

00361

39

rej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANATOMIA DE POLYPODIACEAE S. STR.

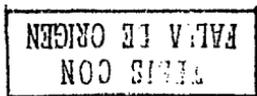
TESIS

que para obtener el grado de

MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

presenta

AURORA ZLOTNIK ESPINOSA





## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## INDICE

RESUMEN	p. 1
INTRODUCCION	p. 2
OBJETIVO	p. 8
ANTECEDENTES SOBRE LA FAMILIA POLYPODIACEAE S. STR.	
- Taxonomía	p. 9
- Clasificación	p. 10
- Estudios de anatomía existentes	p. 11
- Géneros de Polypodiaceae estudiados en este trabajo	p. 15
MATERIAL ESTUDIADO	p. 22
METODOLOGIA	p. 25
RESULTADOS	
i. Descripción anatómica	p. 36
ii. Cuadro comparativo de los géneros y especies considerados	p. 87
DISCUSION	p. 91
CONCLUSIONES	p. 95
BIBLIOGRAFIA	p. 97

## AGRADECIMIENTOS.

La elaboración de este trabajo fue posible gracias al apoyo del personal del Laboratorio de Morfología Vegetal del Departamento de Biología, UAM-I, y del Laboratorio de Morfofisiología Vegetal de la Facultad de Ciencias, UNAM. Agradezco también la ayuda brindada por el personal del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM, y de los Herbarios Metropolitano, UAM-I (UAMIZ) y de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME). El apoyo económico necesario fue aportado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).

En forma individual, deseo agradecer su colaboración a Blanca Pérez García, quien aceptó la dirección de este trabajo; a E. Mark Engleman y Ramón Riba, quienes brindaron asesoría constante durante todo el desarrollo de la investigación; a Ernesto Velázquez y Reinhard Weber, quienes apoyaron y estimularon incansablemente mi interés por realizar investigación anatómica en pteridofitas. La ayuda que prestaron en diversas labores relacionadas con este trabajo Marcela Aguilar, Rubén Castellanos, Daniel León, Francisco G. Lorea, María Cristina Pérez Amador y José Manuel Pino, así como D.W. Bierhorst, I.W. Knobloch, T.W. Lucansky y R.A. White, merece un agradecimiento especial. De la misma manera, doy las gracias a los revisores del manuscrito: Marcela Aguilar, Margarita Collazo, E. Mark Engleman, Guillermo Laguna, Judith Márquez, Blanca Pérez y Ramón Riba.

Finalmente, sólo me resta agradecer el buen ejemplo que recibí de mis finados padres y abuela, ejemplo que me permitió hacer acopio de paciencia y fortaleza para lograr la consecución de este trabajo.

RESUMEN

\*\*\*\*\*

El presente trabajo ofrece el estudio anatómico de doce especies de los géneros de Polypodiaceae s. str. Campyloneurum, Microgramma, Niphidium, y Pleopeltis. Para cada género se presenta una descripción anatómica general, que incluye los aspectos de escamas rizomáticas y venación, comentarios sobre las diferencias anatómicas entre las especies tratadas, y fotografías y dibujos que ilustran los rasgos anatómicos más relevantes. Se presenta también un cuadro comparativo que condensa la información cuantitativa y cualitativa más notable de la anatomía de los géneros y especies considerados. Finalmente, se discute el valor que los resultados obtenidos tienen en lo que se refiere al problema de la delimitación genérica dentro de la familia, así como su contribución al conocimiento de este grupo vegetal.

## INTRODUCCION.

La botánica sistemática es un amplio campo al que concierne el estudio de la diversidad de las plantas, su identificación, nomenclatura, clasificación y evolución (Jones, 1986). Radford et al. (1974) describen los objetivos de esta ciencia de la siguiente manera:

- 1) Proporcionar un método adecuado para la identificación, denominación y descripción de los taxa vegetales.
- 2) Proporcionar un esquema de clasificación que intente expresar relaciones naturales o filogenéticas.
- 3) Proporcionar un inventario de los taxa vegetales; elaborar floras locales, regionales y continentales.
- 4) Proporcionar un entendimiento de los procesos y relaciones evolutivas.
- 5) Desempeñar un papel integrativo y unificador (o punto focal) en el adiestramiento de los estudiantes de biología, particularmente en lo que se refiere a las relaciones entre los diversos campos biológicos o tipos de evidencia y la diversidad de los organismos; ser una ciencia sintetizadora así como una ciencia que acumula información.

Para concretar estos objetivos se requiere de una gran cantidad de información; esta información proviene de fuentes diversas tales como la morfología, la anatomía, la citología, la genética, la paleobotánica, la fitogeografía, la ecología, la geomorfología, la bioquímica, y la fitoquímica (Lawrence, 1951). De entre estas disciplinas analizaremos el papel de la anatomía vegetal en la botánica sistemática, es decir, describiremos brevemente la historia e importancia de la anatomía sistemática.

El objetivo principal de la anatomía sistemática es el de relacionar la estructura, particularmente de los órganos vegetativos, con la clasificación taxonómica de las plantas en la que los caracteres se encuentran ejemplificados (Metcalf, 1979). El uso de caracteres anatómicos con fines sistemáticos tiene una tradición de más de 100 años (Radford et al., 1974; Dickison, 1975; Stace, 1980;

Jones, 1986), si bien el estudio serio de la estructura de las plantas comenzó con las investigaciones hechas en el siglo XVII por Nehemiah Grew en Inglaterra y Marcello Malpighi en Italia (Metcalfe, 1979). Entre las importantes aportaciones de estos pioneros destaca el hecho de que, ya desde esa época, Grew demostró que cada planta que investigaba tenía una estructura distintiva propia; por otro lado, Grew hizo aparente en sus escritos la bifurcación de la anatomía vegetal en las líneas de investigación taxonómica y fisiológica, las cuales constituyen hoy en día las dos principales ramas en que el tema se encuentra dividido (Metcalfe, 1979). Por desgracia, estos investigadores carecieron de estudiantes que prosiguieran con su línea de trabajo, por lo que el desarrollo de este campo se estancó hasta que en Alemania numerosos investigadores contribuyeron al estudio de esta disciplina durante la segunda parte del siglo XIX y los principios del siglo XX; entre estos investigadores fue Radikofer (1896) el primero en intentar usar caracteres anatómicos para clasificar los miembros de un género de angiospermas en su trabajo sobre el género Serjania (Sapindaceae). Este investigador, por otro lado, a través de su alumno Hans Solereder, autor de la obra titulada "Anatomía Sistemática de las Dicotiledóneas" (1908), sentó las bases de la escuela de investigación inglesa que ha cristalizado obras tan importantes como las de Metcalfe & Chalk (1950, 1979) y Metcalfe (1960, 1971) sobre la anatomía sistemática de dicotiledóneas y monocotiledóneas.

Es de interés señalar que en países como Francia, los Estados Unidos de América, India, Holanda y Japón el estudio de la anatomía vegetal, frecuentemente con un sesgo taxonómico muy notable, también ha tenido un desarrollo importante (Metcalfe, 1979). Es pertinente apuntar que las angiospermas han sido las plantas más estudiadas a nivel anatómico, sin embargo, también ha existido la inquietud de estudiar desde este enfoque grupos como las gimnospermas y las pteridofitas. Estas últimas engloban a los helechos y plantas afines; son en la actualidad conspicuos elementos de nuestra flora y hay un renaciente interés en ellas dado que representan un material experimental excelente para el estudio de los procesos reproductivos puesto que sus fases gametofítica y esporofítica son

independientes una de otra (Bir, 1982). Otro aspecto interesante de este grupo es que su clasificación, a más de dos siglos de estudio, sigue siendo fuente de controversia (Pichi-Sermolli, 1958, 1973; Bir, 1982; Tryon & Tryon, 1982).

Tryon & Tryon (1982) consideran que la información básica sobre la morfología y anatomía de las pteridofitas ha sido resumida en las obras de Bower (1923-28), Bierhorst (1971) y Ogura (1972); a este respecto, de manera general, es posible indicar que en lo que a la anatomía de pteridofitas concierne, se suscita una polémica se mejante a la que ocurre con el estudio de la anatomía de angiospermas, polémica que Metcalfe (1979) expone de la siguiente manera: por un lado se sugiere que ya se conoce mucho sobre los aspectos clásicos de la anatomía vegetal, por lo que no hay necesidad de hacer más estudios sobre el tema; por otro lado, muchos botánicos se lamentan de que existan pocos investigadores en el campo de la anatomía vegetal. Refiriéndose a las angiospermas, este mismo autor se ñala que dos cosas son claras en relación a este problema:

1) aún hay muchas angiospermas en el mundo que no han sido estudiadas a nivel anatómico; además, la diversidad de estructura es tan grande como la diversidad de taxa y por esta razón es improbable que futuros ejercicios en el campo de la anatomía sistemática sean meramente repetitivos,

2) en el momento actual hay tal cantidad de publicaciones sobre anatomía que tienen algo que ver con la taxonomía y las revistas y libros en las que aparecen están tan dispersos, que muy pocos botánicos pueden saber de la existencia de todas y menos aún, de estar informados de su contenido.

El caso de las pteridofitas es muy similar. Una revisión de los trabajos de Bower (1923-28), Bierhorst (1971) y Ogura (1972), permite apreciar que aún faltan muchas pteridofitas que no han sido estudiadas a nivel anatómico, y una revisión no exhaustiva de bibliografía sobre anatomía de pteridofitas muestra lo amplia y dispersa que es la información que existe sobre anatomía con posible relevancia taxonómica (Tabla I).

Indudablemente, en comparación con la información sobre las angiospermas, la información sobre las pteridofitas es mucho me

nor. Esto le da al grupo de las pteridofitas un matiz muy especial como objeto de estudios sobre anatomía sistemática.

Metcalfe (1968) ha indicado que los estudios de la anatomía de los órganos vegetativos de las angiospermas pueden ser taxonómicamente útiles en las siguientes formas:

- 1) en la identificación de material fragmentario,
- 2) en la identificación preliminar de especímenes de herbario y
- 3) como un apoyo para el establecimiento de interrelaciones de taxa en, y por arriba de, el nivel de especie.

En nuestra opinión, ésto puede ser válido para las pteridofitas, siempre y cuando se tengan en cuenta en el desarrollo de estos estudios anatómicos varios principios sobre el uso de datos que Jones (1986) resume de la siguiente manera:

- 1) los caracteres anatómicos tienen los mismos problemas inherentes a otros caracteres, ésto es, muestreo, confiabilidad, paralelismo y convergencia;
- 2) los caracteres anatómicos deben ser utilizados en combinación con otros caracteres;
- 3) los caracteres anatómicos tienden a ser más útiles en la clasificación de categorías superiores y menos útiles en las jerarquías infragenéricas.

Se aprecia así lo útil que sería el realizar estudios comprehensivos de anatomía. Desde luego, este tipo de estudios requieren de una gran cantidad de tiempo y recursos. Por esta razón, el presente trabajo sólo representa un primer intento de aportar datos para lo que, más adelante, podría ser un estudio comprehensivo de la anatomía sistemática de los géneros de la familia Polypodiaceae s. str. Es así por lo que este trabajo es primordialmente descriptivo; sin embargo, pretende sentar precedentes pues, además de que se discute en lo posible la relevancia taxonómica de los datos obtenidos, constituye un estudio dentro de un campo de investigación que en México es incipiente; en nuestro país no hay una verdadera escuela que se interese en hacer trabajos sobre anatomía de pteridofitas, a pesar de que la pteridoflora mexicana es abundante y diversa, y ha causado el interés de numerosos investigadores extranjeros. De este modo, este trabajo constituye también una invitación a

proseguir con el desarrollo de un tipo de investigación básica que puede aportar importantes dividendos al conocimiento de la flora de nuestro país.

Tabla I. Listado de algunas referencias bibliográficas sobre (o relacionadas con) anatomía de pteridofitas.

AUTOR	AÑO	TEMA*	AUTOR	AÑO	TEMA*
Abbiatti	1958	A	Mickel & Votava	1971	C
Bierhorst	1971	A	Pant & Khare	1969	C
Cardillo	1970	A	Pant & Khare	1971	C
Capurro	1974	A	Pant & Khare	1972	C
Chandra	1977	A	Patel <i>et al.</i>	1975	C
Hennipman	1977	A	Sen & Hennipman	1981	C
Hirsch & Kaplan	1974	A	Thurston	1969	C
Johnson & Chrysler	1938	A	Van Cotthem	1973	C
Knobloch & Volz	1964	A	Bierhorst	1977	D
Knobloch & Volz	1968	A	Gifford	1983	D
Lloyd	1965	A	McAlpin & White	1974	D
Lucansky	1976	A	Chandra	1970	E
Lucansky	1977	A	Chandra	1982	E
Lucansky	1981	A	Chandra & Nayar	1975	E
Lucansky	1982	A	Kato	1972	E
Lucansky	1985	A	Kaur	1964	E
Mickel	1962	A	Keating	1968	E
Miller	1971	A	Khare & Shankar	1987	E
Moran	1987	A	Lin & DeVol	1977	E
Nayar	1963	A	Lin & DeVol	1978	E
Nayar & Chandra	1967	A	Lucansky	1974a, b	E
Pessin	1924	A	Lucansky & White	1974	E
Sen	1968a, b	A	Phillips & White	1967	E
Sen <i>et al.</i>	1972	A	Carlquist	1975	F
Sen & Mitra	1966	A	De la Sota <i>et al.</i>	1982	F
Sen & Sen	1971	A	De la Sota & Pérez-García	1982	F
Sen & Sen	1973	A	Hennipman	1968	F
Velázquez	1983	A	Koptur <i>et al.</i>	1982	F
White & Turner	1988	A	Lucansky & White	1976	F
Bierhorst	1960	B	Payne & Peterson	1973	F
Bliss	1939	B	Priestley & North	1922	F
White	1963a, b	B	Priestley & Radcliffe	1924	F
White	1964	B	Schmid	1982	F
Fryns-Claessens & Van Cotthem	1973	C	Skutch	1928	F
Gupta	1957	C	Tryon	1965	F
Inamdar <i>et al.</i>	1971	C	Wagner	1979	F
Mickel & Lersten	1967	C	White	1974	F

\*A: anatomía de uno o más taxa  
B: elementos traqueales

C: estomas  
D: meristemos

E: vascularización  
F: otros

notas: muchos de los trabajos podrían caer en más de un encabezado, pero para evitar una complejidad innecesaria, se clasificó cada uno dentro de un único apartado.

**OBJETIVO.**

El objetivo general de este trabajo es el de estudiar la anatomía vegetativa del esporofito maduro de algunas especies de helechos de la familia Polypodiaceae s. str. con el fin de contribuir a un conocimiento más amplio del grupo; asimismo, se plantea como objetivo discutir la relevancia que la información anatómica puede tener en este grupo para resolver el problema de la delimitación genérica.

ANTECEDENTES SOBRE LA FAMILIA POLYPODIACEAE S. STR.

- Taxonomía: circunscripción de la familia y delimitación genérica

La discusión sobre la circunscripción de la familia Polypodiaceae tiene una larga tradición y es todavía, hoy en día, una fuente de acalorados debates. Existe una gran divergencia de opiniones entre los pteridólogos en lo que respecta a conservar la familia en un sentido amplio (s.l.) (incluyendo de 170 a 250 géneros y quizá más de 10,000 especies), o a dividirla en numerosas familias que, de acuerdo a Proctor (1985), podrían llegar a 33. Proctor (1985), en su trabajo sobre los helechos de Jamaica, y Stolze (1981), en su publicación sobre las pteridofitas de Guatemala, mantienen la familia en un sentido amplio. De la Sota (1973, 1975), Crabbe et al. (1975), y Tryon & Tryon (1982), por otra parte, adoptan una definición de la familia en sentido restringido (s. str.). Caso particular es el de Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988), quienes en su tratamiento de los helechos de Chiapas y Oaxaca, respectivamente, deciden no delimitar familias para evitar confusiones, por lo que trabajan solamente con géneros.

Considerando que en una investigación sobre helechos lo más conveniente es manejar unidades pequeñas que sean homogéneas y que tengan sentido evolutivo (De la Sota, 1973, 1975), resulta útil elegir una delimitación restringida de la familia Polypodiaceae cuando se pretende trabajar con los llamados "helechos polipodioides", grupo de plantas que es básicamente tropical y epifítico, y que cuenta con alrededor de 1500 especies (De la Sota, 1973). La dificultad estriba en escoger la delimitación más adecuada. El sistema propuesto por De la Sota (1973, 1975), que recoge el punto de vista de Pichi-Sermolli (1958), resulta ser el más conveniente dado que segrega de la familia Polypodiaceae s. str. a los géneros Dipteris y Cheiropleuria, así como los helechos grammitoideos, con lo cual la familia parece ser un grupo natural. Además, el autor de este sistema es el que más evidencias aporta como base de su clasi-

ficación.

De esta manera, de acuerdo al criterio de De la Sota (1973, 1975) en la familia Polypodiaceae s. str. en los trópicos del Nuevo Mundo pueden reconocerse los géneros Campyloneurum, Eschatogramme, Marginariopsis, Microgramma, Niphidium, Paltonium, Phlebodium, Pleopeltis, Polypodium y Solanopteris, además de la presencia accidental de Loxoogramma y Platyserium. Según el criterio de Smith (1981), en México existen Campyloneurum, Microgramma, Niphidium, Phlebodium, Pleopeltis y Polypodium. Mickel & Beitel (1988) añaden a esta lista los géneros Pecluma y xPleopodium (este último es un género híbrido entre Pleopeltis y Polypodium). Stolze (1981), por otro lado, reconoce para Guatemala las mismas entidades que Smith (1981) reconoce para México, pero a nivel subgenérico dentro del género inclusivo Polypodium. Este criterio es mostrado también por Proctor (1985), quien en Jamaica reconoce el género Polypodium con los subgéneros Campyloneurum, Microgramma, Niphidium, Phlebodium, Pleopeltis y Polypodium. Tryon & Tryon (1982), por su parte, reconocen para México los géneros Campyloneurum, Microgramma, Niphidium, Pleopeltis y Polypodium. Se aprecia así que el problema de la delimitación genérica es uno de los más críticos en la sistemática de las Polypodiaceae s. str. (De la Sota, 1973, 1975).

