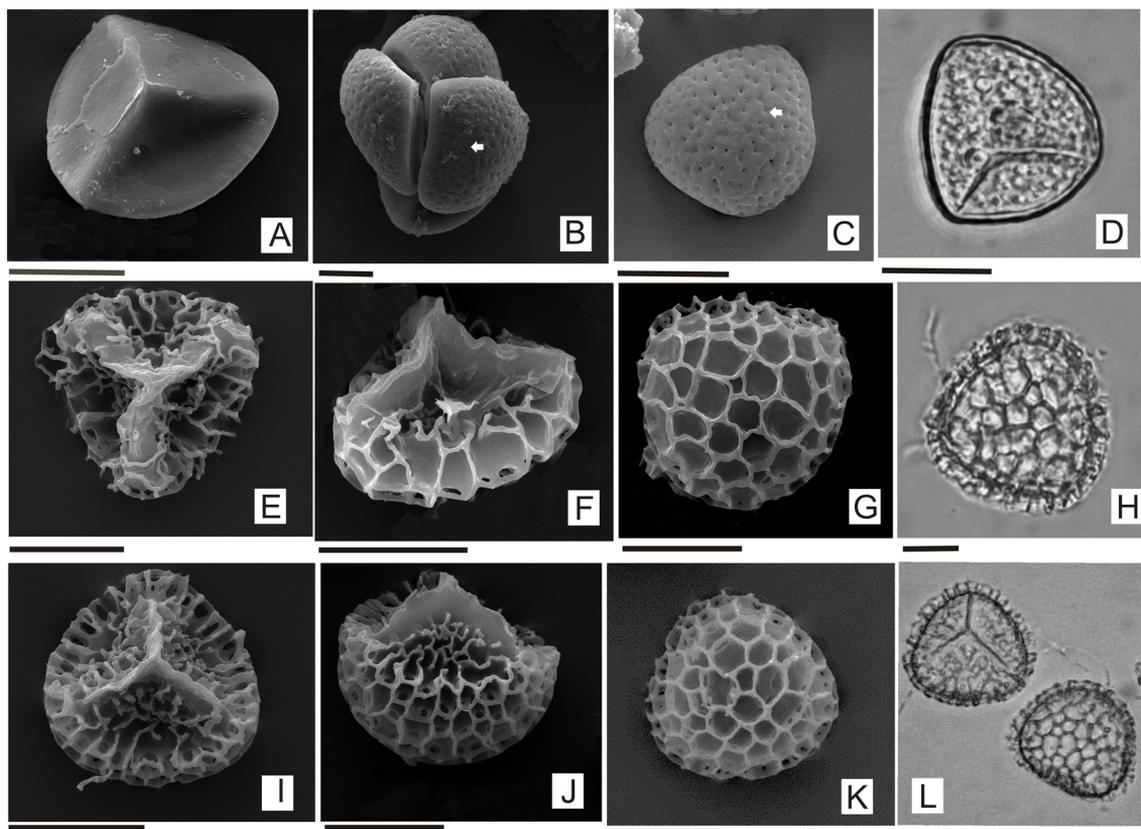
#### Huperziaceae

*Phlegmariurus saururus* (Fig. 1 A-D): Es una licofita homosporada. Las esporas en vista polar son subtriangulares a subglobosas, de ángulos redondeados. En vista ecuatorial la cara distal es hemisférica y la proximal plano-convexa. El diámetro ecuatorial varía entre 20-50  $\mu\text{m}$ . La ornamentación es diferencial, la cara distal es fosulada a foveolada con una ornamentación de base representada por equínulas y la cara proximal es levigada. La transición de la ornamentación entre ambas caras es evidente en vista ecuatorial. La lesura es lisa en toda su superficie y los radios se extienden aproximadamente hasta el ecuador. La longitud es de 23  $\mu\text{m}$  y el ancho 2,6  $\mu\text{m}$ .

