

CONSIDERACIONES MORFOLOGICAS Y ANATOMICAS EN PTIRIDOFITAS

POR DELIA ABBIATTI

I. SOBRE EL GENERO *DRYOPTERIS* (SENS. LAT.)
EN RELACION CON SU TAXONOMIA ¹

Christensen, en su monografía sobre el género *Dryopteris* en América (1912, 1919) ², reconoce once subgéneros — « no todos del mismo valor cualitativo » —, argumentando que, « la mayor parte, si no todos, son realmente buenos géneros tal como son comúnmente entendidos ».

En su esquema sobre la clasificación de las « Filicíneas », aparecido en 1938 ³, dentro de la amplitud del mismo — pero ahora incluido en la subfamilia *Dryopteridoideae* de la vasta familia *Polypodiaceae* —, Christensen reconoce al menos dos líneas filéticas, « las que si bien han alcanzado o quizás conservado la misma condición soral, han evolucionado diferentemente en su estructura anatómica y en los apéndices dermales ». « La primera (*Dryopterideae*) mostrando un parentesco, en su base, con *Cyatheaceae*; la segunda (*Thelypterideae*) al parecer sin afinidades próximas fuera de la subfamilia ».

Dentro de *Dryopterideae* ubica a los géneros *Dryopteris* (sens. propr. = *Eudryopteris* auct.) y *Ctenitis* — ambos, pasando gradualmente, a *Polystichum* y *Polystichopsis* el primero y a *Tectaria* el último —, y a los pequeños géneros *Didymochlaena* y *Stigmatopteris*. Dentro de *Thelypterideae* ubica a los géneros *Thelypteris* (= *Lastrea*), *Cyclosorus*, *Goniopteris* y *Meniscium*.

El esquema filético de Christensen basado en los estudios morfológicos evolucionistas de Goebel y de Bower, sigue el sistema de Bower en sus

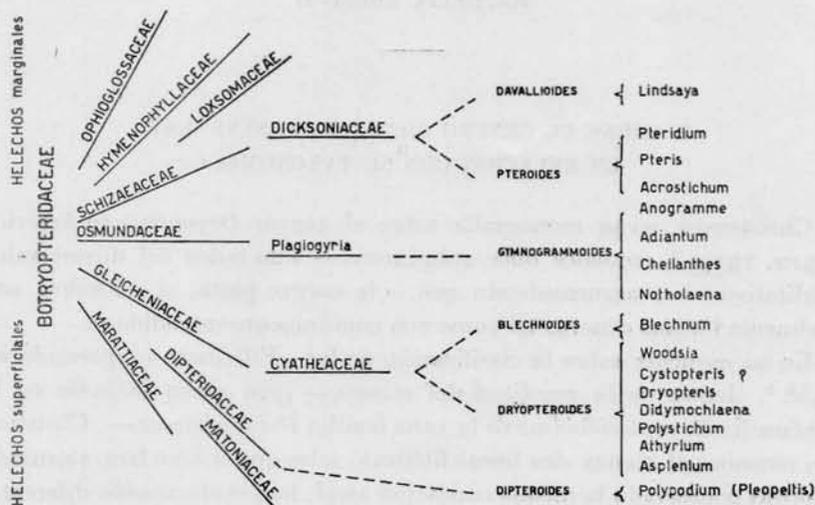
¹ Preliminares sobre una Revisión del género « *Dryopteris* » (sens. lat.) en la Argentina.

² CHRISTENSEN, A monograph of the genus « *Dryopteris* ». Part I (1912), en *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*. 7. Raekke, X. 2 : 55-282, 1913; Part II (1919), *ibid.* 8. Raekke, VI. 1 : 1-132, 1920.

³ CHRISTENSEN, *Filicinae*, Chap. XX in Verdoorn, *Manual of Pteridology*, 1938.

líneas principales ¹. Este bosquejo considerado por su autor como un mero ensayo — capítulo sólo de 29 páginas —, constituye el punto de partida de la moderna sistemática filogenética de las Filicales, y es de lamentar que Christensen no haya alcanzado a publicar una revisión general sobre este asunto.

En las dos reclasificaciones de helechos de Holttum y de Copeland, que aparecen posteriormente y que por rara coincidencia se publicaron casi



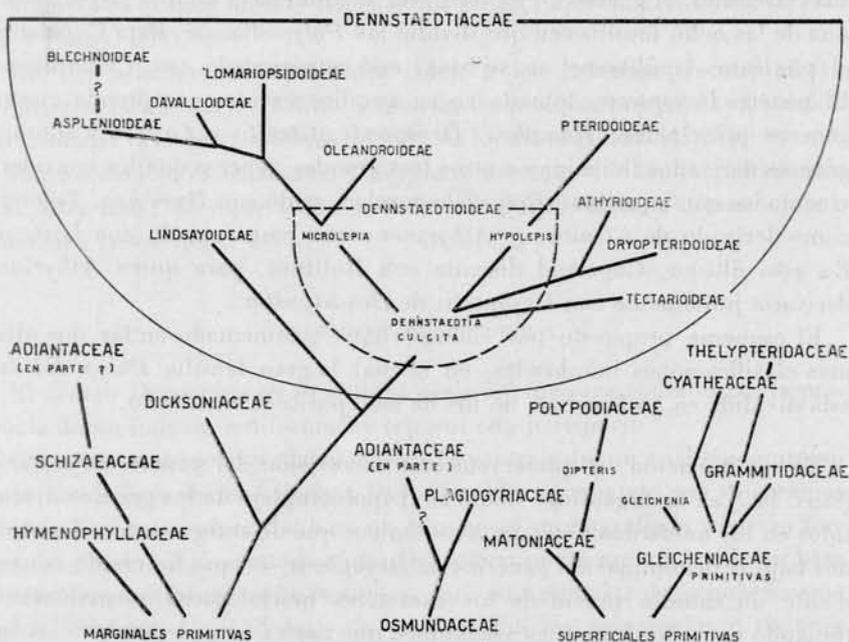
Cuadro I. — Esquema filético de las Filicales, según Bower (1928). A la izquierda, las Filicales más primitivas. A la derecha, los 6 principales phylum de los helechos Leptosporangios (que comprenden a las *Polypodiaceae* sens. lat.), con indicación de los principales géneros argentinos. Las líneas de punto muestran su conexión con *Dicksoniaceae*, *Plagiogyria* y *Cyatheaceae*, respectivamente.

¹ En el sistema de Bower (*The Ferns (Filicales)*, Vols. 1-3, 1923-1928), los helechos están divididos en dos grandes series: con soros marginales y soros superficiales. Tomando los « helechos Leptosporangios » (en el sentido de Bower), que forman el Vol. 3, bajo los Marginales originados de un tipo similar a *Dennstaedtia*! (*Dicksoniaceae*), — derivado de *Schizaeaceae* —, Bower ubica a *Hypolepis*, a los helechos Davallioides y a los helechos Pteroides. Junto a los Pteroides sitúa a los Gymnogrammoides. Entre los Superficiales, como de origen cyatheoide — derivado de *Gleicheniaceae* —, ubica a los helechos Blechnoides, a los Dryopteroides (*Dryopteris* (incl. *Thelypteris* = *Lastrea* para Bower), *Polystichum*, etc.) y derivados: los helechos Asplenioides (*Asplenium*, *Athyrium*). En otro grupo de las Superficiales sitúa a los helechos Dipteroides. Ver Cuadro I.

