

ARQUITECTURA FOLIAR Y OTROS CARACTERES DEL ESPORÓFITO EN ESPECIES NEOTROPICALES DE *MARATTIA* SW. (*MARATTIACEAE-PTERIDOPHYTA*)

María del Carmen LAVALLE

RESUMEN. *Arquitectura foliar y otros caracteres del esporófito en especies neotropicales de Marattia Sw., Marattiaceae-Pteridophyta.* Se estudió la arquitectura foliar y la anatomía de ejes y láminas en siete especies neotropicales de *Marattia*: *M. alata* Sw., *M. cicutifolia* Kaulf., *M. excavata* Underw., *M. interposita* H. Christ, *M. laevis* Sm., *M. laxa* Kunze y *M. weinmanniifolia* Liebm. Los rizomas desnudos, amiláceos, polyciclostélicos, las estípulas amiláceas y la presencia de pulvínulos son rasgos de familia en Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl. Los rizomas erectos, muricados, las estípulas vascularizadas con lenticelas, las frondas monomórficas y dos clases de tejidos mecánicos (colénquima en raíces, rizomas, estípites y pulvínulos, esclerénquima en raquis, costas y cóstulas) son rasgos genéricos que *Marattia* comparte con el género paleotropical *Angiopteris* Hoffm. La división de la lámina segrega grupos de especies, con frondas 2-pinnadas ó 3-4-pinnadas (neotropicales y paleotropicales). La presencia de una pinnula terminal, el contorno, margen, tamaño y venación de las pinnulas, y la separación constante de estas sobre las costas son caracteres diagnósticos específicos en especies con frondas 2-pinnadas (neotropicales y paleotropicales). La presencia de un segmento terminal irregular en las pinnas, los tipos de ápices de las pinnulas, la separación acrópetamente decreciente entre pinnulas, el contorno, ápice, tamaño y venación de las pinnúculas y segmentos de cuarto orden son caracteres diagnósticos específicos en especies con frondas 3-4-pinnadas (neotropicales y paleotropicales).

Palabras clave. *Marattia*, neotrópico, arquitectura foliar, anatomía del esporófito.

ABSTRACT. *Foliar architecture and other characters of the sporophyte in neotropical species of Marattia Sw., (Marattiaceae-Pteridophyta).* Architecture of fronds and the anatomy of axis and laminae were studied in seven neotropical species of *Marattia*: *M. alata* Sw., *M. cicutifolia* Kaulf., *M. excavata* Underw., *M. interposita* H. Christ, *M. laevis* Sm., *M. laxa* Kunze and *M. weinmanniifolia* Liebm. Naked, polycyclostelic, amyloseous rhizomes, amyloseous stipules, and pulvinules are familiar traits in the Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl. Erect, muricate rhizomes, vascularized stipules with lenticels, monomorphic fronds, and two kinds of mechanic tissues (collenchyma in roots, rhizomes, stipes and pulvinules, and sclerenchyma in rachises, costae and costules) are generic traits in *Marattia*, shared also by the paleotropical genus *Angiopteris* Hoffm. Division of the lamina segregates groups of species: 2-pinnate and 3-4-pinnate laminae occur both in neotropical and paleotropical species of the genus. Presence of a terminal pinnula, outline, size, margin, and venation of pinnules, an equal distance between each pinnules along costae, and types of margin of pinnules are diagnostic characters to the specific level in 2-pinnate species (both neotropical and paleotropical ones), while pinnae ended in an irregular terminal segment, types of apices of the pinnules, acropetally diminishing distances between pinnules on the costae, outline, apex, size, and venation of the pinnulets and fourth order segments are diagnostic characters to the specific level in 3-4-pinnate species (both the neotropical and paleotropical ones).

Key words. *Marattia*, Neotropic, foliar architecture, anatomy of sporophyte.

INTRODUCCIÓN

El orden Marattiales incluyó en su origen una sola familia, Marattiaceae. Christensen (1938) reconoció dos: Angiopteridaceae C. Christ. (para *Angiopteris* y *Archangiopteris* C. Christ & Giesenh.) y Marattiaceae (para *Christensenia* Maxon, *Danaea* Sm. y *Marattia* Sw.). Campbell (1940) agrupó todos los géneros en Marattiaceae y segregó *Christensenia* en Kaulfussiaceae C. Presl, reemplazada luego por Christenseniaceae Ching (1940). Copeland (1947) sugirió que habría cuatro grupos naturales en Marattiales vivientes, pero reconoció una sola familia. Pichi Sermolli (1977) adoptó cuatro: Angiopteridaceae, Christenseniaceae, Danaeaceae Agardh. y Marattiaceae. Hill y Camus (1986), luego de un estudio cladístico, retuvieron una sola familia, Marattiaceae, para todos los géneros vivientes. Igual criterio adoptaron Rolleri *et al.* (2001), sobre la base de estudios de morfología comparada del esporófito de todos los géneros.

El número de géneros incluido en Marattiaceae ha variado de acuerdo con los distintos autores y en el transcurso del tiempo. Copeland (1947) aceptó seis: *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Christensenia*, *Danaea*, *Macroglossum* Copel. y *Marattia*; Hill y Camus (1986), cuatro: *Angiopteris*, *Christensenia*, *Danaea* y *Marattia*, y reunieron *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Protangiopteris* Hayata y *Protomarattia* Hayata en uno solo, *Angiopteris*. Rolleri *et al.* (2003) aceptaron cinco: tres paleotropicales: *Angiopteris*, con unas 20 especies (Rolleri 2002), *Archangiopteris*, con 6-8 especies (Mengascini 2002) o tal vez unas pocas más (Zhao-rong He com. pers.) y *Christensenia*, con 2 especies y 2 subespecies (Rolleri 1993); uno neotropical, *Danaea*, con 17 especies y un género

pantropical, *Marattia*, con unas 8-10 especies en el paleotrópico (Rolleri *et al.* 2001) y 7 especies en el neotrópico (Lavalle 2002; 2003).

Aquí se han analizado varios caracteres del esporófito de las especies neotropicales de *Marattia*, con el fin de evaluar su implicancia taxonómica y su valor diagnóstico en la delimitación de las especies. Se realizó un análisis detallado de la arquitectura foliar de las frondas, que se complementó con aspectos de la anatomía de las raíces, los rizomas, los ejes y las estípulas y se comparó con datos de las especies paleotropicales conocidas del género y de otros géneros de Marattiaceae. Las especies incluidas en este estudio son: *M. alata*, *M. cicutifolia*, *M. excavata*, *M. interposita*, *M. laevis*, *M. laxa* y *M. weinmanniifolia*.

Este es el primer trabajo de este tipo en relación con *Marattia*, ya que no hay similares previos de las especies neotropicales en conjunto, si bien existen numerosas floras regionales como los trabajos de Feé (1869); Sturm (1859); Underwood (1909); Sehnem (1967); Stolze (1976); Tryon y Tryon (1989); Proctor (1985; 1989); Mickel & Beitel (1988); Lellinger (1989); Camus & Pérez García (1995) y Tuomisto & Moran (2001), que utilizan uno o más rasgos de la arquitectura foliar como carácter taxonómico pero incluyen, generalmente, sólo una o pocas especies.

También hay estudios anatómicos y morfológicos sobre diferentes aspectos del esporófito, tanto en *Marattia* como en otros géneros de Marattiaceae: Rolleri *et al.* (2001) estudiaron la venación en cinco especies paleotropicales de *Marattia* (*M. fraxinea* Sm., *M. obesa* H. Christ, *M. salicina* Sm., *M. smithii* Kuhn y *M. sylvatica* Blume), Mengascini (2002) efectuó un estudio que incluyó caracteres de la arquitectura foliar en cinco especies de *Archangiopteris* y

Rolleri (2002) analizó esos rasgos en diez especies de *Angiopteris*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizó material de los siguientes herbarios: CR, F, FI, GH, IJ, LP, MICH, MO, NY, RB, SI y US, citados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990). El material revisado fue muy numeroso y las citas completas pueden consultarse en Lavallo (2002; 2003).

Para estudios anatómicos se ablandaron trozos de rizomas, raíces, estípites, costas y cóstulas con una solución de éter monobutílico del etilenglicol diluida 1:1 en agua, durante una semana, a temperatura ambiente. Luego se lavaron con agua y se hicieron cortes a mano alzada que se colorearon con safranina fast green 2% en éter monometílico del etilenglicol (“metil cellosolve”), según Gurr (1966). Se efectuaron preparados transitorios en glicerina-gelatina (Johansen 1940) y las ilustraciones se realizaron con un microscopio Wild M-20 equipado con cámara de dibujo.

