

Caracteres diagnósticos y taxonomía en el género *Angiopteris* Hoffm. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl): I, Los caracteres

Cristina H. Rolleri (*)

(*) Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.
e-mail: tinar@sinectis.com.ar

RESUMEN. Este es un estudio morfológico comparado de 10 especies de *Angiopteris* Hoffm. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl): *A. annamensis* C. Chr. & Tardieu, *A. cartilagidens* Christ, *A. crassipes* Wall. ex C. Presl, *A. elliptica* Alderw., *A. evecta* (G. Forst.) Hoffm., *A. lygodiifolia* Rosenst., *A. microura* Copel., *A. palmiformis* (Cav.) C. Chr., *A. pruinosa* Kze y *A. smithii* (Campb.) Racib. *Angiopteris* comparte con los otros cuatro géneros de la familia (*Archangiopteris* Christ y Giesenh., *Christensenia* Maxon, *Danaea* J. E. Smith y *Marattia* Sw.) los rizomas carnosos políciclostélicos reservantes, las estípulas geminadas amiláceas, el almidón de granos simples excéntricos, los pulvínulos, el colénquima en rizomas, raíces y estípites, el esclerénquima en raquis, costas y cóstulas, los estomas maratiáceos, la capacidad de biomineralizar sílice acumulando ópalo A en idioblastos epidérmicos, la presencia de protuberancias intercelulares pécticas en células del mesofilo y el sistema secretor de mucílago generalizado. Sin embargo, los rizomas erectos masivos, los pulvínulos en la base de estípites y costas, las láminas monomórficas 1-2-pinnadas, el indumento eglandular, los contornos, textura y márgenes dentados, aserrados, crenados o enteros de las pinnulas, la venación, la ausencia, presencia y tipos de venuloide, los modelos epidérmicos, la mayor densidad de estomas maratiáceos en la familia, los idioblastos en grupos o áreas, las verrugas y conexiones como tipos predominantes de protuberancias intercelulares pécticas, las paráfisis piliformes uniseriadas o ramificadas y las esporas triletes con ornamentación buliforme (pustuladas) son rasgos típicos de *Angiopteris*, cuya variación permite reconocer las especies. Se analizan y describen por primera vez los tipos de venuloide (intramarginal, medial, costular y fragmentario) y se concluye que el rasgo no apoya una segregación de *Angiopteris* en subgéneros, pero que el conjunto formado por margen, venuloide y patrón de venación es diagnóstico en el nivel específico. Los modelos epidérmicos varían en el nivel específico, mientras que las esporas, muy uniformes, deben considerarse un rasgo genérico.

Palabras clave: Marattiaceae - *Angiopteris* - caracteres.

ABSTRACT. This is a comparative morphological study of ten species of *Angiopteris* Hoffm. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl): *A. annamensis* C. Chr. & Tardieu, *A. cartilagidens* Christ, *A. crassipes* Wall. ex C. Presl, *A. elliptica* Alderw., *A. evecta* (G. Forst.) Hoffm., *A. lygodiifolia* Rosenst., *A. microua* Copel., *A. palmiformis* (Cav.) C. Chr., *A. pruinosa* Kze. y *A. smithii* (Campbell) Racib. *Angiopteris* share several characters with the other four marattiaceous genera (*Archangiopteris* Christ y Giesenh., *Christensenia* Maxon, *Danaea* J. E. Smith, and *Marattia* Sw.), as naked, and carnosely polycyclostelic amylaceous rhizomes; amylaceous geminate stipules; excentric simple starch grains; pulvinules in the bases of stipes and costae; collenchima in the cortex of rhizomes, roots and stipes, and sclerenchima in the cortex of rachises, costae and costulae; the ability to biomineralize silica and form amorphous opal A masses deposited in epidermal idioblasts; marattiaceous stomata; presence of intercellular pectic protuberances in the mesophyll cells, and mucilage secreting system. Nevertheless, erect rhizomes, mostly 2-pinnate, monomorphic laminae; eglandular indument; pinnulae outline and texture; entire to repand, dentate, crenate or serrate pinnulae margins; venation patterns; absence, presence and types of sclerosed venuloid; epidermal patterns; the highest density of marattiaceous stomata among the family; pectic warts and thick pectic connections types of intercellular pectic protuberances of the mesophyll cells; short piliform uniseriate or branched paraphyses, and bulliform ornamentation of the exospore (pustulate spores) are considered diagnostic characters related to *Angiopteris*. Intramarginal, medial, costular and fragmentary types of sclerosed venuloid were found. Segregation of subgenera in *Angiopteris*, based on presence or absence of the venuloid, it is not supported by morphological evidence; yet, combination of venuloid characters (length, visibility and color) with other traits as pinnulae outline, margins and venation patterns, are diagnostic at the specific level. Epidermal patterns of pinnulae are diagnostic at the specific level. Spore morphology and ornamentation are highly uniform, and they are considered here diagnostic only as at the generic level.

Key words: Marattiaceae - *Angiopteris* - diagnostic characters.

Introducción

Angiopteris incluye los helechos más grandes del planeta: sus frondas alcanzan los 5-7 m, con láminas deltoides generalmente 2-pinnadas y gruesos estípites que nacen de rizomas erectos de hasta 1 m de diámetro. Rolleri et al. (2001 a) reconocieron recientemente 5 géneros de helechos eusporangiados: *Angiopteris*, *Archangiopteris* Christ & Giesenh., *Christensenia* Maxon, *Danaea* J. E. Smith y *Marattia* Sw., reunidos en sola familia, Marattiaceae. Los 3 primeros son paleotropicales, pero a diferencia de *Archangiopteris* (Mengascini & Rolleri, 2001) y *Christensenia* (Rolleri, 1993), cuyas áreas de distribución son más bien reducidas, *Angiopteris* tiene un área extensa, insular y continental, que se extiende desde Madagascar hasta Polinesia, incluyendo India, Nepal, Myanmar (Birmania), Srilanka, Tailandia, Malaysia, Indonesia, Melanesia, Micronesia y Polinesia hasta Hawaii, con un centro de distribución en el SE de China y al menos una especie, *A. evecta* (G. Forst.) Hoffm., naturalizada en el Nuevo Mundo (Jamaica), por escape del cultivo en jardines botánicos.

El género fue subdividido en dos subgéneros: *Euangiopteris* C. Presl y *Pseudoangiopteris* C. Presl (Presl, 1845), sobre la base de la presencia o ausencia de venuloide, un rasgo utilizado luego sólo por de Vriese & Harting (1853) y Hieronymus (1919).

En este trabajo se trata a *Angiopteris* incluyendo a *Macroglossum* Copel. (Copeland, 1909) y excluyendo a *Archangiopteris*. *Macroglossum* fue descrito por Copeland (1909) sobre la base de *Angiopteris smithii* (Campb.) Racib., la única especie del género con frondas 1-pinnadas; fue

sinonimizado con *Angiopteris* por Camus (1988, 1990) y ese criterio también se sigue aquí, apoyado por evidencia morfológica. *Archangiopteris* se considera un buen género (Rolleri et al., 2001 a), que incluye, a su vez, a *Protomarattia* Hayata (1919) y a *Protangiopteris* Hayata (1928), y reúne unas 8-9 especies endémicas del S de China (Mengascini y Rolleri, 2001), casi todas en peligro de extinción.

Se estudiaron comparativamente 10 especies de *Angiopteris*: *A. annamensis* C. Chr. & Tardieu, *A. cartilagidens* Christ, *A. crassipes* Wall. ex C. Presl, *A. elliptica* Alderw., *A. evecta* (G. Forst.) Hoffm., *A. lygodiifolia* Rosenst., *A. microura* Copel., *A. palmiformis* (Cav.) C. Chr., *A. pruinosa* Kunze. y *A. smithii* (Campb.) Racib. y se analizaron los siguientes caracteres: división de la lámina, contorno, margen, textura, patrones de venación, ausencia o presencia y extensión del venuloide de las pínulas, modelos epidérmicos de epifilos e hipofilos, distribución y agrupación de idioblastos epidérmicos, paráfisis y esporas, cuya variación también resultó diagnóstica en estudios previos sobre la familia (Rolleri, 1993; 2001 y ms; Rolleri & Lavalley, 1997 y 2001; Rolleri et al. 1991, 1994, 1996; 1998; 1999 y 2001 a-d; Lavalley, 2002). En esta primera parte del trabajo se analizan los caracteres y se discute su aplicación a las especies cuya sinopsis se realiza en una segunda parte.

Materiales y métodos

Se utilizó material de los siguientes herbarios: BM, FI, K, L, LP, PE, PR, PRC y US, citados de acuerdo con Holmgren et al. (1990).

Para estudiar el indumento se desprendieron protoscamas de los ejes ablandados y re-hidratados con éter monobutílico del etilenglicol 10% acuoso. Para estudios anatómicos, el material ablandado de las costas se cortó a mano alzada y se coloreó con safranina-fast green 2% en éter monometílico del etilenglicol (Gurr, 1965).

Para estudiar venación, venuloide, modelos epidérmicos, estomas, idioblastos y paráfisis se aclararon trozos de pínulas con hidróxido de sodio 5% acuoso e hipoclorito de sodio comercial (40%) diluido en agua 1:1, y se colorearon con safranina-fast green 2% en éter monometílico del etilenglicol (con excepción de las paráfisis, que se colorearon con rojo de Rutenio 1% acuoso según Rolleri, 1993).

Las pruebas microquímicas utilizadas fueron las siguientes: floroglucina clorhídrica para lignina (Gurr, 1965); rojo de rutenio y azul de metileno (Johansen, 1940) y azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1959) para pectinas, y Sudán IV (Gurr, 1965) para ceras. Las ceras se eliminaron de las pínulas mediante lavado con acetona. Las densidades estomáticas se expresan para campos de 1 mm²; y arbitrariamente se ordenaron en como bajas (hasta 50 estomas / mm²), medias (50-100 estomas / mm²) y altas (más de 100-120 estomas / mm²).

Las protuberancias intercelulares pécticas y las esporas se estudiaron con microscopía electrónica de barrido (MEB). Las muestras de esporas se prepararon tomando 1 esporangio maduro antes de su total dehiscencia y abriéndolo sobre cinta adhesiva de doble faz adherida a un portamuestras de metal. Se prepararon de esta manera varias muestras a partir de cada ejemplar, siempre con un solo esporangio por cada portamuestra, y las esporas, sin tratamiento, fueron cubiertas con oro bajo vacío, con un metalizador Jeol JFC 1100 (fine coat ion sputter). Las protuberancias intercelulares pécticas se estudiaron en zonas fracturadas naturalmente de pínulas, sin procesar (Rolleri et al., 1999) y también se las metalizó con oro bajo vacío. Las fotografías se tomaron en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, con un microscopio Jeol JSM - T100.

La terminología utilizada en los modelos epidérmicos, protuberancias intercelulares pécticas y paráfisis es la misma utilizada por las autoras en todos los trabajos citados; la que se utiliza para estomas adultos es de Wilkinson (1979) y la usada para esporas, de Lellinger & Taylor (1997).

Las ilustraciones de frondas, pinnas y pínulas se dibujaron del natural y luego se redujeron.

Las ilustraciones de indumento, venación y epidermis se realizaron mediante un microscopio Wild M20 y un microscopio estereoscópico Leica, ambos con cámara de dibujo. Se revisaron todos los ejemplares citados, juveniles y adultos, pero las ilustraciones corresponden a rasgos adultos de pinnulas medias.

Resultados y discusión

Raíz. Las raíces son fibrosas, cordeliformes, abundantes y gruesas, externamente estriadas y con abundantes espinas corticales (Lellinger, 2002).

Los tejidos presentes son los siguientes: epidermis, corteza y estela. La epidermis está cutinizada y engrosada; la corteza se encuentra diferenciada en una zona externa, compacta, formada por colénquima que se proyecta en espinas corticales y una interna, constituida por parénquima laxo, que reserva abundante almidón y está atravesada por numerosas células y pasajes de mucílago. Las estelas radicales son actinostelas radiales de 9-10 terminales protoxilemáticas, un rasgo común a todos los géneros de Marattiaceae (Lavalle, 2002; Rolleri, ms; Rolleri et al. 2001 a).

Rizoma. Los rizomas son erectos, globosos, masivos, de 0,30-0,60 (1,00) m de diámetro, desnudos, pero con grandes estípulas geminadas que cubren las bases de los estípites. Pueden estar profundamente canaliculados y con frecuencia presentan espinas corticales.

La epidermis está cutinizada y las capas cuticulares se acumulan formando escamas gruesas que se arquean y eventualmente se desprenden, llamadas “seudofeloide” por Ogura (1972, pág.145). La corteza está diferenciada en dos zonas: una externa, que se proyecta en espinas corticales, constituida por colénquima, y una interna, más laxa, cuyas células contienen abundante almidón. Un sistema de pasajes y conductos secretores recorre internamente el rizoma y las estípulas, y produce abundante mucílago translúcido o amarillo claro que se torna ambarino a rojizo oscuro en las partes más expuestas o en las estípulas y persiste largamente, aún en material herborizado. La estela del rizoma es una dictiostela policíclica con 4-5 ciclos de meristelas, conectadas por haces que atraviesan casi horizontalmente el área central parenquimática, llamados haces comisurales (Bower, 1926) o cordones vasculares de conexión (Chang, 1975).

Angiopteris y *Marattia* son los dos únicos géneros en los que prevalece el rizoma erecto, globoso y masivo, a veces muy desarrollado y subarborescente (Rolleri et al., 2001 a-b; Lavalle, ms; Rolleri, ms). Los rizomas de *Archangiopteris*, *Christensenia* y *Danaea* son postrados, cortamente o largamente rastreros, aunque en algunas especies de *Danaea* con esporófitos de casi 2 m de alto se encuentran también rizomas erectos (Rolleri, ms).

Estípulas. Son estructuras persistentes, carnosas, que nacen pareadas del rizoma y cubren la base de los estípites. Reservan almidón y tienen capacidad meristemática, utilizada en invernaderos y criaderos para reproducir vegetativamente las plantas (Jones, 1997).

Las estípulas están presentes en todos los géneros de Marattiaceae, pero las de *Angiopteris* son particularmente grandes. Están vascularizadas, se conectan con la estela del estípite, y están abundantemente recorridas por células aisladas, pasajes cortos, de hasta 6-8 células en hilera y conductos formados por largas hileras de más de 10 células secretores de mucílago. Los tejidos parenquimáticos están diferenciados en dos zonas, una externa más compacta, formada por colénquima, y una interna más laxa, con abundante almidón.