#### Lycopodiaceae

*Lycopodium clavatum* subsp. *clavatum* (Fig. 1 E-H): Es una licofita homosporada. Las esporas en vista polar son subtriangulares a globosas, de ángulos redondeados. En vista ecuatorial la cara distal es hemisférica y la proximal convexa. El diámetro ecuatorial varía entre 30-50  $\mu\text{m}$ . La ornamentación es reticulada en toda la superficie, los muros del retículo están constituidos por cordones que se anastomosan entre sí dando lugar a una estructura abierta. Tienen 0,5-0,6  $\mu\text{m}$  de ancho y delimitan lóculos homogéneos de 3-6  $\mu\text{m}$  de diámetro. Se observan además báculas en las áreas de contacto de la cara proximal. La lesura, de margen contorneado y con radios que no se extienden hasta el ecuador, presenta rúgulas cortas, apenas marcadas en su superficie. Tiene una longitud de 10-13  $\mu\text{m}$  y un ancho de 1-1,2  $\mu\text{m}$ .

*Diphasiastrum thyoides* (Fig. 1 I-L): Es una licofita homosporada. Las esporas en vista polar son subtriangulares, en vista ecuatorial la cara distal es hemisférica y la proximal convexa. El diámetro ecuatorial varía entre 28-32  $\mu\text{m}$ . La ornamentación es reticulada en toda la superficie, los muros del retículo están constituidos por cordones que se anastomosan entre sí dando lugar a una estructura abierta. Los muros tienen 0.7-1  $\mu\text{m}$  de ancho, y delimitan lóculos heterogéneos principalmente en la cara distal. La lesura, delgada-crestada, ondulada, y con radios que se extienden hasta el ecuador. Tiene una longitud de 15-17  $\mu\text{m}$  y un ancho de 3-5  $\mu\text{m}$ . Es una lesura



**Fig. 1.** A-D: *Phlegmariurus saururus*. A-C: esporas vistas al MEB. A: Vista polar proximal. B: Tétrade. C: Vista polar distal. D: Vista polar proximal al MO. E-H: *Diphasiastrum thyooides*. E-G: esporas vistas al MEB. E: Vista polar proximal. F: Vista ecuatorial. G: Vista polar distal. H: Vista polar distal al MO. I-L: *Lycopodium clavatum* ssp. *clavatum*. I-K: esporas vistas al MEB. I: Vista polar proximal. J: Vista ecuatorial. K: Vista polar distal. L: Vistas proximal y distal al MO. Escalas= A-L: 20 µm.

crasimarginada, con una estructura maciza claramente proyectada sobre la superficie.