Para estudios de venación se rehidrataron trozos de lámina con agua y unas gotas de detergente, en estufa desparafinadora a 30° C durante 4 días. Se aclararon con hidróxido de sodio 5% acuoso durante lapsos que variaron desde 10 y hasta 40 minutos dependiendo de la resistencia del material, y se blanquearon con hipoclorito de sodio comercial diluido 1:1 en agua. El material diafanizado se conservó durante 4 semanas en una mezcla de alcohol etílico 95%, agua destilada, glicerina y unas gotas de formalina, con el fin de mejorar la firmeza y cohesión histológica del material diafanizado y obtener mejores resultados con la coloración. El material aclarado se coloreó con safranina-fast green 2% en éter monometílico del etilenglicol según Gurr

(1966) y las muestras se montaron en “Canadax Biopur”, un medio de montaje artificial estéril. La venación fue estudiada analizando porciones basales, centrales y distales de diferentes pínulas o pinnúlulas maduras y las ilustraciones, realizadas con un microscopio estereoscópico Leica con cámara de dibujo, corresponden a patrones de venación observados en la parte central de éstas. La venación de las pínulas terminales y de los segmentos de cuarto orden puede variar y no es comparable con la venación de las medias.

Las frondas, pinnas, pínulas y pinnúlulas se dibujaron del natural y luego se redujeron. Se revisaron todos los ejemplares citados, juveniles y adultos, pero las ilustraciones y medidas mencionadas en el texto corresponden a rasgos adultos de pínulas o pinnúlulas medias.

Todos los términos pteridológicos han sido utilizados previamente por la autora (Lavallo 2002; 2003) y están definidos en Lellinger (2002). De acuerdo con eso, se prefieren los términos fronda, pínula, pinnúlula, costa, cóstula, pulvínulo, en lugar de hoja, pinna de segundo o tercer orden, raquis de segundo o tercer orden y filopodio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las plantas de *Marattia* tienen esporófitos grandes, de hasta 4-5 m de altura, con rizomas desnudos, subterráneos, erguidos, amiláceos y con estípulas reservantes. Las frondas nacen casi desde el sustrato, tienen gruesos estípites que representan aproximadamente la mitad de la altura total de la planta y son típicas sus grandes láminas deltoides, monomórficas, muy similares a las de *Angiopteris*, aunque con frecuencia las de *Marattia* están más divididas, en pínulas, pinnúlulas y, eventualmente, segmentos de cuarto orden.

Raíces. Los rizomas producen raíces fibrosas, cordeliformes, gruesas e irregulares en sección transversal debido a profundos canales o espinas corticales. Presentan una rizodermis adulta engrosada y cutinizada. Por debajo de ella se encuentra una corteza externa, colenquimática, formada por células pequeñas con paredes pectinadas irregularmente engrosadas, dispuestas en forma compacta y sin conductos mucilaginosos. Hay un gran desarrollo de espinas corticales formadas exclusivamente por la epidermis y el colénquima (fig. 1, R). La corteza interna forma la mayor parte de la raíz e incluye abundantes conductos de mucílago. Es parenquimática, las células se disponen laxamente y almacenan gran cantidad de almidón. Esta corteza amilácea interna termina hacia adentro en una endodermis que puede estar ausente o indiferenciada (Brebner 1902) y que limita con una o más capas de periciclo (Bierhorst 1971). La estela es una actinostela poliarca de 9-10 terminales protoxilemáticas, un tipo estelar infrecuente en Pteridófitos (Foster 1974). Entre los brazos del xilema, que llegan al centro de la estela, hay escaso floema y predomina el parénquima (fig. 1, R). Esta estructura de raíz es común a todas las especies neotropicales y paleotropicales de *Marattia*. Se presenta también en *Angiopteris* (Rolleri 2002).

Rizomas. En las especies neotropicales de *Marattia* los rizomas son desnudos y llevan estípulas amiláceas pareadas. Producen escasos o numerosos estípites, próximos o distantes, cuyas bases están protegidas por los pares de estípulas. Son externamente rugosos, canaliculados, irregularmente estriados o con proyecciones afiladas que determinan superficies muricadas o provistas de espinas corticales. Los rizomas juveniles son delgados, rígidos y más bien ascendentes, pero durante el

crecimiento se tornan masivos y la posición adulta es erguida. En plantas adultas predominan los rizomas cortos, gruesos y más bien semisubterráneos. No se registran desarrollos notables del rizoma como en especies paleotropicales del género. Los pequeños rizomas ascendentes de las plantas juveniles de *M. alata* y *M. excavata*, por ejemplo, tienen de 4-5 cm long. por 1,5 cm de diámetro y son leñosos y rígidos. Cuando son adultos, esos rizomas tienen una altura similar al diámetro, entre 20 y 40 cm, y los estípites nacen casi a ras del suelo, algo frecuente también en la mayor parte de las especies paleotropicales (Rolleri *et al.* 2001).

En Marattiaceae se encuentran dos tipos de rizomas: rastreros en *Archangiopteris* (Mengascini 2002) y erguidos y en general gruesos en *Angiopteris* (Rolleri 2002). En las especies paleotropicales de *Marattia* los rizomas masivos pueden ser subterráneos o semisubterráneos, sobresaliendo escasamente del sustrato o bien alcanzando un desarrollo notable, casi con el aspecto de un helecho arborescente, como en *M. sylvatica* (Rolleri *et al.* 2001).

Internamente se reconocen los siguientes tejidos: epidermis, corteza y estela (fig. 1, P). La epidermis está cutinizada y las capas cuticulares se acumulan formando escamas gruesas que se arquean y eventualmente se desprenden, llamadas “seudofeloides” por Ogura (1972). La corteza está diferenciada en dos zonas poco delimitadas: una externa, con pocos espacios intercelulares pequeños o casi ausentes, en general sin almidón, y otra interna que incluye la estela, que tiene grandes espacios intercelulares y es amilácea. En el rizoma no hay tejidos esclerosados. El parénquima cortical se proyecta en protuberancias agudas pluricelulares formando las espinas corticales, que en los ejes aéreos pueden esclerosarse secundariamente. Todos los

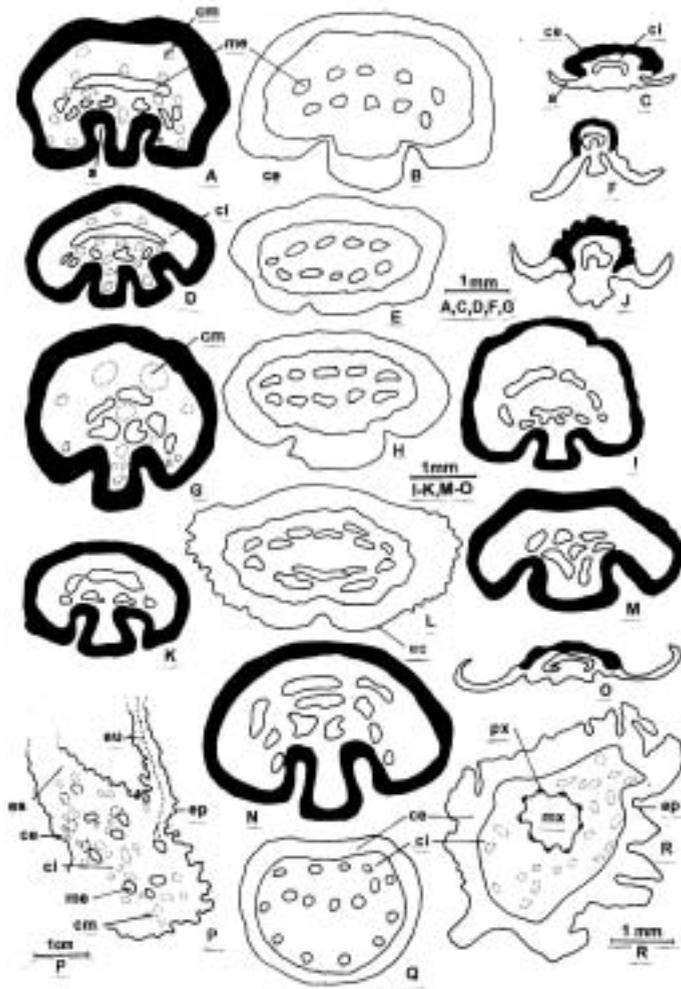


Figura 1. Secciones transversales de raíz, rizoma, estípite, costas y cóstulas en especies de *Marattia*. A-C: *M. alata*; A: costa; B: costa a la altura del pulvínulo; C: cóstula; D-F: *M. interposita*; D: costa; E: costa a la altura del pulvínulo; F: cóstula; G-H: *M. excavata*; G: costa; H: costa a la altura del pulvínulo; I-J: *M. weinmannifolia*; I: costa; J: cóstula; K-L: *M. cicutifolia*; K: costa; L: costa a la altura del pulvínulo; en negro: epidermis + corteza externa esclerosada. *Transverse sections of root, rhizome, stipe, costae and costules in species of Marattia*. A-C: *M. alata*; A: costae; B: costae at level of pulvinule; C: costule; D-F: *M. interposita*; D: costae; E: costae at level of pulvinule; F: costule; G-H: *M. excavata*; G: costae; H: costae at level of pulvinule; I-J: *M. weinmannifolia*; I: costae; J: costule; K-L: *M. cicutifolia*; K: costae; L: costae at level of pulvinule; M: *M. laxa*; costae; N-O: *M. laevis*; N: costae; O: costule; P-Q: *M. excavata*; P: rhizome; Q: young stipe; R: *M. alata*; root. a: wing; ce: external collenchimatic cortex; ci: internal cortex; cm: mucilage canal; ec: cortical spine; ep: epidermis; es: stipe; eu: stipule; me: meristele; mx: metaxylem; px: protoxylem; s: sulcus; with hyphens: stipe's meristele and stipule's trace; in black: epidermis + external sclerosada cortex.

tejidos parenquimáticos del rizoma están atravesados por una red densa de pasajes y conductos mucilaginosos de distinto diámetro (fig. 1, P). La estela juvenil es una dictiostela que tiene por lo menos un haz comisural. La estela adulta es una dictiostela policíclica con 5-6 anillos concéntricos de meristelas formados por xilema, floema y endodermis con bandas de Caspary.