En la clasificación de Christensen (*loc. cit.*, 1938), las Filicales comprenden 12 familias; la gran familia *Polypodiaceae* está dividida en 15 subfamilias. Respecto a *Dryopteris*, Christensen acepta la idea de Bower al considerar a los « verdaderos » helechos Dryopteroides originados de *Cyatheaceae*.

simultáneamente pero en forma independiente, y con puntos de vista divergentes en los grupos superiores, la ubicación del género *Dryopteris* dentro del cuadro filogenético, constituye uno de los problemas arduos de la taxonomía de las Filicales.

El sistema de Holttum (1947, 1948) ¹ trazado sobre una compilación de la flora pteridológica de Malaya, se basa en detallados estudios morfológicos y anatómicos. Holttum, apoyando la idea de Christensen de que el



CUADRO II. — Esquema de la clasificación de los helechos, según Holttum (1945). Las Polypodiáceas comprenden 5 familias: *Adiantaceae*, *Polypodiaceae* (sens. str.), *Grammitidaceae*, *Thelypteridaceae* y la gran familia *Dennstaedtiaceae* que contiene 11 subfamilias.

género *Dryopteris* (sens. lat.) es polifilético ², considera a *Thelypteris* y *Dryopteris* (sens. str.), no sólo ya como meros géneros distintos, sino que coloca a ambos en dos familias distintas de las cinco en que él dividió las Polipodiáceas: el primero como género básico de la familia *Thelypterida-*

¹ HOLTUM, A revised classification of Leptosporangiate Ferns, en *J. Linn. Soc. London (Bot.)* 53: 123-158, 1947; *The classification of ferns*, en *Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc.* 24: 267-296, 1948.

² Este criterio concuerda con los estudios citológicos. (Véase Manton, *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*, Cambridge, 1950). Ver nota 3, pág. 6.

ceae, originado directamente de *Gleichenia*; el último como un derivado de *Dennstaedtia*, (Fam. *Dennstaedtiaceae* § *Dryopteridoideae*), apartándose en esto, en un todo, con una de las ideas centrales de la filogenia de Bower, según la cual los helechos *Dryopteroides* derivarían de ancestrales con soros superficiales y no marginales¹.

En el *Genera Filicum* de Copeland (1947)², obra sistemática en la que están recapitulados los géneros de los helechos del mundo y establecidas sus relaciones, el género *Dryopteris* está incluido en la familia *Aspidiaceae*, una de las ocho familias en que dividió las *Polypodiaceae*. Para Copeland, el phylum *Aspidiaceae*, en su base, está emparentado con *Cyatheaceae*. El género *Dryopteris*, tomado en su amplio sentido, comprende cuatro géneros principales: *Rumohra*, *Dryopteris*, *Ctenitis* y *Lastrea* y algunos géneros derivados, e incluye a otros tres grandes géneros que los considera vinculados con aquéllos: *Polystichum* relacionado con *Rumohra*, *Tectaria* como derivado de *Ctenitis*, y *Athyrium* como emparentado con *Lastrea*. En esto último, Copeland disiente con Holttum, para quien *Athyrium* derivaría juntamente con *Dryopteris* de *Dennstaedtia*.

El esquema propuesto por Ching (1940)³, comentado en las dos últimas clasificaciones nombradas, en el cual la gran familia *Polypodiaceae* está dividida en 33 familias, no me ha sido posible consultarlo.

En mi intención, al querer efectuar la revisión del género *Dryopteris* (sens. lat.) en la Argentina, frente al grupo complejo de los géneros discutidos en los modernos sistemas taxonómicos que de antiguo estaban incluidos bajo la denominación genérica de *Dryopteris*, es que he creído conveniente un estudio previo de los caracteres morfológicos y anatómicos tomando como base especies argentinas, que paso a considerar:

¹ Holttum agrupa a todas las Superficiales de Bower, con excepción de *Thelypteris* y géneros vecinos y los helechos *Dipteris-Polypodium*, con las Marginales en una gran familia: *Dennstaedtiaceae*, que la divide en once subfamilias. Holttum opina que todas ellas se han originado de un stock ancestral con soros marginales similar a *Dennstaedtia*, y da los argumentos por los que disiente con Bower, quien considera a los primitivos helechos *Dryopteroides* afines a *Cyatheaceae*. A *Thelypteris* y géneros relacionados los ubica en la familia *Thelypteridaceae*, sugiriendo que ellos están emparentados con *Gleicheniaceae* y *Cyatheaceae*, pero no así los «verdaderos» helechos *Dryopteroides*, que, como queda dicho, los hace derivar de *Dennstaedtia*. Ver Cuadro II.

² COPELAND, *Genera Filicum*, Waltham, 1947.

³ CHING, R. C. *Natural Classification of the family «Polypodiaceae»*, en *Sunyatsenia*, 5: 201-267, 1940 (No visto).

ANATOMÍA DE LOS PECÍOLOS

El estudio anatómico de los pecíolos ¹ revela dentro de *Dryopteris* (sens. lat.) dos estructuras vasculares distintas :

En los helechos Thelypteroides: *Thelypteris* y géneros emparentados, *Cyclosorus*, *Goniopteris*, etc., los pecíolos presentan en sección dos haces vasculares en la base unidos hacia arriba en un único haz en forma de U o de V (láms. I-II).

En los helechos Dryopteroides (incl. a los helechos Tectarioides) : *Dryopteris* (sens. str.), *Ctenitis*, *Tectaria*, los pecíolos presentan en sección varios haces vasculares a través de toda su longitud (láms. III-IV).

Por los caracteres señalados, *Thelypteris* presenta similitud de estructura con *Athyrium* ; *Dryopteris* (sens. str.) con *Polystichum*, *Polystichopsis* y *Rumohra* (véase láms. I-V).

CARACTERES MORFOLÓGICOS

El género *Dryopteris* en su antigua acepción fué caracterizado por la presencia de un indusio reniforme ² y esporos con perisporio ³.

Christensen al monografiar el género *Dryopteris* dió un análisis completo de la morfología de los helechos Dryopteroides mostrando sus diferencias con los Thelypteroides, y si bien no hizo en su monografía la división formal del género, dejó asentado cómo *Dryopteris* podía ser subdividido en base a caracteres morfológicos de venación, pero en particular de la pubescencia (pelos, escamas y glándulas), de manera que las principales divisiones hechas por Christensen corresponden a los géneros hoy establecidos y que fueran incluidos bajo el antiguo epíteto genérico.

