

MORFOLOGÍA DE LAS ESPORAS, DESARROLLO GAMETOFÍTICO Y CONSERVACIÓN DE *THELYPTERIS ABBIATTII* Y *T. HISPIDULA* (THELYPTERIDACEAE) DE LA RESERVA NATURAL PUNTA LARA, BUENOS AIRES

JUAN PABLO RAMOS GIACOSA^{1,3}, GABRIELA E. GIUDICE², LAURA PIPO² y
MARÍA LUJÁN LUNA^{2,4}

Summary: Spore morphology, gametophyte development and conservation of *Thelypteris abbiattii* and *T. hispidula* (Thelypteridaceae) in Punta Lara Natural Reserve, Buenos Aires. The morphology of the spores and the gametophyte development of *Thelypteris abbiattii* and *T. hispidula* from Punta Lara Natural Reserve (Buenos Aires, Argentina) were studied. Spores are monolete, folded, the folds have an equinated margin and a supralesural fold is also observed. The spore germination was conducted in Dyer medium and occurred between 7-12 days. In both species the germination is *Vittaria* type and the gametophyte development is *Aspidium* type. Adult gametophytes were observed after 50 days, are typical cordate and bisexual. Depending on the species, sporophyte formation occurs between 90 to 130 days. There were differences between the species analyzed in the time of appearance of the hairs of the gametophyte and pubescence of first leaves of the sporophyte. The results contribute to the systematic of these ferns and to conservation studies that develop in Argentina.

Key words: *Thelypteris*, conservation, spores, gametophyte.

Resumen: Se estudiaron la morfología de las esporas y el desarrollo de los gametofitos de *Thelypteris abbiattii* y *Thelypteris hispidula* de material proveniente de la Reserva Natural Punta Lara (Buenos Aires, Argentina). Las esporas son monoletes, plegadas, con pliegues de margen equinado y con pliegue supralesural. La germinación de las esporas se realizó en medio de Dyer y se produjo entre los 7 a 12 días. En ambas especies la germinación es del tipo *Vittaria* y el desarrollo del gametofito tipo *Aspidium*. Los gametofitos adultos se observaron a partir de los 50 días, poseen forma cordiforme típica y son bisexuales. Dependiendo de las especies, la formación del esporofito se produce entre los 90 a 130 días. Se encontraron diferencias entre las especies analizadas en cuanto al tiempo de aparición de los pelos del gametofito y la pubescencia de las primeras hojas del esporofito. Los resultados encontrados contribuyen a la sistemática del grupo y a los estudios de conservación que se desarrollan en la Argentina.

Palabras clave: *Thelypteris*, conservación, esporas, gametofito.

INTRODUCCIÓN

El género *Thelypteris* Schmidel está conformado por alrededor de 1000 especies de distribución pantropical, aunque algunas especies se pueden

encontrar en áreas templadas (Mickel & Smith, 2004). *Thelypteris s. l.* ha sido subdividido en grupos naturales tratados como géneros, subgéneros y secciones. Mickel & Smith (2004) adoptan la subdivisión de *Thelypteris* con varios subgéneros.

Thelypteris abbiattii C. F. Reed es una especie del subgénero *Goniopteris* (C. Presl) Duek que habita en el Sur de Brasil, Paraguay y Argentina. Por otro lado, *T. hispidula* (Decne.) C. F. Reed es un taxón del subg. *Cyclosorus* (Link) C. V. Morton de distribución pantropical que crece en Asia, África tropical y en América, desde el sudeste de Estados Unidos, México y Antillas hasta Bolivia, Paraguay,

¹ Cátedra de Palinología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/nº, 1900 La Plata, Argentina. E-mail: jpramosgiacosa@hotmail.com

² Cátedra de Morfología Vegetal

³ CONICET

⁴ CIC-BA

Brasil, Uruguay y Argentina (Mickel & Smith, 2004; Ponce, 2007).

Ambas especies poseen su límite de distribución austral en la ribera argentina del Río de La Plata. En esta región se encuentra la Reserva Natural Punta Lara, un área protegida ubicada 12 km al norte de la ciudad de La Plata (34° 47' S - 58° 01' W), la cual está sometida a un fuerte impacto antrópico y un marcado ingreso de plantas exóticas, que conjuntamente con la extracción de plantas con fines ornamentales, ponen en peligro la supervivencia de las poblaciones naturales de helechos (Giudice *et al.*, 2011).

Thelypteris abbiattii crece abundante en los márgenes de arroyos y zonas encharcadas/inundadas de la Reserva, en tanto que *T. hispidula* se encuentra en forma esporádica en ambientes húmedos y sombríos. Según Ponce (1987) esta última, es la especie más común de *Thelypteris* en todo el Norte argentino y crece también en el litoral, en tanto que *T. abbiattii* crece en el NE y litoral.

Una estrategia para la conservación de las especies vegetales constituye la propagación en laboratorio, aclimatación y posterior reinscripción en los ambientes naturales.

En los helechos la propagación por medio de la germinación de esporas permite, por un lado la obtención de plantas para ser reincorporadas a su hábitat y a su vez, el conocimiento de las diferentes etapas del desarrollo del gametofito podría aportar información valiosa en estudios sistemáticos y filogenéticos de este grupo de plantas.

Existen diversos estudios que abarcan el desarrollo de los gametofitos de *Thelypteris* americanos. Atkinson & Stokey (1973) estudian los gametofitos de 16 especies de Jamaica. Reyes Jaramillo & Pérez García (1991) y Pérez García *et al.* (1994) cultivaron especies de México. Pérez García & Mendoza (2004) analizan los gametofitos de 5 especies de Cuba.

