

REVISION DE LAS ESPECIES ARGENTINAS
DEL GRUPO «POLYPODIUM SQUAMATUM» L.«POLYPODIACEAE» (S. STR.)¹

POR ELIAS R. DE LA SOTA *

ABSTRACT

In the present paper, the author makes a morpho-anatomic and systematic revision of *Polypodium squamatum* and its allies. This group, as considered here, contains 22 american species, whit range from Mexico and the Bahamas Islands to Bolivia, Southern Brazil and Northeastern Argentina, mainly in the tropical montane forests. These epiphytic or epipetric species are characterized by pinnatifid lepidote blades, goniophlebid venation, polypodioid sori and peculiar specialized hydathodes, placed on the basis of the acroscopic margin of the pinna. In the first part, the author analyzes the morphology and the anatomy of the sporophyte, putting especial emphasis on the following aspects: distribution and structure of the mechanical tissue of stipe, rachis and blade (and its relations with reviscent phenomena), scales (ontogeny, morphology, variability and its taxonomic significance), venation patterns and soral supplies. Also, the development and morphology of the gametophyte are studied. Details on geographic distribution and ecology for each taxa are given. Some evidences (elaborated venation in few elements, specialized hydathodes) suggest the affinities of this group with pinnatifid species of *Pleopeltis* and in that case, the segregation between both genera becomes confused. In the taxonomic chapter, three new species are described: *Polypodium apogolepis* (Bolivia: Yungas), *Polypodium bolivari* (Venezuela: Bolivar State) and *Polypodium mickelii* (Mexico: Oaxaca State); the following combination is proposed: *Polypodium insularum* (*Polypodium bombycinum* Maxon var. *insularum* Morton). Outline drawings and areal maps are given for each taxa.

¹ Trabajo realizado en el Departamento de Botánica de la Universidad de Michigan, Ann Arbor, Michigan, U. S. A., durante los años 1963-4, con ayuda de una beca otorgada por la fundación «John Simon Guggenheim».

² Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina.

I. INTRODUCCION

En la presente revisión se sigue el criterio sustentado por otros autores (Maxon, Weatherby) en lo que se refiere al concepto de "grupo de especies", sin darle una jerarquía taxonómica determinada. Por "grupo" se entiende un conjunto de especies íntimamente relacionadas entre sí, definible por sus caracteres morfoanatómicos. Tal vez el término inglés "complex" sea más apropiado para designar grupos reducidos de especies, con probadas vinculaciones genéticas (series poliploides, poblaciones de híbridos).

En 1916, Maxon monografía por primera vez *Polypodium squamatum* L. y especies afines, caracterizando el grupo por la presencia de indumento escamoso y la venación goniofleboide; incluye un total de 17 especies, 5 de las cuales describe como nuevas.

Años más tarde, Weatherby (1947) hace la revisión para Brasil de *Polypodium lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) Kze. y especies vinculadas (4 en total), precisando límites más naturales para el grupo y mencionando como característico, además de su indumento y venación, la presencia de "aurículas" y aeroforos" en el margen distal de las pinnas, en las proximidades del raquis.

En el presente trabajo se describen 22 especies, 3 de las cuales son nuevas. Del grupo originariamente delimitado por Maxon, 4 especies son excluidas: *P. polypodioides* (L.) Watt., *P. thysanolepis* A. Br., *P. argentinum* Maxon y *P. leucosporum* Klotzsch. Además de las nuevas, otras especies recientemente descritas son incorporadas: *P. monoides* Weath., *P. minarum* Weath., *P. trinidadense* Brade, *P. insularum* (Morton) nov. comb. y *P. bradei* de la Sota. El criterio sustentado por Weatherby (l. c.), extensivo a un número mayor de especies, se usa aquí para caracterizar y delimitar el grupo de *Polypodium squamatum*.

Ya por costumbre, cada grupo se designa con el nombre de la especie nomenclaturalmente más antigua, en este caso la descrita por Linné en 1753.