En *Angiopteris*, el almidón de rizomas y estípulas es morfológicamente similar, y consiste de granos simples con hilio excéntrico, claviformes o subcilíndricos, de contorno aproximadamente elíptico o subovado. Este tipo de grano es el más común en Marattiaceae y aparece en todos los géneros, ya sea como tipo predominante (aunque de tamaño diferente), como en *Angiopteris* y *Marattia*, o bien mezclado con otros tipos (Lavalle, 2002; Rolleri et al., 2001c).

Frondas (Fig. 1-2). Las plantas de *Angiopteris* producen 1-7 (10) frondas monomórficas, con láminas deltoides o lanceadas anchas, 2-pinnadas o, más raro, 1-pinnadas en estado adulto (solamente en *A. smithii*) y gruesos estípites que representan la mitad de la altura total de la fronda.

En algunas especies las plantas pueden producir una sola fronda, eventualmente caduca (*A. lygodiifolia*, *A. microua*).

Los estípites son suberectos, divergentes o esparcidos desde la inserción en el rizoma, a veces desde el sustrato mismo, con frecuencia se arquean tocando distalmente el suelo y tienen 1,10-1,30 (2,50) m de altura. Son gruesos, rígidos, lisos o, más comúnmente, rugosos, muricados, provistos de espinas corticales aún en plantas jóvenes (*A. annamensis*, *A. crassipes*, *A. lygodiifolia*) y presentan abundantes lenticelas (Rolleri, 1984). Son subglabros o tienen indumento formado por protoscamas irregulares, acintadas o lanceoladas, concolores, castañas o castaño-amarillentas, a veces muy largas y angostas, enmarañadas o endurecidas y moderadamente abundantes (*A. cartilagidens*, *A. microua*, *A. palmiformis*, *A. pruinosa*). En la base de los estípites se presentan áreas ensanchadas, succulentas, cubiertas por las estípulas, que funcionan como pulvínulos permitiendo la inclinación de las frondas, que a veces tocan distalmente el sustrato. Estos pulvínulos son amiláceos y constituyen una fuente de almidón comestible en el paleotrópico.

En *Marattia* también hay estípites muricados, con espinas corticales y lenticelas, mientras que en *Archangiopteris*, *Christensenia* y *Danaea* los estípites son más delgados y flexibles, a veces carnosos, especialmente en *Danaea* (Rolleri, ms) y nunca se presentan espinas corticales. El esclerénquima está ausente en raíces, rizomas y estípites de todos los géneros. El almidón es frecuente pero siempre es más abundante en rizomas y estípulas (la excepción a esto son los estípites carnosos de algunas especies de *Danaea*, notablemente amiláceos, Rolleri, ms).

Las láminas adultas son 2-pinnadas en la mayoría de las especies, con excepción de *A. smithii*, que tiene láminas 1-pinnadas. Las frondas juveniles pueden tener hasta 1,20 m de altura, son 1-pinnadas, tienen pinnas con láminas elípticas, y se asemejan algo a plantas adultas de *Archangiopteris*, aunque el número de pinnas es mayor que en especies de ese género. Los individuos jóvenes pueden producir soros y esporas, aunque otros rasgos (especialmente epidérmicos) se encuentren en etapa tenual, una condición que se observa también en otros géneros de la familia, como *Danaea* (Rolleri, ms) y *Marattia* (Lavalle, 2002). Los raquis, costas y cóstulas son rígidos y, a diferencia de los otros ejes, presentan tejidos internos esclerosados en posición subepidérmica.

Las pinnas (Fig. 1-2) de las plantas adultas tienen contorno oblanceolado, oblongo, elíptico o lanceolado, son generalmente imparipinnadas y tienen peciólulos de 5-7 (12-15) cm. Según el desarrollo alcanzado por los esporófitos, se encuentran 8-10 (15) pares de pinnas, y el primer par se forma a 1,10-2,00 m de altura. Las costas presentan una epidermis gruesa y papilosa, esclerénquima (fibras) de posición subepidérmica, cortezas parenquimáticas laxas y dictiostelas 2-3 cíclicas dorsiventrales (Fig. 3). Son adaxialmente curvas y tienen 2 surcos abaxiales profundos en *A. lygodiifolia* (Fig. 3, A-B), la única especie en la que se observaron costas distalmente aladas (Fig. 3 A); 3 surcos abaxiales profundos en *A. annamensis* (fig. 3 D), *A. crassipes* (Fig. 3 C), *A. evecta* (Fig. 3 F), *A. elliptica* (Fig. 3 G), *A. microua* (Fig. 3 E) y *A. palmiformis* (Fig. 3 H); o 2 surcos abaxiales, uno a cada lado de una carena curva central, en *A. cartilagidens* (Fig. 3 I) y *A. pruinosa* (Fig. 3, J).

Los pulvínulos son áreas ensanchadas que se encuentran en la base de las costas. Se caracterizan por su anatomía interna succulenta, sin esclerénquima, ya que el tejido esclerosado se interrumpe en los pulvínulos y en su lugar se encuentra colénquima. Los tejidos parenquimáticos son más compactos, con espacios intercelulares muy pequeños. La dictiostela de estas áreas está formada por numerosas meristelas, pequeñas y de tamaño similar, que se distribuyen en un solo ciclo, en forma circular y no dorsiventral como en el resto de las costas.

Los pulvínulos han sido interpretados como una adaptación a la abscisión de las frondas en estaciones secas (Hayata, 1928; Holttum, 1978), o como zonas relacionadas con el movimiento de orientación lumínica de las láminas (Chang, 1975; Rolleri, 2001; Rolleri et al., 2001 a; Rolleri, ms). La anatomía interna succulenta de los mismos es sugerente al respecto, y el hecho de que el tejido esclerosado se interrumpa en los pulvínulos y sea reemplazado por colénquima apoya la idea de una adaptación en relación con el movimiento.

Todos los géneros de Marattiaceae, sin excepción, presentan áreas pulvinadas de algún tipo, aunque su desarrollo en relación con su posición en la planta varían. *Danaea* tiene hasta 3-4 pulvínulos a lo largo de los estípites y *Archangiopteris* y *Christensenia* tienen al menos 1 en esa posición, mientras que los pulvínulos de la base de las costas son pequeños y a veces subdesarrollados, en los tres géneros. Las plantas adultas de *Angiopteris* y *Marattia* presentan pulvínulos grandes y evidentes en la base de las costas y de los estípites, pero no a lo largo de éstos, aunque sí se han observado en juveniles de *A. elliptica* (Fig. 3) y de *A. pruinosa*, por lo que es posible suponer que los pulvínulos desaparecen durante el desarrollo y crecimiento de los estípites gruesos y largos, como sucede, ocasionalmente, en plantas de *D. nodosa* J. E. Smith (Rolleri, ms). En *Angiopteris* las frondas se curvan hasta tocar distalmente el suelo merced a la porción pulvinada basal, y en este género, estas áreas se presentan tanto en plantas caducifronadas como en plantas con frondas persistentes, de manera que la función de abscisión sería accesorio respecto de la orientación de las láminas.

Las pínulas (Fig. 2) se insertan mediante un corto peciólulo de 2-4 mm, subglabro o escamoso, casi opuestas y próximas, separadas unos 2-3 (4) cm en *A. annamensis*, *A. crassipes* y *A. lygodiifolia*, o más bien alternas y separadas unos 5-7 (10) cm en las restantes especies. Tienen contornos lineares (*A. cartilagidens*), lineares a lanceados muy angostos (*A. microua*, *A. palmiformis*), lanceados o lanceolados, angostos a más bien anchos (*A. evecta*, *A. pruinosa*, *A. smithii*), lanceolado-elípticos, angostos o anchos (*A. crassipes*), oblanceolados (*A. annamensis*), oblongos (*A. lygodiifolia*) o elípticos (*A. elliptica*), aunque este rasgo puede variar en la misma planta. En *A. lygodiifolia* y *A. microua* puede haber una yema en lugar de pínula terminal.

Las láminas de las pínulas son **concolores o variegadas** de blanco o amarillo claro (*A. crassipes*, *A. elliptica*), pero este rasgo es errático en la misma planta. La **textura** es variable, membranacea a herbacea (*A. lygodiifolia*), herbacea delicada a firme (*A. annamensis*), herbacea a casi esponjosa (*A. evecta*, *A. microua*, *A. palmiformis*), crasa (*A. crassipes*), subcoriacea o coriacea (*A. elliptica*, *A. pruinosa*, *A. smithii*) y hasta cartacea o cartilaginosa (*A. cartilagidens*). **Los márgenes** son dentados (*A. cartilagidens*, Fig. 4, A y la mayoría de los ejemplares de *A. palmiformis*), aserrados (*A. annamensis*, Fig. 4, E, *A. crassipes*, Fig. 4, F y *A. lygodiifolia*, Fig. 4, G), crenados (*A. evecta*, Fig. 4, C, *A. pruinosa*, Fig. 4, D y ejemplares, al azar, de *A. palmiformis*, Fig. 4, B), o enteros a repandos (*A. elliptica*, Fig. 4, H, *A. microua*, Fig. 4, I, y *A. smithii*, Fig. 4, J). **El tamaño** de las pínulas es variable, desde 10-15 cm de largo y 5-6 cm de ancho hasta 20-25 (40) cm de largo y 3-6 (10) cm de ancho. El número de pares es de 18-20 en *A. crassipes*, 20-22 en *A. elliptica*, 20-25 en *A. annamensis* y *A. lygodiifolia*, 30-32 en *A. cartilagidens*, *A. palmiformis* y *A. pruinosa*, y hasta 35 en *A. evecta* y *A. microua* (Fig. 2). Todos estos valores se registraron en pinas medianas pero eventualmente podría variar con el análisis de mayor cantidad de material adicional.

Los márgenes son más variables en *Angiopteris* que en los otros géneros de Marattiaceae: *Archangiopteris*, *Christensenia* y *Danaea* tienen márgenes enteros o repandos (ocasionalmente ondulados o crespos); *Marattia*, aserrados o, eventualmente, lobulados, en especies neotropicales y aserrados a crenado-aserrados o, excepcionalmente, enteros, en especies paleotropicales (Rolleri, 1993 y ms; Mengascini & Rolleri, 2001; Rolleri et al., 2001 b; Lavalley, 2002).

Indumento (Fig. 4). Fue estudiado por primera vez por Rolleri et al. (1991). Está constituido por tricomas y protoscamas (Lellinger, 2002), es eglandular, se localiza más bien en costas, cóstulas y venas secundarias, y es escaso sobre las láminas. **Los tricomas** son 1-seriados o ramificados, relativamente simples, o tienen un pequeño cuerpo paucicelular, generalmente 1-seriado, del que irradian ramas de longitud y desarrollo variable, siempre distalmente 1-seriadas. **Las protoscamas** son concolores, irregulares y paucicelulares o pluricelulares, subpeltadas o basifijas, y con el cuerpo prolongado en brazos piliformes uniseriados o paucicelulares (Fig. 4, A-L).

En estípites, raquis, costas y cóstulas hay protoscamas basifijas acintadas o escumiformes angostas, a veces muy largas y enmarañadas, con abundantes punteaduras circulares en todas las células (Fig. 4, M- N). Las protoscamas se mezclan con tricomas uniseriados relativamente sim-

ples o algo más elaborados en casi todas las especies (Fig. 4, G, en *A. microua*, Fig. 4, F, en *A. lygodiifolia* y Fig. 4, J, en *A. evecta*). Las especies con indumento más abundante sobre los ejes son *A. cartilagidens* (Fig. 4, B), *A. microua* (ésta con indumento superficial relativamente abundante, Fig. 4, G-I) y *A. palmiformis* (Fig. 4, A), mientras que en las restantes especies (*A. annamensis*, *A. crassipes*, *A. elliptica*, Fig. 4, E, *A. evecta*, Fig. 4, J-L, *A. pruinosa*, Fig. 4, C-D, *A. smithii* y *A. lygodiifolia*, Fig. 4, F) el indumento es más bien escaso (especialmente en la última). El indumento de las láminas es escaso, similar al de los ejes, con tricomas más elaborados y protoscamas más pequeñas, a menudo paucicelulares.

En todos los géneros de Marattiaceae se encuentran tricomas y protoscamas. En *Christensenia* (Rolleri, 1993) y *Danaea* (Rolleri, ms) el indumento es glandular (mucilagínifero). Lavalle (2002) analizó detalladamente la morfología del indumento en especies neotropicales de *Marattia*, mientras que Ching (1958) y Mengascini & Rolleri (2001), lo estudiaron en especies de *Archangiopteris*, en ambos géneros eglandular. Por la naturaleza, morfología y distribución del indumento, *Angiopteris* es afín con *Marattia*, aunque las protoscamas de *Marattia* son más ramificadas y las formas intermedias entre tricomas y protoscamas son más abundantes. *Archangiopteris* tiene láminas casi glabras, y el indumento de los ejes (especialmente estípites) está formado por protoscamas lanceoladas bien desarrolladas, infrecuentes en otros géneros (Mengascini y Rolleri, 2001).

Venación (Fig. 5). La venación es libre. Las venas son oblicuas y algo distantes entre sí, o casi horizontales y muy próximas. *Angiopteris cartilagidens* es la única especie con venas predominantemente simples. En las restantes se encuentran combinaciones diversas de los 2 ó 3 tipos citados. Las venas bifurcadas se dividen 1 ó 2 veces, en una sola rama (la acroscópica) o en las dos (esta condición es menos frecuente). El patrón de venación de las plantas juveniles parece similar al adulto, pero no se contó con una cantidad suficiente de plántulas que permitiera generalizar este dato. Los patrones de venación hallados fueron los siguientes: venas simples y ocasionales geminadas, en *A. cartilagidens* (Fig. 5, A); venas simples y bifurcadas regularmente cerca de la cóstula, oblicuas y algo separadas en *A. evecta* (Fig. 5, C) y *A. microua* (Fig. 5, J), o casi en ángulo recto con la cóstula, en *A. palmiformis* (Fig. 5, B); venas simples, geminadas y bifurcadas cerca de la cóstula, subhorizontales, en *A. pruinosa* (Fig. 5, D); venas simples y bifurcadas a distancias variables y más bien lejos de la cóstula, oblicuas y muy próximas, en *A. annamensis* (Fig. 5, E); venas geminadas y bifurcadas a distancias variables de la cóstula (ocasionalmente, una segunda división en rama acroscópica), oblicuas y algo próximas, en *A. crassipes* (Fig. 5, F); venas simples, geminadas y bifurcadas cerca o lejos de la cóstula, con una segunda división en la rama acroscópica en pinnas latifoliadas que puede faltar o ser menos frecuente en pinnulas angostas, oblicuas y siempre separadas, a veces más oscuras que la lámina, en *A. lygodiifolia* (Fig. 5, G-H); venas geminadas y bifurcadas a distancias variables de la cóstula, casi siempre con una segunda división, medial o supramedial, en la rama acroscópica, oblicuas y separadas, en *A. elliptica* (Fig. 5, I) y, finalmente, venas bifurcadas a distancias muy variables de la cóstula y ocasionales geminadas, con una segunda división lejos de la cóstula y en cualquiera de las ramas, oblicuas y próximas en *A. smithii* (Fig. 5, K).