Muñiz Díaz de León *et al.* (2008) investigan la morfogénesis de la fase sexual de siete especies de *Thelypteris* subgénero *Cyclosorus*. Entre las especies estudiadas se incluye a *T. hispidula* sobre material colectado en México.

Por otro lado, como antecedentes sobre estudios de esporas se pueden mencionar a Tryon & Tryon (1982) y Tryon & Lugardon (1991) los cuales ilustran con microscopio electrónico de barrido (MEB), las esporas de varias especies

de *Thelypteris*, sin incluir a *T. abbiattii* ni a *T. hispidula*. Estos autores mencionan la importancia de las esporas para la caracterización de los subgéneros y su aporte para la relación entre las especies dentro del género.

A su vez, Ponce (1987) en el marco de la revisión de las Thelypteridaceae que crecen en Argentina, ilustra con MEB las esporas de ambas especies y define a las esporas de *T. abbiattii* como aladas y a las de *T. hispidula* como equinado-crestadas.

El objetivo de este trabajo es estudiar la morfología de las esporas y el desarrollo de los gametofitos de *Thelypteris abbiattii* y *T. hispidula* y de esta manera aportar datos que permitan esclarecer la taxonomía de las Thelypteridaceae y contribuir a la conservación de estos taxones en la Provincia de Buenos Aires, Argentina.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron ejemplares fértiles de *Thelypteris abbiattii* y *T. hispidula* en la Reserva Natural Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Argentina (34° 47' S y 58° 01' O), durante el mes de abril de 2011 y 2012.

Para obtener las esporas se colocaron porciones de frondes fértiles en sobres de papel los que posteriormente fueron expuestos al calor de una lámpara de 40W durante 72 horas con el fin de favorecer la dehiscencia de los esporangios. Una vez obtenidas las esporas, fueron separadas del resto del material utilizando tamices de 44-88 µm de diámetro.

Previo a la siembra, las esporas fueron desinfectadas con hipoclorito de sodio al 10% (v/v) durante 1-3 minutos y luego lavadas tres veces con agua destilada.

Para el cultivo de las esporas se utilizó el medio nutritivo Dyer (1979) sin aporte de sacarosa y solidificado con agar (10 g/L), con el agregado de fungicida (Nistatina).

La siembra se realizó en cápsulas de Petri de 9 cm de diámetro previamente esterilizadas en autoclave (20 min., 1 atmósfera de presión, 120 °C), con medio de cultivo hasta ½ de su volumen. Se realizaron 5 repeticiones por cada especie. Los cultivos se mantuvieron en cámara de cultivo a 22 ± 2°C, humedad relativa ambiente y con fotoperíodo de 12 horas de luz e intensidad luminosa de 15 w/54.

El porcentaje de germinación se calculó de una muestra aleatoria de 50 esporas por cápsula.

La morfología de las esporas fue estudiada con microscopios óptico (MO) y electrónico de barrido (MEB). Para el estudio al MO, las esporas se montaron en gelatina-glicerina. Para su estudio al MEB, el material fue montado sobre las platinas sin tratamiento previo, metalizados con oro y observados con un microscopio JEOL, JSMT-100, perteneciente al servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).

Para las descripciones de las esporas se siguió la terminología propuesta por Puttock & Quinn (1980) y Tryon & Lugardon (1991).

Material representativo estudiado

Thelypteris abbiattii: Prov. Buenos Aires: *Pdo. Ensenada*, Reserva Natural Punta Lara, Arroyo Las Cañas, 6-XII-2006, Ramos Giacosa 11 (LP); *idem*, 15-IV-2011, Ramos Giacosa 201 (LP).

Thelypteris hispidula: Prov. Buenos Aires: *Pdo. Ensenada*, Reserva Natural Punta Lara, 6-XII-2006, Ramos Giacosa 26 (LP), *idem*, 15-IV-2011, Ramos Giacosa 202 (LP).

RESULTADOS

Esporas

En las dos especies estudiadas las esporas son monoletes y elípticas en vista polar. En vista ecuatorial la cara proximal es plana y la cara distal es convexa en *Thelypteris abbiattii* y hemisférica en *T. hispidula*.

Las esporas de *T. abbiattii* (Fig. 1, A-C) poseen un diámetro ecuatorial mayor de 33,6 (35) 36,4 μm y el diámetro polar es 21 (24,1) 28 μm . La lesura es de 16,8 (19,36) 22,4 μm de largo. El perisporio es plegado-alado, con pliegues escasos de 2,8 (3,9) 5,1 μm de altura, los cuales generalmente se encuentran fusionados formando un retículo completo (Fig. 1 B). Los pliegues poseen margen irregularmente equinado y entre ellos se observan escasas perforaciones. Además, las esporas presentan un pliegue supralesural (Fig. 1 A).

Las esporas de *T. hispidula* (Fig. 1, D-F) poseen un diámetro ecuatorial mayor de 35 (39,9) 45 μm y el diámetro polar es 22,4 (25,9) 28 μm . La lesura

es de 28 (32) 36,4 μm de largo. El perisporio es plegado-alado, con pliegues de 1,4 (2,6) 4 μm de altura, parcialmente fusionados, formando un retículo incompleto (Fig. 1, E). Los pliegues poseen margen irregularmente equinado y entre los pliegues se observan rúgulas, algunas espinas y perforaciones. Las esporas presentan pliegue supralesural (Fig. 1 D).

Gametofitos

La germinación en ambas especies se produce entre los 7 a 12 días desde la siembra.

A los 10 días de la siembra germina el 90 % de las esporas de *T. abbiattii* y el 50 % de *T. hispidula*.