Este trabajo pretende aportar datos de la biología del grupo y de la delimitación genérica del mismo; para ello, como punto de partida, se decide tratar como géneros (sensu Smith, 1981) las entidades de la familia Polypodiaceae s. str. (sensu De la Sota, 1973, 1975) presentes en México. La delimitación específica se hace también de acuerdo a Smith (1981) con el complemento de la información aportada por Mickel & Beitel (1988).

- Clasificación (de acuerdo a Pichi-Sermolli, 1958 y De la Sota, 1973, 1975)

DIVISION: Pteridophyta  
CLASE: Filicopsida  
SUBCLASE: Filicidae  
ORDEN: Polypodiales  
FAMILIA: Polypodiaceae

- Estudios de anatomía existentes

Casi todos los trabajos que tratan sobre la anatomía de los helechos polipodioides son fragmentarios, es decir, se refieren a una sola especie, a unas cuantas especies de un solo género, o bien a un solo aspecto anatómico de diversas especies.

Lloyd (1965) y Pessin (1924), estudiaron la anatomía de las hojas de Polypodium californicum Kaulf. y Polypodium polypodioides (L.) Hitchc., respectivamente. Estos trabajos son interesantes porque en ambos se realiza un análisis ecofisiológico de los resultados anatómicos obtenidos. Otro trabajo (Hirsch & Kaplan, 1974) estudia la organografía del rizoma de dos especies de Microgramma, haciendo especial énfasis en la actividad meristemática en lo que se refiere a la diferenciación de hojas y ramas.

Por otro lado, Koptur et al. (1982) examinan la presencia de nectarios en cinco especies de Polypodium. Lin & DeVoi (1977, 1978) estudian los caracteres del pecíolo de varias especies de Polypodium. Inamdar et al. (1971) y Sen & Hennipman (1981), investigan los estomas en especies de Campyloneurum, Eschatogramma, Marglinariopsis, Microgramma, Niphidium, Paltonium, Platyserium, Phlebotidium, Pleopeltis, Polypodium y Solanopteris.

También es pertinente señalar que el estudio de la venación de láminas y las escamas rizomáticas ha sido abordado con frecuencia. La venación de géneros y especies se utiliza en los trabajos florísticos de Smith (1981), Stolze (1981) y Mickel & Beitel (1988), así como en un trabajo específico (De la Sota & Pérez-García, 1982). Asimismo, trabajos de tipo taxonómico tratan las escamas rizomáticas (Evans, 1969; Lellingner, 1972, 1988; Mickel & Beitel, 1987) y existe un trabajo exclusivo del tema (De la Sota et al., 1982).

Finalmente, cabe comentar que sólo algunos autores han intentado ofrecer generalizaciones sobre la anatomía de la familia; entre ellos destaca Ogura (1972), quien delimita la familia según el punto de vista de Copeland (1947). Si bien Copeland adopta una delimitación restringida de la familia, su criterio es más amplio que el de De la Sota (1973, 1975). Por esta razón, puesto que Ogu-

ra (1972) toma en cuenta géneros como Cheiropleuria y Grammitis, él maneja para la familia algunas características que no son propias de los helechos polipodioides. Bir & Trikha (1979), por su parte, tras un estudio con doce géneros, entre los que figuran Loxoqramme, Pleopeltis y Polypodium, puntualizan algunas características anatómicas comunes para estas plantas, a saber:

- El rizoma exhibe un dictiostele altamente disectado.
- Los haces vasculares en la hoja varían de 4-14. De estos varios haces, dos de ellos (de posición dorso-mediana) invariablemente son grandes y generalmente se fusionan durante su curso ascendente en el raquis.
- Las raíces son siempre diarcas.
- El mesófilo puede o no estar diferenciado en los tejidos en empalizada y esponjoso.
- Los estomas son primordialmente hipostomáticos y en su mayoría porocíticos.
- La venación es reticulada formando aréolas que pueden tener o no venillas libres incluidas.

Esta breve visión de los estudios de anatomía sobre helechos polipodioides permite apreciar que aunque hay una cantidad de información considerable que posibilita, en ocasiones, la elaboración de algunas generalizaciones interesantes, existen aún huecos importantes que ofrecen amplias posibilidades de investigación. En el presente trabajo, teniendo como antecedente un estudio realizado con la especie Polypodium aureum L. (Zlotnik, 1987), se aborda el estudio anatómico de especies presentes en México de ciertos géneros de helechos polipodioides que han recibido poca atención (el caso de Campyloneurum y Niphidium), así como de otros géneros de los que, aunque se tiene información, existen pocos estudios realizados con material mexicano (el caso de Microgramma y Pleopeltis). A continuación se presentan las particularidades de mayor trascendencia de los géneros objeto de estudio de este trabajo.

- Géneros de Polypodiaceae estudiados en este trabajo

☒ Campyloneurum Presl

Descripción (todas las descripciones de los géneros son traducidas de Smith, 1981)

"Rizoma corto a largo-rastrero, dictiostélico, que porta escamas ovadas a lanceoladas, frecuentemente clatradas, +/- enteras, parduzcas, y que nacen de una base peltada; hojas simples, casi sésiles a largo-pecioladas, que tienen abscisión limpia en filopodios, enteras a repandas a lo largo del margen, atenuadas en ambos extremos; venación areolada con 1 a usualmente varias a muchas hileras de aréolas regulares e irregulares formadas por venillas anastomóticas que surgen de venas laterales principales, estas venillas producen 2 venas excurrentes, simples y libres, una tercera vena excurrente a veces bisectando las aréolas completamente; tejido foliar delgado a frecuentemente grueso, firme, glabro en ambos lados; soros redondos, exindusiados, presentes en los extremos de las venillas incluidas, usualmente en dos hileras entre las venas laterales principales, frecuentemente grandes (hasta de 3 mm de diámetro); gametofitos superficiales, cordiformes;  $x = 37$ ."

Ecología

Mickel & Beitel (1988) describen a las plantas de este género como epífitas, ocasionalmente epipétricas o terrestres. Tryon & Tryon (1982) coinciden en que Campyloneurum es principalmente un género de epífitas que crecen en bosques húmedos, y que se pueden encontrar ejemplares creciendo en bancos de tierra húmeda y entre rocas, sobre la superficie de riscos o paredes. Estos mismos autores señalan que el género tiene un amplio intervalo de distribución altitudinal de 100-3000 msnm o más, siendo más comunes alrededor de los 1000 msnm (Tryon & Tryon, 1982).

Distribución geográfica

De acuerdo a Tryon & Tryon (1982) Campyloneurum se distribuye desde Chihuahua en México, el sur de Florida y las Bahamas,

hasta Catamarca y Entre Ríos en Argentina y Uruguay, encontrándosele también en la Isla de Cocos y las Islas Galápagos.

Según Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988), el género en México cuenta con 6-9 especies y está ampliamente distribuido (Fig. 1).

### ☼ Microgramma Presl

#### Descripción

"Plantas epifíticas u ocasionalmente terrestres; rizoma largo-rastrero, dictiostélico, con escamas lanceoladas a aciculares con base peltada; pecíolos remotos, cortos, articulados a pequeños filopodios; lámina simple, entera a ocasionalmente ondulada en el margen, algo dimórfica, la lámina fértil más angosta; venas anastomóticas, 1-3 hileras de aréolas presentes, con algunas venillas incluidas; soros compitales o terminales en venillas, superficiales, con frecuencia ligeramente impresos, redondos (o elongados en unas pocas especies); indusio ausente, parafisos frecuentemente presentes, usualmente filiformes y multicelulares; esporangios glabros; esporas bilaterales, monoletes, hialinas o amarillas, diminutamente tuberculadas;  $x=37$ ."

#### Ecología

Según Mickel & Beitel (1988) el género Microgramma es epifítico, ocasionalmente terrestre. Por su parte, Tryon & Tryon (1982) describen estas plantas como epifitas de bosques húmedos, donde se les encuentra frecuentemente en las márgenes de ríos y arroyos. Estos autores señalan que se les encuentra también en bosques secundarios, así como en plantíos de cacao y café (generalmente en los tocones que constituyen bardas vivas), y ocasionalmente sobre rocas húmedas o viejas paredes de piedra. Otro aspecto curioso que estos autores comentan es que, en su condición de epifitas, estas plantas pueden encontrarse tanto en la base de los árboles como en el tronco, donde se distribuyen hasta alturas de 10 ó más metros (Tryon & Tryon, 1982).



Figura 1. Entidades federativas de la República Mexicana donde se presenta el género Campyloneurum Presl según Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988).

En cuanto a distribución altitudinal, Tryon & Tryon (1982) indican que el género se encuentra preponderantemente de 0-500 msnm.

#### Distribución geográfica

Microgramma es un género ampliamente distribuido en los trópicos americanos, donde se le encuentra desde Tamaulipas en México y el sur de Florida, hasta Catamarca y Buenos Aires en Argentina; una sola especie se encuentra también en Africa, Madagascar y las Islas Mascarenas (Tryon & Tryon, 1982).

Según Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988), en México el género cuenta con 2-6 especies y es frecuente en las zonas húmedas tropicales (Fig. 2).

#### ☼ Niphidium J. Smith

#### Descripción

"Rizoma corto a largo-rastrero, las porciones más jóvenes densamente cubiertas de raíces que portan un fino tomento de pelos radicales, dictiostélico, escamoso, escamas lanceolado-acuminadas, concoloras a fuertemente bicoloras, unidas cerca de su base a casi centralmente; pecíolos parduzcos, escamosos sólo en la base, usualmente espaciados de 1-5 cm en el rizoma, articulados, filopodios o soletos hasta de 1 cm de largo; lámina simple, elíptico-lanceolada a oblonga, coriácea, frecuentemente glauca, frecuentemente con puntitos blancos o hidátodos pardo oscuros o negros, a veces con unas cuantas escamas a lo largo del raquis; venas principales rectas, ascendentes, prominulosas en el envés, venas secundarias inmersas, formando aréolas inconspicuas, irregulares, transversas, con numerosas aréolas menores conteniendo venillas libres excurrentes y recurrentes; soros solitarios en las aréolas mayores, formando hileras únicas de (3)5-12(15) soros entre las venas principales, en apariencia compitales pero las venas formando un anillo irregular debajo del soro, redondos a ligeramente oblongos, superficiales; parafisos (esporangios abortivos) a veces numerosos, esporangios a veces con



Figura 2. Entidades federativas de la República Mexicana donde se presenta el género Microgramma Presl según Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988).

pelillos multicelulares, hialinos, lineares o ligeramente clavados, en la cápsula; esporas bilaterales, monoletes, hialinas, lisas,  $x=37$ ."

### Ecología

Niphidium es descrito por Mickel & Beitel (1988) como un género epifítico o terrestre. Tryon & Tryon (1982), por su parte, lo describen como rupestre o epifítico, en ocasiones terrestre. Estos autores señalan que crece en una variedad de habitats y que tiene un amplio intervalo de distribución altitudinal: por ejemplo, en bosques húmedos se le encuentra en el suelo, sobre tocones muertos y leños y ramas caídos, sobre los postes de bardas vivas, en las ramas y troncos de los árboles, así como entre rocas, todo ésto desde el nivel del mar hasta los 3900 msnm, más comúnmente por debajo de los 2000 msnm (Tryon & Tryon, 1982).

### Distribución geográfica

Niphidium se distribuye desde Querétaro en México y las Antillas, hasta Jujuy en Argentina; sin embargo, está ausente en la parte centro y noreste de Brasil, apareciendo nuevamente desde Uruguay hasta Bahía en Brasil (Tryon & Tryon, 1982).

En México ocurre una única especie del género, N. crassifolium, que, de acuerdo a Smith (1981) y a Mickel & Beitel (1988), puede encontrarse desde Querétaro y Veracruz hasta Chiapas (Fig. 3).

☼ Pleopeltis Humb. & Bonpl. ex Willd.

### Descripción

"Plantas epifíticas; rizoma elongado, rastrero, dictiostélico, escamoso; hojas articuladas al rizoma, simples a pinnatifidas, firmes a coriáceas, con escamas peltadas a ovado-lanceoladas; venas que se anastomosan libre e irregularmente con venillas incluidas; soros presentes en la unión de varias venillas, redondos a oblongos a elongados, cubiertos inicialmente por parafisos peltados; el pedicelo de los esporangios formado de tres hileras de célu



Figura 3. Entidades federativas de la República Mexicana donde se presenta el género Niphidium J. Smith según Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988).

las; esporas bilaterales, hialinas a amarillentas, translúcidas, lisas a casi lisas, sin perisporio;  $x=37$  (especies del Nuevo Mundo)".

### Ecología

Mickel & Beitel (1988) consideran que las plantas del género Pleopeltis son epifíticas, raramente terrestres. Tryon & Tryon (1982) también consideran al género principalmente epifítico, y señalan que se le puede encontrar en bosques húmedos así como en bosques secundarios, bosques de pino-encino, y plantíos de cacao, café, naranjos y mangos, tanto sobre los árboles como sobre los postes de las bardas vivas; también indican que en ocasiones se les encuentra sobre rocas, y que ocurre desde el nivel del mar hasta los 3400 msnm, con mayor frecuencia por debajo de los 2000 msnm (Tryon & Tryon, 1982).

### Distribución geográfica

El género Pleopeltis se distribuye en América, Africa, Madagascar, y las Mascarenas, así como en India y Ceylán (Tryon & Tryon, 1982). En América el género se encuentra desde el suroeste de Texas en los Estados Unidos de América, el norte de México y las Antillas, hasta Buenos Aires en Argentina; también se le encuentra en Concepción y Valdivia en Chile, así como en la Isla de Cocos, las Islas Galápagos y las Islas Juan Fernández (Tryon & Tryon, 1982).

En México, según Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988), el género cuenta con 6-11 especies y se encuentra en casi todo el país (Fig. 4).



Figura 4. Entidades federativas de la República Mexicana donde se presenta el género Pleopeltis Humb. & Bonpl. ex Willd. según Smith (1981) y Mickel & Beitel (1988).

MATERIAL ESTUDIADO.

De los cuatro géneros se consiguieron en total doce especies provenientes de ocho entidades federativas de la República Mexicana. Se tuvo especial cuidado en fijar suficiente material para el estudio anatómico, así como en preparar ejemplares de herbario adecuados; sólo en dos casos (\*) se contó únicamente con material fijado. Los ejemplares de herbario fueron entregados al Herbario de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (FCME) y al Herbario Metropolitano de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAMIZ). A continuación se detallan las localidades de recolección de los ejemplares analizados en este trabajo de las doce especies consideradas:

Campyloneurum angustifolium (Swartz) Fée

HIDALGO: Delante de Tlanchinol, sobre la carretera a Tampico, A.

Zlotnik 75 A. Riba, A. Zlotnik 78 y 81 (FCME, UAMIZ), y A. Zlotnik 82 (FCME).

Campyloneurum phyllitidis (L.) Presl

OAXACA: Carretera Tuxtepec-Matías Romero, B. Pérez 852 (UAMIZ).

VERACRUZ: Península de Moreno, 18 km NNE de Catemaco, R. Riba y B. Pérez 1697 (UAMIZ).

Campyloneurum tenuipes Maxon

HIDALGO: Río Malila, A. Zlotnik 72 (FCME); delante de Tlanchinol, sobre la carretera a Tampico, A. Zlotnik 77 (FCME).

Campyloneurum xalapense Fée

GUERRERO: 1 km después de Yerbabuena, hacia Puerto del Gallo, E. Velázquez 797 (FCME).

HIDALGO: Delante de Tlanchinol, sobre la carretera a Tampico, A. Zlotnik 74 y 83 (FCME).

VERACRUZ: Xico, entre Coatepec y Teocelo, A. Zlotnik 43 (FCME, UAMIZ), y A. Zlotnik 44 (FCME).

Microgramma nitida (J. Smith) A.R. Smith

TABASCO: Francisco Ruedas, Equipo #2 19 (FCME); km 25 carretera Vi-

llahermosa-Teapa, en el camino a la Unidad Sierra, UJAT, A. Guadarrama s/n (\*).

Niphidium crassifolium (L.) Lellinger

DISTRITO FEDERAL: Invernadero Faustino Miranda, Ciudad Universitaria, A. Zlotnik 68 (\*).

GUERRERO: 3 km después de Nueva Delhi, hacia el Paraíso, E. Velázquez 822 (FCME).

VERACRUZ: Xico, entre Coatepec y Teocelo, A. Zlotnik 42 (FCME, UAMIZ).

Pleopeltis angusta Humb. & Bonpl. ex Willd.

CHIAPAS: Talquín, R. Riba y B. Pérez 1755 (UAMIZ).

VERACRUZ: Xico, entre Coatepec y Teocelo, A. Zlotnik 41 (FCME).

Pleopeltis konzattii (Weatherby) R. Tryon & A. Tryon

GUERRERO: km 69 desviación a Filo de Caballo, A. Zlotnik 99 E. Velázquez (FCME).

Pleopeltis crassinervata (Fée) Moore

HIDALGO: Delante de Tlanchinol, sobre la carretera a Tampico, A. Zlotnik 80 (FCME).

VERACRUZ: Xico, entre Coatepec y Teocelo, A. Zlotnik 39 y 40 (FCME); Naolinco, en la vereda, en el costado izquierdo del Mirador, que baja hacia la cañada, A. Zlotnik 45 (FCME) y A. Zlotnik 51 (FCME, UAMIZ).

Pleopeltis macrocarpa var. interjecta (Weatherby) A.R. Smith

GUERRERO: km 86 desviación carretera Taxco-Iguala: El Huizteco, A. Zlotnik 116 (FCME).

Pleopeltis macrocarpa var. trichophora (Weatherby) Pic. Ser.

GUERRERO: km 69 desviación a Filo de Caballo, A. Zlotnik 111 (FCME).  
MORELOS: Lagunas de Zempoala, A. Zlotnik 55 (FCME); carretera S. Tianguistengo-Chalma, aprox. 5 km después de Sta. Martha. A. Zlotnik 63 y 64 (FCME), y A. Zlotnik 65 (FCME, UAMIZ).

Pleopeltis polylepis (Roemer ex Kunze) Moore

MORELOS: Lagunas de Zempoala, A. Zlotnik 57 y 58 (FCME), y A. Zlotnik 60 E. Velázquez (FCME, UAMIZ).