Hill & Camus (1986) mencionaron la presencia de esclerénquima en rizomas de *Danaea*, mientras Rolleri (2002) registró en *Angiopteris* una distribución de ambos tejidos mecánicos similar a la observada en *Marattia*.

La anatomía del rizoma fue resumida por Ogura (1972), quien describió los siguientes tejidos: una epidermis, sin pelos u otros anexos, una corteza parenquimática, en la que puede estar presente o no una zona de varias capas de fibras (Holle 1876; Thomae 1886), y una estela compleja. La corteza está recorrida por pasajes cortos o largos de mucílago y pasajes taníferos, que se forman por unión de varias células y posterior ruptura de las paredes. La estela es una policiclostela o dictiostela perforada policíclica que es monocíclica sin meristelas medulares, en ejes juveniles de todos los géneros y en *Angiopteris smithii* (Campbell) Racib.; monocíclica con meristelas medulares en *Archangiopteris* y *Christensenia*, y policíclica en *Angiopteris*, *Danaea* y *Marattia*. Las meristelas medulares son los haces comisurales (“comissural strands”, según Bower 1926) o los cordones vasculares de conexión (“connecting vascular bundles”, según Chang 1975) y se forman tempranamente, al inicio de la fragmentación de la protostela original. Parecen ser un rasgo característico de la familia, y estar presentes aún en estelas muy reducidas. Las meristelas están formadas por xilema, floema y una endodermis que no siempre se distingue bien.

Este tipo de estela es ancestral en los pteridófitos, y sólo ha sido retenida por las Marattiaceae, un grupo que estaría en la base de la evolución de los grupos actuales leptosporangiados, a través de grupos protoleptosporangiados como las Osmundales (Kenrick & Crane, 1977).

Estípulas. Las estípulas son estructuras auriculadas, pareadas, carnosas, amiláceas, que protegen los circinos y la base de los estípites adultos. Se vuelven papiráceas y rígidas en material herborizado. En estípulas grandes hay abundantes lenticelas. La epidermis de las estípulas está marcadamente cutinizada y puede ser papilosa. Por debajo de la epidermis se encuentra una capa colenquimática que parece esclerosarse en estípulas viejas. Por debajo del colénquima hay una capa cortical no engrosada pero formada por pocas capas celulares y células dispuestas casi sin espacios intercelulares. Todo el cuerpo de las estípulas está densamente recorrido por pasajes y conductos de mucílago. En los pequeños rizomas juveniles de *M. alata* y de *M. excavata* (fig. 1, P) se observa que las estípulas están vascularizadas y se conectan con la estela del rizoma. Esta condición parece la más común en *Marattia*.

La presencia de estípulas es exclusiva de los géneros de Marattiaceae, no se encuentran en helechos leptosporangiados, y en las Ophioglossales son órganos remanentes o relictuales (Foster 1974). Bierhorst (1971) consideró a las estípulas como la parte basal del estípite y señaló que están vascularizadas, al menos en *Angiopteris* y *Danaea*. Chang (1975) analizó las estípulas de *Archangiopteris*, sugiriendo una conexión vascular de éstas con los haces del estípite. Hill & Camus (1986) las consideraron un tipo de trofopodio, es decir, una parte basal agrandada del estípite que sirve como órgano de almacenamiento, y las

describieron como vascularizadas. No hay estudios de la estructura interna de las estípulas de los géneros de Marattiaceae con excepción de la breve mención hecha por Bower (1926). Jones (1997) las menciona como órganos prolíferos que se utilizan para la reproducción vegetativa, en invernaderos, especialmente en *Angiopteris* y *Marattia*. Sharpe & Jernstedt (1991) produjeron yemas prolíferas en laboratorio, a partir de las estípulas de *Danaea*.

Frondas. *Marattia* tiene grandes frondas que nacen casi desde el sustrato, con láminas deltoides, 2-4-pinnadas y con estípites gruesos que representan aproximadamente la mitad de la altura total de la fronda. Las frondas son monomórficas, persistentes o caducas, solitarias (1-2) en *M. laevis* o numerosas (10-15) en *M. weinmanniifolia*. En las restantes especies se encuentran entre 5-8 frondas. El número relativamente bajo de frondas parece también un rasgo de especies paleotropicales. Todos los géneros de Marattiaceae presentan frondas monomórficas, con excepción de *Danaea* que tiene frondas dimórficas, las fértiles con láminas normales y las estériles con láminas reducidas o muy contraídas, de consistencia crasa (Rolleri *et al.* 2003).

Estípites. Son más bien lisos, de color castaño verdoso, arqueados o divaricados desde su inserción en el rizoma o desde el suelo, desarrollan lenticelas y espinas corticales y alcanzan 1,50 m o más en casi todas las especies, con excepción de *M. weinmanniifolia*, con estípites que llegan a 2-3 m.

Los estípites de las especies neotropicales de *Marattia* presentan los mismos tejidos descritos para el rizoma. La epidermis es uniestratificada y cutinizada en estípites juveniles. La corteza está diferenciada en dos zonas: una periférica

colenquimática, aunque es probable que este tejido evolucione hacia un tejido fibroso esclerosado en zonas más maduras o en estípites viejos, y una interna parenquimática. Thomaes (1886) observó esclerénquima en la parte distal y colénquima en la basal de los estípites de *Marattia* y Ogura (1972) se refirió a la corteza externa indistintamente como colénquima o esclerénquima.

Los estípites juveniles de *M. excavata* muestran una dictiostela bicíclica, con 10-11 meristelas en círculo y un segundo ciclo incipiente con 5-6 meristelas (fig. 1, Q). Las estelas de los estípites adultos son policiclostelas, es decir, dictiostelas perforadas policíclicas con 4-5 o más anillos de meristelas y 1-3 meristelas medulares (Ogura 1972). La disposición policíclica es visible a simple vista en las secciones gruesas, herborizadas, de estípites adultos de *Marattia* de hasta 10-12 cm de diámetro, conservados en varias colecciones de herbarios.

En *Archangiopteris*, *Christensenia* y *Danaea* los estípites son externamente delgados, flexibles y crasos, con surcos o canales y no exceden los 50-60 cm de largo. Los de *Angiopteris* (Rolleri 2002) son gruesos, a veces de hasta 25-40 cm de diámetro en la base, rígidos y con abundantes lenticelas, que no se encuentran o son muy pequeñas y casi invisibles, en estípites de otros géneros. En las especies paleotropicales de *Marattia* los estípites alcanzan los 2-3 m, son glabros o escasamente escamosos, y casi lisos en *M. obesa*, *M. salicina* y *M. smithii*, o muricados y con espinas corticales en *M. fraxinea* y *M. sylvatica* (Rolleri *et al.* 2001).

Raquis. Son dorsiventrales, alados en plantas jóvenes pero no en adultas. Tienen lenticelas esparcidas, son más bien lisos y curvos en la cara adaxial y canaliculados a

profundamente canaliculados en la abaxial, con surcos paralelos que se prolongan en las costas.

Costas. Son dorsiventrales, con alas en plantas jóvenes que se atrofian o reducen en plantas adultas. Tienen dos surcos profundos en *M. alata* (fig. 1, A), *M. cicutifolia* (fig. 1, K), *M. laevis* (fig. 1, N) y *M. laxa* (Fig. 1, M); menos profundos en *M. excavata* (fig. 1, G) y *M. weinmanniifolia* (fig. 1, I) y tres surcos más bien profundos en *M. interposita* (fig. 1, D).