La primera estructura que emerge de la espора es un rizoide, largo y hialino. Posteriormente, se observa la primera célula protálica clorofílica, que por sucesivas divisiones forma un filamento uniseriado, corto, de entre 3-5 células de largo (Figs. 2 A, 4 A, B). Las células ubicadas en su extremo experimentan divisiones que originan un filamento con varias células de ancho (Figs. 2 B, 4 C).

A los 20 días de la siembra, los gametofitos adquieren un aspecto cordiforme incipiente (Fig. 2 C). Entre los 27-33 días adquieren la forma cordiforme típica, con 2 alas bien desarrolladas, simétricas y con la zona meristemática ubicada en la escotadura (Fig. 2 D, 4 D). En *T. hispidula* los gametofitos presentan pelos unicelulares, glandulares, ubicados sobre el margen (Figs. 4 E). En cambio en *T. abbiattii* los gametofitos son glabros hasta la aparición de los gametangios.

En ambas especies, los gametofitos son cordiformes en fase adulta y los gametangios están presentes entre los 50-75 días desde la siembra. Son hermafroditas, debido a que presentan tanto arquegonios como anteridios en el mismo individuo. Sin embargo, primero aparecen los arquegonios y aproximadamente 7 días después se observan los anteridios. Los gametangios se ubican entremezclados en la zona central pluriestratificada, desde la escotadura hasta la región de inserción de los rizoides. Los anteridios son esféricos y están constituidos por 3 células: basal, anular y opercular (Figs. 2 E, 4 G). Los arquegonios presentan el cuello ligeramente curvado, con 4 a 6 células de largo y en sección se observan cuatro hileras de células (Figs. 2 F, 4 F).

En los gametofitos adultos de *T. abbiattii*, se

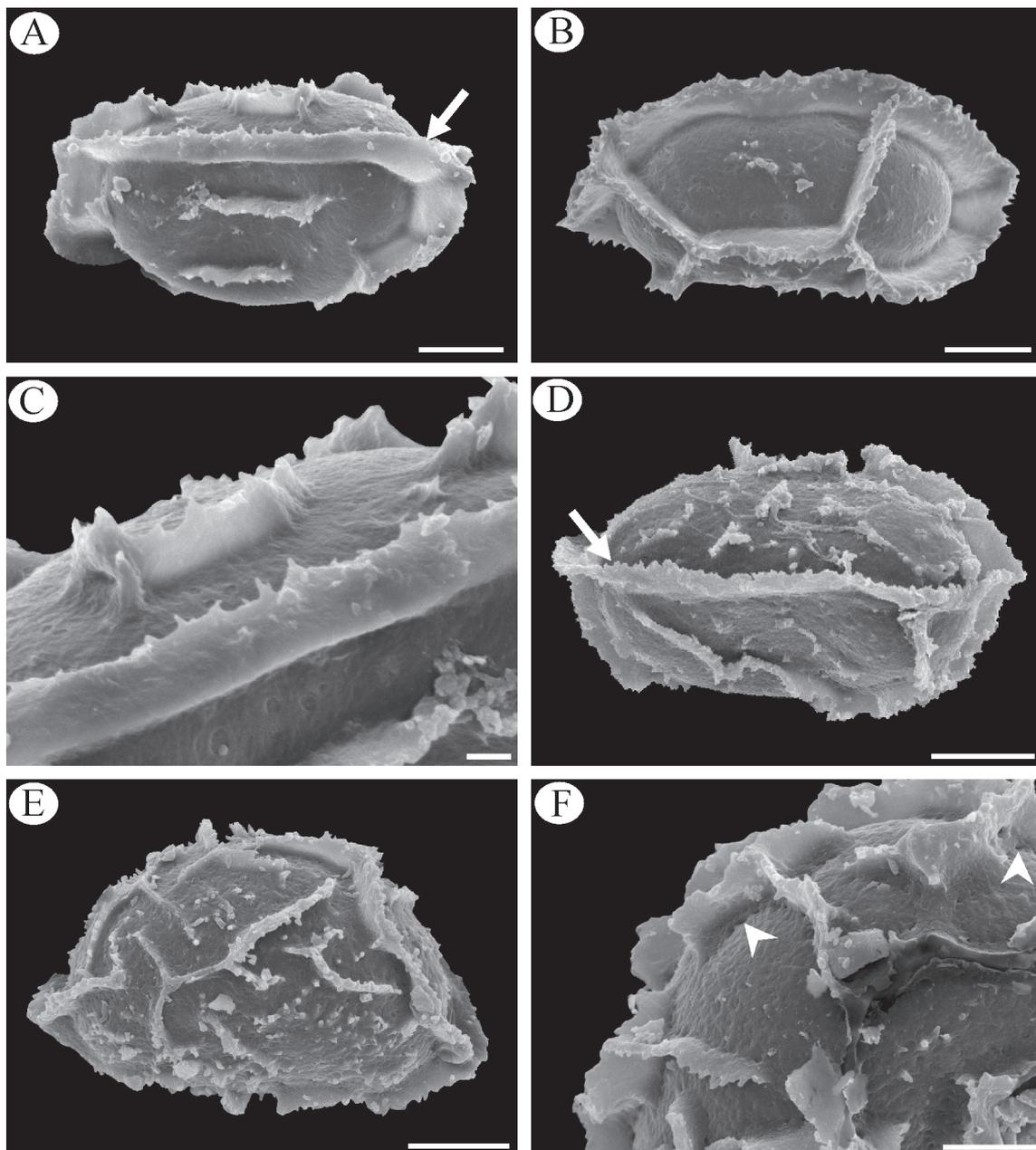


Fig. 1. Esporas de *Thelypteris abbiattii* y *T. hispidula* al MEB. **A-C:** *T. abbiattii*. **A:** Espora en vista proximal. El perisporio es plegado-alado y se observa pliegue supracolpate (flecha). **B:** Espora en vista ecuatorial. Los pliegues se observan fusionados formando un retículo completo. **C:** Detalle de la superficie de la espora. Los pliegues poseen margen irregularmente equinado. **D-F:** *T. hispidula*. **D:** Espora en vista proximal con pliegue supracolpate (flecha). **E:** Espora en vista ecuatorial. Los pliegues se fusionan parcialmente formando un retículo incompleto. Entre los pliegues se observan rúgulas y espinas. **F:** Detalle de los pliegues irregularmente equinados. El perisporio presenta algunas perforaciones (punta de flechas). Escalas: A, B, D, E: 10 μ m, C: 2 μ m, F: 5 μ m.