Pleopeltis revoluta (Spreng. ex Willd.) A.R. Smith

TABASCO: Centro Recreativo Agua Blanca, 59B 15 (UAMIZ).

VERACRUZ: Laguna Escondida, R. Riba y B. Pérez 1685bis (UAMIZ).

METODOLOGIA.

El material obtenido para estudio anatómico fue fijado principalmente en CRAF III glicerinado, aunque en ocasiones se utilizó FAA glicerinado. Las fórmulas empleadas para la preparación de estas mezclas fijadoras fueron las siguientes:

FAA glicerinado:

Formalina ... 5 ml  
 Acido acético glacial ... 5 ml  
 Alcohol etílico 96% ... 50 ml  
 Agua destilada ... 30 ml  
 Glicerol ... 10 ml

CRAF III glicerinado:

Trióxido de cromo 10% ... 3 ml  
 Acido acético glacial ... 2 ml  
 Formalina ... 10 ml  
 Agua destilada ... 80 ml  
 Glicerol ... 5 ml

(fórmulas de fijadores basadas en Sass, 1958 y O'Brien & McCully, 1981)

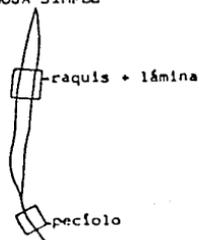
El material fijado fue sometido al siguiente plan de muestreo, con la aplicación de las técnicas que se indican a continuación:

Organo a muestrear	Planos de corte*	Otras técnicas
raíz	T, L	
rizoma	T, L	disociados químicos técnica para escamas
hoja**		
-pecíolo (nivel medio)	T, L	disociados químicos
-raquis (nivel medio)	T, L	
-lámina (nivel medio)	T	técnicas para estomas técnica para venación

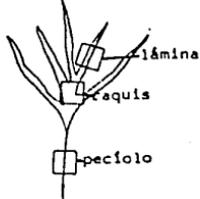
\* Esta columna hace referencia a la técnica de cortes manuales y a la técnica de cortes realizados con micróscopo rotatorio; T = transversal, L = longitudinal.

\*\* La mayor parte del material consta de hojas simples; en Pleopeltis angusta la hoja es pinnatisecta por lo que el nivel medio de la lámina se refiere al nivel medio de uno de los segmentos laterales y el nivel medio del raquis a la zona donde confluyen los segmentos, tal y como se muestra a continuación:

HOJA SIMPLE



HOJA PINNATISECTA



Enseguida se describen las técnicas aplicadas:

i. Técnica de cortes manuales (basada en O'Brien & McCully, 1981)

1) Se lavó el material.

2) Se hicieron cortes a mano haciendo uso de navajas de rasurar desechables.

3) Se tiñó con colorantes disueltos en agua (azul de toluidina 0 0.05%, fucsina ácida 1%-azul de toluidina 0 0.05%, fucsina básica 1%-azul de toluidina 0 0.05%, fucsina básica 0.5%+azul de toluidina 0 0.5%, pardo de Bismarck 1%, verde luz 0.5% acidulado), así como con algunos reactivos disueltos en alcohol (floroglucinol 1% en alcohol etílico 96%-HCl, hematoxilina de Weigert (modificación de Lillie citada por Feder & O'Brien, 1968)-fucsina ácida 1%)(el guión (-) indica sucesión de colorantes preparados en soluciones independientes, el signo de adición (+) indica colorantes en una misma solución).

4) Se lavó con agua el exceso de colorante.

5) Se elaboraron preparaciones permanentes con jalea glicerinada.

ii. Técnica de cortes realizados con micrótopo rotatorio (basada en D.W. Bierhorst (comunicación personal), T.W. Lucansky (comunicación personal) y Velázquez, 1983)

a. Fijación

Como ya se indicó, se fijó en CRAF III glicerinado o FAA glicerinado por un tiempo mínimo de 72 horas.

b. Deshidratación e inclusión

1) Se obtuvieron piezas de 5 mm de longitud del material a incluir.

2) Se lavaron las piezas hasta eliminar el exceso de fijador.

3) Se colocaron las piezas en alcohol butílico terciario 100% por un tiempo de 3-15 días.

4) Se pasaron las piezas a parafina pura caliente y se les dejó ahí por un tiempo mínimo de 3 días.

c. Solidificación, corte y montaje de los cortes

1) Se virtió parafina pura fundida en cajitas de papel bond.

2) Se colocaron las piezas en la parafina, con la orientación deseada.

- 3) Solidificada la parafina, se cortaron los bloques para cada una de las piezas.
- 4) Se cortó cada bloque en forma de pirámide truncada; la base menor presentaba la superficie por cortar de la pieza.
- 5) Se pegaron las pirámides por su base mayor en bloquitos de madera (1x1x1.5 cm aproximadamente) previamente embebidos en parafina.
- 6) Se colocaron los bloquitos de madera en el micrótopo rotatorio dando a la base menor de la pirámide truncada la orientación adecuada con respecto a la navaja.
- 7) Se calibró el micrótopo en 14 micrómetros y se procedió a cortar.
- 8) Los cortes fueron colocados en portaobjetos limpios barnizados con adhesivo de Haupt (Johansen, 1940); sobre el adhesivo se colocaron 2 a 3 gotas de formalina al 10% para permitir la flotación de los cortes.
- 9) Se colocaron los portaobjetos con los cortes en una estufa (50°C) por medio minuto.
- 10) Se sacaron los portaobjetos de la estufa y se dejó escurrir el exceso de formalina por 20 minutos.
- 11) Pasado este tiempo los portaobjetos se colocaron nuevamente en la estufa y se dejaron por un tiempo mínimo de 24 horas con el fin de que los cortes se adhirieran perfectamente.

#### d. Desparafinación

Para este fin se colocaron los portaobjetos con los cortes en cajas Coplin y se les sometió a tres baños de xileno, cada uno de 20 minutos.

#### e. Tinción y montaje

Se utilizaron diversas vías de tinción haciendo uso de varios colorantes y reactivos. El montaje se hizo con resina sintética (elaborada con brea). Una vez secas las preparaciones, se les limpió con xileno puro y se les etiquetó adecuadamente.

En los esquemas 1-5 se representan gráficamente las vías de tinción aquí empleadas.

Hidratación en alcoholes de concentraciones decrecientes  
(isopropanol 100%, 90%, 70%, 50%)(según E.M. Engleman (comunicación personal))

15 seg c/u con agitación



Safranina acuosa (saturada en sulfato de amonio 13%)(según E.M. Engleman (comunicación personal))

1-12 h



Agua

5 min



Deshidratación en alcoholes de concentraciones crecientes  
(isopropanol 50%, 70%, 90%, 100%)

5 min c/u



Colorante diferenciador: - azul de metilo 0.1% en etanol 96%  
0.5-2 min - verde fijo 0.1% en etanol 96%



Lavado rápido en isopropanol



Xileno



Resina y cubreobjetos

Esquema 1. Vía de tinción I (basada en Velázquez, 1983).

Hidratación en alcoholes de concentraciones decrecientes

(isopropanol 100%, 90%, 70%, 50%)

15 seg c/u con agitación



Safranina acuosa (saturada en sulfato de amonio 13%)(según E.M. Engleman (comunicación personal))

1-12 h



Agua

5 min



Reactivo diferenciador (según Foster, 1934)

- 1) ácido tánico 1% 10 min
- 2) agua 5 min
- 3) cloruro férrico 3% 5 min
- 4) agua 5 min



Deshidratación en alcoholes de concentraciones crecientes

(isopropanol 50%, 70%, 90%, 100%)

5 min c/u

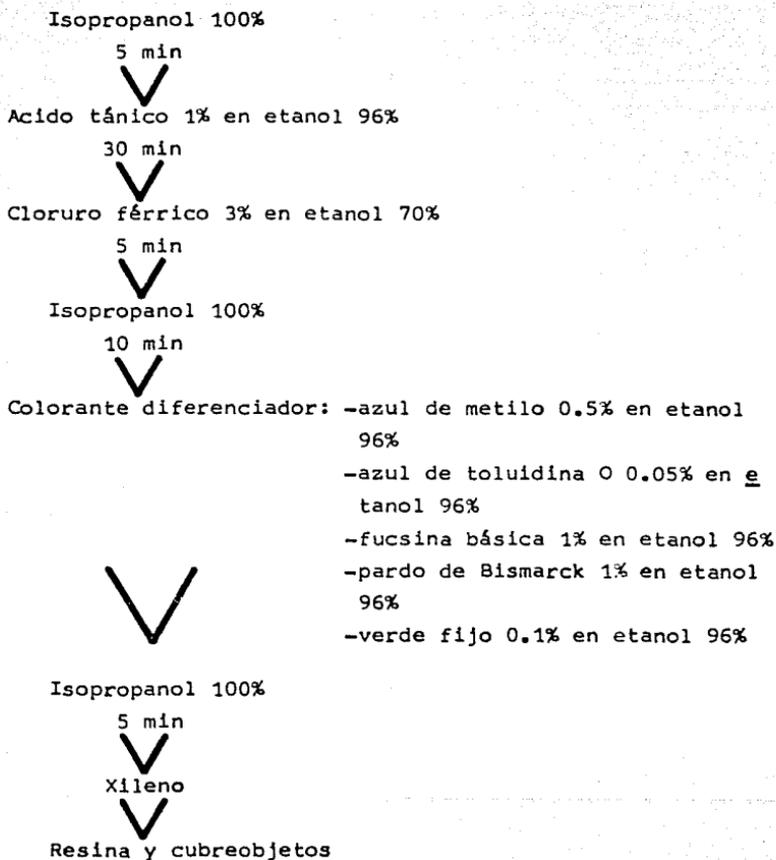


Xileno



Resina y cubreobjetos

Esquema 2. Vía de tinción II (basada en Northern, 1936).



Esquema 3. Vía de tinción III (basada en Northern, 1936).

Hidratación en alcoholes de concentraciones decrecientes  
(isopropanol 100%, 90%, 70%, 50%)

15 seg c/u con agitación

Reacción del APS (según E.M. Engleman (comunicación personal)):

- 1) ácido peryódico 10 min
- 2) reactivo de Schiff 30 min

Colorante diferenciador

0.5-2 min

acuosos:

- ácido tánico 1%-cloruro férrico 3%
- picroíndigo carmín

Deshidratación en alcoholes de  
concentraciones crecientes  
(isopropanol 50%, 70%, 90%, 100%)

5 min c/u

alcohólicos:

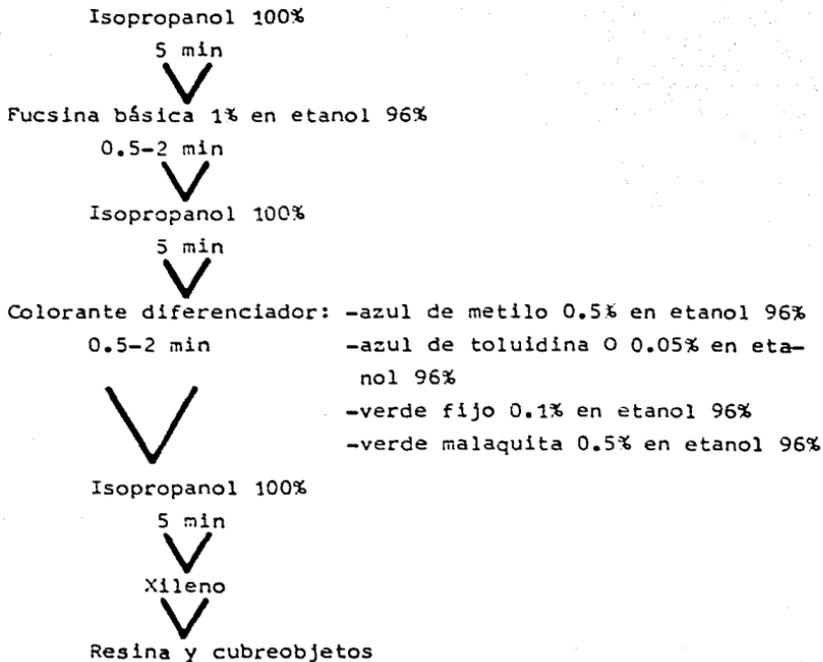
- azul de metilo 0.5%  
en etanol 96%
- azul de toluidina 0  
0.05% en etanol 96%
- verde fijo 0.1% en e-  
tanol 96%

Isopropanol 100%  
5 min

Xileno

Resina y cubreobjetos

Esquema 4. Vía de tinción IV (basada en O'Brien & McCully, 1981).



Esquema 5. Vía de tinción V (basada en O'Brien & McCully, 1981).

iii. Técnica de disociados químicos (basada en la técnica del "eau de Labarraque" propuesta por Gatenby & Banks, 1950)

- 1) Se obtuvieron piezas de 0.5-1 cm de longitud.
- 2) Se colocaron las piezas en una solución 50% de blanqueador comercial (cloro activo 2%) por un tiempo mínimo de 24 horas.
- 3) Se sacaron las piezas de la solución y se disgregaron con ayuda de unas pinzas y agujas de disección.
- 4) Se tiñó el material disgregado con azul de toluidina O 0.05%.
- 5) Se elaboraron preparaciones permanentes con jalea glicerinada.

iv. Técnica para escamas (basada en la técnica de Kramer, 1957)

- 1) Se obtuvieron trozos de rizoma de 1 cm de longitud.
- 2) Se colocaron los trozos en una solución 50% de limpiador comercial (fórmula: alcohol isopropílico, metasilicato de sodio y dodecil benzil sulfonato de sodio) por un tiempo mínimo de 24 horas.
- 3) Las escamas liberadas a la solución fueron rescaradas con unas pinzas y se montaron en jalea glicerinada.

v. Técnicas para estomas

A. Réplicas (según E.M. Engleman (comunicación personal) y Velázquez, 1983):

- 1) Se colocó una gota de pegamento de cianoacrilato (pegamento suma mente fuerte y transparente) en un portaobjetos.
- 2) Se colocó sobre el pegamento un fragmento de lámina.
- 3) Se presionó con firmeza y se dejó secar.
- 4) Se desprendió la lámina con ayuda de unas pinzas.
- 5) Se colocó un cubreobjetos sobre la réplica (montaje en aire) y se selló con barniz de uñas transparente.

B. Disociados mecánicos (según Zlotnik, 1987):

- 1) Se cortaron pedazos de lámina de 2 cm de longitud.
- 2) Se levantó ligeramente la epidermis con ayuda de una navaja de rasurar desechable.
- 3) Se tomó la orilla libre de la epidermis con unas pinzas de punta fina y se jaló con suavidad.
- 4) Se tiñeron los trozos disociados con ácido tánico 1%-cloruro fé-

rrico 3%, azul de toluidina O 0.05%, fucsina ácida 1%, o fucsina bá sica 0.5%+azul de toluidina O 0.5%.

5) Se montaron los trozos así teñidos en jalea glicerínada.

vi. Técnica para venación (combinación de la técnica del "eau de La barraque" de Gatenby & Banks, 1950, y de la técnica de De la Sota y Pérez-García, 1982)

1) Se cortaron pedazos de lámina de 1-2 cm de longitud.

2) Se colocaron los pedazos en una solución 3% de hidróxido de pota sio por un tiempo mínimo de 24 horas.

3) Se pasaron los pedazos a una solución 50% de blanqueador comer cial (cloro activo 2%) por un tiempo mínimo de 12 horas.

4) Se lavaron ligeramente los pedazos en agua y se montaron en ja lea glicerínada.

nota: una tinción opcional con fucsina ácida 1% permitió observar también los estomas.

La aplicación de las técnicas descritas permitió obtener una gran cantidad de preparaciones que sirvieron para conocer y des cribir la organización anatómica general de las especies de los gé neros considerados, así como para obtener fotografías y elaborar di bujos de los aspectos anatómicos más relevantes. Al mismo tiempo, las preparaciones permitieron realizar mediciones de diversos tipos celulares y estructuras. Para ello se calibró el microscopio deter minando la correspondencia entre las divisiones del micrómetro de platina y las del micrómetro ocular. Hecho ésto, se obtuvo el coefi ciente de calibración (C) de la siguiente manera:

$$C = \frac{\text{número de micrómetros del micrómetro de platina}}{\text{número de unidades oculares}}$$

De cada especie se analizaron las preparaciones de 1-3 e- jemplares; en cada preparación, de cada tipo celular o estructura de interés, se midieron 1-3 muestras (según la condición de la pre- paración) escogidas al azar. Los datos obtenidos se promediaron.

### Comentarios sobre microtecnia.

Las numerosas técnicas ensayadas en este trabajo permiten ofrecer las siguientes consideraciones sobre microtecnia de helechos:

- 1) Añadir glicerol a las mezclas fijadoras evita que el material se endurezca en demasía.
- 2) Realizar cortes manuales es útil e importante.
- 3) Lograr la deshidratación adecuada del material es difícil; el uso de alcohol butílico terciario 100% fue el que mejor inclusión en parafina rindió.
- 4) Para lograr una buena disociación del material fue más efectivo el uso de álcalis que de ácidos.
- 5) Aplicar diversos colorantes y reactivos permite, entre otras cosas, distinguir lignina de taninos en paredes celulares; cabe recordar que el término "taninos" se refiere a una familia de sustancias relacionadas. Mauseth (1988) señala que los taninos son fenoles y, como tales, no reaccionan a la prueba del floroglucinol-HCl, ni tan poco adquieren el color azul-verde característico de la lignina después de la aplicación de azul de toluidina O.
- 6) Aplicar la reacción del ácido tánico-cloruro férrico en combinación con otros colorantes es especialmente útil a nivel rizoma para evidenciar zonas meristemáticas.
- 7) Aplicar la reacción del APS en combinación con otros colorantes rinde buenos resultados.
- 8) Usar fucsina básica permite obtener preparaciones con coloración intensa.
- 9) Aplicar fucsina básica y azul de toluidina O en una misma solución es especialmente útil a nivel epidermis disociada para evidenciar los estomas.