La venación y el indumento no son caracteres suficientes para justificar categorías subordinadas al género *Polypodium*. Tipos similares de venación e indumento pueden manifestarse independientemente en diferentes grupos de especies, sin que ello signifique una estrecha relación de parentesco. Sólo un conjunto más completo y racional de caracteres permitirá establecer entidades naturales dentro del género.

Tal vez estos grupos de especies correspondan a secciones o series, pero hasta tanto no se aclare su sistemática confusa, prefiero mantener las especies ubicadas en conjuntos mas o menos lógicos y factible de definir, sin darles categorías subgenéricas determinadas. Además, el género *Polypodium*, aún después de las últimas segregaciones propuestas, dista mucho de ser una entidad natural.

Es curioso hacer notar que frecuentemente, ya sea en parte o en su totalidad, lo que ahora se considera en *Polypodium*, grupo o complejo, fue todo aquello que se nucleó en torno a especies antiguamente descritas, dándoles un sentido demasiado amplio. Así, por ejemplo en nuestro caso, muchas de las especies últimamente descritas, no se basan sobre colecciones recientes, sino sobre especímenes determinados rutinariamente como *P. squamatum* o *P. lepidopteris*.

La definición, límites y afinidades de este grupo, serán dados al final de la parte general, como síntesis de toda la información previa.

Deseo expresar mi agradecimiento a la Fundación "John Simon Guggenheim", que hizo posible el desarrollo de este trabajo, como así también a los integrantes del Departamento de Botánica de la Universidad de Michigan, por su valiosa colaboración y en especial al Dr. Warren H. Wagner, por su permanente asesoramiento y crítica eficaz y constructiva.

II. MATERIALES Y METODOS DE TRABAJO

Para llevar a cabo los estudios sobre morfología y anatomía del esporofito, se usó material fresco, conservado en F.A.A. o en su defecto, material de herbario convenientemente tratado.

Las escamas, tanto del rizoma como de los estípites, láminas y soros, fueron diafanizadas con una solución acuosa de Na.OH al 5 % durante algunas horas. Después, previa deshidratación, las escamas fueron montadas en "Diaphane", sin ninguna coloración.

Para los análisis de venación, células epidérmicas y estomas, se empleó material seco, previamente diafanizado con Na.OH al 5 % a temperatura ambiente, durante 2-4 días, dependiendo del grosor de las pinnas tratadas. El material fue después vaciado con una solución concentrada de ClONa y coloreado por pasajes sucesivos en ácido tánico (solución al 5 % en alcohol 70°) y Cl3Fe (solución empírica en alcohol 70°), hasta coloración azul uniforme. Las pinnas, deshidratadas hasta alcohol 95°, se montaron en "Diaphane".

Para las estructuras del rizoma, estípites, raquis, pinnas (incluyendo las aurículas), se usó material fijado en F.A.A. o material de herbario, ablandado con Na.OH al 5 %, durante 24-48 horas. Las etapas de deshidratación se llevaron a cabo con mezclas progresivas de alcohol etílico y butílico terciario. El material se incluyó en parafina y los cortes se realizaron con un micrótopo "Spencer", en espesores de 10-12 μ . Los cortes seriados fueron coloreados con Safranina y Fast Green y montados definitivamente en "Diaphane".

Las técnicas que se emplearon para la germinación de esporas y estudio del desarrollo de los protalos y órganos sexuales, se comentarán en el capítulo correspondiente, lo mismo que el método de conteo de estomas por unidad de superficie.

Los dibujos, todos esquemáticos, fueron realizados por el autor, con ayuda de un microproyector o cámara clara, según los casos.