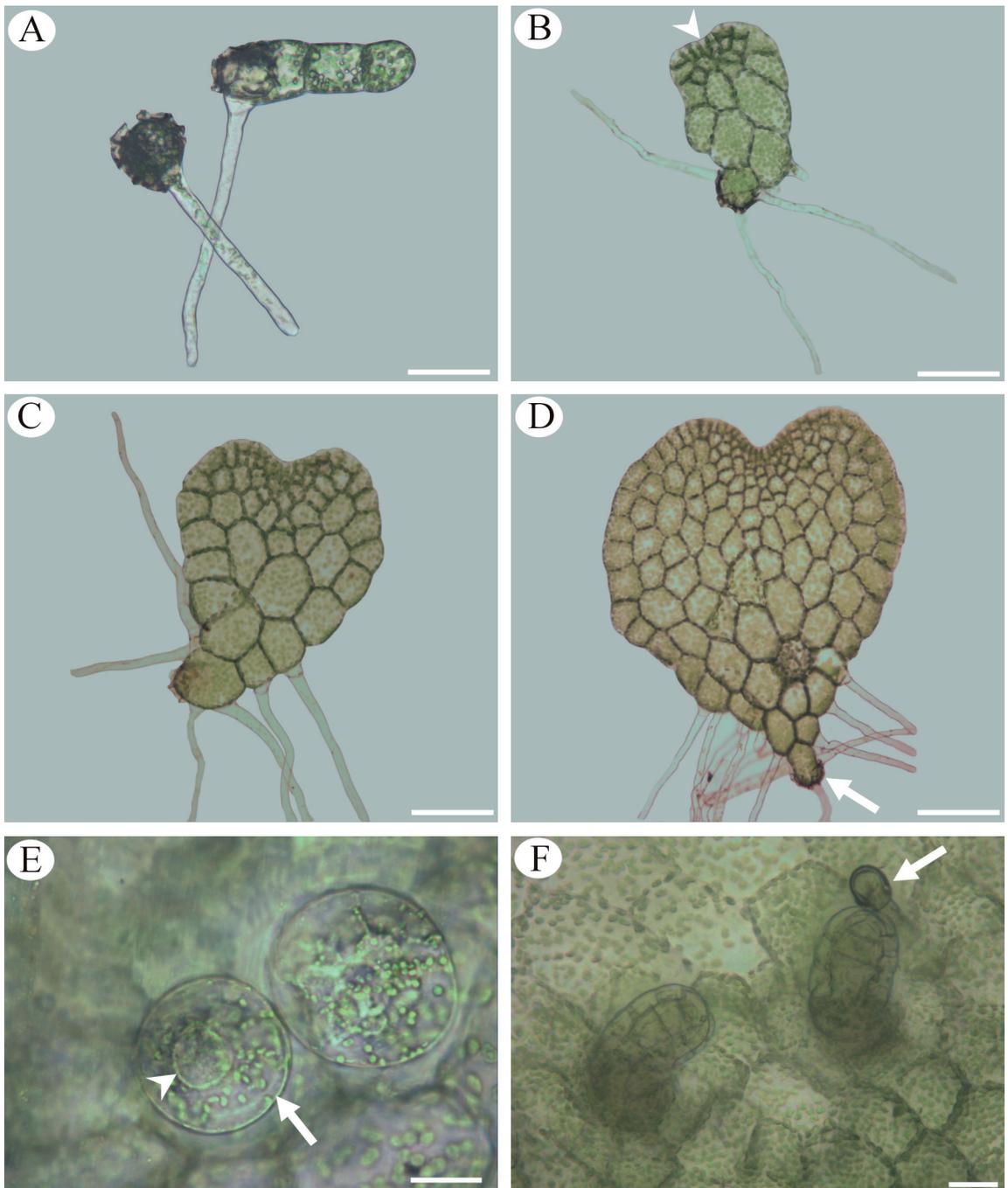


Fig. 2. Gametofitos de *Thelypteris abbiattii*. **A:** Germinación de la espora y formación del filamento uniseriado. **B:** Comienzo de la fase laminar con zona meristemática claramente diferenciada (punta de flecha). **C:** Gametofito con forma cordiforme incipiente. **D:** Gametofito cordiforme. La pared de la espora permanece adherida al gametofito (flecha). **E:** Anteridios en vista superficial. Se observan la célula anular (flecha) y la célula opercular (punta de flecha). **F:** Arquegonios entremezclados con pelos glandulares (flecha). Escalas: A: 50 μm , B-D: 100 μm , E, F: 20 μm .

observan algunos pelos unicelulares, glandulares entremezclados con los gametangios (Fig. 2 F) y otros sobre el margen.

En ambas especies la pared de la espora permanece unida a la célula inicial del filamento del gametofito inclusive en etapas maduras del desarrollo (Fig. 2 D).