## RESULTADOS.

### 1. Descripción anatómica.

#### Campyloneurum Presl

- Campyloneurum angustifolium (Swartz) Fée
- Campyloneurum phyllitidis (L.) Presl
- Campyloneurum tenuipes Maxon
- Campyloneurum xalapense Fée

#### 1. Raíz (Figs. 5-8)

##### 1.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

Hay un haz vascular central con xilema diarco rodeado por floema. Alrededor del floema está un periciclo de 1-3 estratos de células que contienen glóbulos de taninos. Una endodermis uniestratificada rodea el periciclo; esta endodermis es difícil de apreciar pues es sumamente lábil al corte. En la corteza restante también pueden distinguirse una zona interna y una externa. La corteza interna consta de varios estratos de células de pared gruesa y lumen reducido. La corteza externa esta formada por células de pared ligeramente engrosada y lumen amplio. En ambas zonas los depósitos en las paredes son de taninos. La epidermis en ocasiones se ha perdido pero, cuando esta presente, es uniestratificada, tiene numerosos pelillos radicales, y tiene también depósito de taninos en la pared de sus células.

##### 1.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

No hay diferencias cualitativas en la organización anatómica general de las raíces de las cuatro especies. Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I.

#### 2. Rizoma (Figs. 5, 9-16)

##### 2.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

El rizoma tiene una organización que ha sido descrita por

Ogura (1972) como dictiostélica perforada. Esta condición se caracteriza por presentar una médula alrededor de la cual se disponen numerosos haces vasculares separados tanto por lagunas foliares como no foliares.

Cada haz vascular esta compuesto de xilema rodeado por floema, periciclo y endodermis. En el xilema el protoxilema está en los lados orientados hacia las lagunas y, en ocasiones, también hacia la corteza. Los elementos conductores son traqueidas con espesamientos de tipo escalariforme. El periciclo presenta de dos a tres estratos de células y la endodermis es uniestratificada.

En las células parenquimáticas de corteza, médula y lagunas existen numerosos granos de almidón, así como diminutos glóbulos de taninos. Sin embargo, de mayor interés es la presencia en el parénquima de estas zonas de nidos de esclereidas cuyas paredes engrosadas están fuertemente impregnadas de taninos.

La epidermis es uniestratificada y porta escamas ovadas a lanceoladas que son clatradas y peltadas.

## 2.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

No hay diferencias cualitativas en la organización anatómica general de los rizomas. Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I. Asimismo, las diferencias entre las escamas rizomáticas pueden ser observadas en las figuras 13-16.

## 3. Pecíolo (nivel medio)(Figs. 5, 17-18)

### 3.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

En las especies consideradas, el pecíolo presenta en forma característica dos grandes haces vasculares adaxiales y varios haces vasculares de menor tamaño de ubicación abaxial. Esta organización ha sido denominada "tipo Polypodium" por Ogura (1972).

Los haces vasculares presentan una organización muy semejante a la de los haces vasculares del rizoma. No obstante, por fuera de la endodermis existe un estrato de células cuyas paredes (excepto la tangencial externa) muestran engrosamientos y depósitos de taninos. Los engrosamientos presentan punteaduras, y son más gruesos en las paredes radiales y transversales que en la tangencial in

terna. Al estrato se le denominará "banda esclerosada".

El tejido fundamental interno e interfascicular es muy semejante al del rizoma, pero los espacios intercelulares son más abundantes y no hay nidos de esclereidas. En el tejido fundamental externo existe una hipodermis de varios estratos de células vivas de paredes engrosadas, ligeramente lignificadas.

La epidermis es uniestratificada; tiene paredes engrosadas y grandes glóbulos de taninos.

### 3.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

No hay diferencias cualitativas en la organización anatómica general de los pecíolos de las cuatro especies. Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I.

## 4. Vena media (nivel medio)(Figs. 5 y 19)

### 4.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

En la vena media lo más común es que se observe un solo haz vascular mayor con el xilema dispuesto en forma de T a Y. Esto se debe a la fusión en sentido ascendente de los haces vasculares mayores y menores provenientes del pecíolo. Aparecen también haces vasculares accesorios que se dirigen a la lámina foliar. Todos los haces presentan banda esclerosada.

Las características del tejido fundamental son semejantes a las del mismo tejido en el pecíolo; la hipodermis esta presente y la epidermis es uniestratificada.

### 4.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

No hay diferencias cualitativas en la organización anatómica general de las venas medias de las cuatro especies. Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I.

## 5. Lámina foliar (nivel medio)(Figs. 5, 20-26)

### 5.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

Las células del mesófilo tienen forma homogénea. Las epidermis superior e inferior se revisten de cutículas bien desarrolladas. El mesófilo es compacto en la zona adaxial y tiene numerosos espacios aéreos en la zona abaxial. En el margen, por otro lado,

existe una capa de células semejantes a las de la hipodermis de pecíolo y vena media.

Los estomas están sólo en la epidermis inferior y se hallan asociados a espacios subestomáticos. Son de los tipos polocítico y copolocítico según la clasificación de Sen & Hennipman, 1981. No hay tricomas.

La venación es reticulada, y forma de manera típica aréolas con venillas incluidas. En las puntas de estas venillas incluidas, en posición abaxial, aparecen los soros.

#### 5.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

Aunque no hay diferencias cualitativas en lo que a organización anatómica general de la lámina foliar de las cuatro especies se refiere, en el caso de C. angustifolium destaca la presencia en la cara adaxial de la lámina de unas estructuras con apariencia de tricomas peltados (Fig. 22). Las diferencias cuantitativas se pueden apreciar en el cuadro I.

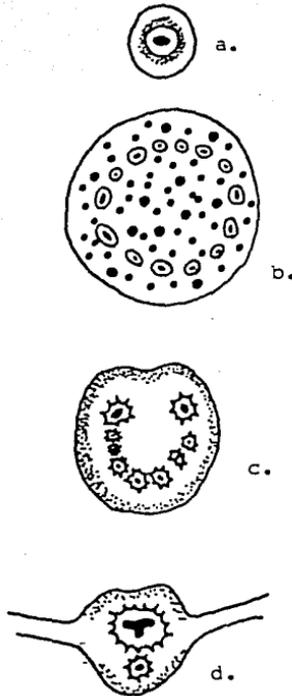


Fig. 5. Ilustración diagramática de la anatomía de Campyloneurum phyllitidis. a) Raíz. ST (Sección transversal). 14 x.  
b) Rizoma. ST. 7 x. c) Pecíolo (nivel medio). ST. 9 x.  
d) Vena media (nivel medio). ST. 10 x.

□ Células de pared delgada    ■ Células de pared gruesa  
┌ Banda esclerosada

- Fig. 6. Raíz de C. xalapense. ST, CM (Corte manual). 231 x. Corteza interna, ci; endodermis, en; floema, fl; periciclo, pe; xilema, x.
- Fig. 7. Raíz de C. xalapense. ST, CM. 463 x. Endodermis, en; floema, fl; periciclo, pe; xilema, x.
- Fig. 8. Raíz de C. phyllitidis. ST, CM. 145 x. Corteza externa, ce; epidermis, ep; pelillos radicales, pr.
- Fig. 9. Rizoma de C. xalapense. ST, CP (Corte realizado con micrótopo rotatorio). 145 x. Corteza, c; haz vascular, hv; médula, m; región interfascicular, ri.
- Fig. 10. Rizoma de C. xalapense. ST, CP. 362 x. Endodermis, en; esclereidas, es; floema, fl; parénquima, p; periciclo, pe; xilema, x.
- Fig. 11. Rizoma de C. anqustifolium. Disociado químico. 712 x. Traqueidas, t.
- Fig. 12. Rizoma de C. phyllitidis. ST, CM. 362 x. Esclereidas, es.

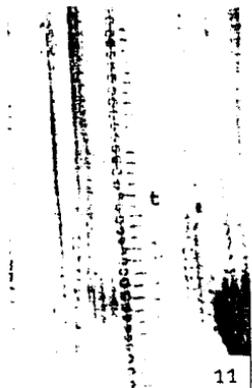
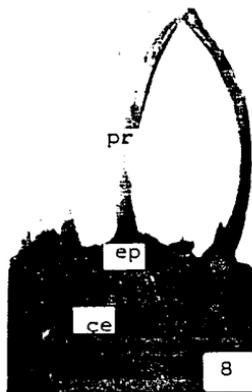
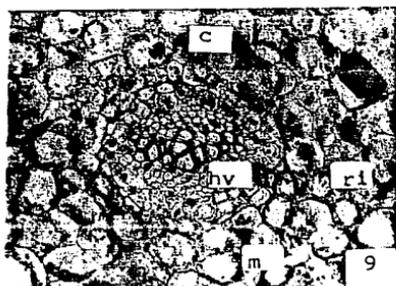
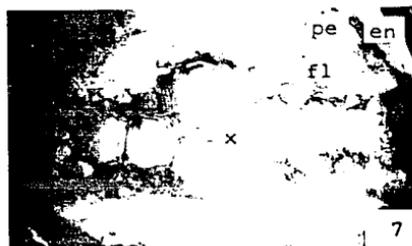
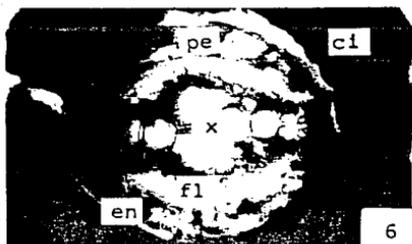


Fig. 13. Escama rizomática concolora de C. angustifolium. a) Forma. 17 x. b) Detalle celular. 158 x.

Fig. 14. Escama rizomática concolora de C. phyllitidis. a) Forma. 40 x. b) Detalle celular. 163 x.

Fig. 15. Escama rizomática bicolora de C. tenuipes. a) Forma. 40 x. b) Detalle celular. 163 x.

Fig. 16. Escama rizomática bicolora de C. xalapense. a) Forma. 40 x. b) Detalle celular. 163 x.

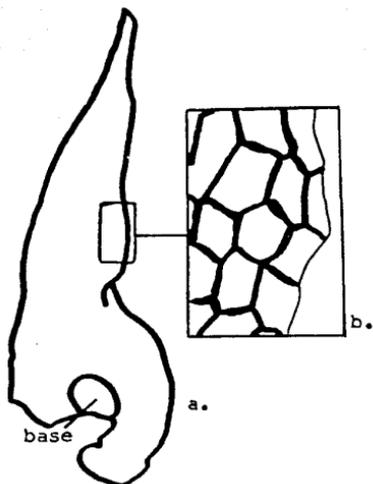


Fig. 13

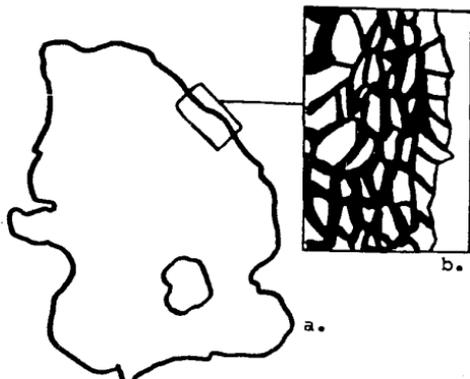


Fig. 14

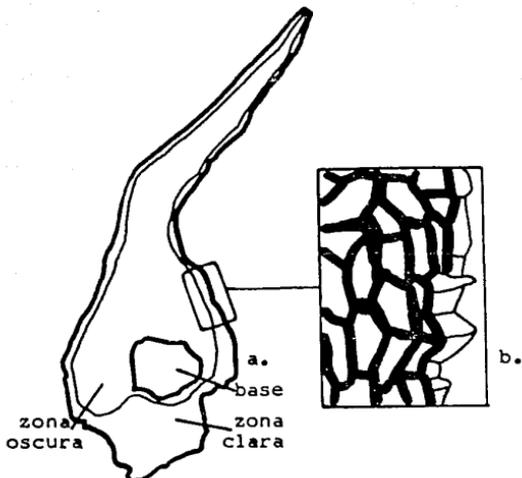


Fig. 15

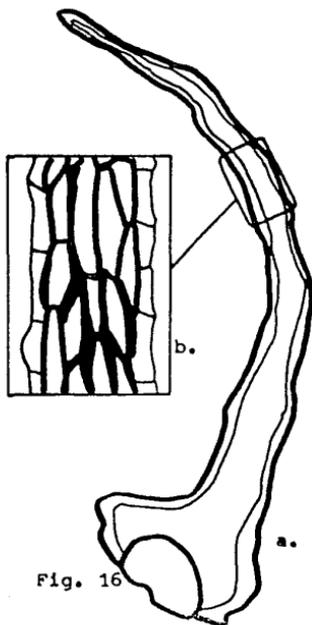
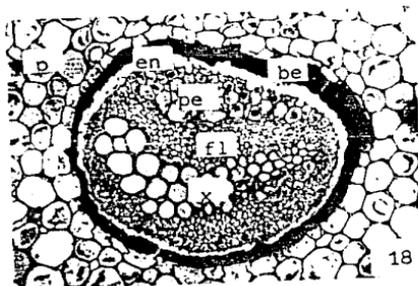


Fig. 16

- Fig. 17. Pecíolo (nivel medio) de C. xalapense. ST, CP. 57 x. Haces vasculares mayores, hv; parénquima, p.
- Fig. 18. Pecíolo (nivel medio) de C. xalapense. ST, CP. 116 x. Banda esclerosada, be; endodermis, en; floema, fl; parénquima, p; periciclo, pe; xilema, x.
- Fig. 19. Vena media (nivel medio) de C. xalapense. ST, CP. 91 x. Banda esclerosada, be; haz vascular, hv; parénquima, p.
- Fig. 20. Lámina foliar (nivel medio) de C. xalapense. ST, CP. 232 x. Epidermis inferior, epi; epidermis superior, eps; mesófilo, me.
- Fig. 21. Lámina foliar (nivel medio) de C. xalapense. Epidermis inferior disociada. 362 x. Estoma, e.
- Fig. 22. Lámina foliar (nivel medio) de C. anoustifolium. Epidermis superior disociada. 285 x. Posible alga epífita, a.



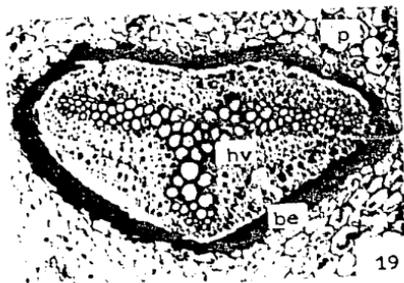
20



18



21



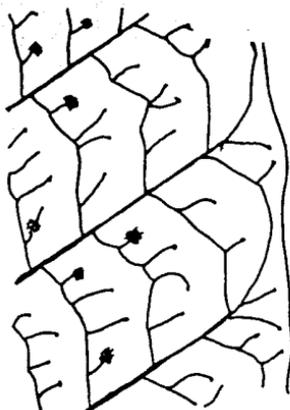
19



22



23



24



25



26

Fig. 23. Venación de C. angustifolium. 4.8 x.

Fig. 24. Venación de C. phyllitidis. 4.8 x.

Fig. 25. Venación de C. tenuipes. 4.8 x.

Fig. 26. Venación de C. xalapense. 4.8 x.

Microgramma Presl

- Microgramma nitida (J. Smith) A.R. Smith

1. Raíz (Figs. 27-29)

La raíz de M. nitida es muy semejante en estructura anatómica a las raíces de las especies de Campyloneurum ya descritas. Así, su haz vascular es central, su xilema diarco, periciclo y endodermis rodean el haz vascular, tiene corteza interna y externa, y la epidermis, cuando no se ha perdido, porta numerosos pelillos radicales.

2. Rizoma (Figs. 27, 30-32)

El rizoma de M. nitida tiene, al igual que los rizomas de Campyloneurum ya descritos, una organización dictiostélica perforada.

La organización de los haces vasculares de M. nitida es también semejante a la de los haces de Campyloneurum, pero hay dos particularidades en M. nitida que no se presentan en Campyloneurum, a saber:

- a) alrededor de la endodermis se presenta una banda esclerosada
- b) el rizoma manifiesta una tendencia a la dorsiventralidad que se evidencia por la existencia de un haz vascular mayor en posición dorsal, y varios haces vasculares menores en posición ventral.

El parénquima de corteza, médula y regiones interfasciculares de M. nitida tiene numerosos granos de almidón pero, a diferencia de las especies de Campyloneurum, no hay globulillos de taninos ni nidos de esclereidas.

La epidermis es uniestratificada y porta escamas lanceoladas que tienen base peltada.

3. Pecíolo (nivel medio)(Figs. 27, 33-34)

La organización del pecíolo de M. nitida puede ser descrita como tipo "Polypodium", a pesar de que en este caso sólo existen los dos haces vasculares mayores, no evidenciándose haces vasculares menores.

La organización de los haces vasculares es semejante a la

del rizoma; también hay banda esclerosada alrededor de ellos.

El tejido fundamental interno e interfascicular es semejante al del rizoma, pero con mayor cantidad de espacios intercelulares; el tejido fundamental externo presenta una hipodermis conspicua como en las especies de Campyloneurum.

La epidermis es uniestratificada, sus paredes están ligeramente engrosadas, y sus células carecen de glóbulos de taninos.

#### 4. Vena media (nivel medio)(Figs. 27 y 35)

Lo más frecuente en la vena media de M. nitida es la presencia de un haz vascular con xilema en forma de T a Y. Esto obedece, al igual que en las especies de Campyloneurum descritas, a la fusión en sentido ascendente de los haces vasculares provenientes del pecíolo.

Las características del tejido fundamental son semejantes a las del mismo tejido en pecíolo; la hipodermis está presente y la epidermis es uniestratificada.

#### 5. Lámina foliar (nivel medio)(Figs. 27, 36-40)

La lámina foliar de M. nitida es semejante en organización a la lámina de las especies de Campyloneurum ya descritas. Las células de su mesófilo son homogéneas en forma, siendo compactas en la zona adaxial y dejando numerosos espacios aéreos en la zona abaxial. Las epidermis tienen sus cutículas bien desarrolladas. En el margen de la lámina de M. nitida, sin embargo, no existen células de paredes engrosadas.

Los estomas se encuentran sólo en la epidermis inferior y son de los tipos polocítico y anomocítico según la clasificación de Sen & Hennipman, 1981. No hay tricomas.

La venación es reticulada; se reconoce una hilera de pequeñas aréolas costales y una hilera de grandes aréolas paracostales. Estas últimas usualmente se dividen en varias aréolas menores y es en ellas donde se desarrollan los soros, generalmente en el punto de unión de varias venillas incluidas.