En corte transversal presentan una epidermis uniestratificada y cutinizada; una corteza externa fibrosa con 6-8 capas de fibras (esclerénquima), una corteza interna más laxa, parenquimática, con conductos mucilaginosos, y los tejidos vasculares. La estela tiene un solo ciclo de meristelas, sin meristelas medulares en *M. alata* (fig. 1, A), *M. cicutifolia* (fig. 1, K), *M. excavata* (fig. 1, G), *M. interposita* (fig. 1, D) y *M. weinmanniifolia* (fig. 1, I); y con meristelas medulares o centrales en *M. laevis* (fig. 1, N) y *M. laxa* (fig. 1, M).

Bower (1926) llamó a las Marattiaceae “sappy ferns” por la ausencia de esclerénquima en los ejes y la presencia generalizada de un sistema de canales lisígenos de mucílago. El sistema secretor de mucílago fue estudiado y documentado ampliamente por Brebner (1902), Campbell (1911), West (1915) y Chang (1975). Ogura (1972) señaló que los pasajes se forman de manera esquizógena o lisígena y Hill & Camus (1986) los consideraron lisígenos. Recorren todos los tejidos parenquimáticos del esporófito y producen un mucílago de color ámbar o rojizo.

Pulvínulos. Se presentan en todas las especies de *Marattia*, en la zona de inserción de las costas en el raquis y en la base de los estípites. Externamente se ven como áreas

ensanchadas, succulentas, que presentan espinas corticales de tamaño variable, pero en general pequeñas (fig. 1, L) y surcos que cuando están presentes son menos profundos que los del área no pulvinada del eje (fig. 1, B, E, H, L).

Internamente desarrollan colénquima en lugar de la banda esclerosada de fibras presente en las costas. Todos los tejidos dejan espacios intercelulares pequeños y son más compactos que en el resto de los ejes. La estela está fragmentada en 9-10 meristelas pequeñas distribuidas por lo general en un solo ciclo en forma circular o más o menos elíptica.

Archangiopteris y *Christensenia* tienen pulvínulos a lo largo de los estípites y en la base de las costas (Mengascini, 2002; Rolleri 1993). Las plantas adultas de *Angiopteris* (Rolleri 2002) presentan pulvínulos en la base de los estípites que facilitan la inclinación de las frondas hacia el sustrato. 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 2002).

Cóstulas. Son dorsiventrales, aladas, y casi siempre presentan pequeñas espinas corticales (fig. 1, J). Internamente tienen una zona esclerosada adaxial, de forma semilunar, que no entra en el ala ni llega a la zona abaxial y tejidos parenquimáticos relativamente compactos y sin espacios intercelulares. La estela no está fragmentada y en corte presenta una meristela semilunar, con las puntas dirigidas hacia el centro o la cara abaxial (fig. 1, C, F, J, O). Esa meristela solitaria tiene xilema y floema, y no se observa endodermis.

Láminas. En *Marattia* las láminas son 2-3(4)-pinnadas, con colores aunque con

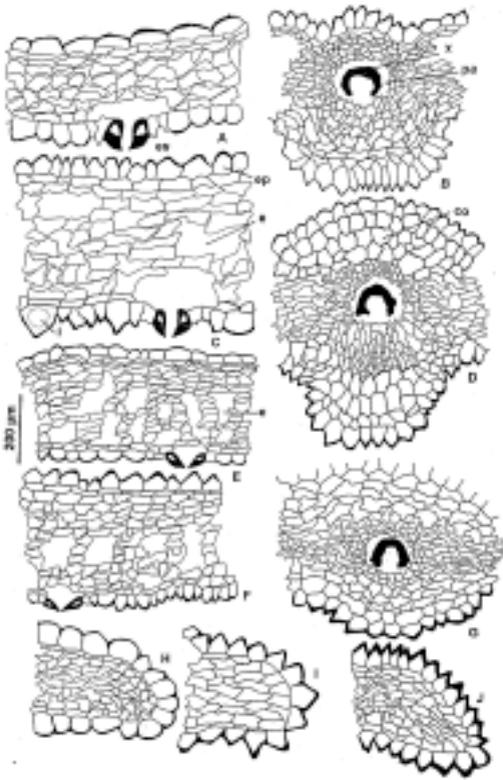


Figura 2. Cortes transversales del mesofilo de pinnulas y pinnúlulas en especies de *Marattia*. A-B: *M. excavata*; C-D, J: *M. alata*; E, H: *M. interposita*; F: *M. weinmanniifolia*; G, I: *M. laxa*. B, D, G: corte a la altura de las costúlulas; H, I, J: margen; co: colénquima; e: espacio intercelular; ep: epidermis; i: idioblasto de ópalo; pa: parénquima; x: xilema. *Transverse sections of the mesophyll of pinnules and pinnulets in species of Marattia*. A-B: *M. excavata*; C-D, J: *M. alata*; E, H: *M. interposita*; F: *M. weinmanniifolia*; G, I: *M. laxa*. B, D, G: section at level of costulets; H, I, J: margin; co: collenchyma; e: intercellular space; ep: epidermis; i: opal idioblast; pa: parenchyma; x: xylem.

epifilos más oscuros tanto en especies neotropicales como paleotropicales (Rolleri *et al.* 2001). Las láminas son 2-pinnadas en *M. cicutifolia* y *M. laxa*, y 3-4-pinnadas en el resto de las especies. El contorno de las láminas es generalmente deltoides y el

tamaño varía entre 1-2 m de largo por 0,90-1,80 m de ancho. Llevan 8-10 o más pares de pinnas subopuestas, insertas más o menos espaciadamente en el raquis cada 10-15 cm, aunque son algo más próximas en *M. laevis* y *M. weinmanniifolia* (7-10 cm).

En las especies neotropicales de *Marattia* las secciones transversales de pinnulas y pinnúlulas muestran láminas diferenciadas en epidermis, mesofilo y tejidos de conducción (fig. 2, A-J). Las epidermis son subpapilosas a papilosas, sobresalen los idioblastos y también los estomas con sus poros generalmente por encima del nivel de la epidermis. Las papilas epidérmicas son más prominentes en *M. alata* (fig. 2, C) y *M. weinmanniifolia* (fig. 2, F); y en la mayoría de las especies se destacan más en las áreas sobre cóstulas o costúlulas abaxiales (fig. 2, B, D, G), y en los márgenes (fig. 2, H-J).

Los mesofilos tienen 5-7 capas de espesor en el área marginal y 9-15 en las áreas más desarrolladas a la altura de la cóstula o costúlula. Son homogéneos y carecen de parénquima en empalizada definido (fig. 2, A, C, E, F), presentan siempre hacia el epifilo, 1-2 o más capas de células subepidérmicas compactas de paredes moderadamente engrosadas y pectinadas. Hacia el hipofilo las células se disponen muy laxamente en varias capas, dejando espacios intercelulares como un aerénquima.

En el área de las cóstulas o costúlulas el haz vascular presenta un haz de xilema de forma semilunar con los extremos dirigidos hacia la cara abaxial (fig. 2, B, D, G). Está rodeado por tejido parenquimático de células pequeñas dispuestas con pocos espacios intercelulares. Hacia fuera hay 1-3 (5) capas de colénquima abaxial y adaxial en todas las especies analizadas. El área sobre la costúlula es carenada en *M. alata* (fig. 2, D) y *M. excavata* (fig. 2, B) y es curva pero sin carena en *M. laxa* (fig. 2, G).

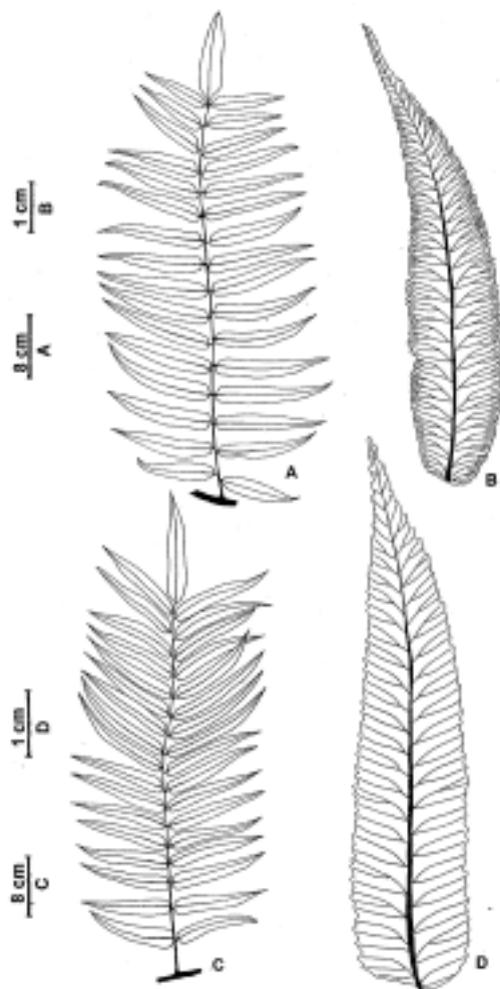


Figura 3. Arquitectura foliar de una pinna media en especies de *Marattia*. A-B: *M. laxa*; A: pinna; B: pinnula media; C-D: *M. cicutifolia*; C: pinna; D: pinnula media. *Foliar architecture of the median pinnae in species of Marattia*. A-B: *M. laxa*; A: pinnae; B: medium pinnule; C-D: *M. cicutifolia*; C: pinnae; D: median pinnule.