Esporofito

En *T. abbiattii*, los esporofitos se forman a los 130 días a partir de la siembra (Fig. 3 A). La primera hoja del esporofito posee forma lobulada y porta 2 tipos de pelos glandulares; unos similares a los encontrados en el gametofito y otros con 1 o 2 células basales y cabezuela glandular de mayor tamaño a los anteriores (Figs. 3 B, C). Los pelos se encuentran en el pecíolo y en las dos caras de la lámina, principalmente ubicados sobre las venas.

En *T. hispidula*, los esporofitos se registran a los 90 días a partir de la siembra (Fig. 5 A). La primera fronde del esporofito es lobulada, posee pelos unicelulares, glandulares y otros con forma de agujón (Fig. 5 B, C). Ambos tipos de pelos se ubican tanto en el pecíolo como en la lámina, en esta última los 2 tipos de pelos se encuentran sobre ambas caras, los glandulares principalmente sobre las venas y los agujones son más abundantes sobre el margen.

En ambas especies, la segunda y tercer hoja del esporofito está compuesta por 3 pinnas (Fig. 3 E). La venación de las primeras hojas es dicotómica abierta y en las adultas (Fig. 3 F) las venas laterales son libres excepto el par basal que se anastomosa formando una venilla.

Los esporofitos de *T. hispidula* obtenidos de estas siembras, fueron aclimatados durante 2 meses en macetas (Fig. 3 D). Pasado este período y habiendo alcanzado un tamaño aproximado de 15 cm, fueron transplantados a la Reserva Natural Punta Lara como una forma de promover la conservación de la especie en esta área protegida de la Provincia de Buenos Aires (Figs. 5 D-F).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las esporas de *Thelypteris abbiattii* y *T. hispidula* son descritas en este trabajo como plegado-aladas, con pliegues de dimensiones variables y margen equinado, en el caso de *T. hispidula* con espinas que

se presentan entre los pliegues. Estas observaciones son similares a las mencionadas por Ponce (1987) y Muñiz Díaz de León *et al.* (2008).

De acuerdo a los tipos de germinación establecidos por Nayar & Kaur (1971), las especies estudiadas corresponden al tipo *Vittaria*. El mismo tipo de germinación fue observado para otras especies de *Thelypteris* por Pérez García *et al.* (1994), Pérez García & Mendoza (2004) y Muñiz Díaz de León *et al.* (2008).

El desarrollo del protalo para los dos taxones analizados, corresponde al tipo *Aspidium* establecido por Nayar & Kaur (1969). En ambos se observó la aparición tardía de los pelos glandulares que se ubican en el margen y la superficie de los gametofitos. Este retraso en la aparición de los pelos, también fue mencionado para otras especies de *Thelypteris* por Pérez García & Mendoza (2004).

En el presente trabajo se describe por primera vez, la germinación de las esporas y el desarrollo del gametofito en *Thelypteris abbiattii* aportando de esta manera nueva información sobre esta especie que podría ser utilizada con fines sistemáticos o filogenéticos en los helechos.

En el caso de *T. hispidula* los resultados obtenidos son coincidentes con los observados por Muñiz Díaz de León *et al.* (2008), quienes analizan la morfogénesis de la fase sexual de siete especies de *Thelypteris* subgénero *Cyclosorus*, sobre material colectado en México.

Entre las dos especies analizadas existen diferencias en cuanto a la pubescencia de los gametofitos y de las primeras hojas del esporofito.

Los gametofitos de *T. hispidula* a partir de la fase cordiforme presentan pelos unicelulares, glandulares ubicados principalmente sobre el margen del gametofito y algunos entremezclados con los gametangios. En *T. abbiattii* los pelos glandulares son similares a los encontrados en *T. hispidula*, sin embargo aparecen tardíamente debido a que se hallaron en la fase adulta del desarrollo del gametofito conjuntamente con la formación de los gametangios.

En cuanto a la pubescencia de las primeras hojas del esporofito, en *T. hispidula* los esporofitos presentan pelos glandulares similares a los encontrados en el gametofito y pelos con forma de agujón. Por otro lado, en las primeras láminas y pecíolos de *T. abbiattii* se observaron 2 tipos de pelos glandulares variables en cuanto al tamaño