¹ Prefiero emplear el término « pecíolo » de la fronda en lugar de « estípite », como es comúnmente usado por los pteridólogos, por entender que este nombre podría aplicarse al verdadero tallo de los helechos arborescentes, tal como en *Alsophila*.

² La similitud del indusio en géneros de parentesco alejado, es considerado en las clasificaciones modernas como un fenómeno de convergencia y no de común origen de los géneros.

³ El perisporio representa restos de las células del tapete que no han sido absorbidos por los esporos y que permanecen envolviendo a la pared exterior del espora. Su presencia es un carácter de los helechos evolucionados (Bowen, *The Ferns*, vol. I : 259), y es interpretado actualmente como originado en forma independiente dentro de los helechos Thelypteroides y Dryopteroides (Holtum).

Los helechos Thelypteroides se diferencian de los Dryopteroides, aparte de la estructura estelar ya señalada, por la pubescencia de las frondas formada sólo por pelos, muy rara vez por páleas espaciadas (pelos de diferentes tipos, la mayoría 1-celulares, simples o ramificados, pero nunca articulados); por las escamas del rizoma (páleas) por regla pubescentes, raramente glabras; por su venación ¹, con venas libres, conniventes, goniopteroides o meniscioides; por los esporangios a menudo setosos; por la estructura de los esporos ² con perisporio alado con ala ancha, continua, pero con tendencia a partirse, reduciéndose a espinas, por la forma de la fronda, y aparte de esto, además, por caracteres citológicos ³.

Thelypteris se caracteriza por sus *venas libres*, simples, raramente furcadas, *las basales corriendo al margen sobre el seno*. Pelos de la lámina *simples, 1-celulares* (por excepción de 2-4 células). Soros pequeños; esporangios laxos. Indusio pequeño, piloso, deciduo, por excepción persistente. Escamas del rizoma (páleas) por regla pubescentes. Lámina bipinnada con base atenuada, *pubescente por pelos, con glándulas* en su cara inferior y a veces *aeróforos* en la base de las pinnas ⁴ (Fig. 1).

¹ Si bien, ambos helechos Thelypteroides y Dryopteroides presentan en común la arquitectura de la fronda con venación catadrómica en las pinnas, carácter por el cual se apartan los helechos Polystichoides (*Polystichum, Polystichopsis*), con venación anadrómica (ver fig. 5 y aclaración respectiva).

² Al respecto véase: HOLTUM (*J. Linn. Soc. London, Bot.* 53: 131 (1947)); CRANE, *Spore Studies in Dryopteris species I.*, *Amer. Fern. Journ.* 43: 159-169, 1953; CRANE, *Recording and drawing of the diagnostic characters of fern spores, specifically those of the controversial genus Dryopteris*, *Amer. Phil. Soc. Year-book* 1953: 153-156, 1954; REED, *Comparative morphology of spores in ferns and its relation-ship to taxonomy* (Unpublished Thesis, Harvard Univ., 1942). No visto; REED, *Morphology of fern spores and its relation to taxonomy*, *Amer. J. Bot.* 37: 673-674, 1950; ABIATTI, *Notas sobre esporos en Pteridófitas*, I, a publicarse en *Notas del Museo de La Plata*.

³ Las diferencias morfológicas, ya señaladas, están apoyadas por estudios citológicos recientes (Manton, *loc. cit.* Nota 2, pág. 3). Citológicamente ha sido reconocida una polifilesis dentro del género *Dryopteris*. De acuerdo a Manton, se puede establecer dentro de *Dryopteris*, al menos cuatro géneros distintos, de los cuales, en particular, *Dryopteris* (sens. str.) y *Thelypteris*, al parecer, habrían tenido orígenes diferentes y debida la actual semejanza a una evolución paralela. Señala la autora, que es frecuente en *Dryopteris*, la poliploidía y la hibridación, pudiendo tener tales fenómenos una gran importancia en el concepto taxonómico del género.

⁴ Christensen indica para el género la « frecuente presencia de aeróforos en la base de las pinnas »; no obstante, no siempre es fácil su observación. Un comentario e iconografía sobre estos « aeróforos » o « pneumatóforos » en helechos es dado por Bower (*Studies in the Phylogeny of the Filicales*, I, *Ann. Bot.*, 24: 427-428 (nota al pie), 1910). Según este autor son estructuras en relación a un tejido esponjoso subyacente. Son manifiestos, en particular, en la hoja joven en su condición circinada, cuando aún está cubierta de