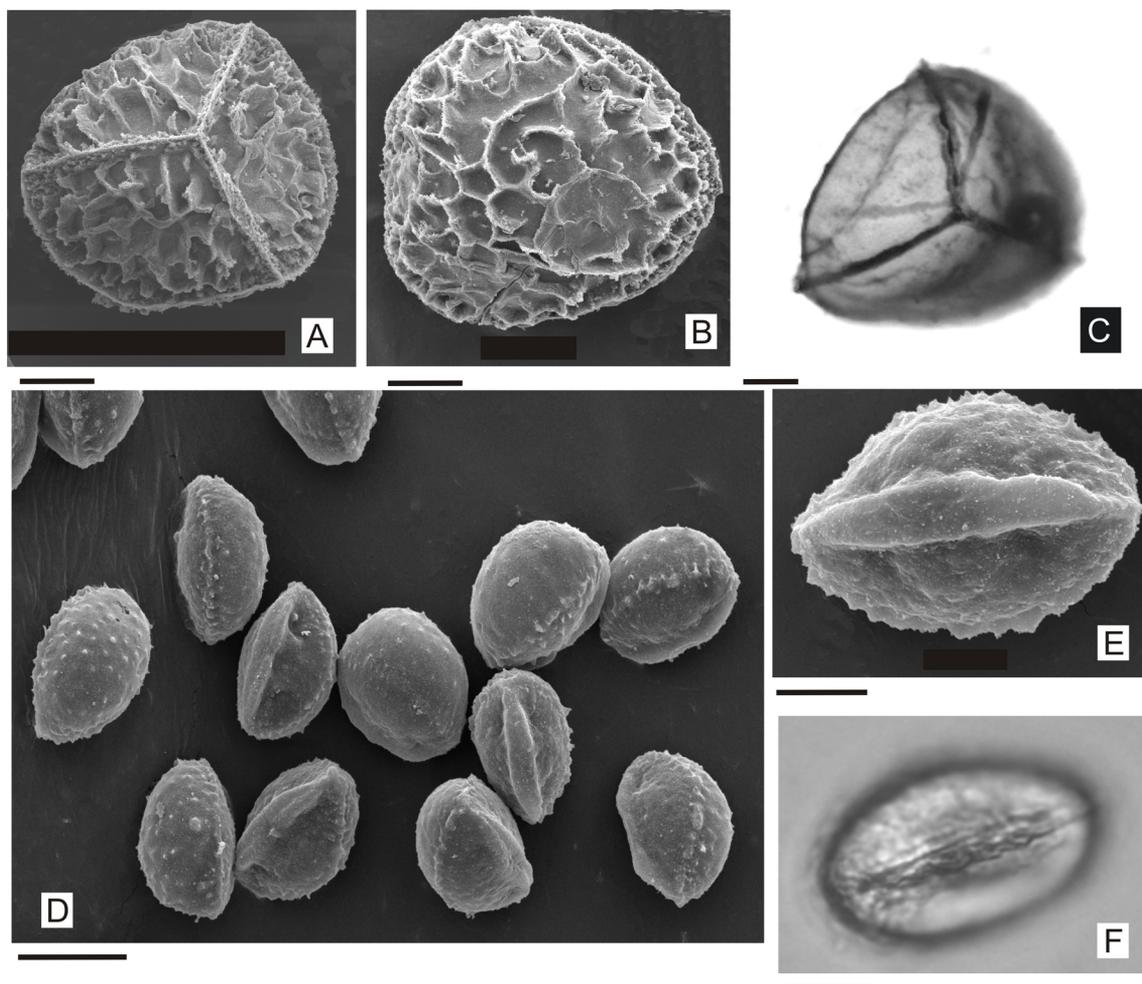
#### *Isoetaceae*

Licofitas heterosporadas, producen microsporas monoletes, elípticas a esferoidales, con una ornamentación levigada, equinada, tuberculada, crestada, verrucosa o rugulada; las megasporas son triletas, tetraédrica-globosas, triangulares o subtriangulares, con escultura levigada, rugulada, reticulada, tuberculada, verrucosa o baculada.

*Isoetes hieronymi* (Fig. 2 A-F): Las microsporas son elípticas en vista polar. En vista ecuatorial, biconvexas, con una expansión supra-lesural bien desarrollada de 5.5 µm de altura. El diámetro ecuatorial varía entre 34 µm de longitud y 24 µm de ancho. La lesura,

recta, de 26 µm de longitud y de 4-5 µm de ancho. La expansión perpendicular a la lesura (“swelling”) es evidente. La ornamentación es equinada en toda la superficie incluyendo la lesura. En la cara proximal presenta procesos en menor número y de menor altura. En toda la superficie distal se observan además de las espinas, procesos de forma variada tales como perforaciones, gránulos, verrugas y báculos de menor altura conformando la ornamentación de base. Una proyección ecuatorial es evidente con la misma ornamentación que el resto.

Las megasporas son subtriangulares a globosas en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Diámetro ecuatorial entre 360 a 410 µm. La lesura es delgada, recta y sus paredes están ornamentadas con equinulas. Ocupa el radio total



**Fig. 2.** *Isoetes hieronymi*. **A-C:** Megasporas. A: Vista polar proximal al MEB. B: Vista polar distal al MEB. C: Vista polar proximal al MO. **D-F:** Microsporas, D: diversas vistas de microsporas al MEB, E: Vista polar proximal al MEB. F: Vista polar proximal al MO. Escalas= A-C: 100  $\mu\text{m}$ ; D: 20  $\mu\text{m}$ ; E-F: 10  $\mu\text{m}$ .