En *Angiopteris* los patrones de venación son relativamente constantes en las especies, pero es posible, como sugiere D. B. Lellinger (com. pers.) que pueda presentarse mayor complejidad en ciertos ejemplares de mayor tamaño en algunos casos. En *A. cartilagidens*, por ejemplo, se encontraron siempre patrones de venas simples con esporádicas geminadas, tanto en material de Islas Filipinas como de Yunnan (China), pero los ejemplares existentes no son muy numerosos. En el caso de *A. crassipes*, *A. evecta*, *A. lygodiifolia*, *A. pruinosa* y *A. palmiformis*, el material visto fue más abundante y las conclusiones acerca del patrón de venación se constataron en ejemplares de localidades y tamaños diferentes. En algunas especies, como *A. evecta*, *A. microua* y *A. palmiformis* el patrón es igual o muy similar y no sería posible distinguir pinnulas aisladas de estas especies sólo por ese carácter, pero sí por el conjunto del contorno, textura, margen, patrón de venación y características del venuloide (ver más adelante).

En todos los géneros de Marattiaceae se encuentran similares combinaciones de venas sim-

ples, bifurcadas y geminadas, pero solamente *Danaea* y *Marattia* presentan patrones con venas exclusivamente simples, los menos comunes en la familia. *Christensenia* es único por su patrón reticulado con venas anastomosantes que forman aréolas poligonales con venillas simples incluidas. Los patrones con venas bifurcadas 2 veces son más infrecuentes en la familia aún que los patrones de venas simples, y sólo se presentan en especies de *Angiopteris* y neotropicales de *Marattia* (Lavalle, 2002).

Venuloide (Fig. 5). El venuloide es un cordón de fibras cortas que se origina en el margen de las pinnulas. Mettenius (1856) lo describió por primera vez y criticó el término de “vena recurrente” que prevaleció, sin embargo, en la bibliografía posterior. El nombre de venuloide (Lellinger, 2002) alude a su aspecto de vena pero también al hecho de que su función es mecánica y no conductora, y es el que se usa aquí por considerarlo preferible a otros anteriores, como vena o venilla recurrente, cordón fibroso, falsa vena o venilla, etc.

En *Angiopteris* el venuloide se intercala entre las venas con dirección recurrente y longitud variable. Puede ser delgado o grueso como una vena secundaria, casi invisible y del color de la lámina o nítido y castaño negruzco a negro; el recorrido es recto o tortuoso. Se han encontrado las siguientes variaciones en la longitud y extensión: el venuloide intramarginal (Fig. 5, E-I), que se extiende hasta el área intramarginal, sin sobrepasar la línea de los soros, y que queda cubierto por éstos cuando están presentes; el venuloide medial, que llega hasta el área medial y el venuloide costular, que llega hasta muy cerca de la cóstula o hasta la cóstula misma, hacia la cual se curva (Fig. 5, A-D). Además, en el mesofilo de las pinnulas crasas o coriáceas se pueden hallar esclereidas estrelladas o con forma de horqueta, dispersas y aisladas o imbricadas en el mesofilo formando un retículo de células mecánicas, y ese rasgo, que se observa sólo en pinnulas aclaradas, se ha designado aquí venuloide fragmentario.

El venuloide intramarginal es característico de *A. annamensis* (Fig. 5, E), *A. crassipes* (Fig. 5, F), *A. elliptica* (Fig. 5, I) y *A. lygodiifolia* (Fig. 5, H). El venuloide costular se encuentra en *A. cartilagidens* (Fig. 5, A), *A. evecta* (Fig. 5, B), *A. palmiformis* (Fig. 5, C) y *A. pruinosa* (Fig. 5, D). El medial es una fase del intramarginal en pinnulas viejas de *A. elliptica* y *A. lygodiifolia* y una fase del costular, en jóvenes o distales de *A. palmiformis*. En *A. cartilagidens*, *A. evecta* y *A. palmiformis* es fino y del color de la lámina y en *A. pruinosa* es castaño oscuro o negro, grueso, tortuoso y toca la cóstula abriéndose en un abanico de esclereidas. El venuloide fragmentario está presente en *A. elliptica*, mientras que *A. microua* (Fig. 5, J), *A. smithii* (Fig. 5, K) y las pinnulas distales o jóvenes de *A. crassipes* carecen de venuloide.

En Marattiaceae, además de *Angiopteris*, el venuloide aparece en *Archangiopteris itoi* Shieh (Mengascini & Rolleri, 2001), y 2 especies neotropicales de *Marattia*: *M. interposita* Christ y *M. laxa* Kunze, pero no en las paleotropicales de ese género (Rolleri et al. 2001b; Lavalle, 2002). También está ausente en *Christensenia* y *Danaea* (Rolleri, 1993; ms), aunque las pinnas adultas de *D. nodosa* presentan venuloide fragmentario (Rolleri, ms).

Ceras (Fig. 9). Los hipofilos de las pinnulas adultas de *A. pruinosa* (Fig. 9, C-E) presentan generalmente una secreción blanca o amarillenta que fue determinada como cera (Rolleri & Lavalle, 1997). Esta cera es soluble en alcohol a baja temperatura y en acetona o éter en frío. Se deposita en una capa continua formada por escamas pequeñas dispuestas muy densamente pero dejando sin cubrir los idioblastos y los estomas (Fig. 9, C-D). Sobre esa capa se dispersan escamas más grandes, irregulares y delicadas (Fig. 9, E).

El exudado es similar en todos los ejemplares y especies. Conserva el color blanco o se torna amarillento y oscuro, con aspecto pulverulento, en material herborizado. *Angiopteris pruinosa* es la especie con cera más abundante y obvia, tanto en plántulas como en individuos adultos, pero no todos los ejemplares de la especie son pruinosos en estado adulto. La capacidad de secretar cera a través de la epidermis podría ser un rasgo del género, porque en individuos adultos de *A. annamensis* (Fig. 9 A-B), *A. evecta*, *A. palmiformis* y *A. smithii* hay gránulos y pequeños bastones céreos dispersos sobre la epidermis de epifilos e hipofilos, visibles solamente con bajos aumentos del microscopio electrónico de barrido, mientras que en individuos juveniles de otras (*A. cartilagidens*,

A. palmiformis) las pinnas pueden estar cubiertas por una capa fina pero perceptible de cera blanca o glaucescente, que falta en los adultos.

Modelos epidérmicos (Fig. 6-8). Numerosos estudios comparados de la epidermis en Marattiaceae (Rolleri et al. 1987, 1991, 2001 a y b; Mengascini & Rolleri, 2001; Lavalley, 2002) permiten considerar los modelos epidérmicos un rasgo diagnóstico específico y en algunos casos, infraespecífico (Rolleri, 1993 y ms).

En las especies estudiadas de *Angiopteris* se encuentran modelos epidérmicos poligonales o subpoligonales (células de paredes rectas o casi rectas) y sinuosos (células de paredes onduladas, con curvas y ángulos). A diferencia de otros géneros de Marattiaceae, como *Danaea* (Rolleri, ms) y *Marattia* (Rolleri et al., 2001b), los modelos sinuosos carecen de engrosamientos localizados o estos son de escasa importancia, como en las epidermis de *A. annamensis*, *A. crassipes* y *A. lygodiifolia* cuyas células tienen curvas levemente engrosadas en epifilos e hipofilos, y *A. palmiformis*, con engrosamientos sólo en hipofilos. Los modelos epidérmicos observados en las especies son los siguientes:

Epifilos e hipofilos con modelos sinuosos

- Epifilos e hipofilos con sinuosidades frecuentes, profundas y variables, radio celular 1:1 en epifilos y 2-4:1 en hipofilos, en *A. annamensis* (Fig. 6 A-B).
- Epifilos con sinuosidades distantes poco profundas, radio celular 1:1 á 3:1; hipofilos con sinuosidades más profundas y frecuentes, radio celular 1-2: 1, en *A. crassipes* (Fig. 6 E-F).
- Epifilos con sinuosidades frecuentes y más bien regulares, tan amplias como profundas, radio celular 2:1; hipofilos similares, con sinuosidades más profundas y algo irregulares, radios 1-3:1, en *A. lygodiifolia* (Fig. 6 C-D) y juveniles de *A. annamensis*. En *A. lygodiifolia* y en las plántulas las células son 2 veces más pequeñas, tanto en epifilos como en hipofilos.

Epifilos con modelos subpoligonales o poligonales, hipofilos con modelos sinuosos, subsinuosos o subpoligonales

- Hipofilos con sinuosidades curvas y angulosas, profundas e irregulares, radios 2-3:1: *A. palmiformis* (Fig. 7 A-B).
- Hipofilos con sinuosidades curvas profundas, radios 1- 3:1: *A. microua* (Fig. 7 C-D).
- Hipofilos subsinuosos, células angostas (radio 3-4:1): *A. cartilagens* (Fig. 7 E-F).
- Hipofilos subsinuosos, con curvas o ángulos aislados; células angostas (radio 3-4 :1): *A. pruinosa* (Fig. 8 A-B).
- Hipofilos subsinuosos a sinuosos, con sinuosidades irregulares someras, radio 2-3:1: *A. smithii* (Fig. 8 C-D).
- Hipofilos subsinuosos, ondas angulosas y curvas, irregulares, células angostas (radio 3-4:1): *A. evecta* (Fig. 8 G-H).
- Hipofilos subpoligonales, con sinuosidades someras al azar, células angostas, radio 4-5:1: *A. elliptica* (Fig. 8 E-F).

Estomas (Fig. 6- 9). Los estomas responden al tipo maratiáceo descrito por Rolleri & Lavalley (1997). En *Angiopteris* tienen contorno elíptico, con las oclusivas por encima de la epidermis adyacente (*A. annamensis*, *A. crassipes*, Fig. 9, H, *A. evecta*, *A. lygodiifolia*, *A. microua*, y *A. palmiformis*), al mismo nivel o algo hundidas (*A. cartilagens*, *A. elliptica*, *A. pruinosa*, Fig. 9, F, y *A. smithii*) y anexas dispuestas en uno o dos ciclos. Pueden aparecer estrías finas, tanto en oclusivas como en anexas (Rolleri & Lavalley, 1997).

La pared externa de las oclusivas está desigualmente engrosada y presenta depresiones polares de contorno elíptico en las que faltan las capas cuticulares pectinadas, llamadas áreas polares deprimidas (Rolleri & Lavalley, 1997) y vinculadas con el mecanismo de apertura estomática (Rolleri, ms). La pared de contacto de las oclusivas es corta o casi inexistente en vista superficial, porque la apertura externa del poro es elíptica, a veces con un reborde estriado muy fino. Todas las especies presentan engrosamientos en los polos de las oclusivas (piezas polares) en forma de "T" o de cuña triangular, que son muy prominentes en *A. pruinosa* (Fig. 9, D) y *A. smithii* (Fig. 9, G).

Los estomas adultos son ciclocíticos (Wilkinson, 1979; Rolleri et al., 1991) y las anexas se

distinguen claramente de las epidérmicas adyacentes, predominando las disposiciones tetracíticas, estaurocíticas o, más raramente, ciclocíticas típicas (con 2 ciclos ordenados de anexas) y anisocíticas (*A. microua*, Fig. 8, F). Tienen un tamaño que va desde 50-55 μm hasta 80-85 μm de largo por 35-45 μm de ancho, dimensiones que son comunes en la familia (excedidas sólo por *Danaea*, Rolleri, ms) y los mayores tamaños se han registrado en *A. annamensis*, *A. evecta* y *A. elliptica*. La densidad estomática es baja en *A. annamensis*; media en *A. cartilagidens*, *A. elliptica*, *A. evecta* y *A. pruinosa*, y alta en *A. crassipes*, *A. lygodiifolia*, *A. microua*, *A. palmiformis* y *A. smithii* (Tabla 1). En especies con densidad estomática alta son frecuentes los estomas que comparten una de las células oclusivas (contiguos) o una de las anexas (adyacentes). La densidad estomática de *Angiopteris* es la más alta de la familia y sólo se han registrado valores similares en *Archangiopteris* (Mengascini y Rolleri, 2001). En Marattiaceae, las densidades más bajas se encuentran en *Christensenia* (Rolleri, 1993) y *Danaea*, el único género con densidad baja en la mayoría de las especies y con unas pocas sin estomas o con estomas vestigiales muy esparcidos. *Marattia* tiene valores de densidad intermedios entre los más bajos de *Angiopteris* y los de *Danaea*, tanto en especies paleotropicales como neotropicales (Rolleri et al., 2001; Lavalle, 2002).

Tabla 2. Dimensiones y densidad estomática en especies de *Angiopteris*

Especies	Dimensiones (l x a, en μm)	Densidad (estomas / mm^2)
<i>A. annamensis</i>	(56) 62 (74) x (24) 29 (34)	(20) 32 (48) / mm^2
<i>A. cartilagidens</i>	(40) 46 (59) x (20) 24 (26)	(36) 56 (100) / mm^2
<i>A. crassipes</i>	(40) 46 (59) x (24) 28 (39)	(78) 85 (120) / mm^2
<i>A. elliptica</i>	(45) 52 (56) x (28) 32 (36)	(48) 60 (80) / mm^2
<i>A. evecta</i>	(64) 66 (69) x (29) 33 (35)	(44) 56 (80) / mm^2
<i>A. lygodiifolia</i>	(42) 46 (48) x (22) 28 (32)	(80) 84 (116) / mm^2
<i>A. microua</i>	(37) 44 (46) x (23) 32 (34)	(96) 116 (128) / mm^2
<i>A. palmiformis</i>	(34) 43 (59) x (27) 32 (42)	(96) 100 (116) / mm^2
<i>A. pruinosa</i>	(39) 44 (50) x (25) 27 (33)	(56) 64 (74) / mm^2
<i>A. smithii</i>	(37) 46 (50) x (20) 24 (28)	(84) 121 (156) / mm^2

Idioblastos epidérmicos (Fig. 6-9).—El contenido de los idioblastos epidérmicos de Marattiaceae fue estudiado por Rolleri et al. (2001d), y determinado como ópalo A, un polimorfo de la sílice de origen biológico. Los idioblastos se encuentran en epifilos e hipofilos, aunque son más abundantes en los hipofilos, se pueden distinguir bien con lupa manual o microscopio estereoscópico y sobresalen claramente del nivel de la epidermis de las pínulas (Fig. 9, C, en *A. pruinosa*). Se presentan solitarios, agrupados de a 2-3 y hasta 5-8 idioblastos, o en grupos mucho más extensos, llamados áreas de idioblastos por Rolleri et al. (2001 d), que generalmente alternan con grupos más reducidos.