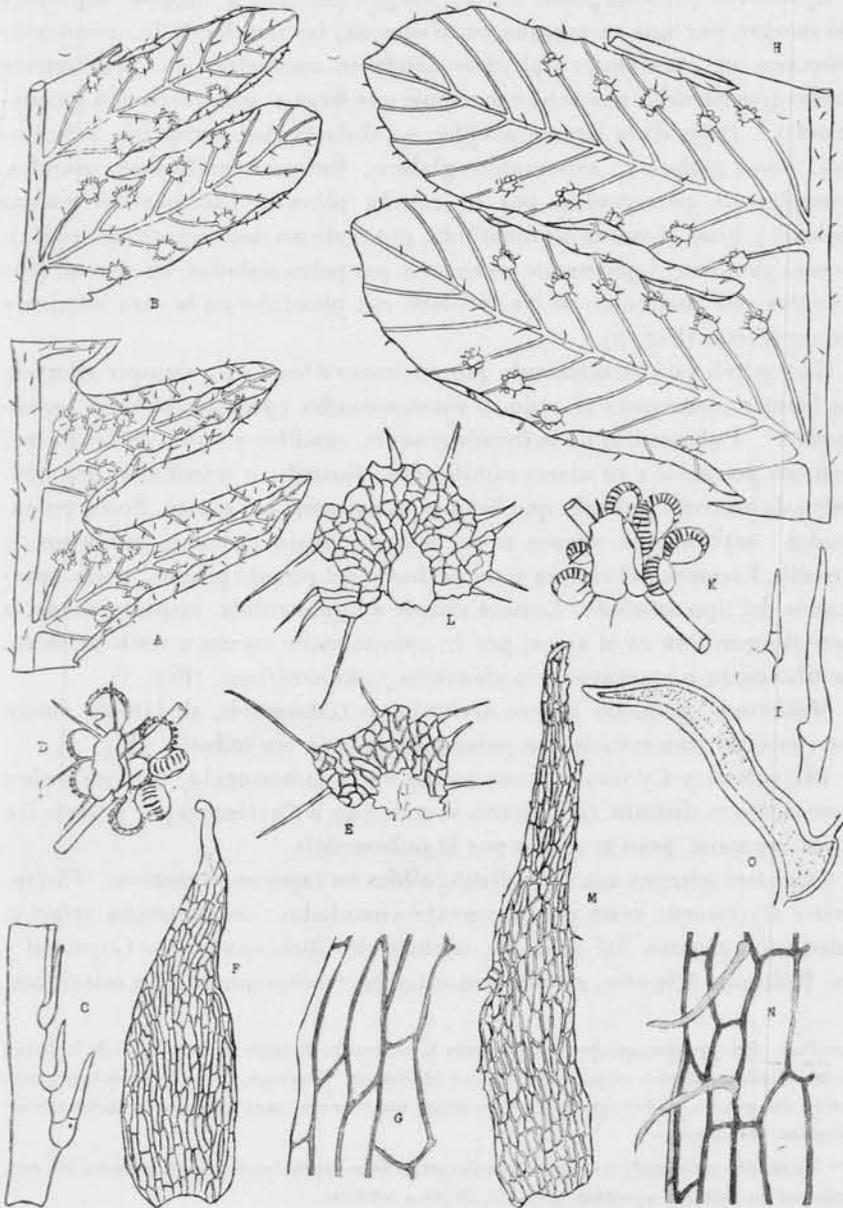


Fig. 1. — A-G. *Thelypteris rivularioides*: A y B, segmentos (o pinulas) 2° y 3°; 9° y 10° a partir de la base de la pinna, respectivamente ($\times 7$); C, pelos del borde del segmento ($\times 95$); D, soro ($\times 30$); E, indusio extendido ($\times 45$); F, escama del rizoma ($\times 20$); G, células de la escama en detalle ($\times 135$). Delta del Paraná, Burkart 5969 (SI). H-O. *Thelypteris argentina*: H, segmentos 3° y 4° de la pinna a partir de su base ($\times 7$); I, pelos del segmento ($\times 95$); K, soro ($\times 30$); L, indusio extendido ($\times 45$); M, escama del rizoma ($\times 23$); N, células de la escama en detalle ($\times 135$); O, pelo de la escama ($\times 350$). Delta del Paraná, A. L. Cabrera 1957 (LP).

Cyclosorus presenta *venas libres*, simples, lo más a menudo separadas del margen por una membrana cartilaginosa, las *basales* de los segmentos próximos ya *conniventes*¹ al seno donde se encuentran, o, previamente unidas por pares en una vena excurrente que llega al seno (venación *goniopteroides*)². *Pelos* de la lámina *simples*, 1-celulares (por excepción 2-3 células). Soros globosos; esporangios glabros. Indusios reniformes, grandes, generalmente persistentes, por lo común pilosos. Escamas del rizoma (páleas) pilosas. Lámina bipinnatifida, por regla no decreciente (deltoidea), a veces gemífera, ligeramente *pubescente* por pelos aislados, en general persistentes, en particular en las costillas, *con glándulas* en la cara inferior y *sin aeróforos*. (Fig. 2).

Goniopteris está caracterizado por sus *venas libres*, casi siempre simples, las *basales conniventes* al seno, o anastomosadas (*goniopteroides* o *meniscioides*)³. Pubescencia de la fronda (raquis, costillas y tejido de la lámina) formada por *pelos* 1-celulares ramificados: *furcados* o *estrellados*, que consisten de un corto pedicelo que lleva en su extremo 2-6 ramas. Soros redondeados; esporangios setosos o sin setas. Indusio circular, reniforme, o ausente. Escamas del rizoma y región basal del peciolo pilosas; pelos ramificados del tipo señalado. Lámina simple a bipinnatifida, imparipinnada, a menudo gemífera en el ápice, por lo común verde-oscura o verde grisácea, membranácea o papirácea, *sin glándulas* y *sin aeróforos*. (Fig. 2).

Meniscium, pequeño género derivado de *Goniopteris*, de lámina entera con venación meniscioide, sin pelos estrellados y sin indusio. (Fig. 2).

Thelypteris y *Cyclosorus* concuerdan en la pubescencia, pero en ambos la venación es distinta. *Goniopteris* se relaciona a *Cyclosorus* por la venación y por los soros, pero se aparta por la pubescencia.

Estos tres géneros son bien distinguibles en especies argentinas. *Thelypteris* y *Cyclosorus* están estrechamente vinculados; esta estrecha relación entre estos géneros fué señalada además de Christensen, por Copeland y por Holtum. Más aún, este último autor hace notar que existen relaciones,

mucilago. Admite que son provisiones para la aereación durante el desarrollo de la hoja; en las frondas maduras están más o menos atrofiados. Y agrega, que su inconstancia aún dentro del género, indica que son crecimientos oportunistas más bien que caracteres morfológicos permanentes.

¹ Venación connivente: venas separadas en la base, aproximadas hasta ponerse en contacto por su extremo superior, pero sin llegar a soldarse.

² Venación goniopteroides: venas pinnadas, las basales de los segmentos próximos anastomosadas por pares en una única vena excurrente.

³ Venación meniscioide: como la goniopteroides, pero con dos o más venillas unidas por pares.