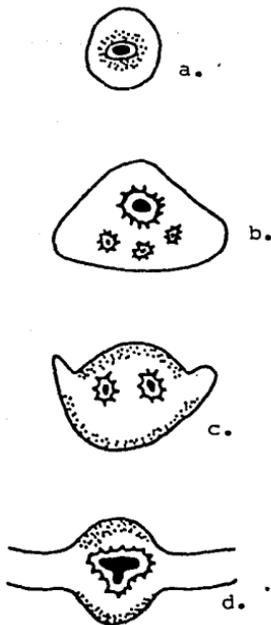


Fig. 27. Ilustración diagramática de la anatomía de Microgramma nitida. a) Raíz. ST. 28 x. b) Rizoma. ST. 10 x. c) Pecíolo (nivel medio). ST. 21 x. d) Vena media (nivel medio). ST. 21 x.

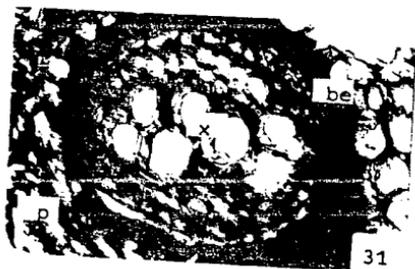
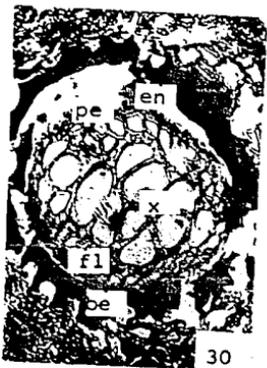
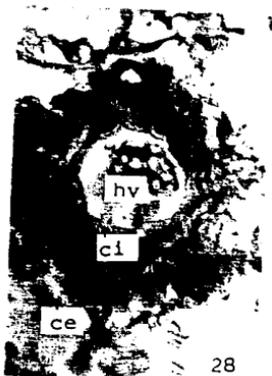
□ Células de pared delgada    ■ Células de pared gruesa  
┌ Banda esclerosada

Fig. 28. Raiz de M. nitida. ST, CP. 145 x. Corteza externa, ce; corteza interna, ci; haz vascular, hv.

Fig. 29. Raiz de M. nitida. ST, CP. 185 x. Corteza interna, ci; xilema, x.

Fig. 30. Rizoma de M. nitida. ST, CP. 185 x. Banda esclerosada, be; endodermis, en; floema, fl; periciclo, pe; xilema, x.

Fig. 31. Rizoma de M. nitida. ST, CM. 145 x. Banda esclerosada, be; parénquima, p; xilema, x.



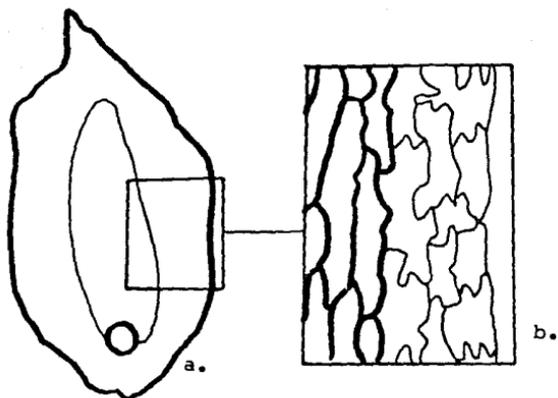
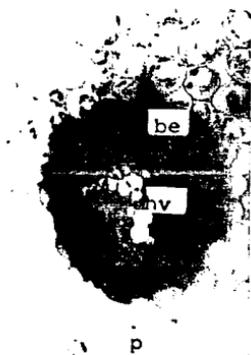
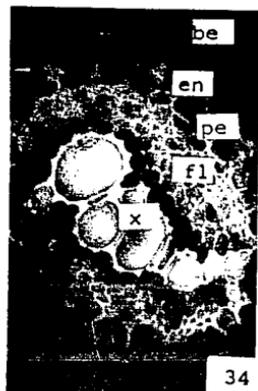


Fig. 32. Escama rizomática bicolora de M. nitida. a) Forma. 47 x.  
b) Detalle celular. 191 x.

- Fig. 33. Pecíolo (nivel medio) de M. nitida. ST, CM. 185 x. Banda esclerosada, be; haz vascular, hv; parénquima, p.
- Fig. 34. Pecíolo (nivel medio) de M. nitida. ST, CM. 362 x. Banda esclerosada, be; endodermis, en; floema, fl; periciclo, pe; xilema, x.
- Fig. 35. Vena media (nivel medio) de M. nitida. ST, CM. 231 x. Banda esclerosada, be; haz vascular, hv; parénquima, p.
- Fig. 36. Lámina foliar (nivel medio) de M. nitida. ST, CM. 145 x. Epidermis inferior, epi; epidermis superior, eps; mesófilo, me.



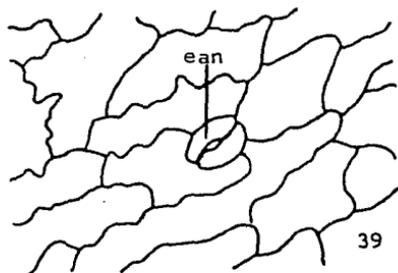
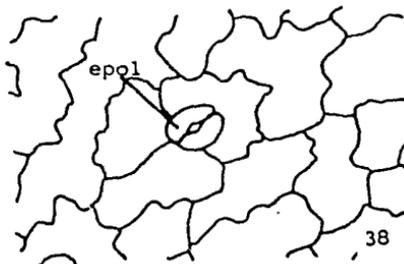


Fig. 37. Lámina foliar (nivel medio) de M. nitida. Epidermis inferior disociada. 145 x.

Fig. 38. Lámina foliar (nivel medio) de M. nitida. Epidermis inferior disociada. 231 x. Estoma polocítico, epol.

Fig. 39. Lámina foliar (nivel medio) de M. nitida. Epidermis inferior disociada. 231 x. Estoma anomocítico, ean.



Fig. 40. Venación de M. nitida. 4.8 x. a) Ejemplar estéril. b y b') Ejemplar fértil.

nota: las partes sombreadas son zonas dañadas de la lámina foliar.

Niphidium J. Smith

- Niphidium crassifolium (L.) Lellinger

1. Raíz (Figs. 41-43)

La raíz de N. crassifolium tiene la misma organización anatómica que ya se ha descrito para las especies de Campyloneurum y Microgramma.

2. Rizoma (Figs. 41, 44-46)

En el rizoma de N. crassifolium se manifiesta nuevamente la organización dictiostélica perforada.

La organización de los haces vasculares es semejante a la descrita para las especies de Campyloneurum y M. nitida. En este caso, al igual que en M. nitida, los haces vasculares poseen banda esclerosada.

El parénquima de corteza, médula y regiones interfasciculares tiene, como en el caso de las especies de Campyloneurum, numerosos granos de almidón y diminutos glóbulos de taninos. En N. crassifolium, sin embargo, no hay nidos de esclereidas.

La epidermis es uniestratificada y porta escamas lanceoladas que son clatradas y que se insertan cerca de su base.

3. Pecíolo (nivel medio)(Figs. 41, 47-49)

En el pecíolo de N. crassifolium existe también la organización de tipo "Polypodium".

La organización de los haces vasculares es semejante a la de los haces del rizoma; en pecíolo también hay banda esclerosada alrededor de los haces vasculares.

Como en las especies de Campyloneurum y M. nitida ya descritas, se evidencia que el tejido fundamental es muy semejante al del rizoma pero con mayor abundancia de espacios intercelulares; de la misma manera, en el tejido fundamental externo existe una conspicua hipodermis, como en el caso de las especies de Campyloneurum y M. nitida.

La epidermis es uniestratificada, tiene paredes engrosadas, y en sus células existen glóbulos de taninos.

#### 4. Vena media (nivel medio)(Fig. 41)

La organización anatómica de N. crassifolium es básicamente semejante en la vena media a la del pecíolo; las variaciones obedecen a la fusión de los haces vasculares. En este caso, las fusiones afectan principalmente los haces vasculares menores pues lo más frecuente es observar a este nivel, tal y como se evidencia en pecíolo, dos grandes haces vasculares mayores de posición adaxial y un número variable de haces vasculares menores.

Las características del tejido fundamental son semejantes a las del mismo tejido en el pecíolo; la hipodermis esta presente y la epidermis es uniestratificada.

#### 5. Lámina foliar (nivel medio)(Figs. 41, 50-55)

La lámina foliar de N. crassifolium comparte las características descritas para la lámina foliar de las especies de Campyloneurum analizadas. Una diferencia notable es, sin embargo, la presencia de glóbulos de taninos en las células de la epidermis de N. crassifolium.

Los estomas se encuentran en la epidermis inferior y son de los tipos polocítico y copolocítico según la clasificación de Sen & Hennipman, 1981. No hay tricomas.

La venación es reticulada; existen numerosas aréolas de forma un tanto irregular que tienen venillas libres.

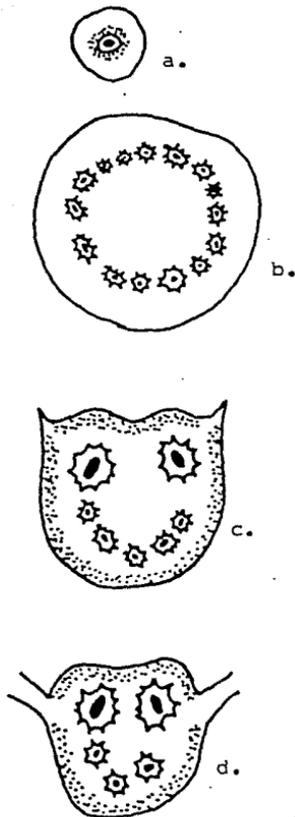


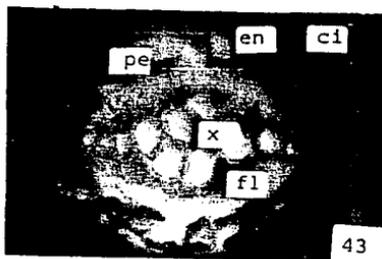
Fig. 41. Ilustración diagramática de la anatomía de *Niphidium crassifolium*. a) Raíz. ST. 14 x. b) Rizoma. ST. 5 x. c) Pecíolo (nivel medio). ST. 10 x. d) Vena media (nivel medio). ST. 10 x.

□ Células de pared delgada    ■ Células de pared gruesa  
Banda esclerosada

- Fig. 42. Raíz de N. crassifolium. ST, CM. 364 x. Corteza externa, ce; corteza interna, ci; haz vascular, hv.
- Fig. 43. Raíz de N. crassifolium. ST, CM. 570 x. Corteza interna, ci; endodermis, en; floema, fl; periciclo, pe; xilema, x.
- Fig. 44. Rizoma de N. crassifolium. ST, CP. 71 x. Banda esclerosada, be; corteza, c; haz vascular, hv; regiones interfasciculares, ri.
- Fig. 45. Rizoma de N. crassifolium. ST, CM. 145 x. Banda esclerosada, be; endodermis, en; floema, fl; periciclo, pe; región interfascicular, ri; xilema, x.



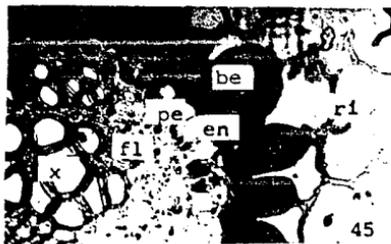
42



43



44



45

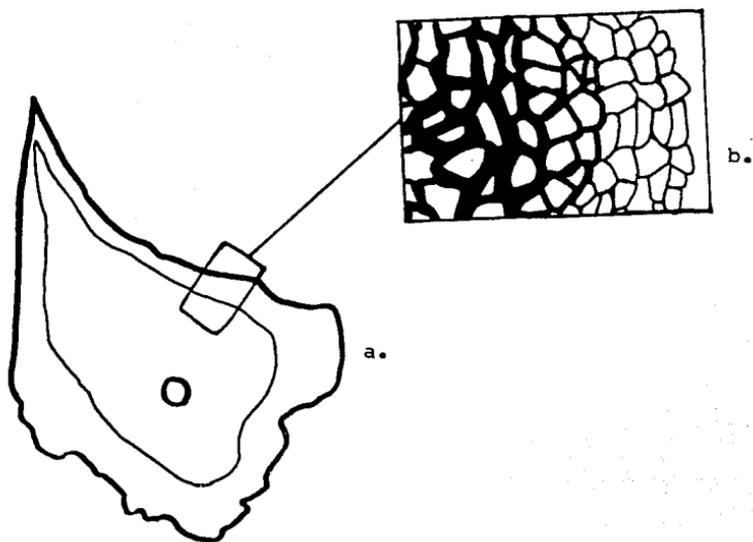
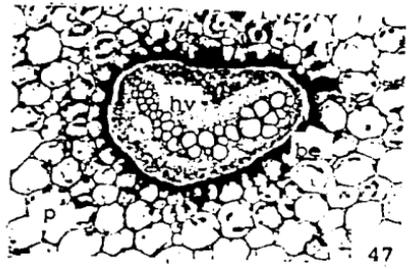
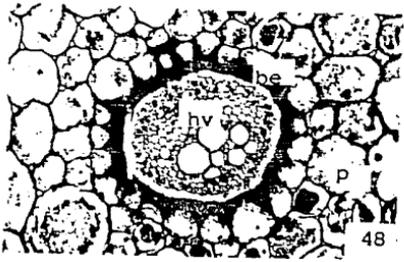


Fig. 46. Escama rizomática bicolora de N. crassifolium. a) Forma. 20 x. b) Detalle celular. 47 x.

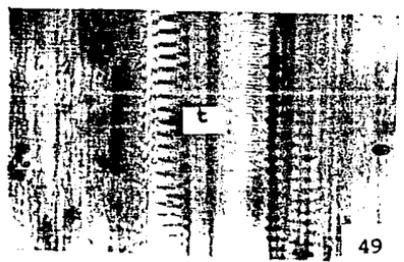
- Fig. 47. Pecíolo (nivel medio) de N. crassifolium. ST, CP. 71 x. Banda esclerosada, be; haz vascular mayor, hv; parénquima, p.
- Fig. 48. Pecíolo (nivel medio) de N. crassifolium. ST, CP. 145 x. Banda esclerosada, be; haz vascular menor, hv; parénquima, p.
- Fig. 49. Pecíolo (nivel medio) de N. crassifolium. SL (Sección longitudinal), CP. 579 x. Traqueidas, t.
- Fig. 50. Lámina foliar (nivel medio) de N. crassifolium. ST, CP. 145 x. Epidermis inferior, epi; epidermis superior, eps; mesófilo, me.
- Fig. 51. Lámina foliar (nivel medio) de N. crassifolium. Epidermis inferior disociada. 463 x. Estoma polocítico, epol.



47



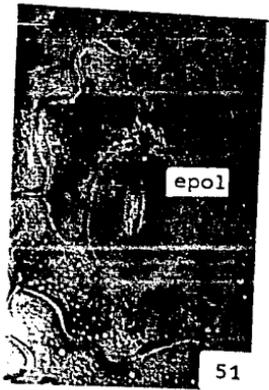
48



49



50



51

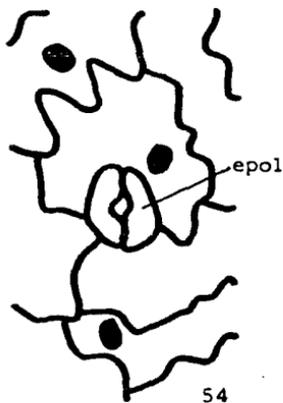
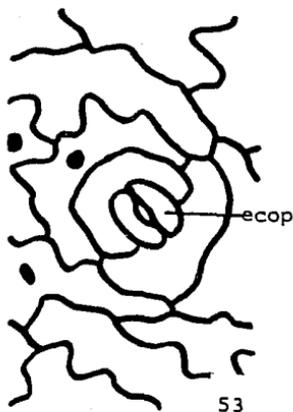
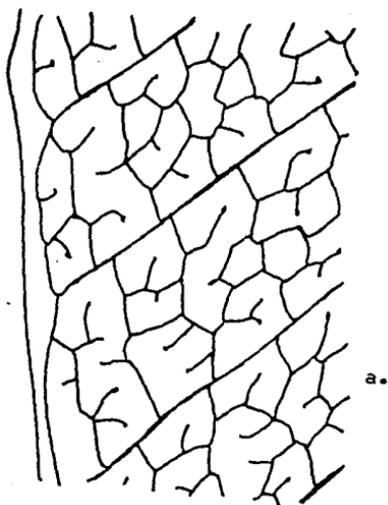


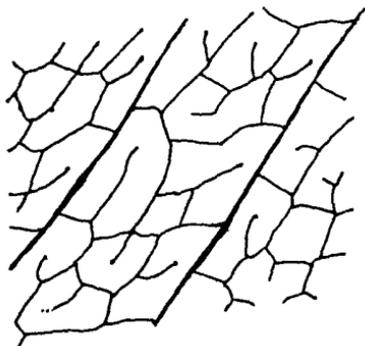
Fig. 52. Lámina foliar (nivel medio) de N. crassifolium. Epidermis inferior disociada. 185 x.

Fig. 53. Lámina foliar (nivel medio) de N. crassifolium. Epidermis inferior disociada. 231 x. Estoma copolocítico, ecop.

Fig. 54. Lámina foliar (nivel medio) de N. crassifolium. Epidermis inferior disociada. 285 x. Estoma polocítico, epol.



a.



b.

Fig. 55. Venación de N. crassifolium. 4.8 x. a) Zona del margen.  
b) Zona cercana a la vena media.

Pleopeltis Humb. & Bonpl. ex Willd.

- Pleopeltis angusta Humb. & Bonpl. ex Willd.
- Pleopeltis konzattii (Weatherby) R. Tryon & A. Tryon
- Pleopeltis crassinervata (Fée) Moore
- Pleopeltis macrocarpa var. interjecta (Weatherby) A.R. Smith
- Pleopeltis macrocarpa var. trichophora (Weatherby) Pic. Ser.
- Pleopeltis polylepis (Roemer ex Kunze) Moore
- Pleopeltis revoluta (Spreng. ex Willd.) A.R. Smith

1. Rafz (Figs. 56-58)

1.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

En las especies de Pleopeltis estudiadas las raíces tienen la misma organización anatómica que ya se ha descrito para las especies de Campyloneurum, Microgramma y Niphidium.