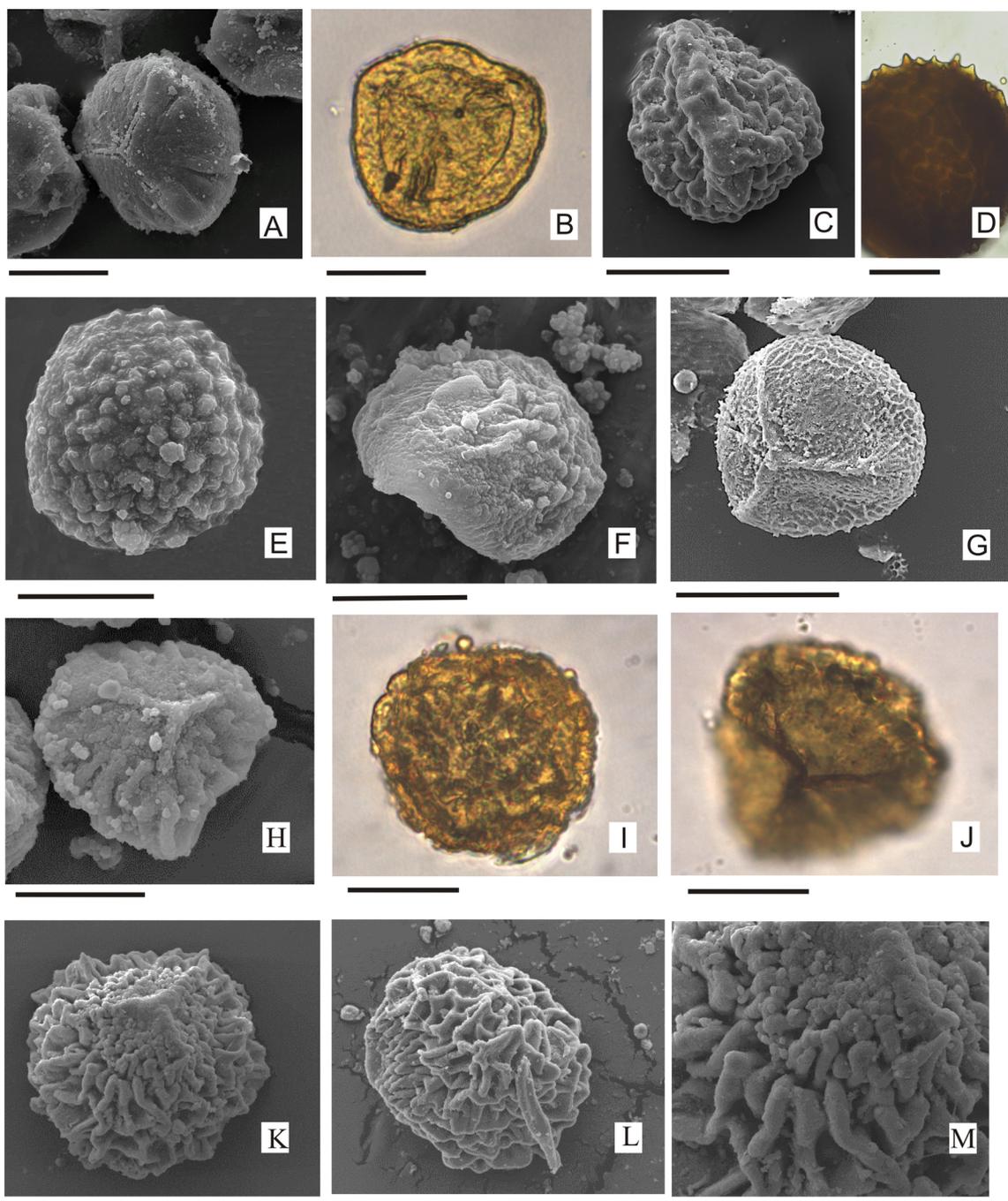
de la espora y se une a la “zona” ecuatorial. Tiene una longitud de 210  $\mu\text{m}$  y 28.4  $\mu\text{m}$  de ancho. La ornamentación es reticulada, heterobrochada, en toda la superficie de la espora, con lúmenes irregulares y muros altos con equínulas en los márgenes. La ornamentación de base de los lúmenes está constituida por una malla de cordones densamente distribuidos y anastomosados. En la cara distal, los muros son más altos en los brocha centrales y de menor altura hacia el ecuador. La “zona” ecuatorial de 27  $\mu\text{m}$  de ancho está enmascarada por la ornamentación. La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta equínulas en su superficie. En la superficie ecuatorial, la

ornamentación de base está representada por cordones anastomosados que forman una malla densamente apretada.