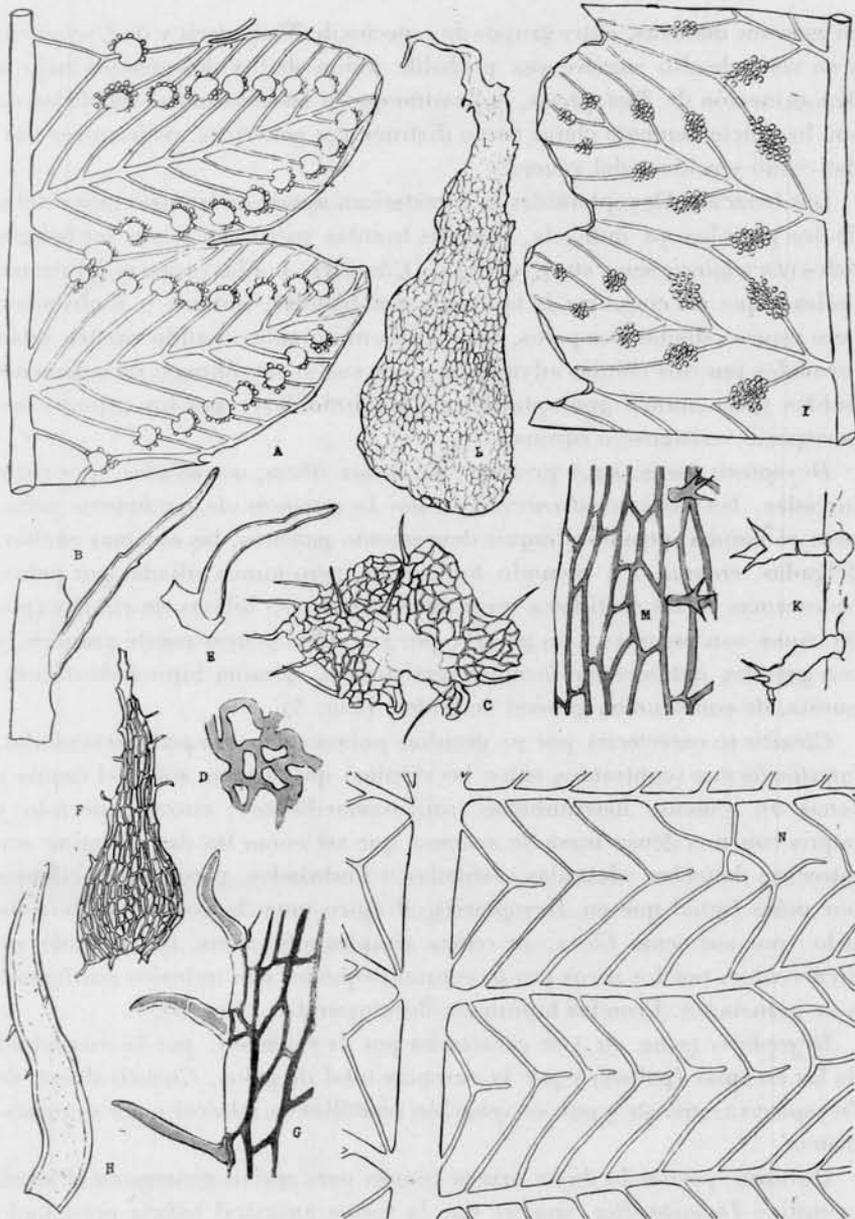


Fig. 2. — A-H. *Cyclosorus gongyloides*: A. segmentos 5° y 6°, a partir de la base de la pinna ($\times 5 \frac{1}{2}$); B. pelo del segmento ($\times 165$); C. indusio extendido ($\times 60$); D y E. células y pelo del indusio, en detalle ($\times 165$); F. escama del rizoma ($\times 20$); G. células y pelos de la escama, en detalle ($\times 135$); H. pelo de la escama visto con mayor aumento ($\times 350$). Delta del Paraná, A. L. Cabrera 1522 (LP). I-M. *Goniopteris riograndensis*: I. segmentos 5° y 6° de la pinna ($\times 5 \frac{1}{2}$); K. pelos de la pinna ($\times 165$); L. escama del rizoma ($\times 20$); M. células y pelos de la escama, en detalle ($\times 135$). Punta Lara, Abbiatti (LP). N. *Meniscium serratum*. sección de una pinna mostrando la venación ($\times 5 \frac{1}{2}$). Salta, Rodríguez 1035 (LP).

en especies malayas, entre grupos de especies de *Thelypteris* y de *Cyclosorus* y en vista de ello sugiere una probable unión de los dos géneros bajo la denominación de *Thelypteris*, indicando que si las diferencias señaladas no son lo suficientemente claras como distinciones genéricas, podrían ser usadas como secciones del género.

Los helechos Dryopteroides se caracterizan aparte de la estructura estelar de los peciolo ya indicada, por sus frondas paleáceas y sin verdaderos pelos (*Dryopteris* sens. str.), o pilosas (*Ctenitis*); por las escamas del rizoma (páleas) que así como las de la fronda son blandas, enteras o fimbriadas, pero nunca ciliadas por pelos, los dientes marginales cuando existen están formados por dos células adyacentes; por sus venas libres o variadamente unidas (pero nunca goniopteroides o meniscioides); por los esporos con perisporio verrugoso o equinado.

Dryopteris (sens. str.) presenta sus venas libres, acanaladas, por regla furcadas, las medianas decurrentes; por la ausencia de verdaderos pelos, pero el rizoma, peciolo y raquis densamente paleáceo, las escamas anchas, delgadas, enteras o a menudo fimbriadas, pero nunca ciliadas por pelos, las escamas de las costillas a veces estrechas de 2-3 hileras de células (por tal causa son escamas y no pelos); por sus soros generalmente grandes, y con grandes indusios reniformes, persistentes. Lámina bipinnada-decompuesta, de contorno en general deltoideo. (Fig. 3).

Ctenitis se caracteriza por su peculiar pubescencia con pelos articulados, intestiniiformes (contraídos entre las células) que forman sobre el raquis y venas un tomento herrumbroso (rojizo-amarillento); rizoma, peciolo y raquis con una densa masa de escamas que así como las de la lámina son estrechas delgadas, clatradas, dentadas o fimbriadas, pero nunca ciliadas por pelos (igual que en *Dryopteris*), el ápice muy largo semejante a un pelo; por sus venas libres, en relieve simples o furcadas, las medianas no decurrentes; por los soros por lo común pequeños con indusios reniformes o ex-indusiados. Frondas bipinnado-decompuestas. (Fig. 3).

Dryopteris (sens. str.) se caracteriza por la venación, por la estructura de las escamas (páleas) y por la ausencia total de pelos. *Ctenitis* difiere de *Dryopteris* (sens. str.) por su venación (costillas en relieve) y por su pubescencia.

Holtum, partiendo de un origen común para ambos géneros en el stock primitivo *Dennstaedtia*, sugiere que la forma ancestral habría presentado costillas acanaladas pilosas (como sucede hoy en algunas especies de *Dennstaedtia*); *Dryopteris* habría evolucionado reteniendo las costillas acanaladas y perdiendo la pilosidad; *Ctenitis* perdiendo la acanaladura pero reteniendo los pelos.