En Marattiaceae se encuentran láminas simples, ternadas o palmadas en *Christensenia* (Rolleri 1993), 1-pinnadas en *Archangiopteris* (Mengascini 2002), simples

y 1-pinnadas en *Danaea* (Rolleri, 2004) y 1-2 pinnadas en *Angiopteris* (Rolleri 2002). No hay estudios previos de anatomía comparada de la lámina para los géneros de Marattiaceae. Bierhorst (1971) y Foster (1974), ilustran cortes de láminas de especies no determinadas de *Marattia* y *Angiopteris* respectivamente, y Hill y Camus (1986) cortes de lámina atribuidos a *Archangiopteris henryii* Christ & Giesenh., *M. costulisora* Alston y *Protomarattia*. En todos los casos, con excepción del de *Angiopteris* (Foster 1974), se ilustran láminas con mesofilos homogéneos y con ausencia de parénquima en empalizada.

Pinnas. Miden aproximadamente de 0,60-0,70(1) m de largo por 0,25-0,30 m de ancho. Son lanceoladas a lanceadas en *M. cicutifolia* (fig. 3, C) y *M. laxa* (fig. 3, A), lanceadas a casi oblongas en *M. alata* (fig. 4, D), *M. interposita* (fig. 4, G) y *M. laevis* (fig. 5, A), lanceado-elípticas en *M. excavata* (fig. 4, J) y elípticas en *M. weinmanniifolia* (fig. 4, A).

En las especies 2-pinnadas las pinnas rematan en una pinnula terminal y en las especies 3-4-pinnadas terminan en una porción laminada, lobada, segmentada o incisa pero no pinnada.

El ápice de las pinnas es acuminado en *M. alata* (fig. 4, D), *M. excavata* (fig. 4, J), *M. laevis* (fig. 5, A) y *M. weinmanniifolia* (fig. 4, A); agudo en *M. interposita* (fig. 4, G) y *M. laxa* (fig. 3, A), y casi obtuso en *M. cicutifolia* (fig. 3, C). La base de las pinnas es asimétrica, redondeada en *M. cicutifolia* (fig. 3, C), *M. laevis* (fig. 5, A), *M. laxa* (fig. 3, A) y *M. weinmanniifolia* (fig. 4, A), y recta en el resto de las especies.

Las pinnas se insertan en el raquis por medio de un corto peciólulo que mide de 2 a 5 cm de long. en *M. alata*, *M. laxa* y *M. weinmanniifolia*, hasta 7 cm de long. en *M. excavata* y *M. cicutifolia*, y más de 10 cm

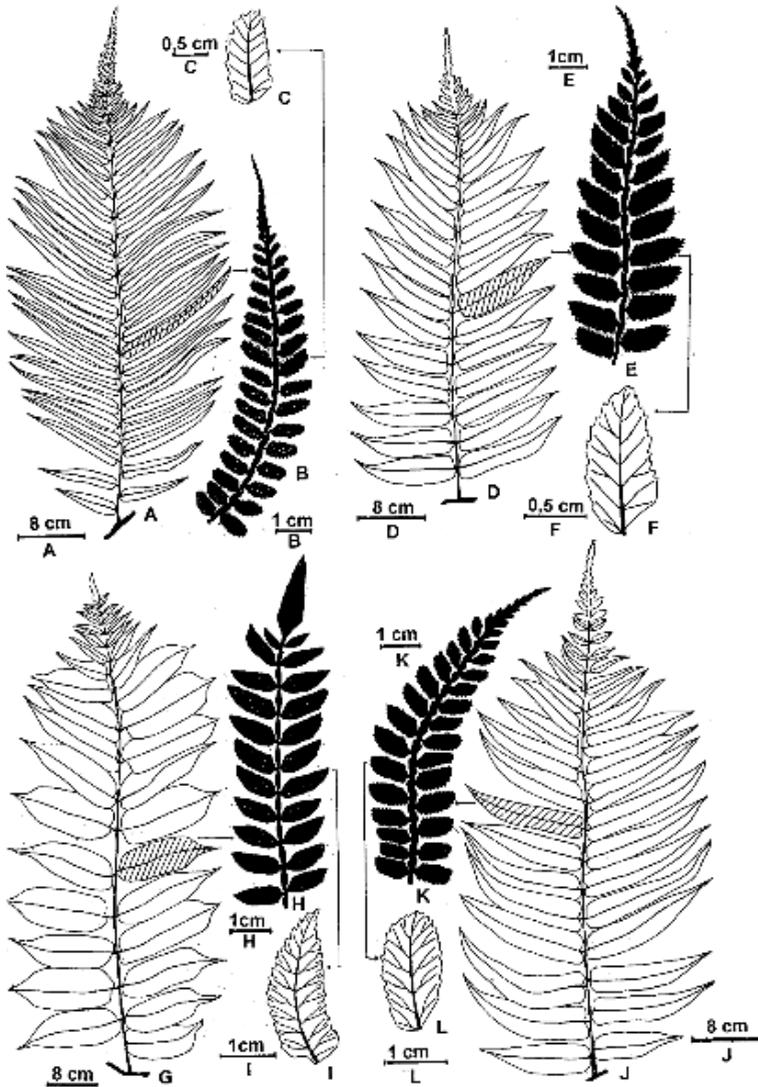


Figura 4. Arquitectura foliar de pinnas medias en especies de *Marattia*. A-C: *M. weinmanniifolia*; A: representación esquemática de la arquitectura de una pinna; B: pinnúla completa; C: pinnúlula; D-F: *M. alata*; D: representación esquemática de la arquitectura de una pinna; E: pinnúla completa; F: pinnúlula; G-I: *M. interposita*; G: representación esquemática de la arquitectura de una pinna; H: pinnúla completa; I: pinnúlula; J-L: *M. excavata*; J: representación esquemática de la arquitectura de una pinna; K: pinnúla completa; L: pinnúlula. Rayado, pinnúlas. *Foliar architecture of the medium pinnae. A-C: M. weinmanniifolia; A: schematization of the pinnae architecture; B: complete pinnule; C: pinnulet; D-F: M. alata; D: schematization of the pinnae architecture; E: complete pinnule; F: pinnulet; G-I: M. interposita; G: schematization of the pinnae architecture; H: complete pinnule; I: pinnulet; J-L: M. excavata; J: schematization of the pinnae architecture; K: complete pinnule; L: pinnulet. Pinnule, striped.*

de long. en *M. interposita* y *M. laevis*. Están formadas por un número de pares de pinnulas que varía en las diferentes especies: *M. weinmanniifolia* tiene 24-28 pares, el número más alto de las especies neotropicales; *M. excavata* presenta hasta 25 pares, mientras que *M. alata*, *M. cicutifolia*, *M. interposita*, *M. laevis* y *M. laxa* presentan 15-20 pares de pinnulas.

Pinnulas en láminas 2-pinnadas. La distancia entre las pinnulas es constante a lo largo de la costa. En *M. cicutifolia* las pinnulas son lanceoladas, con base asimétrica redondeada a casi recta, ápice agudo, margen aserrado y textura subherbácea a herbácea (fig. 3, D). Están insertas casi opuestas cada 2 cm (fig. 3, C), y miden de 7,5-11(11,8) cm de largo por 1,5-2 cm de ancho. La pinnula apical es igual a las laterales en tamaño y contorno.

En *M. laxa* las pinnulas son lanceoladas, levemente falcadas, con un peciólulo de hasta 4 mm de long., base redondeada, ápice agudo y margen aserrado irregular en el que alternan porciones aserradas típicas con biaserradas o triaserradas; tienen textura subherbácea a herbácea (fig. 3, B). Están insertas a una distancia constante de 3-3,5 cm a lo largo del eje (fig. 3, A) y miden de 9-15(19,5) cm de largo por 1,7-2,5 cm de ancho. La pinnula apical es algo más grande que las laterales y tiene la base notablemente ensanchada.

Pinnulas en láminas 3-4-pinnadas. Son lanceoladas en *M. alata* (fig. 6, D) y *M. laevis* (las basales oblongas anchas) (fig. 6, B), linear lanceoladas en *M. weinmanniifolia* (fig. 6, E), lanceoladas u oblongas en *M. excavata* (fig. 6, H) y casi oblongas en *M. interposita* (fig. 6, J) y presentan un peciólulo muy corto, de 1-5(15) mm de long.

Las dimensiones de las pinnulas son de 10,5-15,5(21,5) cm de largo por 2-3,5(5) cm

de ancho en *M. alata*; de 13-17(22) cm de largo por 2,5-3,5(6,5) cm de ancho en *M. excavata*; de 13-21 cm de largo por 5-6,5(10,5) cm de ancho en *M. interposita*; de 10,5-17 cm de largo por 2,5-6,5 cm de ancho en *M. laevis* y de 9-13(14,5) cm de largo por 1,5-2 cm de ancho en *M. weinmanniifolia*.