1.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

No hay diferencias cualitativas en la organización anatómica general de las raíces de las seis especies. Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I.

2. Rizoma (Figs. 56, 59-74)

2.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

Los rizomas de las especies de Pleopeltis consideradas presentan la organización dictiostélica perforada.

La organización de los haces vasculares es semejante a la descrita para las especies de Campyloneurum, Microgramma y Niphidium. En este caso, al igual que en las especies de Campyloneurum, no existe banda esclerosada alrededor de los haces vasculares del rizoma.

El parénquima de corteza, médula y regiones interfasciculares tiene, como en las especies de Campyloneurum y Niphidium, numerosos granos de almidón y diminutos glóbulos de taninos. En las especies de Pleopeltis no existen nidos de esclereidas.

La epidermis es uniestratificada y porta numerosas escamas peltadas.

## 2.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

Aunque no hay diferencias cualitativas en la organización anatómica general del rizoma de las seis especies, P. angusta se distingue porque las paredes del parénquima medular se encuentran engrosadas y presentan abundantes punteaduras. También es llamativo el hecho de que ciertas especies, como P. crassinervata por ejemplo, presentan zonas meristemáticas bien notables que corresponden a ramificaciones potenciales del rizoma.

Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I. Las diferencias entre las escamas rizomáticas de las seis especies pueden ser observadas en las figuras 68-74.

## 3. Pecíolo (nivel medio)(Figs. 56, 75-76)

### 3.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

En los pecíolos de las especies de Pleopeltis en estudio se manifiesta nuevamente la organización tipo "Polypodium".

La organización de los haces vasculares es semejante a la de los haces del rizoma; de acuerdo a la especie, la banda esclerosada puede o no existir alrededor de los haces vasculares.

El tejido fundamental interno e interfascicular es semejante al del rizoma, pero los espacios intercelulares son notablemente de mayor tamaño; en el tejido fundamental externo se distingue la hipodermis como en el caso de las especies de Campyloneurum, Microgramma y Niphidium. En Pleopeltis, sin embargo, las células de la hipodermis tienen paredes fuertemente impregnadas de taninos, siendo su lumen muy reducido.

La epidermis es uniestratificada, tiene paredes engrosadas y sus células contienen glóbulos de taninos.

### 3.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

Si bien todas las especies estudiadas presentan la organización tipo "Polypodium", se evidencian entre ellas dos variaciones principales de este tipo de organización: la primera se refiere al número de haces vasculares mayores, la segunda al número de haces vasculares menores. Como se aprecia en el cuadro I, algunas especies presentan típicamente dos haces vasculares mayores; otras pue-

den presentar uno o dos. Es de interés señalar que cuando existe un solo haz vascular mayor, éste tiene el xilema en forma de T incipiente. En cuanto a los haces vasculares menores, éstos pueden típicamente no presentarse (tal y como sucede en Microgramma nitida) o presentarse en un número variable.

Otra diferencia importante se refiere a la presencia de una banda esclerosada. P. angusta, P. conzattii y P. crassinervata, no presentan banda alrededor de sus haces vasculares; las especies restantes sí la presentan.

Algunas otras diferencias cuantitativas más se pueden apreciar en el cuadro I.

#### 4. Vena media (nivel medio)(Figs. 56 y 77)

##### 4.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

La organización anatómica de la vena media de las especies de Pleopeltis en consideración es básicamente semejante a la del pecíolo; en este caso, sin embargo, sobresalen algunas características, a saber:

- a) siempre hay un solo haz vascular mayor con el xilema en forma de T
- b) no hay haces vasculares menores
- c) siempre hay banda esclerosada alrededor del haz vascular.

Como en las especies de Campyloneurum, Microgramma y Niphidium ya descritas, esta organización obedece a la fusión ascendente de los haces provenientes del pecíolo.

Las características del tejido fundamental son semejantes a las del mismo tejido en el pecíolo; la hipodermis esta presente y la epidermis es uniestratificada.

##### 4.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

No hay diferencias cuantitativas en la organización anatómica general de las venas medias de las seis especies. Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I.

#### 5. Lámina foliar (nivel medio)(Figs. 56, 78-91)

### 5.1. Caracteres comunes de las especies estudiadas.

En la lámina de las especies de Pleopeltis estudiadas, el mesófilo consta de una capa en empalizada adaxial, y una capa esponjosa abaxial. Las epidermis están protegidas por cutículas bien desarrolladas. En la zona del margen existe una capa de células semejantes a las de la hipodermis del pecíolo y vena media, sólo que en este caso las paredes están menos tanificadas.

Los estomas se encuentran sólo en la epidermis inferior y son del tipo anomocítico según la clasificación de Sen & Hennipman, 1981. En las epidermis hay tricomas de tipo peltado; en la epidermis superior estos tricomas son más escasos que en la epidermis inferior donde, según la especie, su presencia puede ser de moderada a abundante.

La venación es reticulada; las venas se anastomosan irregularmente, existen venillas incluidas. Los soros son abaxiales y se desarrollan en la unión de varias venillas.

### 5.2. Diferencias entre las especies estudiadas.

Aunque no existen diferencias cualitativas en la organización anatómica general de las seis especies estudiadas, un detalle interesante es la presencia de glóbulos de taninos en las epidermis (principalmente la inferior) de P. angusta y P. macrocarpa var. interjecta. Las diferencias cuantitativas pueden apreciarse en el cuadro I.

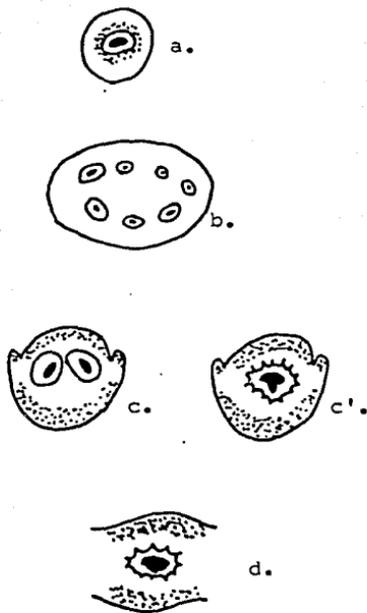


Fig. 56. Ilustración diagramática de la anatomía de *Pleopeltis* (dibujos elaborados con base en material de *P. angusta* (a, b, c, d) y *P. polylepis* (c')). a) Raíz. ST. 28 x. b) Rizoma. ST. 10 x. c y c') Pecíolo (nivel medio). ST. 21 x. d) Vena media (nivel medio). ST. 21 x.

□ Células de pared delgada

■ Células de pared gruesa

⌘ Banda esclerosada

- Fig. 57. Raíz de P. polylepis. ST, CM. 231 x. Corteza externa, ce; corteza interna, ci; haz vascular, hv.
- Fig. 58. Raíz de P. macrocarpa var. trichophora. ST, CM. 185 x. Corteza externa, ce; corteza interna, ci; haz vascular, hv.
- Fig. 59. Rizoma de P. crassinervata. ST, CM. 57 x. Corteza, c; haces vasculares, hv; médula, m.
- Fig. 60. Rizoma de P. angusta. ST, CP. 285 x. Haz vascular, hv; parénquima, p.
- Fig. 61. Rizoma de P. angusta. SL, CP. 364 x. Traqueidas, t.

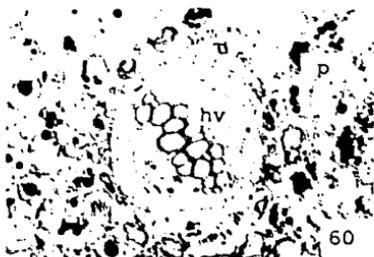
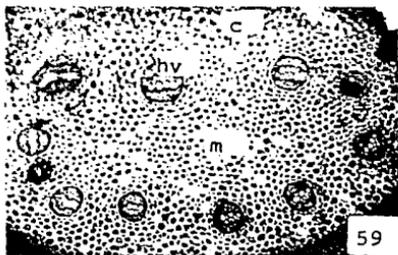
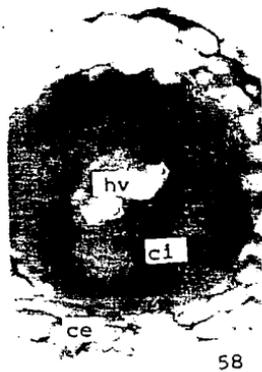


Fig. 62. Rizoma de P. crassinervata. SL, CP. 57 x. Zona meristemática, zm.

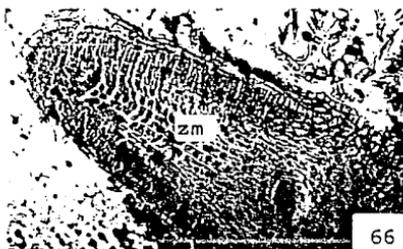
Fig. 63. Rizoma de P. crassinervata. SL, CP. 145 x. Zona meristemática, zm.

Fig. 64. Rizoma de P. crassinervata. SL, CP. 231 x. Zona meristemática, zm.

Fig. 65. Rizoma de P. crassinervata. SL, CP. 145 x. Zona meristemática, zm.

Fig. 66. Rizoma de P. crassinervata. SL, CP. 90 x. Zona meristemática, zm.

Fig. 67. Rizoma de P. revoluta. SL, CP. 185 x. Escama, esc.



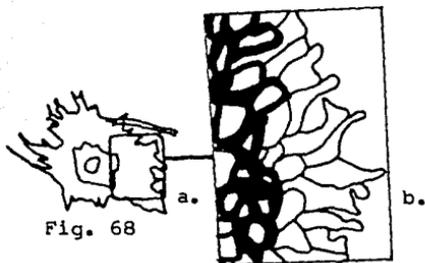


Fig. 68

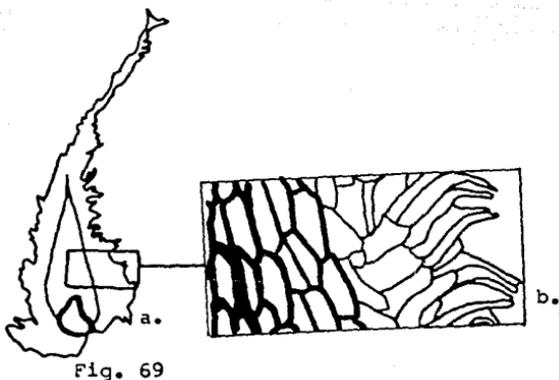


Fig. 69

Fig. 68. Escama rizomática bicolora comosa de P. angusta. a) Forma. 38 x. b) Detalle celular. 158 x.

Fig. 69. Escama rizomática bicolora de P. conzattii. a) Forma. 17 x. b) Detalle celular. 99 x.

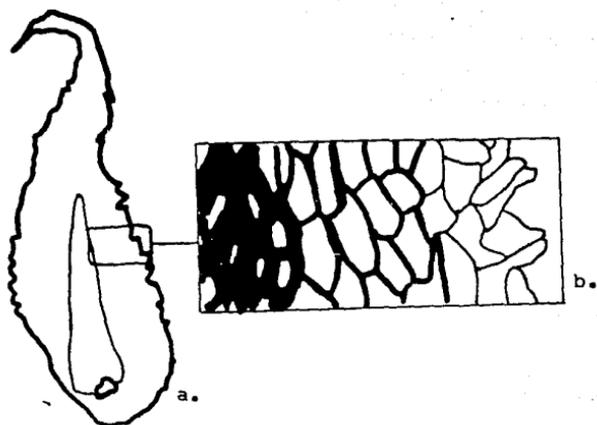


Fig. 70

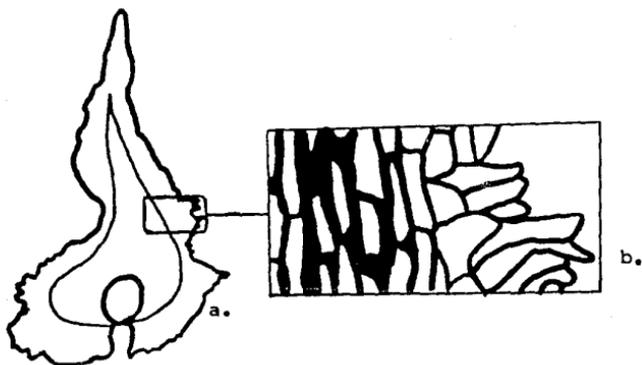


Fig. 71

Fig. 70. Escama rizomática bicolora de P. crassinervata. a) Forma. 38 x. b) Detalle celular. 158 x.

Fig. 71. Escama rizomática bicolora de P. macrocarpa var. trichophora. a) Forma. 38 x. b) Detalle celular. 158 x.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Fig. 72. Escama rizomática bicolora de P. macrocarpa var. interjecta. a) Forma. 40 x. b) Detalle celular. 163 x.

Fig. 73. Escama rizomática bicolora de P. polylepis. a) Forma. 40 x. b) Detalle celular. 163 x.

Fig. 74. Escama rizomática bicolora comosa de P. revoluta. a) Forma. 40 x. b) Detalle celular. 163 x.

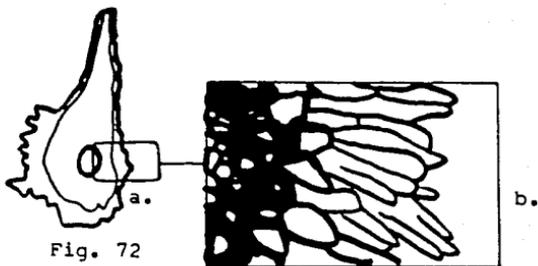


Fig. 72



Fig. 73

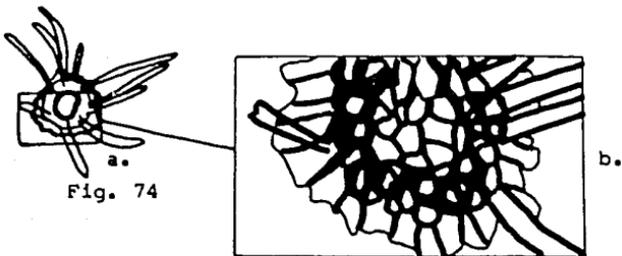
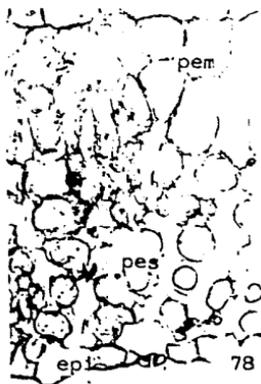
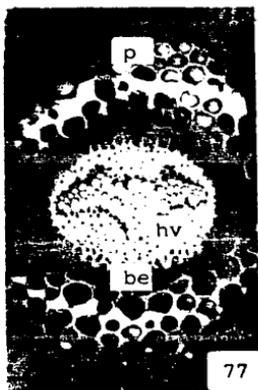
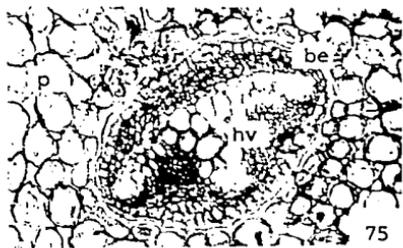


Fig. 74

- Fig. 75. Pecíolo (nivel medio) de P. polylepis. ST, CP. 185 x.  
Banda esclerosada, be; haz vascular, hv; parénquima, p.
- Fig. 76. Pecíolo (nivel medio) de P. konzattii. ST, CP. 145 x.  
Haz vascular, hv; parénquima, p.
- Fig. 77. Vena media (nivel medio) de P. angusta. ST, CM. 145 x.  
Banda esclerosada, be; haz vascular, hv; parénquima, p.
- Fig. 78. Lámina foliar (nivel medio) de P. angusta. ST, CP. 145 x.  
Epidermis inferior, epi; parénquima en empalizada, pem;  
parénquima esponjoso, pes.
- Fig. 79. Lámina foliar (nivel medio) de P. crassinervata. Epidermis  
inferior disociada. 456 x. Estoma anomocítico, ean.
- Fig. 80. Lámina foliar (nivel medio) de P. crassinervata. Epidermis  
inferior disociada. 145 x. Escama, esc.



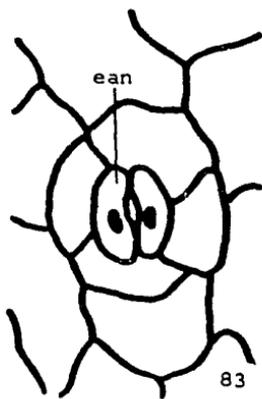
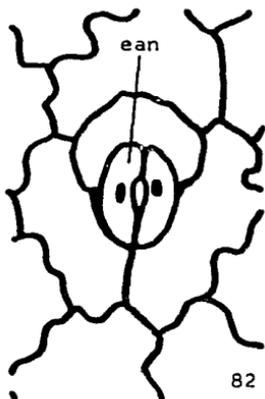
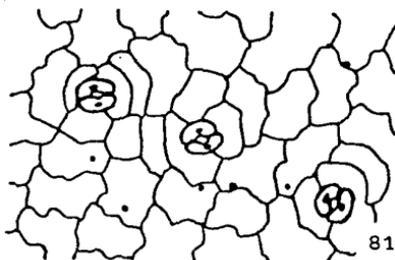


Fig. 81. Lámina foliar (nivel medio) de P. crassinervata. Epidermis inferior dissociada. 145 x.

Fig. 82. Lámina foliar (nivel medio) de P. angusta. Epidermis inferior dissociada. 463 x. Estoma anomocítico, ean.

Fig. 83. Lámina foliar (nivel medio) de P. crassinervata. Epidermis inferior dissociada. 456 x. Estoma anomocítico, ean.