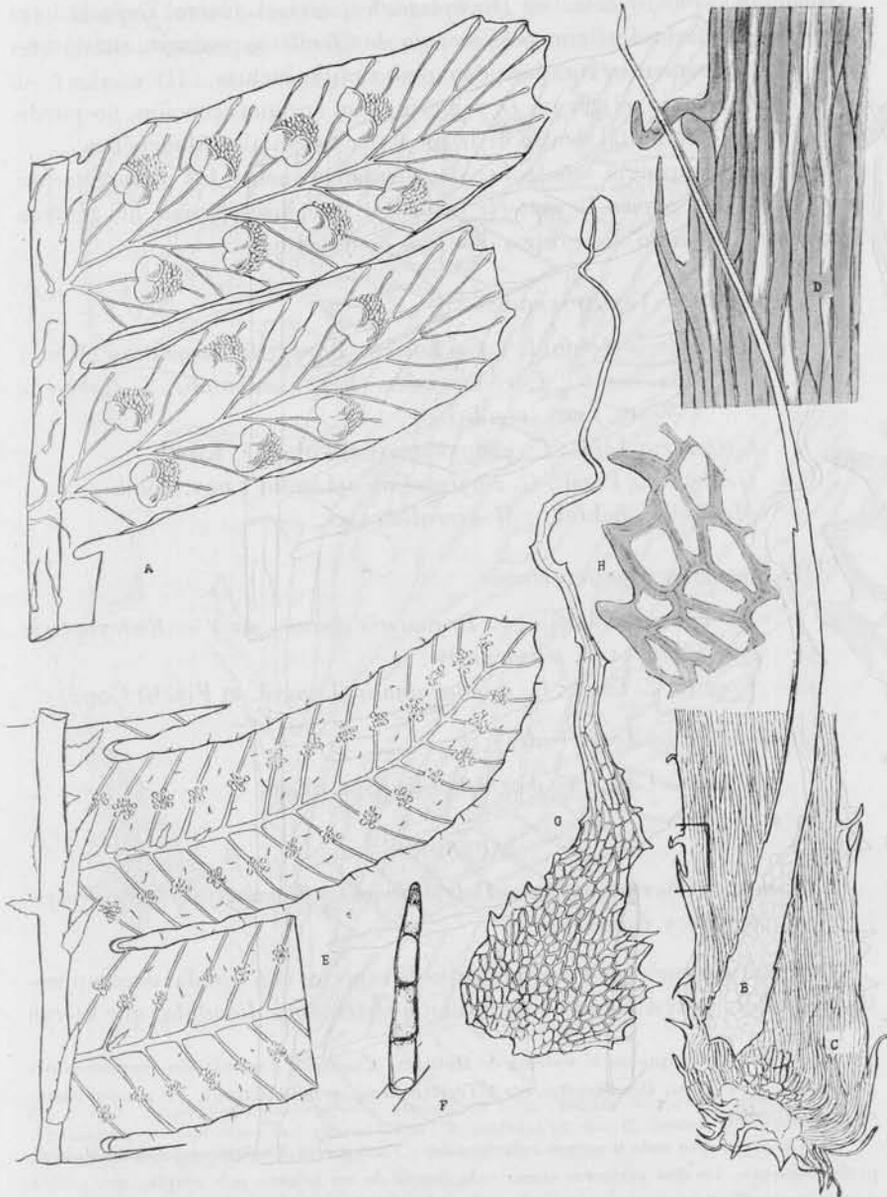


Fig. 3. — A-D, *Dryopteris paleacea*: A, pinnulas ($\times 6$); B, escama de la fronda ($\times 12$); C, región basal de la escama en detalle ($\times 45$); D, células con mayor aumento ($\times 135$): Tucumán, Sparre 5720 (LIL). E-H, *Ctenitis submarginatis*: E, pinnulas ($\times 6$); F, pelo de la fronda ($\times 70$); G, escama de la fronda ($\times 45$); H, células del borde de la escama, en detalle ($\times 135$). Misiones, Scala 296 (LP).

Relacionado a los helechos Dryopteroides, está el género *Tectaria*¹ (y derivados Tectarioides) con pubescencia de *Ctenitis* y venación anastomosada o irregularmente reticulada con o sin venilla incluida.

En consecuencia, el género *Dryopteris* en su antigua acepción, no puede ser mantenido como tal dentro de la moderna sistemática filogenética.

Según los conceptos señalados, y teniendo en cuenta los representantes argentinos, del género *Dryopteris* (sens. lat.) se disgregarían los géneros siguientes formando dos grupos distintos bien definidos:

I. HELECHOS THELYPTEROIDES²

Thelypteris Schmid.³ (= *Lastrea* Bory): *T. argentina* (Hier.) nov. comb., *T. rivularioides* (Fée) nov. comb., *T. Cabreracae* (Weath.) nov. comb., etc.

Cyclosorus Link: *C. gongylodes* (Schkuhr) O. Ktze.

Goniopteris Presl: *G. riograndensis* (Lindm.) nov. comb.

Meniscium Schreb.: *M. serratum* Cav.

II. HELECHOS DRYOPTEROIDES

Dryopteris Adans. (= *Dryopteris* (sens. str.) = *Eudryopteris* auct.): *D. paleacea* Sw.

Ctenitis C. Chr.: *C. submarginalis* (Langsd. et Fisch) Cop.

(incl. *Helechos Tectarioides*):

Tectaria Cav.: *T. martinicensis* (Spr.) Cop.

APENDICE

HELECHOS POLYSTICHOIDES: *Polystichopsis* y *Parapolystichum*. *Polystichum* y *Rumohra*.

Queda ahora por considerar el grupo de especies con frondas decompuestas, de hábito polystichoide y de posición sistemática *discutida*, que fueran

¹ Hay que señalar que en el sistema de Holttum, *Ctenitis* y *Tectaria* son representantes genéricos de la Fam. *Dennstaedtiaceae* § *Tectarioideae*, siendo *Ctenitis* el género básico de la subfamilia.

² Con tres géneros más o menos relacionados: *Thelypteris*, *Cyclosorus* y *Goniopteris*, o, probablemente, los dos primeros como subgéneros de un género más amplio que podría denominarse *Thelypteris*.

³ SCHMIDEL, *Icon. Pl.*, ed. Keller (1762): 45, Pl. 11 (obra no vista). Según Copeland (*Gen. Fil.*: 135, 1947), *Thelypteris* es un nombre invalidado. Hasta tanto quede resuelto este punto de la nomenclatura, será considerado en este trabajo el nombre genérico de *Thelypteris*.

incluidas por los autores ya en *Polystichum*, ya en *Dryopteris* (*Eudryopteris*). Están tratadas por Christensen en su Monografía sobre los *Dryopteris* de América (II: 102, 1919), como subgéneros *Parapolystichum* Keys.



Fig. 4. — A, *Polystichum monteridensis*, pinnula ($\times 7 \frac{1}{2}$). Tandil, Krapovikas 2997 (LP). B-C, *Polystichopsis amplissima* var. *phaeochlamys*: B, pinnulas ($\times 6$); C, escama del raquis ($\times 40$). Paraguay, Balansa 2905 (CORD).

emend. C. Chr. y *Polystichopsis* J. Sm. emend. C. Chr. del género *Dryopteris*, con el argumento de que *Polystichopsis* podría ser considerado un género natural entre *Dryopteris* y *Polystichum*. Expresa más adelante este autor, que, «si la bien conocida especie *Polystichum adiantiforme*

podría ser referida a él, y si se probara que ella forma con *Polystichopsis* un género natural, éste podría llevar el nombre de *Rumohra* Raddi ».

Ching (1934)¹, apoyando la sugestión de Christensen, rehabilita el nombre *Rumohra* tipificado en *R. adiantiformis*, señalando que el nombre *Polystichopsis* fué creado por J. Smith para las especies de *Lastrea* con hojas decompuestas, las cuales son filéticamente diferentes de estas especies, y por lo tanto no corresponden al género. Ching reagrupa bajo el género *Rumohra* los *Polystichum* con hojas decompuestas y los *Eudryopteris* con hojas decompuestas, que lo considera intermedio entre ambos géneros; para este autor, las especies incluidas bajo el nombre *Rumohra* representan un grupo sintético que alcanzó el presente estado a lo largo de dos líneas evolucionarias diferentes, a saber, *Eudryopteris* y *Polystichum*.