La base es siempre asimétrica, redondeada en *M. alata* (fig. 6, D) y *M. interposita* (fig. 6, J), recta en *M. excavata* (fig. 6, H), *M. laevis* (fig. 6, B) y *M. weinmanniifolia* (fig. 6, E). El ápice de las pinnulas está formado por un segmento con lámina lanceolada en *M. excavata* (fig. 6, G) y *M. interposita* (fig. 6, I); con lámina angosta y reducida en *M. alata* (fig. 6, C) y *M. laevis* (fig. 6, A), y con lámina extremadamente contraída en *M. weinmanniifolia* (fig. 6, F). El margen de este segmento apical es aserrado en *M. weinmanniifolia* (fig. 6, F), biaserrado a aserrado en *M. alata* (fig. 6, C) y lobado irregular, distalmente aserrado, en *M. laevis* (fig. 6, A). *Marattia interposita* es la única especie en la que el ápice de las pinnulas es una pinnúlula completa de margen aserrado, irregular a eroso (fig. 6, I). En *M. excavata*, la porción terminal del ápice es casi indivisa y tiene margen más regular (fig. 6, G).

La distancia entre las pinnulas disminuye progresivamente hacia el ápice. Las pinnulas se encuentran distantes en *M. interposita* y *M. laevis*; en estas especies, las pinnulas basales están insertas a 8 cm una de otra, distancia que se reduce a 2 cm en el ápice. Se encuentran próximas en *M. weinmanniifolia* (a 3 cm las basales y a 2-1 cm las apicales). En *M. excavata* y *M. alata* la distancia entre las pinnulas es intermedia: en las basales es de 4-5 cm y en las apicales de 2-3 cm. Las pinnulas tienen 9-16 pares de pinnúlulas en *M. excavata* y *M. interposita*; el resto de las especies tiene 16-20 pares. En general el par basal es incompleto en *M. weinmanniifolia*.

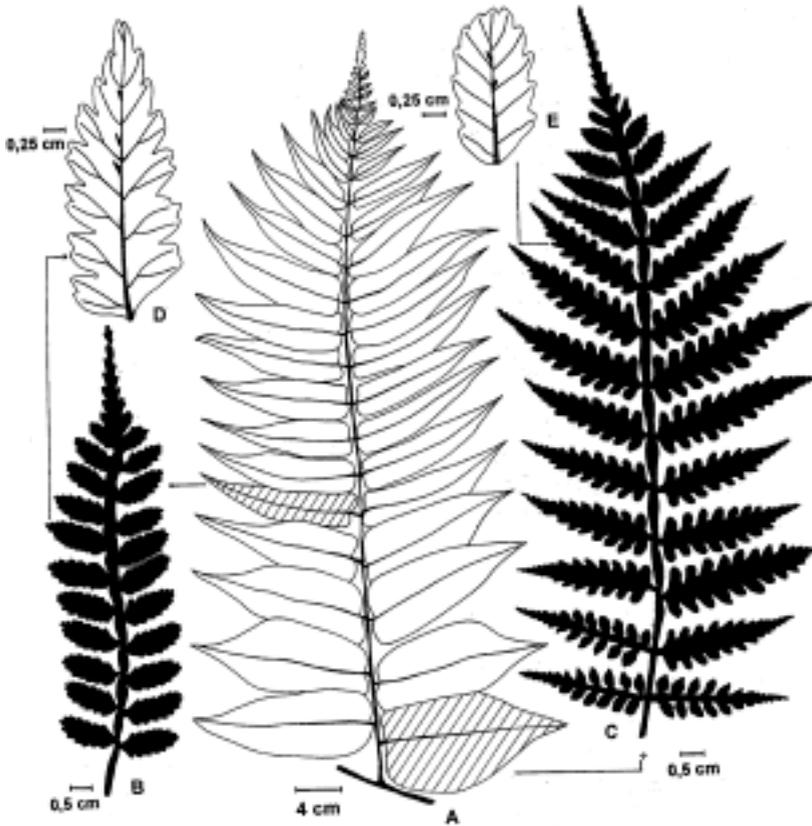


Figura 5. Arquitectura foliar de una pinna media de *M. laevis*. A: representación esquemática de la arquitectura de la pinna; B: pinnula media completa; C: pinnula basal completa; D: pinnúcula en B; E: pinnúcula en C. Rayado, pinnulas. *Foliar architecture of the medium pinnae of M. laevis*. A: schematization of the pinnae architecture; B: complete medium pinnule; C: complete basal pinnule; D: pinnule in B; E: pinnule in C. Pinnule, striped.

Pinnúculas. Son oblongas en *M. weinmanniifolia* (fig. 4, C); lanceoladas en *M. alata* (fig. 4, F) y *M. laevis* (fig. 5, D); lanceoladas a levemente falcadas en *M. interposita* (fig. 4, I) y oblanceoladas en *M. excavata* (fig. 4, L). La base de las pinnúculas es asimétrica y oblicuamente excavada sobre el lado acroscópico en todas las especies. El ápice es obtuso a redondeado en *M. excavata* (fig. 4, L) y *M. weinmanniifolia* (fig. 4, C) y agudo en *M. alata* (fig. 4, F), *M. interposita* (fig. 4, I) y *M. laevis* (fig. 5, D). El margen

es siempre aserrado con excepción de *M. laevis* que tiene pinnúculas lobadas, con lóbulo de margen irregular (fig. 5, D). Los denticulos son someros en *M. weinmanniifolia*, triangulares planos profundos en *M. alata* y agudos en *M. interposita*. La textura es subcoriácea en *M. alata*, *M. excavata* y *M. laevis*, y coriácea en *M. interposita* y *M. weinmanniifolia*.

Las pinnúculas están insertas a 0,5 cm de distancia en toda la cóstula, algo imbricadas en *M. weinmanniifolia*, a 1 cm



Figura 6. Contorno de las pinnulas y detalle de sus ápices en especies 3-4-pinnadas de *Marattia*. A-B: *M. laevis*; C-D: *M. alata*; E-F: *M. weinmanniifolia*; G-H: *M. excavata*; I-J: *M. interposita*. En negro: pinnulas completas. Outline of pinnules and details of pinnules apices in 3-4-pinnate species of *Marattia*. A-B: *M. laevis*; C-D: *M. alata*; E-F: *M. weinmanniifolia*; G-H: *M. excavata*; I-J: *M. interposita*. In black: complete pinnules.

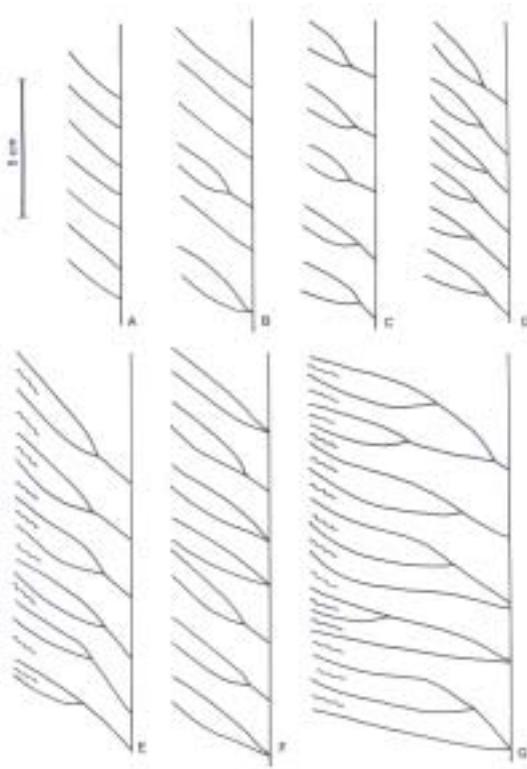


Figura 7. Patrones de venación en especies de *Marattia*. A: *M. weinmanniifolia*; B: *M. alata*; C: *M. laevis*; D: *M. excavata*; E: *M. interposita*; F: *M. cicutifolia*; G: *M. laxa*: Trazo liso: vena; trazo ondulado: venuloide. *Venation patterns in species of Marattia*. A: *M. weinmanniifolia*; B: *M. alata*; C: *M. laevis*; D: *M. excavata*; E: *M. interposita*; F: *M. cicutifolia*; G: *M. laxa*. *Stright line, vein; undulate line, venuloid.*

en *M. alata*, *M. excavata* y *M. laevis* y a 2 cm en *M. interposita*. Las medidas de las pinnúlas son de 1-2(2,5) cm de largo por 0,5-0,8(1) cm de ancho en *M. alata*; de 1,3-2(2,7) cm de largo por 0,6-0,8(1) cm de ancho en *M. excavata*; de 2,5-3,2(5) cm de largo por 0,8-1,3 cm de ancho en *M. interposita*; de 1,5-2,5(3,3) cm de largo por 0,5-0,8 cm de ancho en *M. laevis* y 0,7-1,2(2) cm de largo por 0,2-0,5 cm de ancho en *M. weinmanniifolia*.