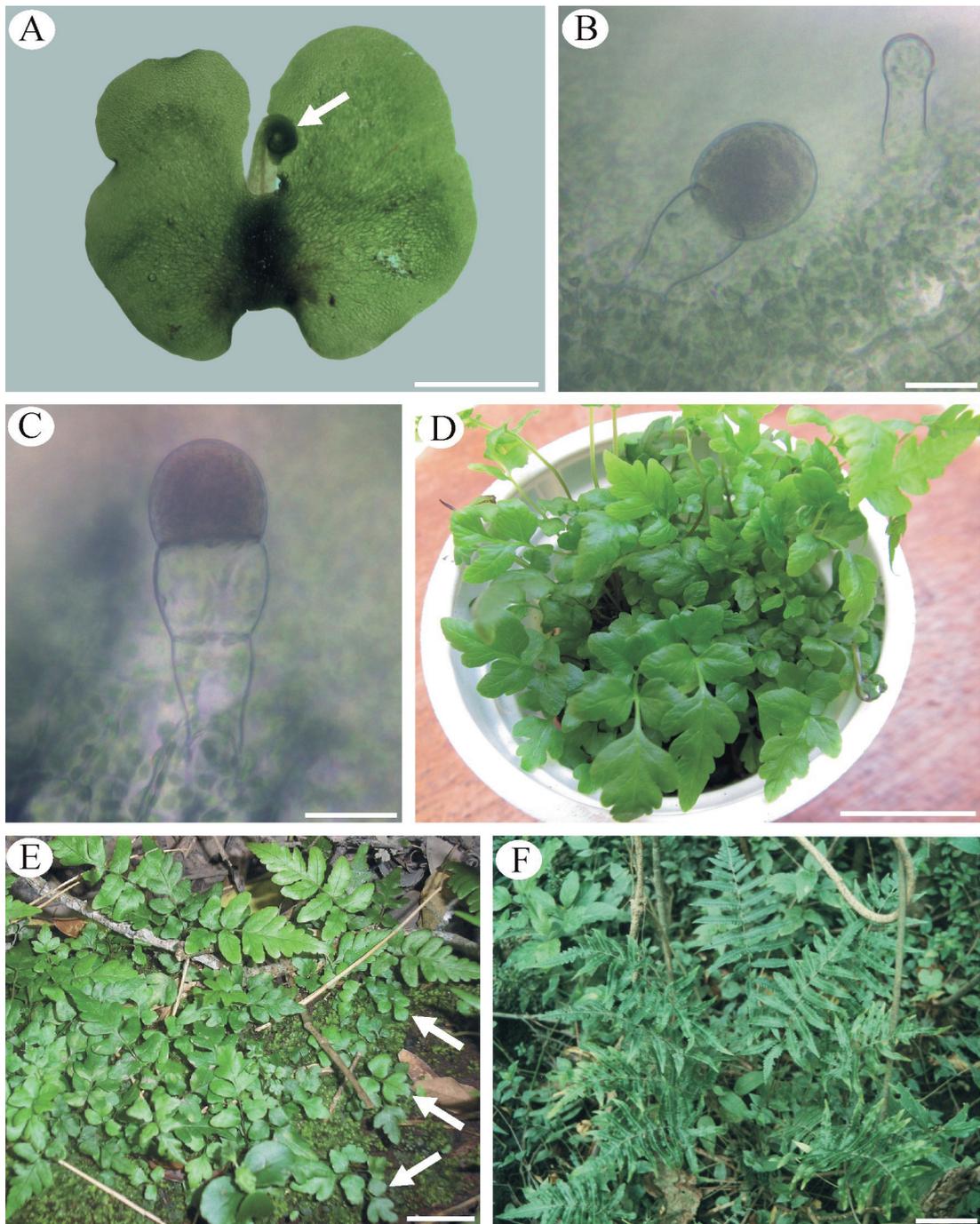


Fig. 3. Gametofitos y esporofitos de *Thelypteris abbiattii*. **A:** Gametofito con la primera hoja del esporofito en crecimiento (flecha). **B-C:** Pelos glandulares de la primera hoja del esporofito con 1 o 2 células basales y diferentes tamaños de la cabezuela glandular. **D:** Esporofitos obtenidos a partir del cultivo in vitro. **E:** Esporofitos jóvenes creciendo sobre un tronco caído en la Reserva Natural Punta Lara. Las primeras hojas del esporofito están compuestas por 3 pinnas (flechas). **F:** Planta adulta. Escalas: A: 0,5 mm, B, C: 20 μ m, D: 2 cm., E: 5 cm, F: 10 cm.