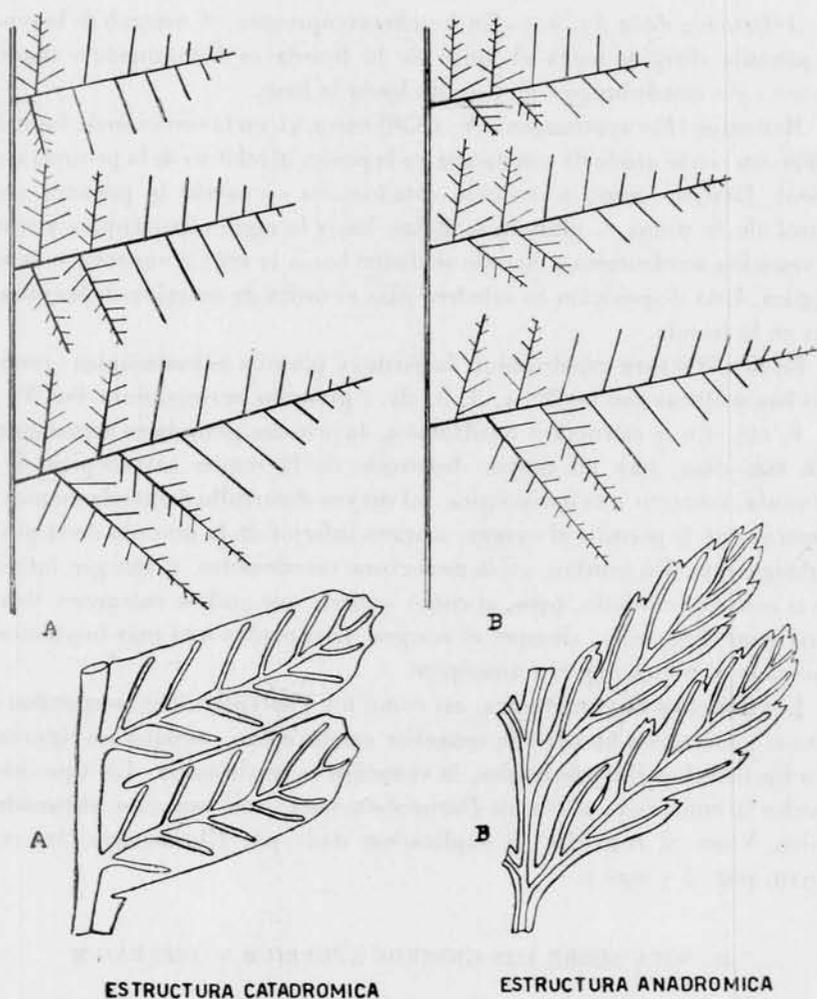
En el esquema de las Filicíneas de Christensen (1938), los géneros en cuestión están tratados de la siguiente manera: « *Dryopteris* Adans. (sens. propr. = *Eudryopteris* auctt.)... Este género marcha gradualmente hacia *Polystichum*. Uno de los grupos intermedios es *Polystichopsis* (*Rumohra* Ching part) con hojas decompuestas, anadrómicas (polystichoide), algunas especies con indusio reniforme, otras con indusio peltado ». *Polystichum* Roth: Escencialmente similar a *Dryopteris* pero con indusio orbicular, peltado, las hojas comúnmente coriáceas y a menudo vivíparas con pinnas y pínulas anadrómicas, distintamente de lados desiguales y dientes marginales aristados ». Y más adelante...: « *Parapolystichum* Keys. de posición más dudosa ».

Copeland (1947), acepta el género *Rumohra* restablecido por Ching que lo identifica con *Polystichopsis*, pero disiente con Ching en cuanto al origen bifilético que le asigna al género. Dice Copeland « un género así derivado no sería un género de ninguna manera ». A *Parapolystichum* lo identifica con *Ctenitis*.

Holtum (1947, 1948), respeta a los géneros *Polystichopsis* y *Rumohra* pero como filéticamente diferentes. Al primero lo sitúa juntamente con *Dryopteris* y *Polystichum* (Fam. *Dennstaedtiaceae* § *Dryopteridoideae*), señalando que se trata de un grupo dificultoso para su ubicación. En cuanto a *Rumohra* (sens. str.) confinado a *R. adiantiformis* (no como propuesto por Ching, 1934), lo considera vegetativamente vecino a *Davallia* (Fam. *Dennstaedtiaceae* § *Davallioideae*), por su rizoma rastrero dorsiventral y por las frondas, de la que difiere por su indusio peltado. Holtum opina que *Rumohra* es un derivado directo de *Davallia* en una línea de evolución para-

¹ CURG, *A revision of the compound leaved Polysticha and other related species...*, en *Sinensia*, 5: 23-91 (pls. 1-18), 1934.

lela a la de *Polystichum*; ambos géneros se asemejan en los Soros y textura de la fronda, pero *Rumohra* se aparta, en particular, por su rizoma dorsiventral rastrero y por las costillas en relieve, no acanaladas como en *Polystichum*.



ESTRUCTURA CATADROMICA

ESTRUCTURA ANADROMICA

Fig. 5. — Estructura *catadrómica* y *anadrómica* en hojas de helechos. Esta diferencia se hace evidente en hojas divididas al menos dos veces. A, diagrama de una fronda de *Dryopteris* (sens. str.), mostrando la sucesión *catadrómica* de las pinnulas. B, diagrama de una fronda de *Polystichum* o *Polystichopsis*, con las pinnulas en disposición *anadrómica*. A' y B', diagrama de pinnulas de *Dryopteris* (sens. str.) y de *Polystichopsis*, mostrando la venación *catadrómica* y *anadrómica*, respectivamente. Ver aclaración respectiva, pág. 16.

En su estructura anatómica estelar, los géneros aquí tratados revelan un tipo de estructura altamente desintegrado en varios haces vasculares que se mantienen a lo largo del peciolo, como sucede en *Dryopteris* (*Eudryopteris*) (Lám. III-IV).

Aclaración de la fig. 5.— En frondas compuestas, el margen de la pinna o pinnula dirigido hacia el ápice de la fronda es denominado « anadrómico » y « catadrómico » el dirigido hacia la base.

Mettenius (*Farnngattungen*, IV, 1858) encontró en la venación de los helechos, un cierto grado de constancia en la posición relativa de la primera vena basal. Designó como « venación catadrómica » cuando la primera vena basal de la pinna o pinnula se dirige hacia la región basiscópica y como « venación anadrómica » cuando se dirige hacia la región superior o acrosópica. Esta disposición es valedera para el orden de sucesión de las pinnulas en la fronda.

En la estructura catadrómica, la primera pinnula es basiscópica ; pinnulas basiscópicas son las N^{os} 1, 3, 5, etc. ; pinnulas acrosópicas las N^{os} 2, 4, 6, etc. En la estructura anadrómica, la primera pinnula es acrosópica. En este caso, hay un mayor desarrollo de la región acrosópica de la pinnula, respecto a la basiscópica ; el mayor desarrollo demanda un mayor espacio que le permite el exiguo margen inferior de la pinnula de la pinna subsiguiente. En cambio, en la estructura catadrómica, el margen inferior es el más desarrollado, pero, si como ocurre, que ambos márgenes tienen casi igual desarrollo, siempre el margen basiscópico está más fuertemente aplicado al raquis que el acrosópico.

Los helechos *Dryopteroides*, así como los *Thelypteroides*, responden en líneas generales a un plan de venación catadrómico, aunque no riguroso. En los helechos *Polystichoides*, la venación es anadrómica. Un tipo intermedio lo constituye el género *Parapolystichum*, con venación subanadrómica. Véase al respecto, la explicación dada por Christensen (*loc. cit.*, 1919, pág. 5 y sigs.).