Segmentos de cuarto orden. Se presentan casi siempre en *M. laevis* y, aunque son raros, también en algunos ejemplares de *M. alata*. En *M. laevis* (fig. 5, E) son elípticos, de 0,9-1 cm de largo por 0,4 cm de ancho, con base aguda asimétrica, ápice obtuso a redondeado y margen aserrado. En esta última especie a veces el último segmento es pinnatífido.

Venuloide. Es un cordón de fibras cortas que se origina en el margen de las pinnúlas o pinnúlas y tiene dirección recurrente. Fue descrito por Mettenius (1856) y citado posteriormente como “vena o venilla recurrente”, “cordón fibroso”, “falsa vena recurrente”, “cordón fibroso”, “falsa vena” o “falsa venilla” por Hill & Camus (1986). El nombre de venuloide (Lellinger 2002) alude a su aspecto de vena y a su función mecánica, no conductora, y es el que se adopta aquí. Es un carácter típico de las Marattiaceae. Está citado para *Asplenium* L. por Chaerle & Viane (2004).

En las especies neotropicales el venuloide es intramarginal, es decir, se extiende aproximadamente desde el margen hasta la línea de los sinangios. No es visible a ojo desnudo, y tiene el color de la lámina, pero es visible con una lupa manual y con bajos aumentos del microscopio estereoscópico. Está presente en dos especies: *M. interposita* (fig. 7, E) y *M. laxa* (fig. 7, G).

El venuloide aparece en la mayoría de las especies de *Angiopteris* (Rolleri 2002) y en especies de *Archangiopteris* (Mengascini 2002). Las especies paleotropicales de *Marattia* carecen de venuloide (Hill & Camus 1986; Rolleri *et al.* 2001).

Venación (fig. 7). Las venas terciarias son libres, oblicuas o casi horizontales, próximas en *M. excavata* y *M. weinmanniifolia*, algo más distantes en *M. alata*, *M. cicutifolia*, *M. interposita* y *M.*

laevis, y más distantes aún en *M. laxa*. No se curvan en el margen y no existe una vena marginal. La dirección es casi horizontal en *M. laxa* (fig. 7, G) y oblicua en el resto de las especies. El ángulo formado por la costúlula y la vena terciaria es agudo y fluctúa entre 45° y 55° en todas las especies pero puede llegar a 65° en *M. laxa*.

Las venas pueden ser simples, pareadas en la costa (geminadas) o bifurcadas a cierta distancia de la costa. Las venas bifurcadas y geminadas se dividen a veces nuevamente en la rama acroscópica, y más raramente, en ambas ramas. Se pueden distinguir los siguientes tipos de venación:

- Venas exclusivamente simples, oblicuas, próximas, en general poco nítidas, de color castaño claro o del color de la lámina en *M. weinmanniifolia* (fig. 7, A) y también en algunos ejemplares, al azar de *M. cicutifolia* y *M. excavata*.

- Venas simples predominantes y algunas bifurcadas, oblicuas, más distantes, visibles y nítidas, oscuras, en *M. alata*, (fig. 7, B).

- Venas exclusivamente bifurcadas entre la costa y el área medial, oblicuas, distantes, nítidas o subnítidas, del color de la lámina, en *M. laevis*, (fig. 7, C) y el mismo patrón pero con una segunda bifurcación ocasional en las ramas acroscópicas y basiscópicas, en *M. interposita*, (fig. 7, E).

- Venas exclusivamente bifurcadas casi en el área medial, oblicuas, próximas, nítidas, a veces oscuras, en *M. excavata*, (fig. 7, D).

- Venas geminadas y bifurcadas, cerca de la costa, y a veces con una segunda bifurcación en la rama acroscópica, oblicuas, más bien distantes, nítidas, de color castaño, en *M. cicutifolia*, (fig. 7, F).

- Venas bifurcadas y algunas geminadas; ambas bifurcadas nuevamente en la rama acroscópica (o esporádicamente en la basiscópica), casi horizontales, las más

separadas de todas las especies, muy nítidas y siempre más oscuras que el tejido foliar, en *M. laxa*, (fig. 7, G).

La venación es un carácter útil en la determinación de las especies de *Marattia*, aunque los patrones no son estrictamente específicos y en algunos casos debe agregarse otro rasgo complementario: por ejemplo: en *M. interposita* y *M. laevis* el patrón de venación es igual, pero *M. laevis* presenta acúleos hipofílicos (fig. 5, D-E) y *M. interposita* tiene venuloide (fig. 7, E).

Clave de las especies neotropicales del género *Marattia*

1. Láminas 2-pinnadas; pínulas insertas a distancias similares y constantes sobre la costa.
 2. Pínula terminal más grande que las laterales, con la base ensanchada; margen de las pínulas irregularmente aserrado, biaserrado o triaserrado; venas bifurcadas (dos veces, la segunda bifurcación en la rama acroscópica) predominantes, escasas geminadas, casi horizontales; venuloide intramarginal presente *M. laxa*
 2. Pínula terminal y laterales de igual tamaño, la terminal con base no ensanchada; margen de las pínulas aserrado con dientes regulares; venas geminadas predominantes, escasas bifurcadas (una vez), oblicuas; venuloide ausente *M. cicutifolia*
1. Láminas 3-4-pinnadas; pínulas insertas a distancias acrópetamente decrecientes sobre la costa.
 3. Venas exclusivamente simples o simples y escasas bifurcadas.
 4. Venas simples predominantes, bifurcadas escasas; 15-20 pares de pínulas con ápices algo reducidos, más o menos rígidos; pinnúlulas lanceolado-elípticas con ápice agudo *M. alata*
 4. Venas exclusivamente simples; 24-28 pares de pínulas con ápices muy contraídos y flexibles; pinnúlulas elípticas con ápice obtuso *M. weinmanniifolia*

3. Venas exclusivamente bifurcadas, distantes o próximas.
5. Venas próximas; pinnúlulas oblanceolado-elípticas con ápices obtusos a redondeados; ápice de las pinnúlas representado por un segmento inciso casi indiviso; venuloide ausente *M. excavata*
5. Venas distantes; pinnúlulas lanceoladas con ápices agudos; ápice de las pinnúlas no representado por un segmento inciso casi indiviso; venuloide presente o ausente.
6. Ápice de las pinnúlas representado por un segmento con lámina angosta y reducida; pinnúlulas de 1,5-2,5(3,3) por 0,5-0,8 cm y margen lobado; venuloide ausente *M. laevis*
- 6 - Ápice de las pinnúlas representado por una pinnúlula terminal entera; pinnúlulas de 2,5-3,2 (5) por 0,8-1,3 cm y margen aserrado; venuloide presente intramarginal *M. interposita*

CONCLUSIONES

Los caracteres del esporófito aquí estudiados tienen distinta importancia en la sistemática y su valor diagnóstico varía. Los caracteres de la lámina son diagnósticos a nivel específico mientras los caracteres de los ejes lo son en el nivel genérico. Los esporófitos grandes, las raíces actinostéllicas poliarcas, los rizomas erectos desnudos, los estípites con lenticelas, las espinas corticales en rizomas, raíces y estípites, las estípulas vascularizadas, con lenticelas, los pulvínulos en la base de los estípites y en la inserción de las costas en el raquis, y las láminas monomórficas son rasgos genéricos en *Marattia* que también se encuentran en *Angiopteris*. La presencia de colénquima en raíces, rizomas, estípites y pulvínulos, y de esclerénquima en raquis, costas y cóstulas parece característico tanto de *Marattia* como de *Angiopteris* y *Danaea*.

La organización estelar dictiostélica policíclica resulta un carácter típico de la

familia y se encuentra en todos los géneros. *Marattia*, por su estela policíclica más compleja, es similar a *Angiopteris*.

La división de la lámina es un rasgo diagnóstico para grupos de especies de *Marattia*, tanto neotropicales como paleotropicales. Las láminas son 3-4-pinnadas en *M. alata*, *M. excavata*, *M. interposita*, *M. laevis* y *M. weinmanniifolia* y 2-pinnada en *M. cicutifolia* y *M. laxa*. En especies paleotropicales hay láminas 3-pinnadas en *M. douglassii* C. Presl y *M. wernerii* Rosenst. y 2-pinnadas en *M. fraxinea*, *M. obesa*, *M. rolandii-principis* Rosenst., *M. salicina*, *M. smithii* y *M. sylvatica*.

La presencia de una pinnula terminal completa en las pinnas, el contorno, margen, tamaño y venación de las pinnúlas, y la separación constante de estas sobre las costas son caracteres diagnósticos específicos en especies con frondas 2-pinnadas (neotropicales y paleotropicales). La pinnula apical es igual a las laterales en tamaño y contorno en *M. cicutifolia* y es algo más grande que las laterales y de base ensanchada en *M. laxa*.