Se encuentran idioblastos solitarios o en grupos de 2-3 en *A. annamensis*; en grupos de 2-8 en *A. crassipes*, *A. lygodiifolia* y *A. microua*; en grupos de hasta 10-12 en *A. elliptica*, *A. palmiformis* y *A. smithii* y áreas de más de 20-25 idioblastos en *A. cartilagidens*, *A. evecta* y *A. pruinosa*, y, en estos casos, las áreas alternan con grupos más pequeños.

Angiopteris, *Archangiopteris* y *Marattia* forman idioblastos de ópalo, pero las áreas extensas de estas células son típicas de los 2 primeros, mientras que *Marattia* tiene idioblastos solitarios o en grupos de 2-8 tanto en especies paleotropicales como neotropicales (Rolleri et al., 2001 b; Lavalle, ms).

Protuberancias intercelulares pécticas (Fig. 10). Las protuberancias intercelulares pécticas de las células del mesofilo de las frondas de los helechos maratiáceos fueron estudiadas por Rolleri et al. (1999), quienes establecieron los siguientes tipos: verrugas, conexiones y filamentos pécticos. Esas autoras analizaron varias especies de *Angiopteris*, en las cuales encontraron predominante-

mente verrugas y conexiones.

Las especies tratadas aquí presentan verrugas pécticas, chatas o pediceladas y conexiones y están ausentes los filamentos. Se encontraron verrugas homogéneas, poco densas, globosas, chatas, casi tenues, en *A. annamensis* (Fig. 10, C) y en *A. lygodiifolia* (Fig. 10, B) y más densas, chatas o pediceladas, masivas, en *A. crassipes* (Fig. 10, A); verrugas heterogéneas, densas o no, globosas, chatas o pediceladas, con pedicelos cónicos bajos o cilíndricos, mezcladas con conexiones cortas y gruesas en *A. elliptica* (Fig. 10, M-O); verrugas cilíndricas y conexiones cortas en *A. microua* (Fig. 10, D-F); verrugas globosas pediceladas y conexiones esporádicas, cortas y gruesas en *A. cartilagidens*, *A. palmiformis* (Fig. 10, G-I) y *A. pruinosa* (Fig. 10, J-L); verrugas cónicas, filamentos cortos y finos, y conexiones, todos más bien dispersos, en *A. smithii* y, finalmente, verrugas heterogéneas diversas y conexiones gruesas de dos o varias PIP filamentosas en *A. evecta* (Fig. 10, P-R).

Los tipos de protuberancias intercelulares pécticas presentes en *Angiopteris* son similares a los de *Archangiopteris*, aunque en este género no se han encontrado conexiones gruesas y largas como en *Angiopteris* y la densidad es apreciablemente menor. *Christensenia*, se caracteriza por las verrugas y los filamentos no muy largos, cilíndricos o capitados. *Marattia* tiene protuberancias intercelulares pécticas de todos los tipos, el filamento aparece en especies paleotropicales y neotropicales, y en general es largo y delgado (Rolleri et al., 1999; Lavalley, 2002). En *Danaea*, aunque se encuentran verrugas aisladas y conexiones, predominan los filamentos, muy largos, densos y enmarañados.

Paráfisis (Fig. 11). Recientemente, Rolleri et al. (2000) describieron las paráfisis de varias especies de *Marattia*, actualizando en ese estudio la información existente sobre ellas para otros géneros de Marattiaceae con excepción de *Archangiopteris*. Describieron paráfisis piliformes uniseriadas, ramificadas y protoscamosas, y sugirieron que esos tipos se presentan, con algunas variaciones, en todos los géneros. Las paráfisis de *Archangiopteris* fueron estudiadas por Ching (1958) y por Mengascini & Rolleri (2001), quienes las describieron como piliformes ramificadas.

Las paráfisis de *Angiopteris* no habían sido estudiadas previamente. En este género predominan las paráfisis piliformes ramificadas, con una célula basal grande, cuerpos cortos, 1-2-seriados o paucicelulares y 2 brazos en “Y” o en “V”, o bien 3 brazos uniseriados. Se mezclan con paráfisis 1-seriadas escasas o relativamente abundantes y en general son densas en el margen de los receptáculos de la mayoría de las especies. Están ausentes en *A. lygodiifolia* y en *A. smithii*, aunque en algunos ejemplares, al azar, de la primera especie se hallaron algunas paráfisis vestigiales (Fig. 11, J) y en *A. smithii* aparecen ocasionalmente paráfisis 1-seriadas o ramificadas, muy ralas y discontinuas (Fig. 11, C-D).

La diversidad observada fue la siguiente: paráfisis ramificadas “en Y”, con las ramas divergiendo desde la segunda o tercera célula por encima de la base, en *A. cartilagidens*, *A. palmiformis* (Fig. 11, B) y *A. pruinosa* (Fig. 11, A); paráfisis ramificadas “en V” desde la célula basal misma, o con 3 ó más brazos casi iguales (son comunes las paráfisis insertas muy próximas sobre células basales contiguas), en *A. evecta* (Fig. 11, F-G) y *A. microua*; paráfisis uniseriadas largas (8-10 células) y ramificadas “en V” y “en Y” en *A. crassipes* (Fig. 11 H-I); paráfisis uniseriadas y ramificadas “en V”, cortas (2-3 células), en *A. elliptica* (Fig. 11, E); paráfisis uniseriadas con las células del cuerpo muy pequeñas en relación con la terminal de los brazos que es larga y cilíndrica y escasas paráfisis ramificadas “en V”, en *A. annamensis* (Fig. 11, K-L).

No se encontraron paráfisis uniseriadas como tipo exclusivo en ninguna de las especies estudiadas, ni paráfisis protoscamosas como las de algunas especies de *Marattia* (Rolleri et al., 2000 y 2001 a y b; Lavalley, 2002) y, como en ese género, hay especies que carecen de paráfisis.

Soros. Los soros son pequeños y cortos, con 5-6 esporangios en pínulas jóvenes o distales, y largos, con 12-14 esporangios, en pínulas adultas. Son casi marginales en *A. annamensis* y *A. lygodiifolia*, más bien intramarginales en *A. crassipes*, *A. elliptica*, *A. evecta*, *A. microua*, *A. pruinosa* y *A. smithii*, y casi mediales en *A. cartilagidens* y *A. palmiformis*. En *A. crassipes* hay cierta variación y se encuentran ejemplares adultos con soros muy próximos al margen o con soros

intramarginales, y algo similar ocurre en *A. palmiformis*, con soros intramarginales o casi mediales erráticamente, en ejemplares adultos, sin que se viera una correlación clara con otros rasgos. La cantidad de esporangios por soro y la posición (en el margen o intramarginal) varía en la misma planta en *A. pruinosa*.

Esporas (Fig. 12). Las esporas de Marattiaceae fueron estudiadas por Rolleri et al. (1996, 1998), Rolleri & Lavalle (2001) y Lavalle (2002), analizando los tipos de ornamentación presentes en todos los géneros.

Las esporas de *Angiopteris* son triletes y la ornamentación es buliforme de tipo pustulado (Lellinger y Taylor, 1997). Las esporas son globosas, subesféricas, triletes, con una lesura poco marcada, de brazos cortos. El tamaño, más variable que en otras Marattiaceae, va desde 30-32 μm en *A. palmiformis* y *A. pruinosa*, hasta 43-45 μm en *A. crassipes* (42-45 μm en vista polar), con medidas intermedias en las demás especies. Los **perisporios** son buliformes y estratificados en 2-3 capas, la externa o la media en general con micro-ornamentación granular muy fina que solamente se aprecia a partir de aumentos de MEB de 5000 x. Las capas se desprenden naturalmente (*A. crassipes*, Fig. 12, E-F; *A. lygodiifolia*, *A. elliptica*, Fig. 12, I) o permanecen adheridas entre sí en una capa más gruesa que se fractura pero no se separa en otras capas (*A. palmiformis*, Fig. 12, K-L; *A. pruinosa*). Los **exosporios** son buliformes y sin micro-ornamentación, con bulas nítidas y discretas, ocasionalmente fusionadas en muros cortos.

Angiopteris es el género de Marattiaceae con menos variación apreciable en la macro-ornamentación de las esporas. La ornamentación buliforme es antigua en la familia y se remonta al Pérmico Superior (Li et al., 2001), descrita para restos de *Danaeites rigida* Gu & Zhi, una maratiácea más relacionada con el género *Marattia* que con *Danaea*, con esporas triletes pustuladas con bulas discretas típicas, como las especies actuales de *Angiopteris*. La ornamentación buliforme no aparece en la actualidad más que en *Angiopteris* y *Marattia* (Rolleri et al., 1998; 2001 a; Rolleri & Lavalle, 2001), y es esteliforme (esporas equinadas o crestadas) en *Archangiopteris* (Mengascini y Rolleri, 2001), *Christensenia* Rolleri et al., 1996) y *Danaea* (Rolleri, ms).

Conclusiones

Angiopteris tiene en común con otros géneros de Marattiaceae los rizomas carnosos políciclostélicos reservantes, las estípulas geminadas amiláceas, el almidón de granos simples excéntricos en rizomas y estípulas, los pulvínulos, el colénquima en rizomas, raíces y estípites, el esclerénquima en raquis, costas y cóstulas, los estomas maratiáceos, la capacidad de biomineralizar sílice acumulando ópalo A en idioblastos epidérmicos, la presencia de protuberancias intercelulares pécticas en células del mesofilo y el sistema secretor de mucílago diversificado por toda la planta. Sin embargo, los rizomas erectos masivos, los pulvínulos en la base de estípites y costas, las láminas monomórficas 1-2-pinnadas, los contornos y textura de las pinnulas, los márgenes enteros, crenados o aserrados, los patrones de venación, el venuloide esclerosado intramarginal, medial, costular, fragmentario o eventualmente ausente, la secreción epidérmica de cera, los modelos epidérmicos, los estomas maratiáceos distribuidos con densidad comparativamente alta, los idioblastos de ópalo en grupos o áreas extensas, las protuberancias intercelulares pécticas de tipo verruga o conexión gruesa y las esporas triletes con ornamentación buliforme (pustuladas) son rasgos típicos de *Angiopteris*.

El contorno, textura y consistencia foliar, el tipo de margen, la presencia o ausencia de cera en hipofilos, los patrones de venación, la presencia o ausencia y la extensión del venuloide esclerosado, la presencia o ausencia de venuloide fragmentario, los modelos epidérmicos y la densidad de estomas e idioblastos son caracteres que varían en el nivel específico en *Angiopteris*.

El indumento es un carácter genérico en Marattiaceae, por su morfología y naturaleza. Aunque un estudio muy detallado revela ciertas variaciones morfológicas, es demasiado uniforme para ser considerado un rasgo diagnóstico confiable en el nivel específico.

El venuloide es un carácter diagnóstico útil para la determinación de las especies en combinación con otros, como el contorno de las pinnulas y la venación, pero no para la segregación de subgéneros en *Angiopteris*. El mismo tipo de venuloide agrupa especies afines, como *A. evecta*, *A. palmiformis*, *A. pruinosa* y, eventualmente *A. cartilagidens* (costular) o como *A. annamensis*, *A. crassipes* y *A. lygodiifolia* (intramarginal), aunque en este grupo está también *A. elliptica*, no tan afín. *Angiopteris microura*, una especie muy similar a *A. evecta* por sus caracteres vegetativos y *A. smithii*, carecen de venuloide. Además, la extensión del venuloide parece variar, dentro de ciertos límites, con la edad de la planta (intramarginal a medial; medial a costular). El conjunto de rasgos formado por el tipo de margen, la presencia o ausencia de venuloide, la extensión del mismo y el patrón de venación permite determinar las especies.

La venación podría ser un rasgo diagnóstico importante, como en otros géneros de Marattiaceae. Los resultados de este trabajo provienen del análisis de abundante material, pero considerando que éste suele ser fragmentario en las colecciones y no siempre es posible saber si se trata con pinnas o pinnulas medianas, este rasgo debe aplicarse con cierta cautela. En especies de las que se dispuso de material abundante y geográficamente variado, como *A. annamensis*, *A. crassipes* y *A. lygodiifolia*, se comprobó que los patrones de venación eran iguales en pinnulas angostas o latifoliadas. La distancia entre venas y la nitidez de las mismas son complementos útiles para distinguir algunas especies (*A. annamensis*, *A. crassipes*, *A. lygodiifolia*).

Los modelos epidérmicos son menos variados en *Angiopteris* que en otros géneros de Marattiaceae, pero igualmente específicos. En algunas especies (*A. annamensis*, *A. crassipes*) el tamaño celular es llamativamente grande, y podría indicar diferencias de ploidía, pero se requiere el estudio de material adicional. La epidermis sugiere, también, una gran afinidad entre *A. annamensis* y *A. lygodiifolia*, y podrían ser tratadas como subespecies. Los idioblastos por sí solos no constituyen un carácter diagnóstico, pero sí en asociación con el modelo epidérmico y la densidad estomática.

Las esporas de *Angiopteris* son extremadamente uniformes. La densidad de la bulas es poco variable y la presencia de micro-ornamentación es inconstante en la misma especie y en la misma planta. Aunque ciertas especies se destacan por sus esporas comparativamente grandes (*A. crassipes*) o pequeñas (*A. annamensis*), o los perisporios gruesos más bien muriformes que buliformes (*A. cartilagidens*), estos caracteres no son suficientes para la determinación, de modo que el rasgo, por el momento, se considera diagnóstico sólo en el nivel genérico.

Agradecimientos

La autora agradece al Dr. David B. Lellinger, del Instituto Smithsonian de Washington, D. C., por el préstamo numerosas colecciones, el permiso para realizar estudios morfológicos con material del U. States National Herbarium, y la cuidadosa lectura crítica de este manuscrito, y a la Licenciada Mónica Rodríguez, del Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, la realización y diagramación de las ilustraciones.