#### *Selaginellaceae*

Licofitas heterosporadas, producen microsporas triletas, tetraédrico-globosas, con una ornamentación rugulada, baculada o estriada, y megasporas triletas, tetraédrico-globosas, con escultura reticulada, baculada, verrucosa, granulada o escabrada.

*Bryodesma sellowii* (Fig. 3 A-D): Las microsporas son subtriangulares a esferoidales en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica



**Fig. 3. A-D: *Bryodesma sellowii*.** A: Vista polar proximal de megasporas al MEB. B: Vista polar proximal de megaspora al MO. C: Vista polar proximal de microspora al MEB. D: Vista de superficie distal de microspora al MO. **E-G: *Selaginella microphylla*.** E: Vista polar distal de microspora al MEB. F: Vista ecuatorial de microspora al MEB. G: Vista polar proximal de megaspora al MEB. **H-M: *Bryodesma peruvianum*.** H: Vista polar proximal de microspora al MEB. I-J: vistas de microsporas al MO. I: Vista polar distal. J: Vista polar proximal. K-M. Megasporas al MEB. K: Vista polar proximal. L: Vista ecuatorial. M: Detalle de ornamentación proximal. Escalas= A-F: 20 µm; G: 200 µm; H-J: 30 µm. K-L: 100 µm; M: 50 µm.

en vista ecuatorial. Diámetro ecuatorial de 38-50  $\mu\text{m}$  de. La lesura es recta y sus radios llegan hasta el ecuador. Tiene una longitud de 18-23  $\mu\text{m}$  y un ancho de 2-3  $\mu\text{m}$ . En las áreas de contacto se observan pliegues de margen romo, de disposición radial que conforman la ornamentación principal y microgránulos como ornamentación de base. En la cara distal la ornamentación está representada por microgránulos en toda la superficie. En algunos casos se pudo observar una zona o engrosamiento ecuatorial muy delgado.

Las megasporas son subtriangulares en vista polar. La cara proximal es plano-convexa y la distal hemisférica. Diámetro ecuatorial de 250-300 $\mu\text{m}$ . La lesura se observa maciza, redondeada en sección, con una longitud de 150-170  $\mu\text{m}$  y un ancho de 45-60  $\mu\text{m}$ . La ornamentación en toda la superficie está representada por rúgulas cortas, bien marcadas y la presencia de perforaciones como ornamentación de base. En el ecuador se observa el desarrollo de una expansión de 38-53  $\mu\text{m}$  de ancho.

*Bryodesma peruvianum* (Fig. 3 H-M): Las microsporas son subtriangulares a esferoidales en vista polar. La cara proximal es plano-convexa y la distal hemisférica, en vista ecuatorial. Diámetro ecuatorial entre 47-50  $\mu\text{m}$ . La lesura es maciza, sinuosa, roma en sección, sus radios son cortos, de 11-13  $\mu\text{m}$  de longitud y 1-2  $\mu\text{m}$  de ancho. La ornamentación está representada por pliegues en toda la superficie, con gránulos como ornamentación de base. En las áreas de contacto de la cara proximal los pliegues se disponen radialmente mientras que en la cara distal su distribución es desordenada.

Las megasporas son globosas en vista polar y biconvexa en vista ecuatorial. Diámetro ecuatorial entre 160 a 510  $\mu\text{m}$ . La lesura es maciza, sus radios son cortos y no llegan hasta el ecuador, presenta una ornamentación verrucosa con perforaciones como ornamentación de base. Tiene una longitud de 70  $\mu\text{m}$  a 110  $\mu\text{m}$  y 15-22  $\mu\text{m}$  ancho. La cara distal de la espora presenta una ornamentación reticulada, homobrochada, con lúmenes homogéneos, de 14-22  $\mu\text{m}$  de diámetro, con muros gruesos, de 6-14  $\mu\text{m}$  de ancho y con un microretículo como ornamentación de base. Las áreas de contacto de la cara proximal presentan una red tridimensional de cordones anastomosados que se disponen apretadamente. En el resto de la superficie proximal cercana al ecuador, los cordones están dispuestos radialmente.