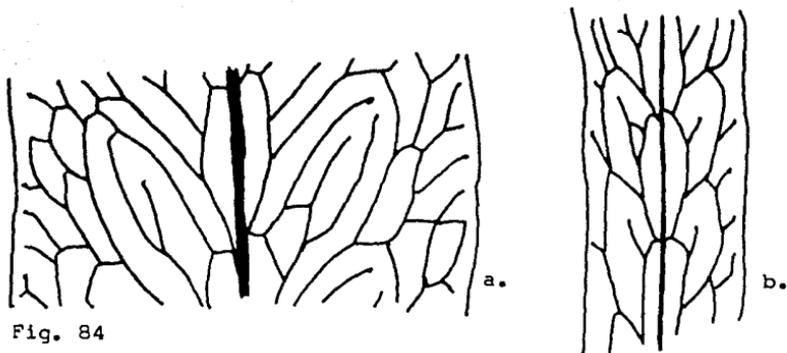


Fig. 84

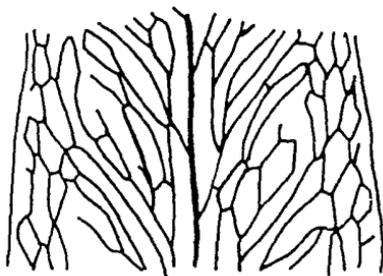


Fig. 85

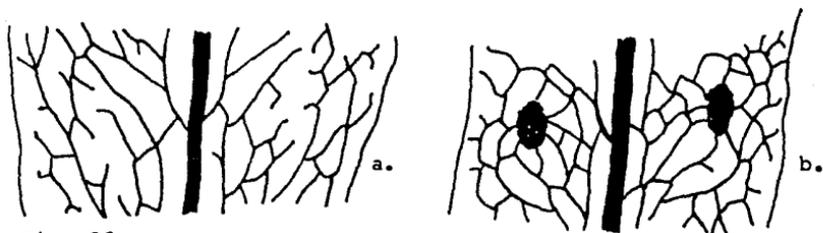


Fig. 86

Fig. 84. Venación de *P. angusta*. 5 x. a) Ejemplar robusto. b) Ejemplar pequeño.

Fig. 85. Venación de *P. crassinervata*. 4.8 x.

Fig. 86. Venación de *P. conzattii*. 4.5 x.



Fig. 88

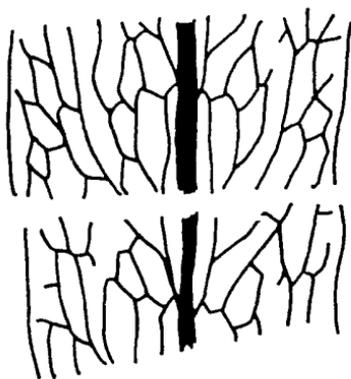


Fig. 89

Fig. 88. Venación de P. macrocarpa var. interjecta. 5 x.

Fig. 89. Venación de P. macrocarpa var. trichophora. 4.8 x.

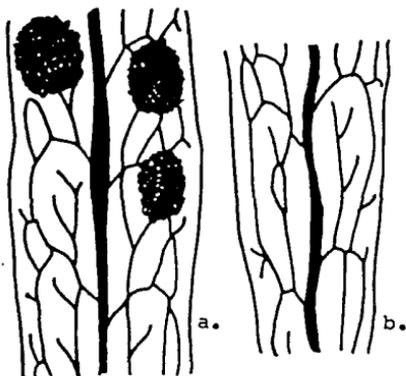


Fig. 90

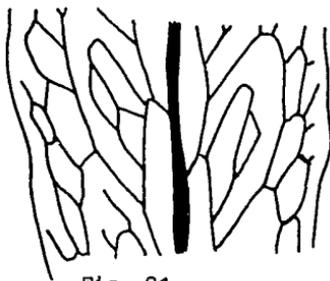


Fig. 91

Fig. 90. Venación de P. polylepis. 5 x. a) Ejemplar fértil. b) Ejemplar estéril.

Fig. 91. Venación de P. revoluta. 5 x.

ii. Cuadro comparativo de los géneros y especies considerados.

El cuadro I muestra en forma comparativa aspectos cualitativos y cuantitativos de la anatomía. La simbología utilizada es la siguiente:

Dp-HV ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de los haces vasculares (micrómetros)  
(raíz: 1 por repetición; rizoma: 3 por repetición)

Dp-tm ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de las traqueidas del metaxilema (micrómetros)(3 por repetición)

# HV's: número de haces vasculares

Pr BE: presencia (+) o ausencia (-) de banda esclerosada

# HVM's: número de haces vasculares mayores

Dp-HVM's ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de los haces vasculares mayores (micrómetros)(1-2 por repetición)

Dp-tm-HVM's ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de las traqueidas del metaxilema de los haces vasculares mayores (micrómetros)(3 por repetición)

# Hvm's: número de haces vasculares menores

Dp-Hvm's ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de los haces vasculares menores (micrómetros)(1-3 por repetición)

Dp-tm-Hvm's ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de las traqueidas del metaxilema de los haces vasculares menores (micrómetros)(3 por repetición)

# HVa's: número de haces vasculares accesorios

Dp-HVa's ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de los haces vasculares accesorios (micrómetros)(1-3 por repetición)

Dp-tm-HVa's ( $\bar{x}$ ): diámetro promedio de las traqueidas del metaxilema de los haces vasculares accesorios (micrómetros)(3 por repetición)

Grp ( $\bar{x}$ ): grosor promedio (micrómetros)(3 por repetición)

Pr cem-me: presencia (+) o ausencia (-) de capa en empalizada en el mesófilo

#pes/mm<sup>2</sup>: número promedio de estomas por mm<sup>2</sup> (3 por repetición)

tpes (lxa)( $\bar{x}$ ): tamaño promedio de estomas (largo x ancho)(micrómetros)(3 por repetición)

Pr trics: presencia (+) o ausencia (-) de tricomas

"C": Campyloneurum, promedio de los valores de las cuatro especies consideradas

C.a.: C. angustifolium (2 repeticiones)

C.p.: C. phyllitidis (2 repeticiones)

C.t.: C. tenuipes (2 repeticiones)

C.x.: C. xalapense (3 repeticiones)

N.c.: Niphidium crassifolium (2 repeticiones)

M.n.: Microgramma nitida (2 repeticiones)

"P": Pleopeltis, promedio de los valores de las seis especies consideradas

P.a.: P. angusta (2 repeticiones)

P.con.: P. conzattii (1 repetición)

P.cras.: P. crassinervata (2 repeticiones)

P.m.i.: P. macrocarpa var. interjecta (1 repetición)

P.m.t.: P. macrocarpa var. trichophora (2 repeticiones)

P.p.: P. polylepis (2 repeticiones)

P.r.: P. revoluta (2 repeticiones)

Cuadro 1. Comparación de los géneros y especies considerados (ver el texto para simbología).

	Taxon	"C"	C.B.	C.B.	C.L.	C.L.	N.C.	E.D.	"P"	P.g.	P.con.	P.cras.	P.m.l.	P.m.l.	P.p.	P.r.
RAIZ	Dp-nv (g)	214	157	221	206	270	258	221	116	205	124	85	111	114	111	65
	Dp-lm (g)	26	31	26	25	22	38	8	22	30	26	19	19	26	22	13
	# HV's intervalo media	(9,16) 11	(9,16) 10,5	(12,14) 13	(9,11) 10	(9,11) 10,3	(15,16) 15,5	(4,6) 5	(5,12) 9	(10,12) 11	(10,10) 10	(9,11) 10	(9,9) 9	(7,11) 8,7	(7,8) 7,3	(5,9) 7
BIZONA	Dp-HV's (g)	242	205	207	222	332	248	410,141*	149	164	219	125	145	153	142	92
	Dp-lm (g)	29	24	22	29	39	41	67,28*	25	28	36	24	24	27	25	18
	# HVK's intervalo media	(2,2) 2	(2,2) 2	(2,2) 2	(2,2) 2	(2,2) 2	(2,2) 2	(2,2) 2	(1,2) 1,8	(1,2) 1,5	(2,2) 2	(2,2) 2	(2,2) 2	(1,2) 1,5	(1,2) 1,3	(2,2) 2
PCTOLO	Dp-HVK's (g)	229	122	267	174	351	397	180	200	264	244	135	211	254	195	98
	Dp-lm-HVK's (g)	33	23	33	30	45	55	37	24	33	30	17	26	26	23	16
	# HVA's intervalo media	(1,4) 2,4	(1,2) 1,3	(4,4) 4	(2,2) 2	(2,3) 2,3	(5,9) 7	(0,0) 0	(0,2) 0,6	(0,0) 0	(2,2) 2	(0,1) 0,5	(1,1) 1	(0,1) 0,5	(0,0) 0	(0,0) 0
PCTOLO	Dp-HVA's (g)	103	52	125	86	147	178	---	121	---	133	72	98	182	---	---
	Dp-lm-HVA's (g)	19	12	22	18	22	39	---	19	---	30	12	17	25	---	---
	# HVA's intervalo media	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(4,4) 4	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0	(0,0) 0
PCTOLO	Dp-HVA's (g)	---	---	---	---	---	119	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	Dp-lm-HVA's (g)	---	---	---	---	---	15	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	Pr BE	*	*	*	*	*	*	*	*/	*	*	*	*	*	*	*

Cuadro I. Comparación de los géneros y especies considerados(cont.)(ver el texto para simbología).

Taxon	"C"	C.a.	C.p.	C.t.	C.x.	N.C.	M.N.	"E"	P.a.	P.con.	P.cras.	P.m.l.	P.m.t.	P.p.	P.c.
# HVH's															
Intervalo	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(2,2)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)	(1,1)
media	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dp-HVH's (μ)	292	193	380	289	304	191	166	177	124	202	146	247	224	159	137
Dp-tm-HVH's (μ)	32	25	36	31	37	45	22	20	17	30	19	24	19	17	14
# HVm's															
Intervalo	(0,3)	(0,0)	(1,1)	(0,1)	(0,3)	(1,4)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)
media	0.7	0	1	0.5	1.3	2.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dp-HVm's (μ)	122	---	120	104	143	142	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Dp-tm-HVm's (μ)	20	---	18	18	25	32	---	---	---	---	---	---	---	---	---
# HVa's															
Intervalo	(0,3)	(0,0)	(0,2)	(0,2)	(0,3)	(2,2)	(0,0)	(0,1)	(0,1)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)	(0,0)
media	0.8	0	1	1	1.3	2	0	0.1	0.5	0	0	0	0	0	0
Dp-HVa's (μ)	105	---	137	68	111	108	---	65	85	---	---	---	---	---	---
Dp-tm-HVa's (μ)	14	---	8	15	18	21	---	7	7	---	---	---	---	---	---
Pr BE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Grp (μ)	371	634	230	160	261	368	208	676	568	1036	598	537	559	917	520
Pr cem-me	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
wpes/nm <sup>2</sup>	46.4	64.6	40.1	35.8	45	27.7	28.8	43.3	39.2	46.1	38.1	50.7	30	43.8	55.4
tpes (lxa) (μ)	46x36	49x42	42x31	47x36	47x34	56x44	47x39	46x40	48x39	52x46	46x38	46x43	42x36	46x42	42x34
Pr trics	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+

VENA MEDIA

LAMINA FOLIAR

## DISCUSION.

Los resultados arrojados por esta investigación muestran que las especies y géneros estudiados comparten un patrón de organización anatómica general muy homogéneo, cuyos rasgos principales coinciden con los expuestos por Bir & Trikha (1979) (ya comentados con anterioridad) para los helechos polipodioides. Estos mismos resultados, no obstante, ofrecen también algunas evidencias que permiten suponer que un estudio más amplio y profundo sobre anatomía de helechos polipodioides podría ayudar a esclarecer algunas de las dificultades de la delimitación genérica dentro del grupo.

De la Sota (1975), de entre los géneros de Polypodiaceae s. str. que reconoce para el Nuevo Mundo, considera que Campyloneurum, Niphidium y Phlebodium son entidades con límites precisos, y que el problema de límites genéricos se concentra en torno a Polypodium, Microgramma y Pleopeltis. Los resultados aquí presentados apoyan la primera aseveración de De la Sota (1975); de acuerdo a los datos obtenidos, a nivel rizoma, Campyloneurum y Niphidium pueden ser distinguidos con facilidad: las especies estudiadas del primer género carecen de banda esclerosada alrededor de los haces vasculares y presentan nidos de esclereidas, y N. crassifolium presenta banda esclerosada alrededor de los haces vasculares y carece de nidos de esclereidas. Esto es especialmente interesante si se considera el hecho de que, en no pocas ocasiones, ejemplares de N. crassifolium han sido identificados como C. phyllitidis (Smith, 1981). Información adicional (Zlotnik, 1987), permite señalar que Phlebodium aureum (L.) J. Smith puede ser distinguido de Campyloneurum y Niphidium por carecer en el rizoma tanto de banda esclerosada alrededor de los haces vasculares como de nidos de esclereidas. En conjunto, estas observaciones pueden constituir un bonito ejemplo de la ayuda que la anatomía puede prestar para la identificación preliminar de ejemplares de herbario. Este trabajo muestra también la importancia que, en Campyloneurum y Niphidium, tienen aspectos tradicionalmente muy estudiados, como la estructura de las escamas rizomáticas y la venación.

En lo que al problema Polypodium-Microgramma-Pleopeltis se refiere, la contribución de este trabajo es un tanto más fragmentaria, si bien no deja de ser interesante. Los resultados presentados indican que Microgramma nitida difiere de las especies de Pleopeltis estudiadas en aspectos relevantes como son la tendencia a la dorsiventralidad en el rizoma, la presencia de banda esclerosada alrededor de los haces vasculares del rizoma, la carencia de capa empalizada en el mesófilo, y la carencia de tricomas. El trabajo de Hirsch & Kaplan (1974) al que ya se ha hecho referencia, pone de manifiesto que otras especies de Microgramma (M. squamulosa (Kaulf.) De la Sota y M. vacciniifolia (Langsd. & Fisch) Copeland) presentan la tendencia a la dorsiventralidad del rizoma y la presencia de banda esclerosada alrededor de los haces vasculares de este órgano, pero falta la información de lo que sucede en ciertas especies que han sido consideradas tanto dentro de un género como del otro. En México una de estas especies es Pleopeltis munchii (Christ) A.R. Smith (Smith, 1981); por desgracia, no se logró recolectar esta especie para este trabajo. Por otro lado, esta investigación no aborda el género Polypodium s. str., lo que representa otro hiato para la posible interpretación del valor de la anatomía de los helechos polipodioides en su sistemática genérica.

La trascendencia de los resultados aquí presentados estriba entonces en que, además de ofrecer por primera vez información anatómica sobre especies antes no analizadas, sienta directrices de investigación a futuro que pueden contribuir en el conocimiento de la biología y sistemática de los helechos polipodioides. Este trabajo no sólo genera inquietudes de tipo taxonómico; aunadas a ellas, existe un caudal de inquietudes de tipo fisiológico, y las dos inquietudes se retroalimentan. Algunas de estas inquietudes se resumen a continuación:

- el significado fisiológico y taxonómico de la banda esclerosada (esta estructura no es privativa de las Polypodiaceae s. str. Lucansky (1981), por ejemplo, la ha descrito en tres especies del género Woodwardia (Blechnaceae, según Cody & Britton, 1989). Seguramente un entendimiento de su papel fisiológico permitiría valorar con mayor tino su relevancia taxonómica.)

- el significado fisiológico y taxonómico de la distribución y abundancia de los taninos en helechos (estudios en angiospermas señalan que la producción de taninos esta restringida principalmente a las plantas leñosas y representa un carácter primitivo del grupo (Bate-Smith & Metcalfe, 1957). Otros estudios evalúan el papel de los taninos como sustancias que evitan los ataques de insectos herbívoros (Cooper-Driver et al., 1977). Estudios más amplios sobre los taninos de los helechos podrían permitir comprender su papel fisiológico y su importancia taxonómica.)
- el significado fisiológico de la presencia de epibiontes sobre las hojas de helechos (como se mencionó con anterioridad, en Campyloneurum angustifolium existen en la cara adaxial de la lámina estructuras que parecen tricomas peltados. Una revisión del trabajo de Chapman & Good, 1985, sobre algas verdes subaéreas simbióticas, permite aventurar la hipótesis de que estas estructuras sean algas epífitas tal vez relacionadas con el género Phycopeltis. Los autores antes mencionados describen el género Phycopeltis como tropical y subtropical, cuyas especies forman talos pseudoparenquimatosos, monostromáticos, y en forma de disco, sobre las hojas de plantas vasculares. Se indica también que estas algas típicamente se desarrollan en la cara adaxial de las hojas, sobre la cutícula, y que no causan un daño aparente a los tejidos de las hojas en que crecen.)
- el significado ecofisiológico de las dimensiones de las traqueidas en helechos (relación entre longitud de traqueidas y tamaño de la planta, relación entre longitud y diámetro de traqueidas, relación entre dimensiones de traqueidas y eficiencia de conducción (Carlquist, 1975). Cabe señalar que aunque existen algunos trabajos que aportan datos cuantitativos relevantes al tema (White, 1963a, b), falta todavía mucha información (Carlquist, 1975).)

Otras muchas inquietudes tienen que ver con aspectos de lo más diverso, como son la ontogenia de estomas (principalmente en lo que se refiere al desarrollo de estomas anomocíticos a partir de estomas polocíticos), influencia del ambiente en el desarrollo del indumento, organización meristemática, significado de la diferencia

ción del mesófilo en las capas empalizada y esponjosa, significado de la presencia de endodermis en todos los órganos y, desde luego, la labor de suplementar la información de taxa no analizados; en este caso, serían relevantes estudios de las especies de Niphidium que no existen en México, así como de otras especies de Microgramma y Pleopeltis, sin olvidar el reto presentado por el género Polypodium s. str., que en México se encuentra representado por una gran cantidad de especies. Es posible así reiterar una vez más, el amplio campo de investigación que la anatomía de helechos ofrece en nuestro país.