Bibliografía

- ASAMA, K. 1960. Evolution of the leaf forms through the ages explained by the successive retardation and neoteny. Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2, Geol., Spec. Vol.4: 252-280.
- BOWER, F. O. 1926. The Ferns, II. University Press, Cambridge.
- BROWN, E. D. & F. B. BROWN 1931. Flora of Southeastern Polynesia, II. Pteridophytes. Bull. B. P. Bishop Mus. 89:1-123, t. I—XII.

- CAMUS, J. 1988. The limits and affinities of marattealean fern genera in China and the West Pacific. Proc. Int. Symp. Systematic Pteridology. Pekín
- CAMUS, J. 1990. Marattiaceae, pag. 174-180, En: K. Kubitski (Ed.): The families and genera of vascular plants, I: Pteridophytes and Gymnosperms. Springer Verlag, Berlin.
- COPELAND, E. B. 1909. Ferns of the Malay-Asiatic Region, I. Philipp. J. Sci., C, Bot. 4:1-15.
- COPELAND, E. 1947. genera Filicum. Waltham, Massachussets.
- CHANG, C.-Y. 1975. Morphology of *Archangiopteris* Christ & Giesenh. and its relationship with *Angiopteris* Hoffm. Acta Bot. Sin. 15:261-276.
- CHING, R. C. 1958. A revision of the fern genus *Archangiopteris* Christ & Giesenh. Acta Phytotax. Sinica 7: 212-224, t. XLIX-LII.
- CHRIST, H. & K. GIESENHAGEN 1899. Pteridographische Notizen. Flora 86:72-85. FEDER, N. & T. P. O'BRIEN 1959. Plant microtechnique: some principles and new methods. Amer. J. Bot. 55:123-142.
- GURR, L. 1965. The rational use of dyes in biology. Williams and Wilkins, Londres.
- HAYATA, B. 1919. *Protomarattia*, a new genus of Marattiaceae, and *Archangiopteris*. Bot. Gaz. 67:84-92.
- HAYATA, B. 1928. On the systematic importance of the stelar system in the Filicales. II. Bot. Mag. Tokio 42:301-311.
- HE, Z-R. 2000. A new species of *Angiopteris* from Guangxi. Acta Bot. Yun. 22 (4) :399-400.
- HILL, C. R. & J. M. CAMUS 1986. Evolutionary cladistics in Marattialean ferns. Bull. Brit.Mus. (Nat. Hist.), Bot. 14: 219-300.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN & L. BARNETT 1990. Index Herbariorum, Part I, Herbaria of the World, ed.8. New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- HOLTUM, R. E. 1978. The morphology and taxonomy of *Angiopteris* (Marattiaceae) with a description of a new species. Kew Bull. 32: 587-594.
- HIERONYMUS, G. 1919. Bemerkungen zur Kenntniss der Gattung *Angiopteris* Hoffm. Hedwigia 61: 242-285.
- JOHANSEN, D. A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- JONES, D. L. 1997. Encyclopaedia of Ferns. Timber Press, Inc. Portland, Oregon.
- LAVALLE, M. C. 2002. Revisión de las especies neotropicales de *Marattia* Sw. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Argentina.
- LELLINGER, D. B., 2002. A modern multilingual glossary of taxonomic pteridology. Pteridologia, 3.
- LELLINGER, D. B. & W. C. Taylor 1997. A classification of spore ornamentation in the Pteridophyta. Pag. 33-42 en: R. J. Johns (ed.) Holtum Memorial Volume. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LI, J-W, 1988. Chromosome numbers of some species in the genus *Angiopteris* Hoffm. from Yunnan, China. Proc. Int. Symp. Systematic Pteridology. Pekín.
- LI, Z-H, C-S LI & J. HILTON 2001. Fertile pinnules of *Daneites rigida* Gu & Zhi (Marattiales) from the Upper Permian of South China. Bot. J. Linn. Soc. 136: 107-117.
- MENGASCINI, A. S. & C. H. ROLLERI, 2001. Caracteres diagnósticos y taxonomía de *Archangiopteris* Christ y Giesenh. (Marattiaceae). Bol. Soc. Argentina Bot. 36, Supl. 2001: 146.
- METTENIUS, G. 1856. Filices horti botanici lipsiensis. Voss, Leipzig.
- OGURA, Y. 1972. Comparative anatomy of the vegetative organs of the Pteridophyta, en: W. Zimmerman, S. Carlquist,

- P. Ozenda & H. D. Wulff (Eds.), Encyclopedia of Plant Anatomy 7, Berlin.
- PICHI SERMOLLI, R. E. 1968. The fern genus *Protomarattia* Hayata. Webbia 23: 153 -158. Presl, C. B., 1845. Supplementum Tentaminis Pteridographiae. Haase, Praga.
- PROCTOR, G. R. 1977. Flora of the Lesser Antilles, Leeward and Windward Islands, vol. 2, Pteridophyta. Arnold Arboretum, Harvard University, Jamaica Plain.
- ROLLERI, C. H. 1984. Ontogenia y semofilesis de las lenticelas de algunas Filicophyta con especial referencia a las de *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett. (Blechnaceae-Pteridophyta). Rev. Museo de La Plata, n. ser., Bot. 13 (77):165-187.
- ROLLERI, C. 1993. Revision of genus *Christensenia*. American Fern J. 83(1):3-19.
- ROLLERI, C. 2001. Caracteres diagnósticos y taxonomía en el género *Angiopteris* Hoffm. (Marattiaceae). Bol. Soc. Arg. Bot. 36, Supl. 2001:146-147.
- ROLLERI, C. 2002. Revision del género *Danaea* J. E. Smith (Marattiaceae). Ms.
- ROLLERI, C. & M. LAVALLE, 1997. Análisis con MEB y MO de caracteres epidérmicos en Marattiaceae. Rev. Mus. La Plata, n.s., Bot., 14 (108): 433-456.
- ROLLERI, C. & M. LAVALLE 2001. Morfología de las esporas en especies paleotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae). Rev. Museo La Plata, n.s., Bot. 114:695-705.
- ROLLERI, C., A. M. DEFERRARI & M. CICCARELLI 1987. Epidermis y estomatogénesis en Marattiaceae (Marattiales). Rev. Museo La Plata, n. s., Bot. 14:124-147.
- ROLLERI, C., A. M. DEFERRARI & M. LAVALLE 1991. Epidermal morphology of the pinnae of *Angiopteris*, *Danaea* and *Marattia*. Amer. Fern J. 81 (2): 44-62.
- ROLLERI, C., M. C. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ 1998. Morfología de las esporas de *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. Physis, sec. C 55 (128-129): 17-26.
- ROLLERI, C., M. C. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ 1999. Protuberancias intercelulares pécticas en mesofilos de *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. Physis, (Buenos Aires) sec. C, 57 (132-133):1-11.
- ROLLERI, C., M. C. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ 2000 (2001). Paráfisis en especies neotropicales y paleotropicales de *Marattia* Sw. Physis (Buenos Aires) sec. C 58 (135-136): 39-46.
- ROLLERI, C., M. C. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ 2001a. Sistemática de los helechos maratiáceos. Bol. Soc. Arg. Bot. 36, Supl. 2001: 146.
- ROLLERI, C., M. C. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ 2001 b. Las especies de *Marattia* Sw. en el paleotrópico. Candollea 56: 97- 113.
- ROLLERI, C., M. C. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ 2001 c. Almidón de reserva en helechos maratiáceos. Bol. Soc. Arg. Bot. 36, Supl. 2001: 147.
- ROLLERI, C., M. C. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ 2001 d. Idioblastos de ópalo en helechos maratiáceos. Physis (Buenos Aires) e. p.
- SHIEH, W-C. 1970. Two new species of ferns from Taiwan. J. Jap. Bot. 45:161-165.
- WILKINSON ; H. 1979. The plant Surface (mainly leaf) : 67-195, en T. Metcalfe & L. Chalk, Anatomy of the Dicotyledons.
- VRIESE W. H. DE & P. HARTING. 1853. Monographie des Marattiacées. Noothoven van Goor, Leiden & Arnz, Düsseldorf.

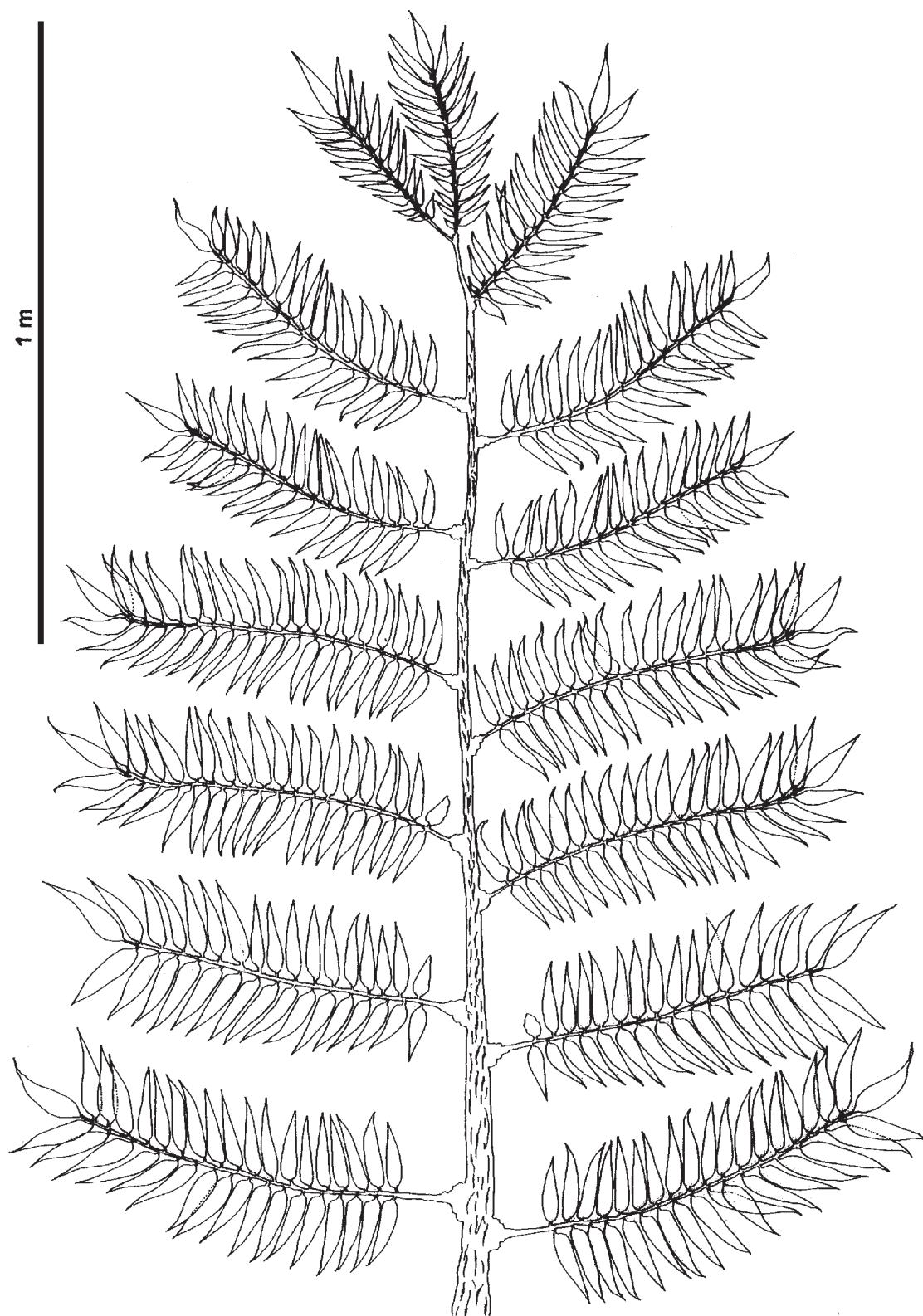


Fig. 1. Arquitectura foliar en especies de *Angiopteris*. *Angiopteris crassipes*, de India, Saldanha y Ramamoorthy 1144 A-G (US), con una lámina de 2 m y un estípote (no ilustrado) de 1,3 m.

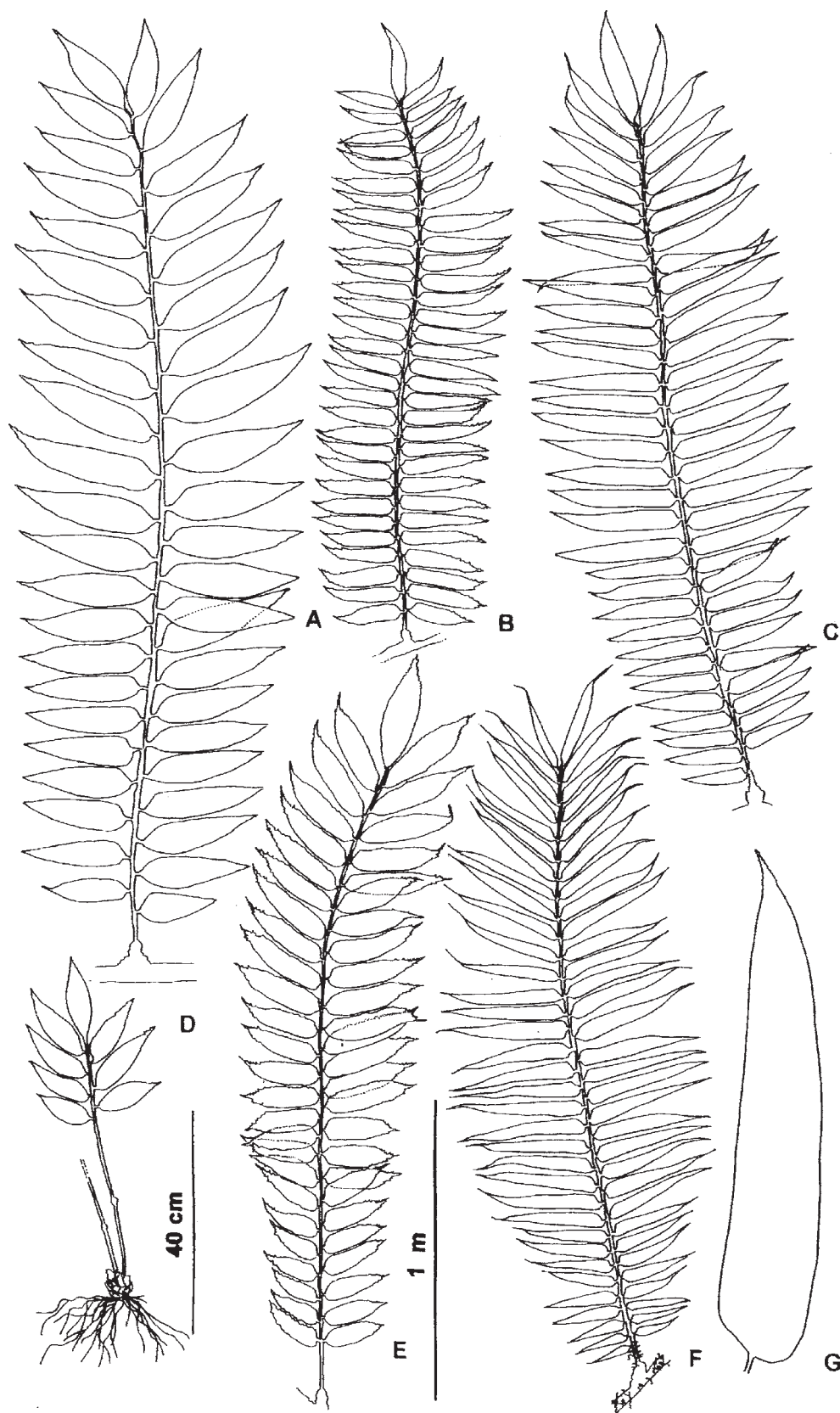


Fig. 2. Arquitectura foliar en especies de *Angiopteris*: pinnas medianas y plántulas. A: *A. elliptica*. B: *A. lygodiifolia*. C: *A. evecta*. D: plántula de *A. elliptica*. E: *A. annamensis*. F: *A. palmiformis*. G: *A. smithii*, ii.