II. NOTA SOBRE LOS GENEROS *ATHYRIUM* Y *ASPLENIUM*

Athyrium y *Asplenium* han estado de antiguo asociados por la forma similar de los soros. En las clasificaciones modernas, aparte de su interpretación como géneros distintos, su ubicación dentro del cuadro filogenético es discordante.

Bower incluye a los géneros *Athyrium* y *Asplenium* dentro de los helechos *Asplenioides*. Christensen los distingue claramente, no obstante rete-

nerlos en una sola subfamilia. En las clasificaciones de Copeland y de Holttum, ambos géneros están separados en familias distintas. Holttum considera a *Asplenium* relacionado con *Davallia*; *Athyrium* con *Dryopteris*. Copeland ubica a *Athyrium* dentro de la familia *Aspidiaceae* encontrando una relación con *Thelypteris* (*Lastrea* para Copeland). Esta última interpretación concuerda con la de Ching (ex Holttum).

Asplenium y *Athyrium* se apartan por la estructura estelar de los pecíolos; en *Athyrium* dos haces entran en su base y se unen arriba en un haz en forma de U o de V. Yo creo ver en esto una similitud de estructura con la observada en *Thelypteris* (véase láms. I-II y V). En *Asplenium* dos haces vasculares entran en la base del pecíolo uniéndose hacia arriba en un haz en forma de X (lám. VI).

Aparte de la estructura anatómica estelar, *Asplenium* y *Athyrium* se separan por otros caracteres:

Las escamas del rizoma (pálcas) en *Athyrium* son delgadas; en *Asplenium* son clatradas, de paredes engrosadas.

Los soros en *Asplenium* son siempre lineares (a veces diplazioides dentro de la misma pinna); en *Athyrium* son lineares, a veces en forma de J observable en particular en la región basal de la pinna. Respecto a la forma del indusio, es posible observar en *Athyrium*, que, mientras en la región distal de la fronda se mantiene el tipo asplenióide, es de tipo dryopteróide (arriñonado) o con tendencia a ello, en la región basal. En cuanto al origen del indusio, Holttum tomando como base los estudios de Bower, sostiene que la forma linear del indusio es un carácter primitivo en *Asplenium* y derivado en *Athyrium*; en este último género partiendo de un indusio dryopteróide o en forma de J se llega a un indusio linear por aborto de una de sus ramas¹. Respecto al suministro vascular del soro, en *Asplenium* los esporangios están insertados directamente en las venas, en *Athyrium* nacen en un receptáculo elevado provisto de un cordón vascular ramificado fuera de la vena (Bower, Holttum).

En cuanto al habitat, las especies de *Athyrium* son terrestres, por lo común frondosas; en *Asplenium* domina el carácter epifítico.

Lo expresado admite una separación de *Athyrium* y *Asplenium* como géneros de parentesco distante². Y, no obstante, mi limitado estudio dentro

¹ Sobre la forma similar del indusio en géneros que se consideran de parentesco alejado, ya fué expuesto en nota 2 (pág. 5). El indusio es una formación epidérmica sujeta a variación. La moderna taxonomía interpreta que la misma forma soral se ha desarrollado en diferentes líneas de evolución y que géneros que presentan diferencias sorales pueden estar estrechamente relacionados.

² Comprobado citológicamente (MANTON, loc. cit.: 94).

del género *Athyrium* — hablo en particular de *Athyrium decurtatum*, única especie argentina del género —, creo deducir una vinculación de esta especie con las especies argentinas de *Thelypteris*, en cuanto a su estructura anatómica estelar, caracteres morfológicos y habitat de la planta. Según mi entender, *Thelypteris* y *Athyrium* (refiriéndome a *A. decurtatum*), se tratarían de dos géneros relacionados.

PRINCIPAL BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

- BOWER, F. O. 1923. *The Ferns*, vol. 1. Cambridge Univ. Press.
— 1926. *The Ferns*, vol. 2. Cambridge Univ. Press.
— 1928. *The Ferns*, vol. 3. Cambridge Univ. Press.
- COPELAND, E. B. 1929. *The oriental genera of Polypodiaceae*, en *Univ. Calif. Publ. Bot.* **16**: 45-128. Berkeley.
— 1947. *Genera Filicum*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co.
- CHING, R. C. 1934. *A revision of the compound leaved Polysticha and other related species in the continental Asia including Japan and Formosa*, en *Sinensia* **5**: 23-91 (pls. 1/18). Nanking.
- CHRISTENSEN, C. 1906. *Index Filicum*. Hafniae: Hagerup.
— 1913. *Index Filicum*. Suppl. 1906-1912. Hafniae: Hagerup.
— 1917. *Index Filicum*. Suppl. 1913-1916. Hafniae: Hagerup.
— 1934. *Index Filicum*. Suppl. 1917-1933. Hafniae: Hagerup.
— 1907. *Revision of the American species of « Dryopteris » of the group of « D. opposita »*, en *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, 7. Raekke, Naturvidensk. og Math. Afd. IV, **4**: 247-336. Kobenhavn.
— 1912. *A monograph of the genus « Dryopteris »*, Part I, *The tropical American pinnatifid-bipinnatifid species*, en *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, 7. Raekke, Naturvidensk. og Math. Afd. X, **2**: 55-282, Kobenhavn, 1913.
— 1919. *A monograph of the genus « Dryopteris »*, Part II, *The tropical American bipinnate-decompound species*, en *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, Naturvidensk. og Math. Afd. 8. Raekke, VI, **1**: 1-132, Kobenhavn, 1920.
— 1938. *Filicinae*, Chap. XX in Verdoorn, *Manual of Pteridology*. The Hague: M. Nijhoff.
- DIELS, L. 1902. *Polypodiaceae*, en Engler u. Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, I (4). Leipzig.
- FERNALD, M. L. and C. A. WEATHERBY. 1929. *Schmidel's Publication of Thelypteris*, en *Contr. Gray Herb.* Harvard Univ. n° 83, pp. 21-26. Cambridge.
- GOEBEL, K. 1900, 1905. *Organography of plants*. Part I: General Organography. (1900); Part II: Special Organography (1905). Oxford. (Trad.).
— 1928, 1930. *Organographie der Pflanzen*. 3 Aufl. Theil I: Allgemeine Organographie (1928); Theil II: Bryophyten u. Pteridophyta (1930). Jena.
- HOLTUM, R. E. 1947. *A revised classification of Leptosporangiate Ferns*, en *J. Linn. Soc. London (Bot.)* **53**: 123-158. London.
— 1948. *The classification of ferns*, en *Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc.* **24**: 267-296. Cambridge Univ. Press, 1949.
- MANTON, I. 1950. *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*, Cambridge Univ. Press.
- METTENIUS, G. 1938. *FarnGattungen*, IV. *Phegopteris und Asplenium*. Frankfurt.