## CONCLUSIONES.

1) Las especies y géneros de la familia Polypodiaceae s. str. estudiados, manifiestan un patrón general de organización anatómica homogéneo, con las siguientes características principales:

- raíces diarcas
- rizomas con organización dictiostélica perforada
- pecíolos con organización tipo "Polypodium"
- estomas hipostomáticos y en su mayoría polocíticos
- venación reticulada

2) A pesar de la homogeneidad, cada género presenta características distintivas, principalmente a nivel de rizoma y lámina foliar, a saber:

- Campyloneurum

- Rizoma: - haces vasculares sin banda esclerosada  
- nidos de esclereidas

Lámina foliar: - sin capa en empalizada en el mesófilo

- Niphidium

- Rizoma: - haces vasculares con banda esclerosada  
- sin nidos de esclereidas

Lámina foliar: sin capa en empalizada en el mesófilo

- Microgramma

- Rizoma: - haces vasculares con banda esclerosada  
- sin nidos de esclereidas  
- tendencia a la dorsiventralidad

Lámina foliar: sin capa en empalizada en el mesófilo

- Pleopeltis

- Rizoma: - haces vasculares sin banda esclerosada  
- sin nidos de esclereidas

Lámina foliar: - con capa en empalizada en el mesófilo

3) Estos resultados permiten suponer que estudios anatómicos de mayor amplitud pueden ser relevantes para el esclarecimiento de la delimitación genérica dentro de la familia, particularmente en lo que se refiere a los límites de los géneros Polypodium, Microgramma y

Pleopeltis.

4) Quedan así abiertas numerosas posibilidades de investigación dentro de este fascinante campo de la botánica.

BIBLIOGRAFIA.

- Abbiatti, D. 1958. Consideraciones morfológicas y anatómicas en pteridofitas: validez de nuevas combinaciones en pteridofitas. Revista del Museo de la Plata, Nueva Serie, Tomo IX, nos. 36 y 37: 1-19.
- Bate-Smith, E.C. & C.R. Metcalfe. 1957. Leucoanthocyanins 3. The nature and systematic distribution of tannins in dicotyledonous plants. J. Linn. Soc. Bot. 55: 669-705, en: Harborne, 1979.
- Bierhorst, D.W. 1960. Observations on tracheary elements. Phytomorphology 10(3): 249-305.  
1971. Morphology of Vascular Plants. The Macmillan Co. New York.  
1977. On the stem apex, leaf initiation and early leaf ontogeny in filicalean ferns. Amer. J. Bot. 64(2): 125-152.
- Bir, S.S. 1982. Classification and taxonomy of pteridophytes with particular reference to the higher ferns. Aspects of Plant Sciences 6: 183-245.  
& C.K. Trikha. 1979. The polypodioid ferns: their classification, characteristics and evolution. New Botanist VI(1): 25-32.
- Bliss, M.C. 1939. The tracheal elements in the ferns. Amer. J. Bot. 26: 620-624.
- Bower, F.O. 1923-28. The Ferns, vols. I, II, III. Today & Tomorrow's Book Agency. New Delhi.
- Capurro, R.H. 1974. Las pteridofitas de la provincia de Misiones: Schizaeaceae. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Tomo IV, no. 5: 363-391.
- Cardillo, F.M. 1970. Stelar anatomy of six species of Lycopodium. Am. Fern J. 60(3): 89-97.
- Carlquist, S. 1975. Ecological Strategies of Xylem Evolution. University of California Press. Berkeley.
- Chandra, S. 1970. Vascular organization of the rhizome of Cibotium barometz. Am. Fern J. 60(3): 68-73.  
1977. Rhizome morphology of two lomariopsid ferns endemic to the Philippines. Philipp. J. Biol. 6(1): 55-62.  
1982. Structure and organization of the vascular system in the rhizome of drynarioid ferns. Ann. Bot. 50: 585-598.  
& B.K. Nayar. 1975. Vascular organization in the rhizome of spleenworts. J. Indian Bot. Soc. 54: 188-199.
- Chapman, R.L. & B.H. Good. 1983. Subaerial symbiotic green algae: interactions with vascular plant hosts, en: Goff, 1983.
- Cody, W.J. & D.M. Britton. 1989. Ferns and fern allies of Canada. Research Branch, Agriculture Canada. Publication 1829/E.
- Cooper-Driver, G.A. et al. 1977. Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to the palatability of Pteridium aquil-

- linum. Bloch. Syst. Ecol. 5: 177-183.
- Copeland, E.B. 1947. Genera Filicum. Chronica Botanica Company. Waltham, Mass.
- Crabbe, J.A. et al. 1975. A new generic sequence for the pteridophyte herbarium. Fern Gaz. 11(2 & 3): 141-162.
- De la Sota, E.R. 1973. On the phylogeny and classification of the Polypodiaceae, en: Jermy et al., 1984.  
1975. Clasificación y filogenia de las Polypodiaceae (Filicopsida-Pteridophyta). Informes 15, Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Argentina.  
et al. 1982. Diversidad y estructura de las escamas rizomáticas en Microgramma Presl (Polypodiaceae s. str., Pteridophyta). Biotica 7(3): 463-472.  
& B. Pérez-García. 1982. Nerviación y dimorfismo foliar en Microgramma Presl (Polypodiaceae s. str.). Biotica 7(1): 45-64.
- Dickison, W.C. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 590-620.
- Evans, A.M. 1969. Interspecific relationship in the Polypodium pectinatum-plumula complex. Ann. Missouri Bot. Gard. 55: 193-277.
- Feder, N. & T.P. O'Brien. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. Amer. J. Bot. 55(1): 123-142.
- Foster, A.S. 1934. The use of tannic acid and iron chloride for staining walls in meristematic tissue. Stain Tech. 9: 91-92, en: Johansen, 1940.
- Fryns-Claessens, E. & W. Van Cotthem. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. Bot. Rev. 39(1): 71-138.
- Gatenby, J.B. & H.W. Banks. 1950. The Microtome's Vade-mecum. The Blakiston Company. Philadelphia.
- Gifford, E.M. 1983. Concept of apical cells in bryophytes and pteridophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 34: 419-440.
- Goff, L.J. (Ed.). 1983. Algal Symbiosis: a continuum of interaction strategies. Cambridge University Press. New York.
- Gupta, K.M. 1957. Some american species of Marsilea with special reference to their epidermal and soral characters. Madroño 14: 113-127.
- Harborne, J.B. 1979. Chemotaxonomy, en: Metcalfe & Chalk, 1979.
- Hennipman, E. 1968. The mucilage secreting hairs on the young fronds of some leptosporangiate ferns. Blumea 16(1): 97-103.  
1977. A monograph of the fern genus Bolbitis (Lomariopsidaceae). Leiden Bot. Ser. no. 2.
- Heywood, H. (Ed.). 1968. Modern Methods in Plant Taxonomy. Academic Press. London.
- Hirsch, A.M. & D.R. Kaplan. 1974. Organography, branching, and the problem of leaf versus bud differentiation in the vining epiphytic fern genus Microgramma. Amer. J. Bot. 61(3): 217-229.

- Inamdar, J.A. et al. 1971. Structure and development of stomata in some leptosporangiate ferns. *Ann. Bot.* 35: 643-651.
- Jermy, A.C. et al. (Eds.). 1984 (reprint edition). The Phylogeny and Classification of Ferns. Koeltz Scientific Books. W-Germany.
- Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw Hill Book Co. New York.
- Johnson, D.S. & M.A. Chrysler. 1938. Structure and development of Regnellidium diphyllum. *Am. J. Bot.* 25(3): 141-156.
- Jones, S.B. 1986. Sistemática Vegetal. McGraw Hill. México.
- Kato, M. 1972. The vascular structure and its taxonomic significance in the Athyriaceae. *Acta Phytotax. Geobot.* XXV: 79-91.
- Kaur, S. 1964. Development of the stelar cylinder in the rhizome of Bolbitis and Egenolfia. *Am. Fern J.* 54(2): 57-62.
- Keating, R.C. 1968. Trends of specialization in the stipe anatomy of Dennstaedtia and related genera. *Am. Fern J.* 58: 126-139.
- Khare, P.K. & R. Shankar. 1987. Variations in petiolar structure of Hypodematium crenatum. *Am. Fern J.* 77(4): 131-136.
- Knobloch, I.W. & P.A. Volz. 1964. Studies on the fern genus Cheilanthes Swartz. I. The leaf blade anatomy of some species of the genus. *Phytomorphology* 14(4): 508-527.  
1968. Studies on the fern genus Cheilanthes Swartz. II. The anatomy of the stipes and rachises of some species. *Phytomorphology* 18(1): 1-12.
- Konar, R.N. & R.K. Kapoor. 1972. Anatomical studies on Azolla pinata. *Phytomorphology* 22(3,4): 211-223.
- Koptur, S. et al. 1982. Nectaries in some neotropical species of Polypodium (Polypodiaceae): preliminary observations and analyses. *Biotropica* 14(2): 108-113.
- Kramer, K.U. 1957. A revision of the genus Lindsaea in the New World with notes on allied genera. *Acta Bot. Neer.* 6: 97-290.
- Lawrence, G.H.M. 1951. Taxonomy of Vascular Plants. Macmillan Co. New York.
- Lellinger, D.B. 1972. A revision of the fern genus Niphidium. *Amer. Fern J.* 62(4): 101-120.  
1988. Some new species of Campyloneurum and a provisional key to the genus. *Amer. Fern J.* 78(1): 14-34.
- Lin, B.L. & C.E. DeVol. 1977. The use of stipe characters in fern taxonomy, I. *Taiwania* 22(1): 91-99.  
1978. The use of stipe characters in fern taxonomy, II. *Taiwania* 23: 77-95.
- Lloyd, R.M. 1965. Clinal patterns in frond anatomy of Polypodium. *Madroño* 18: 65-74.
- Lucansky, T.W. 1974a. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the Neotropical Cyatheaceae. I. Metaxya and Lophosoria. *Amer. J. Bot.* 61(5): 464-471.

- 1974b. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the Neotropical Cyatheaceae. II. Squamate genera. *Amer. J. Bot.* 61(5): 472-480.
1976. Anatomical studies of the Neotropical Cyatheaceae. I. Alsophila and Nephelea. *Am. Fern J.* 66(3): 93-101.
1977. Anatomical studies of Cyathea and Trichipteris (Cyatheaceae). *Amer. J. Bot.* 64(3): 253-259.
1981. Chain ferns of Florida. *Am. Fern J.* 71(4): 101-108.
1982. Anatomical studies in the Neotropical Cyatheaceae. II. Metaxya and Lophosoria. *Am. Fern J.* 72: 19-29.
1985. Anatomical studies of Sphaeropteris and Cnemidaria (Cyatheaceae). *Am. Fern J.* 75(3): 80-91.
- & R.A. White. 1974. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the Neotropical Cyatheaceae. III. Nodal and petiole patterns: summary and conclusions. *Amer. J. Bot.* 61(8): 818-828.
1976. Comparative ontogenetic studies in young sporophytes of tree ferns. I. A primitive and an advanced taxon. *Amer. J. Bot.* 63(4): 463-472.
- Mauseth, J.D. 1988. Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc. California.
- McAlpin, B.W. & R.A. White. 1974. Shoot organization in the Filicales: the promeristem. *Amer. J. Bot.* 61(6): 562-579.
- Metcalf, C.R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. Gramineae. Clarendon Press. Oxford.
1968. Current developments in systematic plant anatomy, en: Heywood, 1968.
1971. Anatomy of the Monocotyledons. Cyperaceae. Clarendon Press. Oxford.
1979. History of systematic anatomy, part I: General anatomy, en: Metcalfe & Chalk, 1979.
- & L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons, vols. I & II. Clarendon Press. Oxford.
1979. Anatomy of the Dicotyledons (Second Edition), vols. I & II. Clarendon Press. Oxford.
- Mickel, J.T. 1962. A monographic study of the fern genus Anemia, subgenus Coptophyllum. *Iowa State Journal of Science* 36(4): 349-482.
- & J.M. Beitel. 1987. Notes on xPleopodium and Pleopeltis in Tropical America. *Amer. Fern J.* 77(1): 16-27.
1988. Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 46.
- & N.R. Lersten. 1967. Floating stomates (adetostomy) in ferns: distribution and ontogeny. *Amer. J. Bot.* 54(9): 1181-1185.
- & F.V. Votava. 1971. Leaf epidermal studies in Marsilea. *Am. Fern J.* 61(3): 107-109.
- Miller, C.N. 1971. Evolution of the fern family Osmundaceae based on anatomical studies. *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan*, 23: 105-169.
- Moran, R.C. 1987. Monograph of the neotropical fern genus Polybotrya (Dryopteridaceae). *Illinois Natural History Survey Bulletin*, Vol. 34, Article 1: 1-138.

- Nayar, B.K. 1963. Contributions to the morphology of Leptochilus and Paraleptochilus. Am. J. Bot. 50(4): 301-308.
- & S. Chandra. 1967. Morphological series within the genus Pyrrosia, and their phylogenetic interpretation. Can. J. Bot. 45: 615-634.
- Northern, H.T. 1936. Histological applications of tannic acid and ferric chloride. Stain Tech. 11: 23-24, en: Johansen, 1940.
- O'Brien, T.P. & M.E. McCully. 1981. The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods. Termacarphi Pty. Ltd. Australia.
- Ogura, Y. 1972. Comparative Anatomy of the Vegetative Organs of the Pteridophytes. Borntraeger. Berlin & Stuttgart.
- Pant, D.D. & P.K. Khare. 1969. Epidermal structure and stomatal ontogeny in some eusporangiate ferns. Ann. Bot. 33: 795-805.
1971. Epidermal structure of Psilotales and stomatal ontogeny of Tmesipteris tannensis Bernh. Ann. Bot. 35: 151-157.
1972. Epidermal structure and stomatal ontogeny of Anemia spp. Ann. Bot. 36: 809-821.
- Patel, J.D. et al. 1975. Structure and histochemistry of stomata and epidermal cells in five species of Polypodiaceae. Ann. Bot. 38: 611-619.
- Payne, W.W. & K.M. Peterson. 1973. Observations of the hypodermises of ferns. Am. Fern J. 63(2): 34-42.
- Pessin, L.J. 1924. A physiological and anatomical study of the leaves of Polypodium polypodioides. Amer. J. Bot. 11: 370-381.
- Phillips, D.A. & R.A. White. 1967. Frond articulation in species of Polypodiaceae and Davalliaceae. Am. Fern J. 57: 78-88.
- Pichi-Sermolli, R.E.G. 1958. The higher taxa of the Pteridophyta and their classification, en: Systematics of Today, Proceedings of a symposium held at the University of Uppsala in commemoration of the 250th anniversary of the birth of Carolus Linnaeus. Uppsala.
1973. Historical review of the higher classification of the Filicopsida, en: Jermy et al., 1984.
- Priestley, J.H. & E.E. North. 1922. Physiological studies in plant anatomy. III. The structure of the endodermis in relation to its function. New Phytol. 21(3): 113-139.
- & F.M. Radcliffe. 1924. A study of the endodermis in the Filicinae. New Phytol. 23(4): 161-193.
- Proctor, G.R. 1985. Ferns of Jamaica. British Museum (Natural History). UK.
- Radford, A.E. et al. 1974. Vascular Plant Systematics. Harper & Row, Publishers. New York.
- Radlkofer, L. 1896. Sapindaceae in Engler and Prantl's Die natürl. Pflanzenfam. II, 5, en: Metcalfe, 1979.
- Sass, J.E. 1958. Botanical Microtechnique. The Iowa State University Press. Iowa.

- Schmid, R. 1982. The terminology and classification of steles: historical perspective and the outlines of a system. *Bot. Rev.* 48: 817-931.
- Sen, T. et al. 1972. Morphology and anatomy of the genera Davallia, Araiostegia and Davallodes, with a discussion on their affinities. *Kew Bull.* 27(2): 217-243.
- & U. Sen. 1971. Morphology and anatomy of the fern genus Gymnogrammitis. *Ann. Bot.* 35: 229-235.
- Sen, U. 1968a. Anatomy of Culcita macrocarpa. *Can. J. Bot.* 46: 43-46.
- 1968b. Morphology and anatomy of Ophioglossum reticulatum. *Can. J. Bot.* 46: 957-968.
- & E. Hennipman. 1981. Structure and ontogeny of stomata in the Polypodiaceae. *Blumea* 27: 175-201.
- & D. Mittra. 1966. The anatomy of Cystodium. *Am. Fern J.* 56(3): 97-101.
- & T. Sen. 1973. Anatomical relationship between the Oleandra and Nephrolepis groups, en: Jermy et al., 1984.
- Skutch, A.F. 1928. Origin of endodermis in ferns. *Bot. Gaz.* 86: 113-114.
- Smith, A.R. 1981. Flora of Chiapas, part 2: Pteridophytes. California Academy of Sciences. San Francisco.
- Solereeder, H. 1908. Systematic Anatomy of the Dicotyledons (Transl. L.A. Boodle and F.E. Fritsch, revised by D.H. Scott). Clarendon Press. Oxford, en: Metcalfe, 1979.
- Stace, C.A. 1980. Plant Taxonomy and Biosystematics. Edward Arnold Publishers, Ltd. London.
- Stolze, R.G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala, part II: Polypodiaceae. *Fieldiana*, New Series no. 6.
- Tryon, A.F. 1965. Trichomes and paraphyses in ferns. *Taxon* 14: 214-218.
- Tryon, R.M. & A.F. Tryon. 1982. Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. Springer-Verlag. New York.
- Van Cotthem, W.R.J. 1973. Stomatal types and systematics, en: Jermy et al., 1984.
- Velázquez, F.E. 1983. Anatomía comparada de dos especies del género Tectaria Cav. (Filicales, Pterophyta). Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, UNAM. México.
- Wagner, D.H. 1979. Systematics of Polystichum in Western North America North of Mexico. *Pteridologia* 1: 1-64.
- White, R.A. 1963a. Tracheary elements of the ferns. I. Factors which influence tracheid length; correlation of length with evolutionary divergence. *Am. J. Bot.* 50(5): 447-455.
- 1963b. Tracheary elements of the ferns. II. Morphology of tracheary elements: conclusions. *Am. J. Bot.* 50(6): 514-522.
1964. Correlation of fern tracheid morphology and evolutionary divergence. *Mem. Torrey Bot. Club* 21(5): 67-72.

1974. Comparative anatomical studies of the ferns. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 379-387.

& M.D. Turner. 1988. Calochlaena, a new genus of dicksonioid ferns. Am. Ferns J. 78(3): 86-95.

Zlotnik, A. 1987. Anatomía comparada de dos formas de crecimiento de la especie Polypodium aureum L. (Filicales, Pterophyta). Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, UNAM. México.