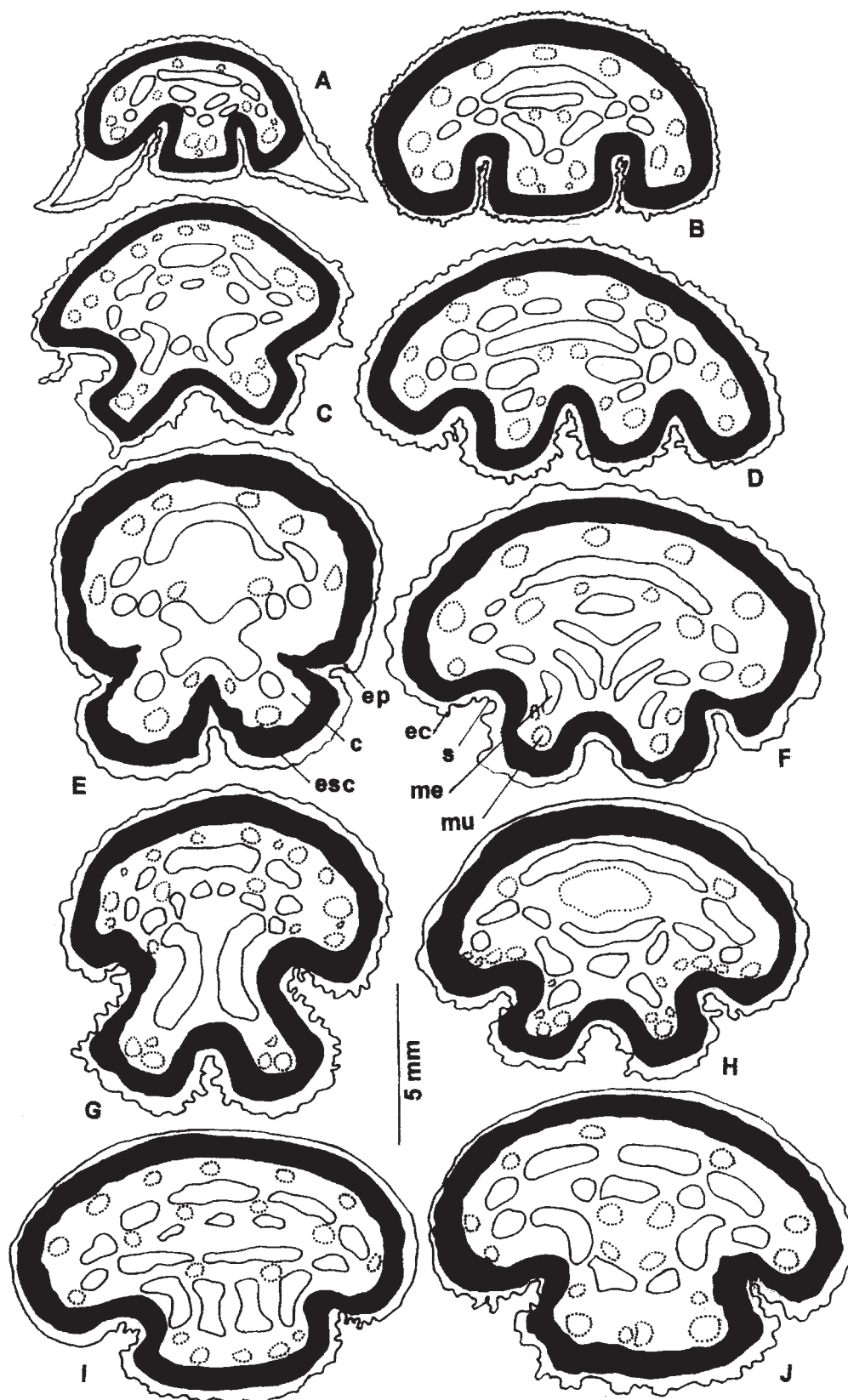


Fig. 3. Secciones transversales de las costas en pinnas medianas de especies de *Angiopteris*. A-B: *A. lygodiifolia*, A: costa alada en plantas jóvenes. B, parte media de la costa en plantas adultas. C: *A. crassipes*. D: *A. annamensis*. E: *A. microura*. F: *A. evecta*. G: *A. elliptica*. H: *A. palmiformis*. I: *A. cartilagidens*. J: *A. pruinosa*. En todos: c, corteza. ec, espina cortical; ep, epidermis papilosa; esc, esclerénquima; me, meristela; mu, canales de mucílago; s, surco abaxial.

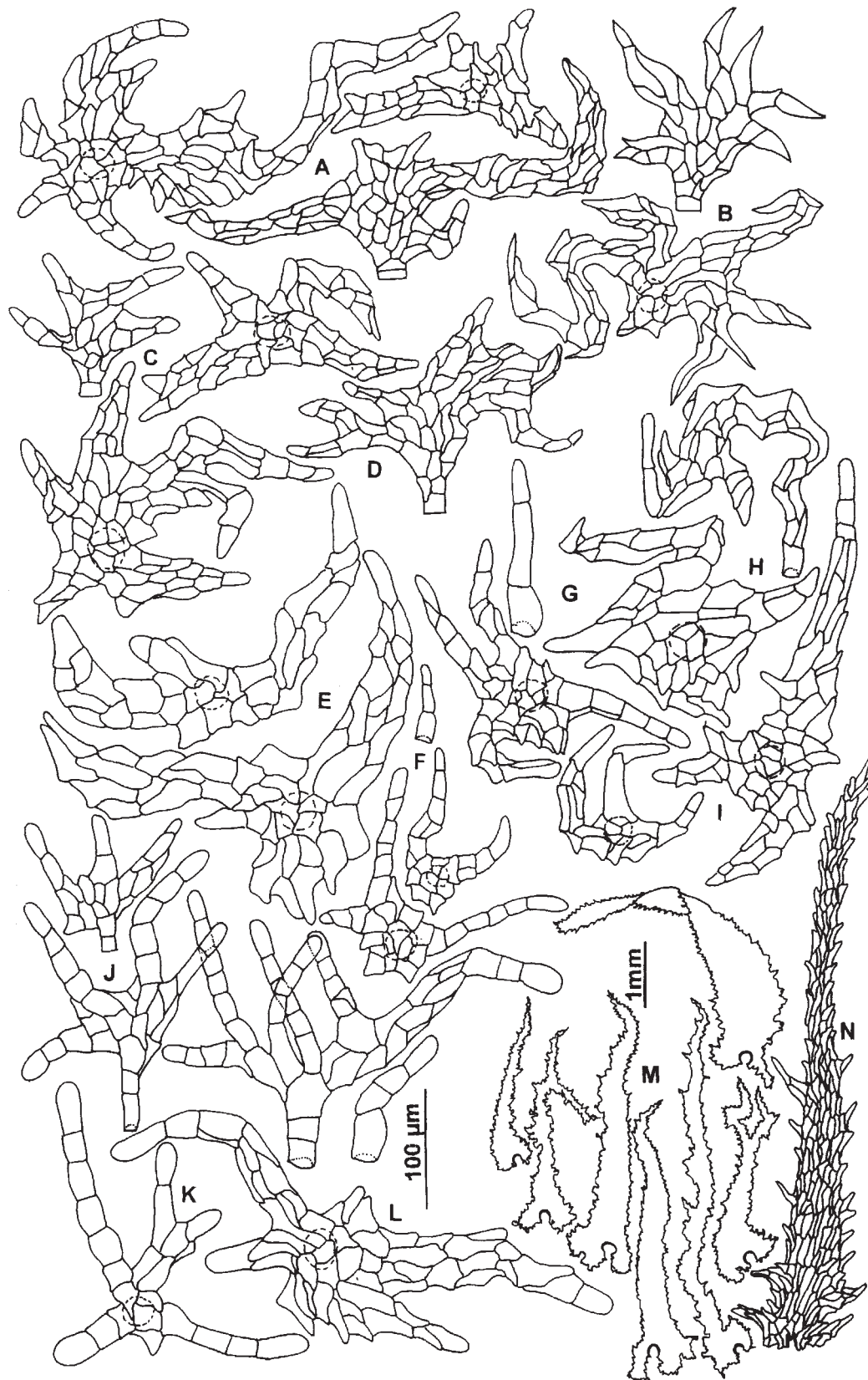


Fig. 4. Indumento en especies de *Angiopteris*: protoscamas y tricomas. A: *A. palmiformis*. B: *A. cartilagens*. C-D: *A. pruinosa*. E: *A. elliptica*. F: *A. lygodiiifolia*. G-I: *A. microura*. J-L: *A. evecta*. M-N: *A. microura*. En A-D y F-J, protoscamas y tricomas de raquis, costas, cóstulas, venas secundarias y lámina; en E, protoscamas costales; en M-N, protoscamas de raquis y estípite.

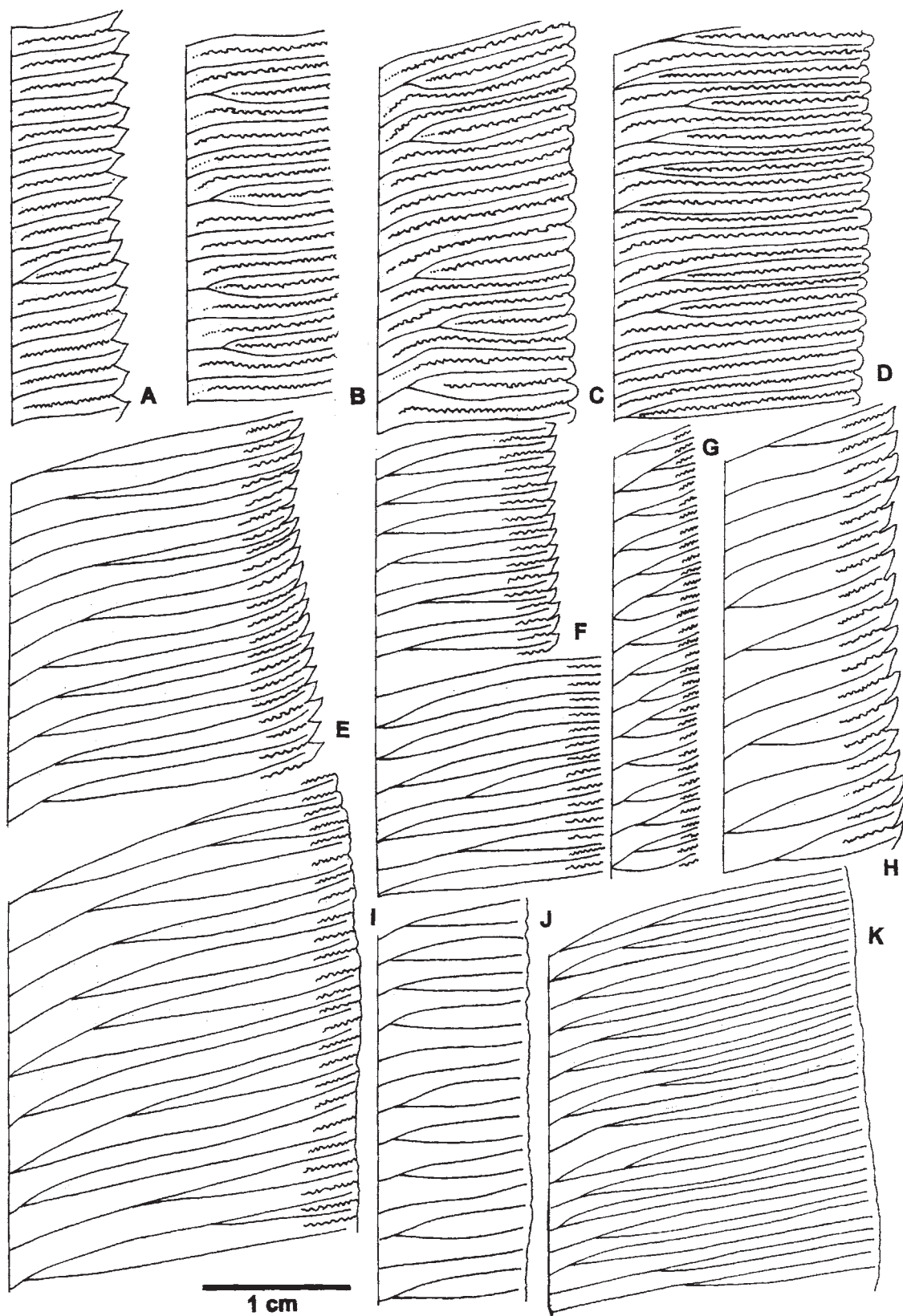


Fig. 5. Venación y venuloide en especies de *Angiopteris*. A: *A. cartilagidens*. B: *A. palmiformis*. C: *A. evecta*. D: *A. pruinosa*. E: *A. annamensis*. F: *A. crassipes*. G-H: *A. lygodiifolia*. I: *A. elliptica*. J: *A. microura*. K: *A. smithii*. En todos, trazo recto: venas secundarias; trazo tortuoso: venuloide.