La presencia de un segmento laminado terminal irregular en las pinnas, los tipos de ápices de las pinnúlas, la separación acrópetamente decreciente entre pinnúlas, el contorno, ápice, tamaño y venación de las pinnúlas y segmentos de cuarto orden son caracteres diagnósticos específicos en especies con frondas 3-4-pinnadas (neotropicales y paleotropicales). El ápice de las pinnúlas es una pinnúlula completa en *M. interposita* o casi indivisa en *M. excavata* y está formado por un segmento angosto en *M. alata* y *M. laevis* o extremadamente contraído en *M. weinmanniifolia*.

Los márgenes de las pinnúlas son aserrados o biaserrados en las especies neotropicales con excepción de *M. laevis*, que tiene márgenes lobulados (este rasgo

parece variar más en especies paleotropicales, que presentan márgenes subenteros, repandos o crenados).

El venuloide es intramarginal y tenue, está presente en *M. interposita* y *M. laxa*, y ausente en las especies paleotropicales. La venación es siempre libre. Hay una especie con venas simples en el neotrópico, *M. weinmanniifolia* y una en el paleotrópico, *M. sylvatica*; el resto presenta patrones en los que predominan las venas bifurcadas, o bifurcadas combinadas con simples o geminadas.

El mesofilo de la lámina es homogéneo, aerénquimático, no desarrolla parénquima en empalizada y presenta colénquima subepidérmico a la altura de las cóstulas o costúmulas.

BIBLIOGRAFÍA

- BIERHORST, D. W. -1971- *Morphology of Vascular Plants*. Macmillan Company, New York.
- BOWER, F. O. -1926- *The ferns (Filicales), II*. The Eusporangiate and other relatively primitive ferns. Cambridge University Press, New York.
- BREBNER, G. -1902- On the anatomy of *Danaea* and other Marattiaceae. *Annals of Botany* 16: 517-552.
- CAMPBELL, D. H. -1911- The Eusporangiateae. The comparative morphology of the Ophioglossaceae and Marattiaceae. Carnegie Inst. Publ. 140. Washington.
- CAMPBELL, D. H. -1940- The evolution of the land plants (Embryophyta). California & London. Pp. 333.
- CAMUS, J. & B. PÉREZ GARCÍA -1995- Marattiaceae. Pp. 48-51. In R. C. Moran & R. Riba (Eds.). *Flora Mesoamericana*. V. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- CHAERLE, P. & R. L. VIANE -2004- Leaf anatomy and the occurrence of false veins in *Asplenium* (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Bot. J. Linn. Soc.* 145 (2): 187-194.
- CHANG, C. -1975- Morphology of *Archangiopteris* Christ & Giesenh., and its relationship with *Angiopteris* Hoffm. *Acta Botánica Sinica* 15: 235-247.
- CHING, R. C. -1940- Christensiaceae, a new fern family in tropical Asia. *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*, Botany 10: 227-229.
- CHRISTENSEN, C. -1938- Filicinae. En F. Verdoorn (Ed.), *Manual of Pteridology*: 527-528. Martinus Nijhoff, The Hague.
- COPELAND, E. B. -1947- *Genera Filicum. The genera of ferns*. Waltham, Massachusetts (Chronica Botanica, Annales Cryptogamici et Phytopathologici N° 5).
- FÉE, A. L. A. -1869- *Cryptogames Vasculaires du Brésil*: 214-215. Veuve Berger- Leurauld & Fils, Paris.
- FOSTER, A. -1974- *Comparative Morphology of Vascular Plants*. W. H. Freeman Co., San Francisco.
- GURR, E. -1966- *The rational use of dyes in biology*. Williamson and Wilkers, Baltimore (también publicado por Arrowsmith, Bristol, England and Leonard Hill, London, 1965).
- HAYATA, B. -1928- On the systematic importance of the stelar system in the Filicales, II. *The Botanical Magazine (Tokyo)* 42: 301-311.
- HILL, C. R. & J. M. CAMUS -1986- Evolutionary cladistics of marattiacean ferns. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Botany Series 14: 219-300.
- HOLLE, H. G. -1876- Über die Vegetationsorgane der Marattiaceen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 34: 215-220.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN & L. BARNETT -1990- *Index Herbariorum, Part I*. 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 Bulletin* 32: 587-594.
- JOHANSEN, D. A. -1940- *Plant Microtechnique*. Mc Graw- Hill, New York.
- JONES, D. L. -1997- *Encyclopaedia of Ferns*. Timber Press, Portland, Oregon.
- KENRICK, P & P. CRANE -1997- *The origin and early diversification of land plants, a cladistic*

- study*. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 242-243.
- LAVALLE, M. C. -2002- *Revisión de las especies neotropicales de Marattia Sw. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl)*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, La Plata.
- LAVALLE, M. C. -2003- Taxonomía de las especies neotropicales de *Marattia Sw.* (Marattiaceae). *Darwiniana* 41 (1-4): 61-86.
- LELLINGER, D. B. -1989- The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó (Part I: Psilotaceae through Dicksoniaceae). *Pteridologia* 2A: 82-90.
- LELLINGER, D. B. -2002- A Modern Multilingual Glossary of Taxonomic Pteridology. *Pteridologia* 3: 1-146.
- MENGASCINI, A. -2002- Caracteres diagnósticos en 5 especies de Archangiopteris Christ & Giesenh. *Revista del Museo de La Plata*, Sección Botánica 15 (115): 3-22.
- METTENIUS, G. -1856- *Filices Horti Botanici Lipsiensis*. Leipzig, Germany.
- MICKEL, J. T. & J. M. BEITEL -1988- Pteridophyte flora of Oaxaca, México. *Memories of the New York Botanical Garden* 46: 246.
- OGURA, Y. -1972- *Comparative anatomy of Vegetative Organs of the Pteridophytes*. Handbuch der Pflanzenanatomie, Band VII, Teil 3, Gebruder Borntraeger, Berlin, Germany.
- PICHI SERMOLI, R. E. G. -1977- Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31 (2): 313-512.
- PROCTOR, G. R. -1985- *Ferns of Jamaica*. Pp. 57-60. British Museum (Natural History), London.
- PROCTOR, G. R. -1989- Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 53: 37-38.
- ROLLERI, C. -1993- Revision of genus *Christensenia*. *American Fern Journal* 83: 3-19.
- ROLLERI, C. -2002- Caracteres diagnósticos y taxonomía del género *Angiopteris Hoffm.* (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl): I, Los caracteres. *Revista del Museo de La Plata*, Sección Botánica 15 (115): 23-49.
- ROLLERI, C. -2004- Revisión del género *Danaea* (Marattiaceae, Pteridophyta). *Darwiniana* 42 (1-4): 217-301.
- ROLLERI, C., M. LAVALLE, A. MENGASCINI y M. RODRÍGUEZ -2001- El género *Marattia Sw.* (Marattiales, Marattiaceae) en el paleotrópico. *Candollea* 56: 97-113.
- Rolleri, C., M. Lavalle, A. Mengascini & M. RODRÍGUEZ -2003- Sistemática de los helechos maratiáceos. *Revista del Museo de La Plata*, Sección Botánica 15 (115): 23-49
- SEHNEM, A. -1967- Maratiáceas. Pp. 1-9. In P. R. Reitz (Ed.). *Flora Ilustrada Catarinense*. Herbario Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- SHARPE, J. M. & J. A. JERNSTEDT -1991- Stipular bud development in *Danaea wendlandii* (Marattiaceae). *American Fern Journal* 81: 119-127.
- STOLZE, R. G. -1976- Ferns and Ferns Allies of Guatemala, Part I. *Fieldiana: Botany* 39: 1-21.
- STURM, J. G. -1859- Marattiaceae. Pp. 149-160. In C. F. P. de Martius (Ed.). *Flora Brasiliensis* 1.
- THOMAE, K. -1886- Die Blattstiele der Farne. Ein Beitrag zur Vergleichenden Anatomie. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 17: 99-161.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON -1989- *Ferns and allied plants with special reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York-Berlin.
- Tuomisto, H. & R. MORAN -2001- Pp. 23-68. Marattiaceae. In Harling, G. & L. Andersson (Eds.). *Flora of Ecuador* 66. Council for Nordic Publications in Botany.
- UNDERWOOD, L. M. -1909- Marattiaceae. In Britton, N; W. Murrill & J. Barnhart (Eds.). *North American Flora* 16. (1): 17-23.
- WEST, C. -1915- On the structure and development of the secretory tissues of the Marattiaceae. *Annals of Botany* 29: 409-422.

Aceptado para su publicación en abril de 2005

Dirección de la autora. Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 64 N° 3, entre 120 y 121, B1904 DZB, La Plata, Argentina.