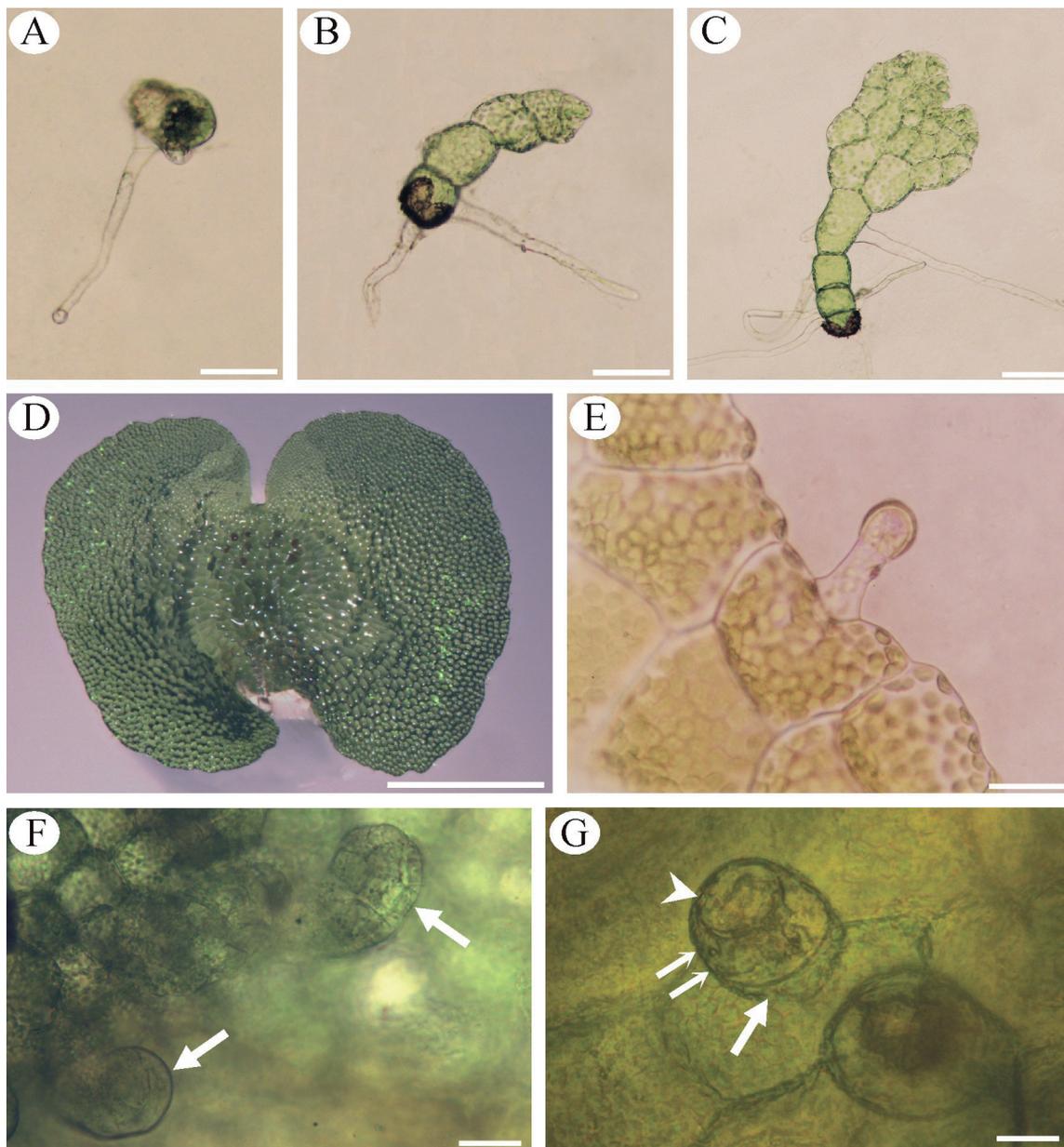


Fig. 4. Gametofitos de *Thelypteris hispidula*. **A:** Germinación de la espора. **B:** Filamento con 5 células de largo. **C:** Gametofito en fase laminar con escotadura incipiente. **D:** Gametofito adulto cordiforme. **E:** Detalle del margen del gametofito con pelo glandular. **F:** Arquegonios con cuello curvado (flechas). **G:** Anteridios. Se diferencian la célula basal (flecha), anular (doble flecha) y opercular (punta de flecha). Escalas: A-C: 50 μ m, D: 0,5 mm, E-G: 20 μ m.

y número de células basales, estando ausentes los pelos con forma de aguijón.

Respecto a los gametangios no se encontraron diferencias entre las especies estudiadas, ambos gametofitos presentaron gametangios

similares y característicos de los helechos leptosporangiados. Los arquegonios aparecen primero y aproximadamente 7 días después se desarrollan los anteridios (protogíneos). Estas observaciones se contraponen con las mencionadas