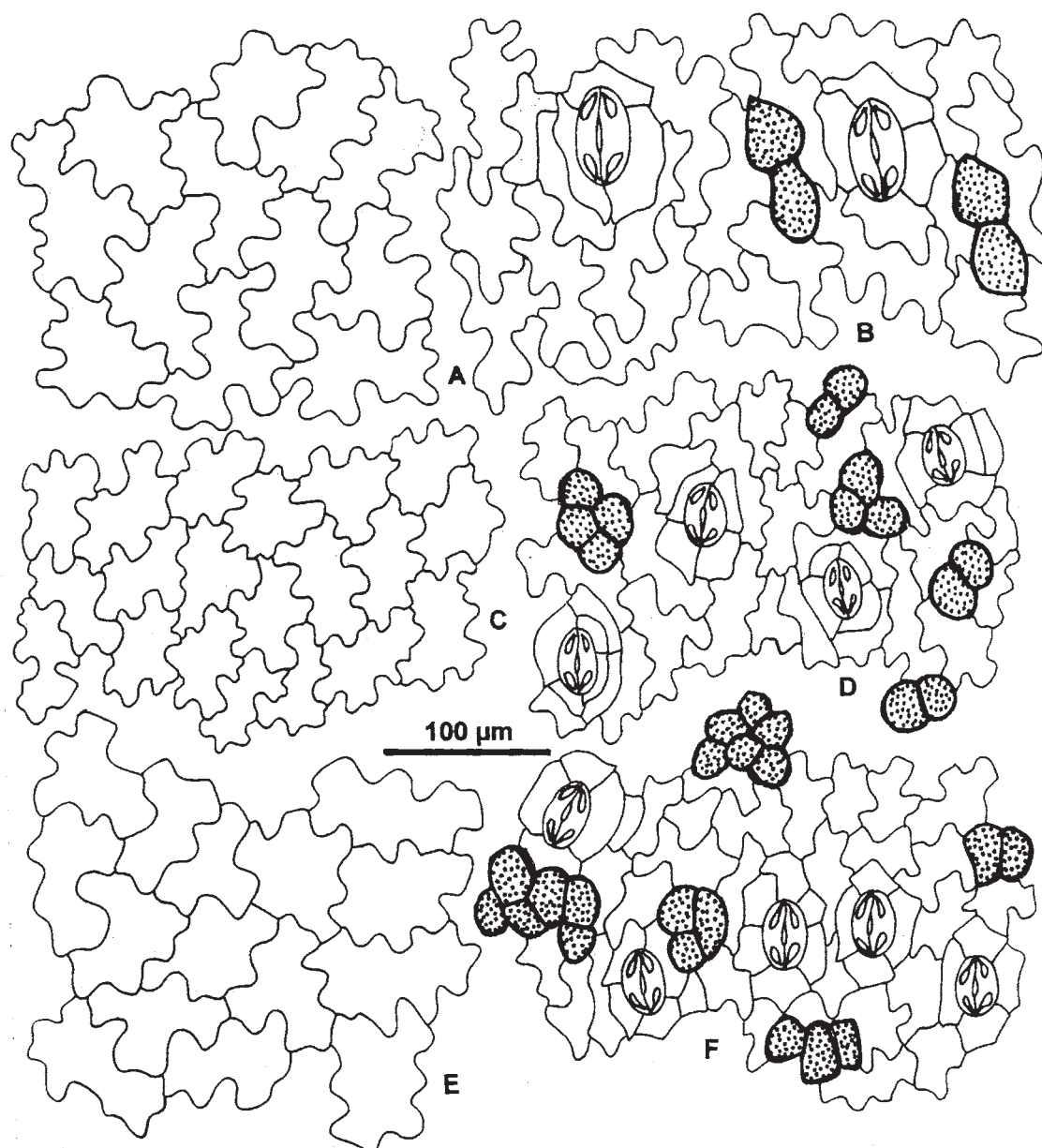


Fig. 6. Modelos epidérmicos en especies de *Angiopteris*. A-B: *A. annamensis*. C-D: *A. lygodiifolia*. E-F: *A. crassipes*. En todos, izquierda, epifilos; derecha, hipofilos; punteado, idioblastos con ópalos.

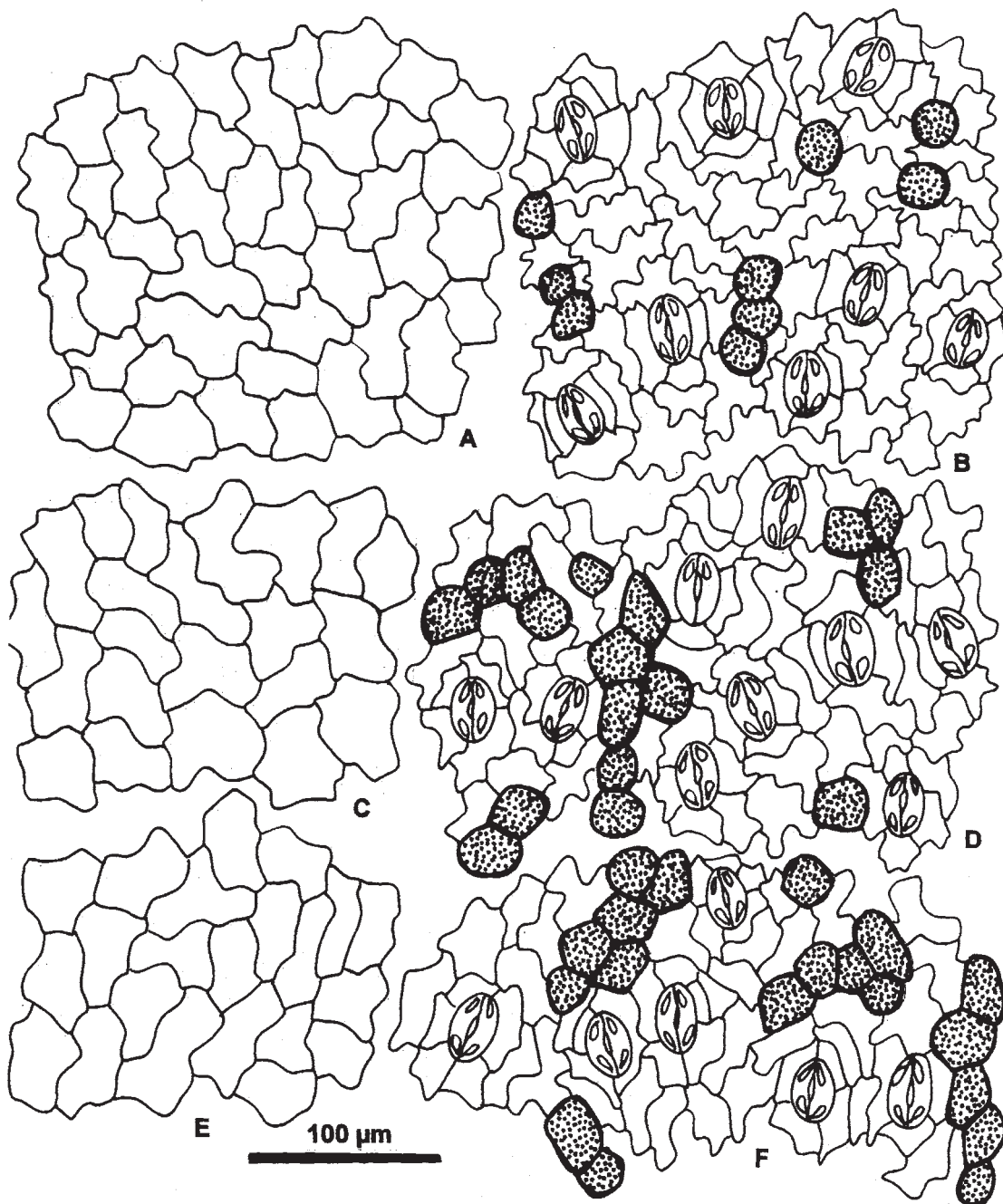


Fig. 7. Modelos epidérmicos en especies de *Angiopteris*. A-B: *A. palmiformis*. C-D: *A. microura*. G-H: *A. cartilaginea*. En todos, izquierda, epifilos; derecha, hipofilos; punteado, idioblastos con ópalos.

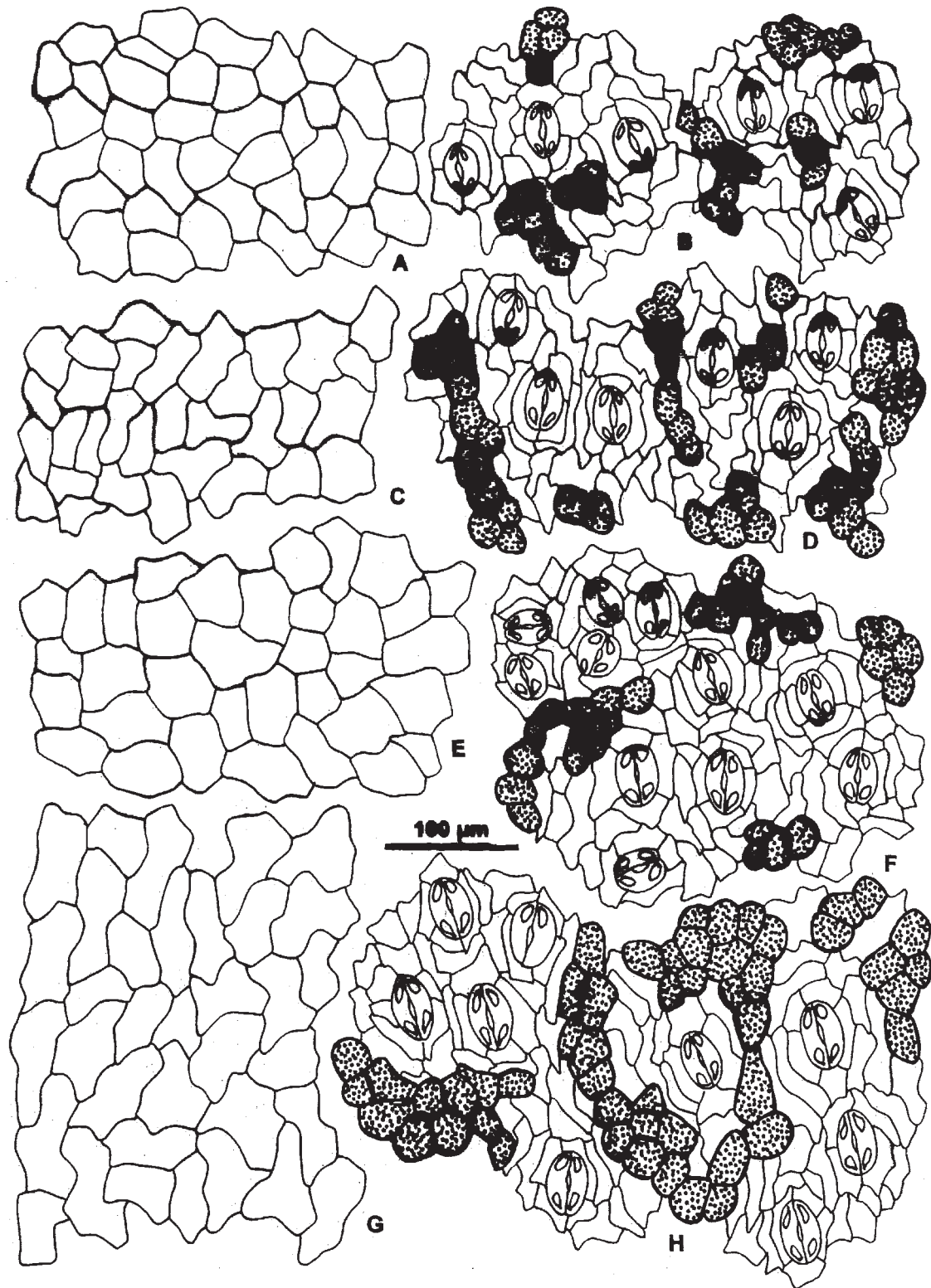


Fig. 8. Modelos epidérmicos en especies de *Angiopteris*. A-B: *A. pruinosa*. C-D: *A. smithii*. E-F: *A. elliptica*. G-H: *A. evecta*. En todos, izquierda, epifilos; derecha, hipofilos; punteado, idioblastos con ópalos

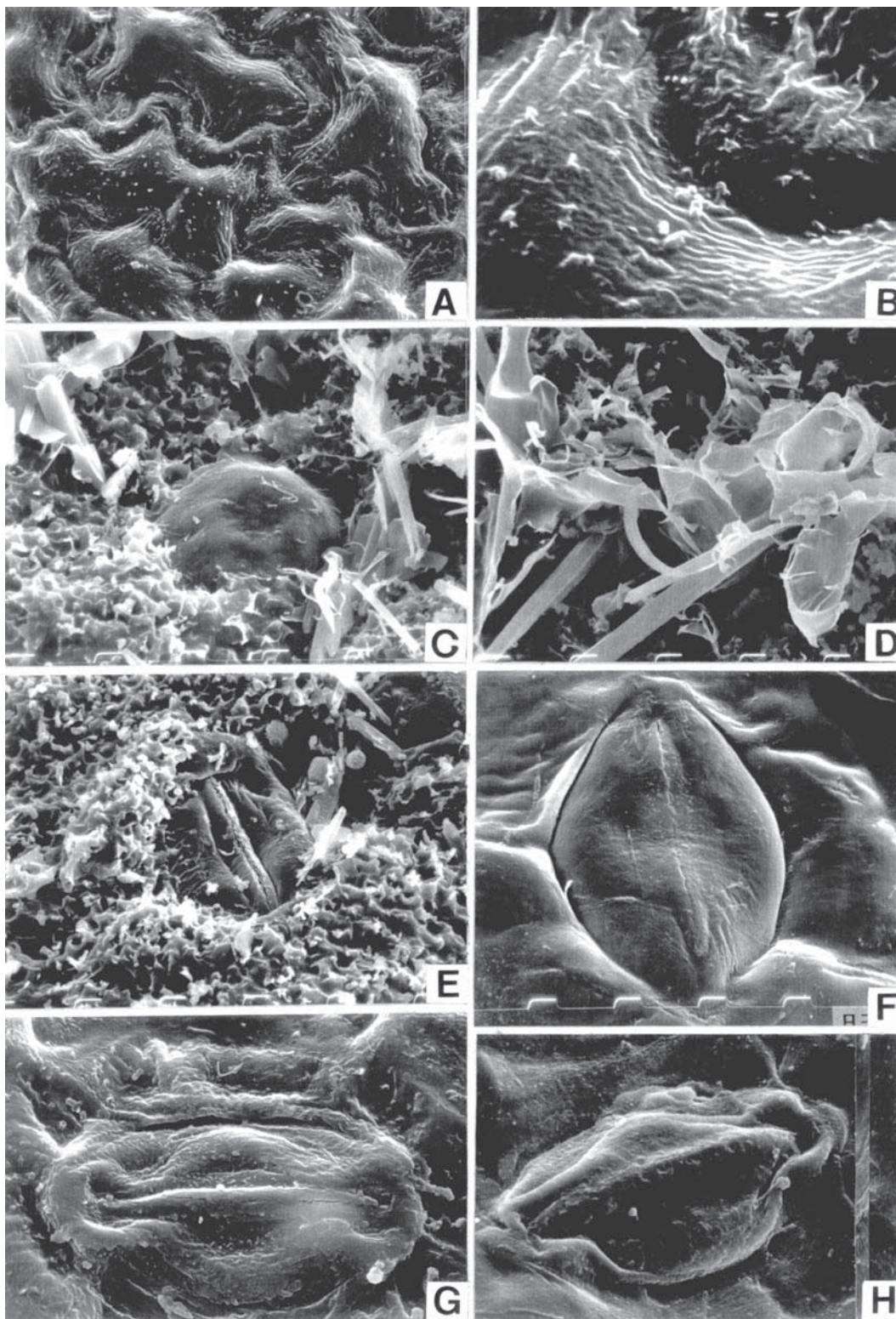


Fig. 9. Cera epidérmica y estomas en especies de *Angiopteris*.- A: *A. annamensis*, epidermis subpapilosa con estrías y gránulos de cera (x 1000). B: *A. annamensis*, detalle de estrías y gránulos de cera (x 5000). C: *A. pruinosa*, cera escamosa e idioblasto (x 1000). D: *A. pruinosa*, cera escamosa y estoma con poro elíptico y piezas polares prominentes (x 1000). E: *A. pruinosa*, detalle de escamas de cera (x 2000). F: *A. pruinosa*, estoma inmaduro con reborde epidérmico de oclusivas y poro elíptico cerrado (x 2000). G: *A. smithii*, estoma adulto con áreas deprimidas, poro elíptico y piezas polares prominentes (x 2000). H: *A. crassipes*, estoma adulto sobreelevado, con rebordes epidérmicos y piezas polares engrosados, áreas polares deprimidas en oclusivas y poro elíptico (x 2000).