*Selaginella microphylla* (Fig. 3 E-G): Las microsporas son subtriangulares a esferoidales en vista polar. La cara proximal es plano-convexa y la distal hemisférica en vista ecuatorial. Diámetro ecuatorial de 27-49  $\mu\text{m}$ . La lesura se observa sinuosa y sus radios cortos no llegan al plano ecuatorial, con una longitud de 5-7  $\mu\text{m}$ . En las áreas de contacto se observan verrugas en escasa cantidad. En la cara distal las verrugas están densamente distribuidas con escasa separación entre ellas y se observan gránulos como ornamentación de base. En el ecuador, la presencia de una expansión levigada de 7-9  $\mu\text{m}$  de ancho, desplazada hacia la cara proximal, es evidente.

Las megasporas son subtriangulares a globosas en vista polar. La cara proximal es plano-convexa y la distal hemisférica en vista ecuatorial. De 170-270  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial. La lesura es delgada, de radios cortos y rectos, con gránulos en la superficie, de 112-170  $\mu\text{m}$  de longitud y 12-16  $\mu\text{m}$  de ancho. La ornamentación es reticulada en toda la superficie de la espora, con muros romos en sección y que delimitan lúmenes heterogéneos. En la cara proximal algunos muros se observan incompletos. En el ecuador los muros tienen una marcada disposición radial. Como ornamentación de base, se observan equínulas producto de la fusión de algunos de los cordones que están dispuestos formando una malla abierta a la superficie.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En los taxones de licofitas homosporadas estudiados se han podido establecer básicamente dos patrones de ornamentación, foveolado en Huperziaceae y reticulado en Lycopodiaceae, características que permiten diferenciar los taxones a nivel de familia, lo que apoya lo propuesto por Zhang & Zhou (2022) en cuanto a su relevancia para resolver cuestiones taxonómicas y sistemáticas en el grupo.

Con respecto a las especies de Selaginellaceae, se ha demostrado que las características de las esporas son muy importantes taxonómicamente, incorporándose las características de las mismas en las últimas clasificaciones de la familia (Zhou & Zhang, 2015, 2023; Weststrand & Korall, 2016a, b). Particularmente para las

especies provenientes del área de estudio, las microsporas aportan los caracteres diagnósticos más importantes, debido a que presentan características más estables independientemente del grado de desarrollo. Esto no sucede con las megasporas, por lo que se consideran como una herramienta adicional para una identificación más acertada a nivel de especie, si bien la ornamentación reticulada de estas esporas es un carácter homoplásico que evolucionó al menos tres veces en los diferentes linajes de la familia (Zhou & Zhang, 2023). Coincidimos además con Morbelli (1977), con respecto a la existencia de caracteres comunes entre las megasporas y las microsporas de Selaginellaceae, como son las características de la lesura y la ornamentación diferencial, bien definida y marcada en la cara distal y apenas marcada en la cara proximal. Esta particularidad demostraría una probable relación entre las esporas de las Selaginellaceae y las Lycopodiaceae. Asimismo, en las Isoetaceae las microsporas pueden utilizarse como herramienta fundamental en la determinación de los taxones (Macluf *et al.*, 2006), mientras que las megasporas pueden aportar como ya se mencionó para otros casos, información adicional para su ajuste.

Las características morfológicas de las esporas analizadas también aportan información relevante para estudios florísticos regionales y para las diferentes asignaciones taxonómicas, tanto de la flora actual como de registros fósiles. Existe además evidencia de que los suelos pueden constituir reservorios de esporas viables de helechos y licofitas (Dyer & Lindsay, 1992; Rana, 2003; Ramírez Trejo *et al.*, 2004; Berrueta *et al.*, 2021), de modo que los estudios palinológicos permiten conocer la biodiversidad contenida en los mismos y aportar a su conservación (Paul *et al.*, 2014).