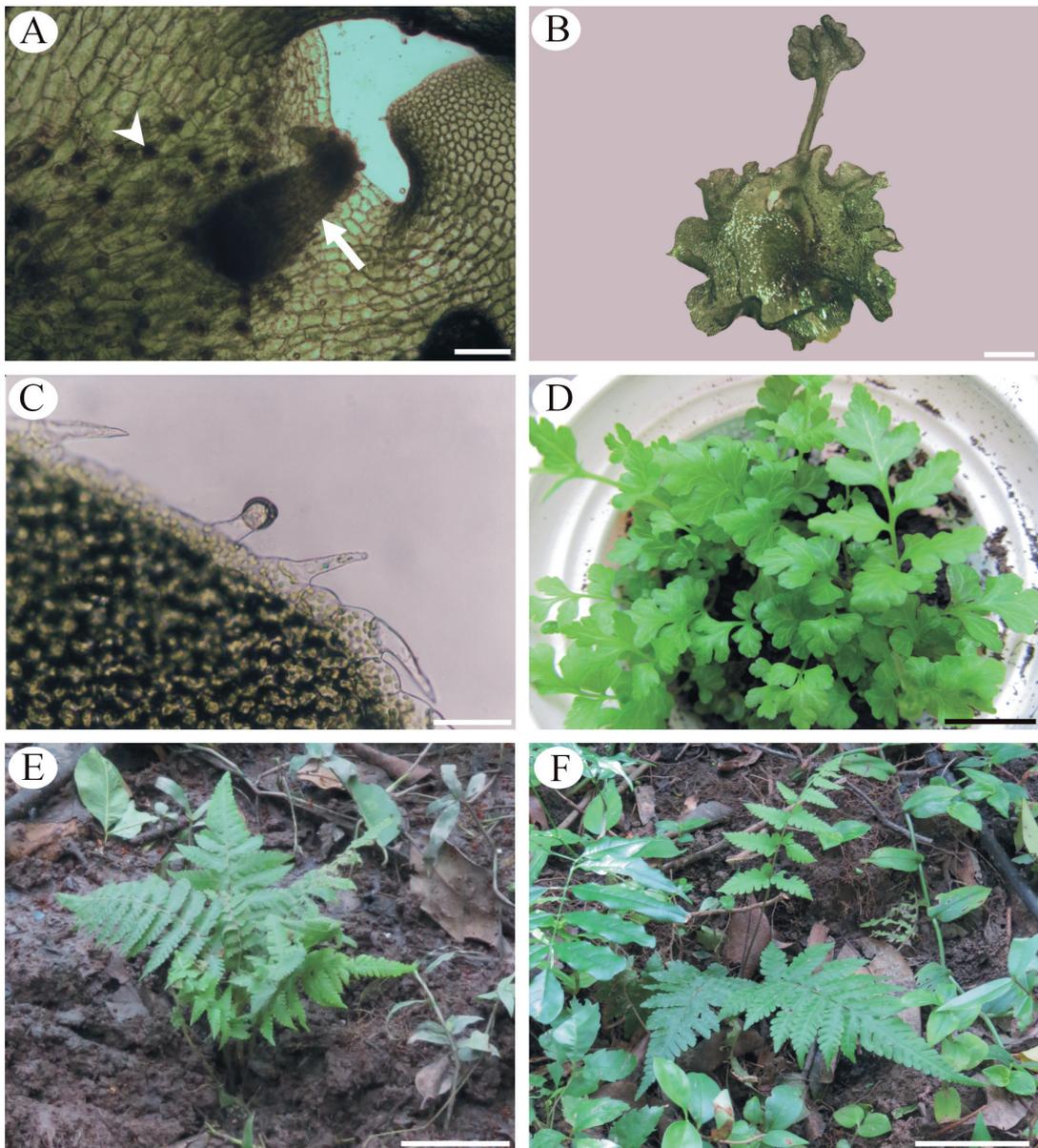


Fig. 5. Gametofitos y esporofitos de *Thelypteris hispidula*. **A:** Crecimiento de la primera hoja del esporofito (flecha). Se observan algunos arquegonios (punta de flecha). **B:** Gametofito con primera hoja del esporofito lobulada. **C:** Margen de la primera hoja del esporofito donde se observan pelos con forma de agujón y glandulares. **D:** Esporofitos obtenidos a partir del cultivo in vitro. **E-F:** Ejemplares obtenidos a partir de cultivo in vitro y reintroducidos en la Reserva Natural Punta Lara. Escalas: A: 100 μ m B: 0,5 mm, C: 50 μ m, D: 1 cm, E-F: 10 cm.

por Atkinson & Stokey (1964) que mencionan la aparición de los anteridios previa a la de los arquegonios (protándricos). Sin embargo, nuestras observaciones son coincidentes con las realizadas por Muñiz Díaz de León *et al.* (2008) que menciona

varias especies de *Thelypteris* con gametofitos protogíneos.

De acuerdo a las características encontradas se evidencia una marcada similitud a nivel morfológico en los gametofitos estudiados, a pesar

de pertenecer a distintos subgéneros de *Thelypteris*. Esto concuerda con lo mencionado por Pérez García & Mendoza (2004) en cuanto a la notoria uniformidad en el tipo de germinación y desarrollo del gametofito en las Thelypteridaceae.

Con respecto al desarrollo de los gametofitos en relación a la conservación de estas especies, se puede concluir que ambas pueden ser propagadas exitosamente a través de la germinación de esporas bajo condiciones controladas de temperatura y luz, y se pueden obtener esporofitos a los 3-4 meses.

Si bien *T. hispidula* muestra un retraso en la germinación (a los 10 días sólo el 50% germina), los esporofitos se desarrollaron en menor tiempo que en *T. abbiatti*.

Se puede inferir que *T. abbiatti*, especie frecuente en la Reserva, se propaga de manera exitosa a través de las yemas ubicadas en la axila del primer par de pinnas de la lámina y se encuentra adaptada a los ambientes inundables de esta zona de la ribera del Río de La Plata.

Se espera continuar con el seguimiento de estas especies en la Reserva Natural Punta Lara y en particular con el desarrollo de los esporofitos de *T. hispidula* y su reproducción, por ser una especie poco frecuente en la reserva.

BIBLIOGRAFÍA

- ATKINSON, L. R. & A. G. STOKEY. 1964. Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. *Phytomorphology* 14: 51-70.
- ATKINSON, L. R. & A. G. STOKEY. 1973. The gametophyte of some Jamaican thelypteroid ferns. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 23-36.
- DYER, A. F. 1979. The culture of fern gametophytes for experimental investigation. En: A. F. Dyer (ed.), *The experimental biology of ferns*: 253-305.
- GIUDICE, G. E., J. P. RAMOS GIACOSA, M. L. LUNA, A. YAÑEZ & E. R. DE LA SOTA. 2011. Diversidad

de helechos y licofitas de la Reserva Natural Punta Lara, Buenos Aires, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 59: 1037-1046.

- MICKEL, J. T. & A. R. SMITH. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 48-60.
- MUÑIZ DÍAZ DE LEÓN, M. E., B. PÉREZ GARCÍA, J. MÁRQUEZ GUZMÁN & A. MENDOZA. 2008. Developmental gametophyte morphology of seven species of *Thelypteris* subg. *Cyclosorus* (Thelypteridaceae). *Micron* 39: 1351-1362.
- 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., R. RIBA & A. MENDOZA. 1994. Observaciones del gametofito de *Thelypteris rachiflexuosa* Riba (Thelypteridaceae). *Acta Bot. Mex.* 28: 63-69.
- PÉREZ GARCÍA, B. & A. MENDOZA. 2004. A contribution to the gametophyte morphology and development in several species of *Thelypteris*, Thelypteridaceae. *Amer. Fern J.* 94: 143-154.
- PONCE, M. M. 1987. Revisión de las Thelypteridaceae (Pteridophyta) argentinas. *Darwiniana* 28: 317-390.
- PONCE, M. M. 2007. Sinopsis de las Thelypteridaceae de Brasil central y Paraguay. *Hoehnea* 34: 283-333.
- PUTTOCK, C. F. & C. J. QUINN. 1980. Perispore morphology and the taxonomy of the Australian aspleniaceae. *Aust. J. Bot.* 28: 305-322.
- REYES JARAMILLO, I & B. PÉREZ GARCÍA. 1991. Desarrollo de los gametofitos de *Thelypteris patens* (Swartz) Small y de *Thelypteris puberula* (Baker) Morton var. *puberula*. *Acta Bot. Mex.* 16: 7-13.
- TRYON, A. F. & B. LUGARDON. 1991. *Spores of the Pteridophyta*. Springer-Verlag, New York.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON. 1982. *Fern and allied plants with special references to tropical America*. Berlin, Heildeberg, New York, Springer Verlag.

Recibido el 9 de agosto de 2013, aceptado el 13 de noviembre de 2013.