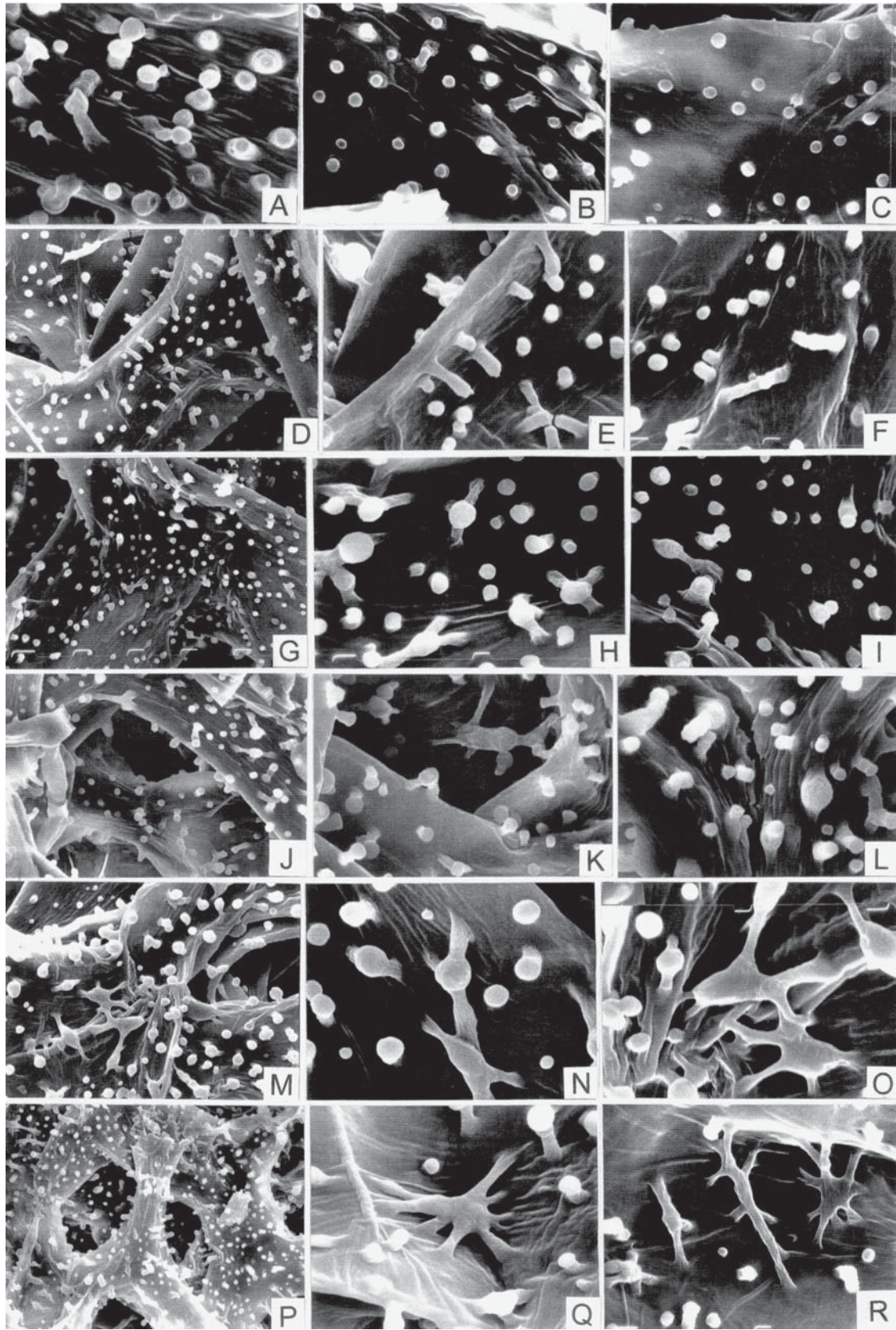


Fig. 10. Protuberancias intercelulares pécticas en especies de *Angiopteris*. A: *A. crassipes*. B: *A. lygodiifolia*. C: *A. annamensis*. D-F: *A. microura*. G-I: *A. palmiformis*. J-L: *A. pruinosa*. M-O: *A. elliptica*. P-R: *A. evecta*.

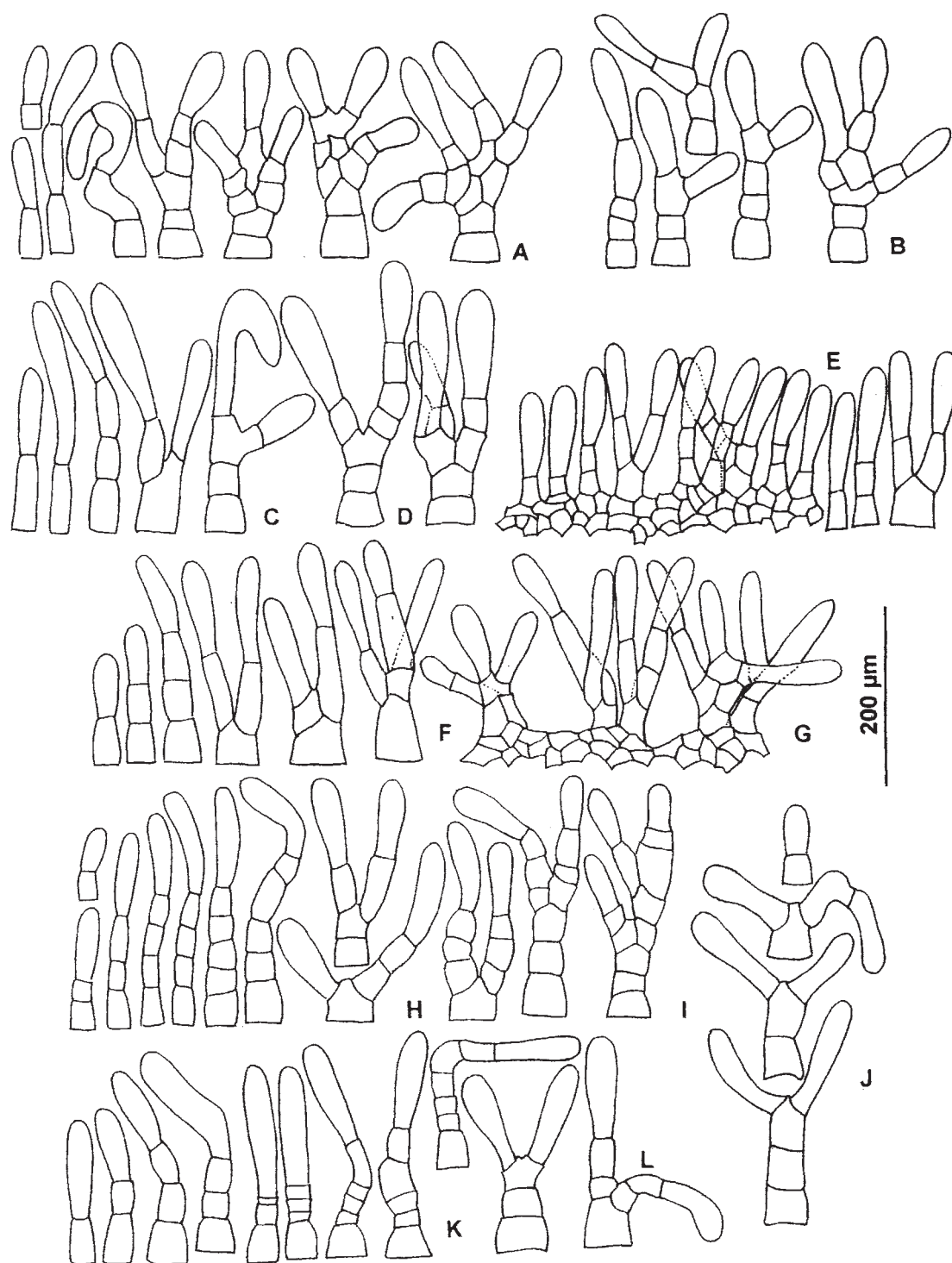


Fig. 11. Tipos morfológicos de paráfisis en especies de *Angiopteris*. A: *A. pruinosa*. B: *A. palmiformis* y *A. cartilaginea* (en *A. palmiformis*). C-D: *A. smithii*. F-G: *A. evecta* y *A. microua* (en *A. evecta*). H-I: *A. crassipes*. J: *A. lygodiiifolia*. K-L: *A. annamensis*.

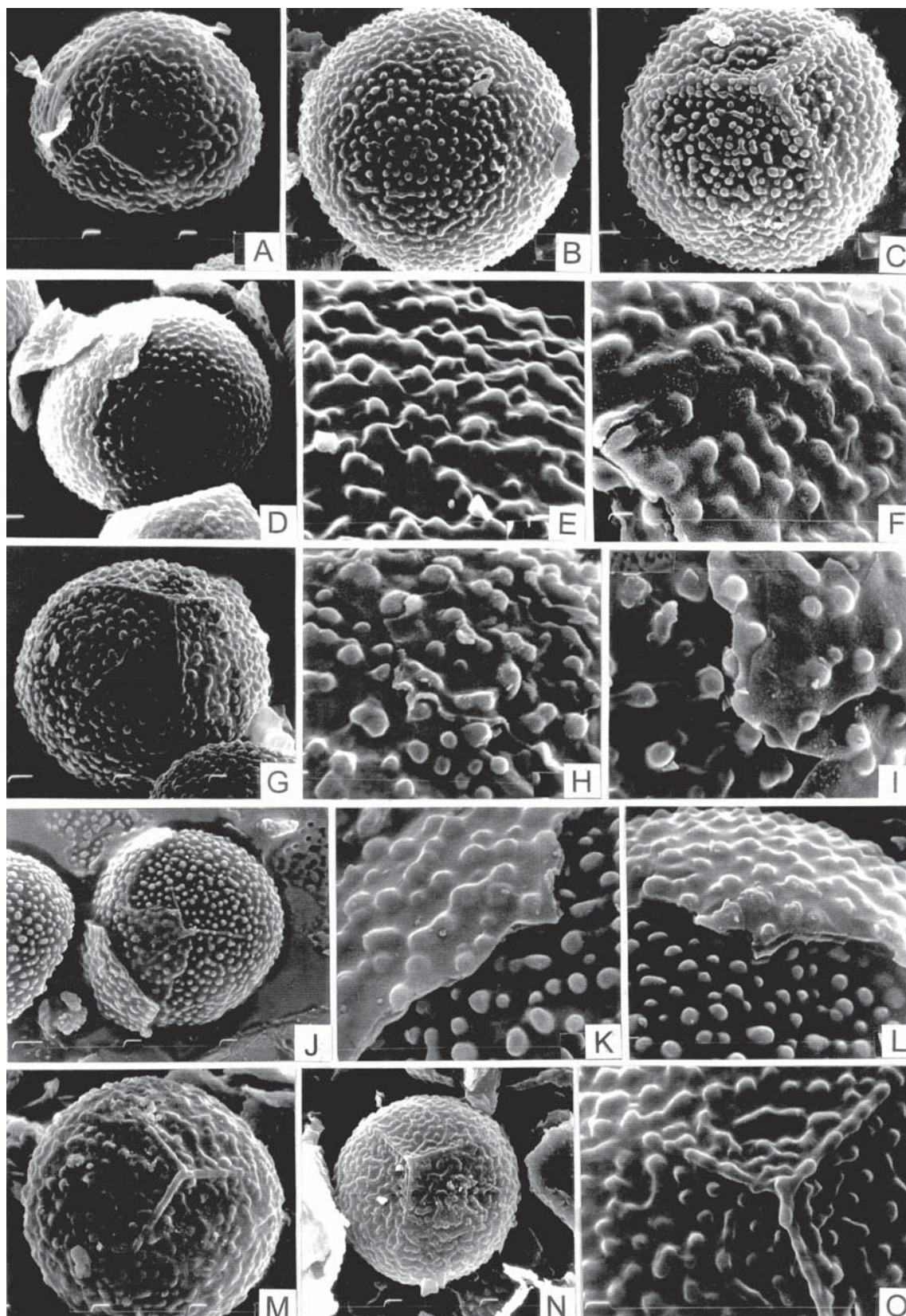


Fig. 12. Esporas en especies de *Angiopteris*. A: *A. annamensis*. B-C: *A. crassipes*. D: *A. lygodiifolia*. E-F: *A. crassipes*, detalles de exosporio y perisporio con micro-ornamentación granular fina. G-I: *A. elliptica*. J-L: *A. palmiformis*. M: *A. cartilagens*. N: *A. pruinosa*. O: *A. pruinosa*, detalle de exosporio y lesura.