Finalmente, resultaría interesante incorporar estudios con microscopía electrónica de transmisión (MET) para analizar la ultraestructura de la esporodermis, lo que permitirá conocer su origen y desarrollo, así como también comparar con registros fósiles para establecer las afinidades botánicas. Estudios como los de Morbelli *et al.* (2001) y Ramos Giacosa *et al.* (2016) incluyen estudios con MET pero solo para algunas especies de Selaginellaceae y Lycopodiaceae que crecen en Argentina.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

CCM: obtención y análisis de imágenes de esporas, redacción del manuscrito. MA: colección del material en el campo y consulta a herbario, redacción del manuscrito. GG: obtención de imágenes de esporas, preparación de las figuras, redacción del manuscrito. MLL: obtención de material y de imágenes de esporas, redacción del manuscrito. Todos los autores revisaron y editaron el manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Subsidios: Proyectos UNLP N850 (GG) y N950 (CCM). Proyecto PPI UNRC083/2020 (MA). PICT 02227 (MLL).

## BIBLIOGRAFÍA

- ARANA, M. D., M. PONCE & N. VISCHI. 2004. Sinopsis de los helechos y grupos relacionados (Pteridophyta) de la provincia de Córdoba, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39: 89-114.
- ARANA, M. D. & C. A. BIANCO. 2011. Helechos y licofitas del centro de la Argentina. Editorial UNRC, Río Cuarto. [https://www.unrc.edu.ar/unrc/digital/Helechos\\_y\\_Licofitas\\_del\\_centro\\_de\\_la\\_Argentina.pdf](https://www.unrc.edu.ar/unrc/digital/Helechos_y_Licofitas_del_centro_de_la_Argentina.pdf)
- ARANA, M. D., J. J. MORRONE, M. PONCE & A. J. OGGERO. 2011. Licofitas (Equisetopsida: Lycopodiidae) de las sierras centrales de Argentina: un enfoque Panbiogeográfico. *Gayana Bot.* 68: 14- 21.
- ARANA, M. D., J. J. MORRONE, M. M. PONCE & A. J. OGGERO. 2013. Patrones biogeográficos de los helechos de las sierras de Córdoba (Argentina) y sus implicancias en la conservación. *Gayana Bot.* 70: 357-376. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432013000200013>
- ARANA, M. D., E. NATALE, A. OGGERO, N. FERRETI, ... & J. J. MORRONE. 2021. Esquema biogeográfico de la República Argentina. *Opera lilloana* 56: 1-240.
- BATEMAN, R. M., W. A. DIMICHELE & D. A. WILLARD. 1992. Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent Lycopoids from the Carboniferous of Euramerica: An essay on paleobotanical phylogenetics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 500-559.

- BERRUETA, P. C., M. L. LUNA, G. E. GIUDICE & M. M. PONCE. 2021. Secrets beneath the soil: recovery of fern spores as a strategy of biodiversity conservation in Punta Lara Nature Reserve (PLNR), Argentina. *Rodriguésia* 72: e00512019.
- DI PASQUO, M., E. RODRÍGUEZ, N. NUÑEZ OTAÑO, N. MUÑOZ & L. SILVESTRI. 2016. Esporas de helechos (monilofitas) y licofitas presentes en el Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 51: 1-32.
- DYER, A. F. & S. LINDSAY. 1992. Soil spore banks of temperate ferns. *Amer. Fern J.* 82: 89-123.
- FERREIRA, T. & W. S. RASBAND. 2012. ImageJ User Guide. Version IJ 1.46r. Disponible en: <https://imagej.net/ij/docs/guide/>
- IBARS, A. M. & E. ESTRELLES. 2012. Recent developments in *Ex Situ* and *In Situ* conservation of ferns. *Fern Gaz.* 19: 67-86.
- LELLINGER, D. B. 2002. A modern Multilingual Glossary for taxonomic Pteridology. *Pteridologia* 3: 1-263.
- MACLUF, C. C., M. A. MORBELLI & G. E. GIUDICE. 2006. Microspore Morphology of *Isoetes* (Lycophyta) species from Southern South America. *Bot. Rev.* 72: 121-134.
- MACLUF, C. C., M. A. MORBELLI & G. E. GIUDICE. 2006. Microspore Morphology of *Isoetes* species (Lycophyta) from Southern South America. Part II. TEM analysis of some selected types. *Bot. Rev.* 72: 135-152.
- MACLUF, C. C. 2012. *Análisis morfológico, palinológico y sistemático de las Isoëtales (Lycophyta) en el Cono Sur de América Meridional*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- MARTÍNEZ, G., M. D. ARANA, A. J. OGGERO & E. S. NATALE. 2017. Biogeographical relationships and new regionalization of high-altitude grasslands and woodlands of the central Pampean ranges (Argentina), based on vascular plants and vertebrates. *Austral. Syst. Bot.* 29: 473-488. <http://dx.doi.org/10.1071/SB16046>
- MORBELLI, M. A. 1977. Esporas de las especies argentinas de *Selaginella* (Selaginellaceae-Pteridophyta). Obra del Centenario del Museo de La Plata Tomo III: 121-150.
- MORBELLI, M. A., J. R. ROWLEY & D. CLAUGHER. 2001. Spore Wall structure in *Selaginella* (Lycophyta) species growing in Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 36: 315-368.
- PAUL, S., K. DIXON & B. MILLER. 2014. The persistence and germination of fern spores in fire-prone, semi-arid environments. *Austral. J. Bot.* 62: 518-527.
- PPG I (The Pteridophyte Phylogeny Group). 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- RAMÍREZ-TREJO, M. R., B. PÉREZ-GARCÍA & A. OROZCO-SEGOVIA. 2004. Analysis of fern spore banks from the soil of three vegetation types in the central region of Mexico. *Amer. J. Bot.* 91: 682-688.
- RAMOS GIACOSA, J. P., M. A. MORBELLI, G. E. GIUDICE & D. A. GORRER. 2016. Spore morphology and wall ultrastructure of Lycopodiaceae from northwest Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 225: 84-94.
- RANAL, M. A. 2003. Soil spore bank of ferns in a gallery forest of the Ecological Station of Panga, Uberlândia, MG, Brazil. *Amer. Fern J.* 93: 97-116.
- RINCON BARÓN, E. J., C. H. ROLLERI & L. PASSARELLI. 2014. Esporogénesis, esporoderma y ornamentación de esporas maduras en Lycopodiaceae. *Rev. Biol. Trop.* 62:1161-1195.
- ROLLERI, C. H. 1971. *Anatomía y morfología de las especies de Lycopodium (Lycopodiaceae: Pteridophyta) del noroeste de Argentina y sus aplicaciones taxonómicas*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- THIERS, B. 2024. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium [online]. Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> [Acceso: 20 Febrero 2024].
- TRYON, A. F. & B. LUGARDON. 1991. Spores of the Pteridophyta. Surface, Wall structure and diversity based on Electron Microscope Studies. Springer-Verlag, New York.
- WESTSTRAND, S. & P. KORALL. 2016a. Phylogeny of Selaginellaceae: there is value in morphology after all. *Am. J. Bot.* 103: 2136e2159.
- WESTSTRAND, S. & P. KORALL. 2016b. Subgeneric classification of *Selaginella* (Selaginellaceae). *Am. J. Bot.* 103: 2160e2169.
- WIKSTROM, N. & P. KENRICK. 2001. Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsidea): Estimating divergence times from rbcL sequences by use of nonparametric rate smoothing. *Mol. Phylogenet. Evol.* 19: 177-186.
- ZHANG, L. B. & X. M. ZHOU. 2022. A new classification of Lycopodiales based on molecular phylogenetics,

- morphology, and spore ornamentation. *Indian Fern J.* 38: 125e136.
- ZHOU, X. M. & L. B. ZHANG. 2015. A classification of *Selaginella* (Selaginellaceae) based on molecular (chloroplast and nuclear), macromorphological, and spore features. *Taxon* 64: 1117e1140. <https://doi.org/10.12705/646.2>
- ZHOU, X. M. & L. B. ZHANG. 2023. Phylogeny, character evolution, and classification of Selaginellaceae (lycophytes). *Plant Divers.* 45: 630e684.