El material de herbario revisado, procede de las siguientes Instituciones:

- ENCB (sigla provisoria): Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, D.F.
- F: Chicago Natural History Museum, Chicago, Ill., U.S.A.
- G: Conservatoire et Jardim Botaniques, Geneve, Suiza.
- GH: The Gray Herbarium of Harvard University, Cambridge, Mass., U.S.A.
- ISC: Botany Department, Iowa State University, Ames, Iowa, U.S.A.
- K: The Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra.
- LIL: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- LP: División Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.
- MEXU: Herbario Nacional del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México, México, D. F.
- MICH: University Herbarium, University of Michigan, Ann Arbor, Mich., U.S.A.
- MO: Missouri Botanical Garden, St. Louis, Miss., U.S.A.
- NY: New York Botanical Garden, New York, U.S.A.
- R: Divisão de Botânica, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil.
- RB: Jardim Botânico, Rio de Janeiro, Brasil.

SI: Instituto Botánico Darwinion, San Isidro, Pcia. Buenos Aires, Argentina.

UC: Herbarium of the University of California, Berkeley, Cal., U.S.A.

US: National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.

III. MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ESPOROFITO

A) RIZOMA

Las especies de este grupo presentan rizomas generalmente robustos, más o menos ramificados, llegando a medir desde 2 hasta 9 mm de diámetro, usualmente 3-5 mm; en pocos casos, como en *P. monoides* y *P. bombycinum*, son relativamente delgados (2-4 mm).

Estos órganos son discretamente rastreros, con entrenudos próximos (0.5-1.5 cm). En pocas especies con rizomas largamente rastreros (*P. macrolepis*, *P. myriolepis*, *P. collinsii*), los entrenudos pueden llegar a medir 6.5 cm.

Como los estípites son articulados al rizoma, cuando caen las frondes dejan los filopodios persistentes, lo que confiere al rizoma su aspecto más o menos tortuoso.

Los rizomas son escamosos, pero a veces se presentan como aparentemente lisos y desnudos, ya que sus escamas son muy pequeñas y adpresas; tal es el caso de *P. collinsii*, *P. mickelii* y *P. myriolepis*. En general las escamas son persistentes, no como en otras especies del género (con rizomas más o menos subterráneos) donde éstas caen y el rizoma toma una coloración verdosa o se cubre de una capa pruinosa.

a) *Escamas rizomáticas* (ver Lám. I B, C., E; fig. 1-4). Usualmente se observa un sólo tipo de escamas en el rizoma, aunque en contados casos puede haber dos, con toda una gama de intermedios, como sucede en *P. squamatum* y *P. macrolepis*. En estas especies las escamas intermedias tienden a ser orbiculares y presentan el área esclerosada muy reducida. En ciertos *Pleopeltis* del grupo *lanceolata*, también se observa lo mismo (cf. Weatherby 1922, para *Pleopeltis lanceolata*, *P. polylepis*, *P. erythrolepis* y *P. conzattii*).

En lo que se refiere a su forma, las escamas varían desde casi aciculares hasta anchamente aovadas a orbiculares, pasando por el tipo más frecuente de contorno aovado-deloide-lanceolado. El margen es

generalmente dentado, muy raro subentero; los dientes son bipapilados, espaciados a numerosos, superficiales a profundos, patentes o dirigidos hacia el ápice.

Escamas muy pequeñas, que corresponden a las de tipo orbicular, se encuentran en *P. collinsii*, *P. myriolepis* y *P. mickelii* (0.4-0.7 mm en su diámetro mayor). Las escamas mayores se han observado en *P. apagolepis* y *P. fimbriatum* (hasta 8-11 mm de largo).

El primer detalle de la estructura de las escamas está dado por su aspecto concolor o discolor. En las escamas concolores no hay una verdadera y neta diferenciación de color entre el margen y la parte medio-central, aunque en ningún caso la estructura y color son homogéneos a lo largo de la escama, pudiendo distinguirse una zona basal y otra apical, o una medio-basal y otra marginal-apical. Las escamas concolores pueden ser grandes y flácidas o menores y rígidas.

En las escamas discolores, la diferencia de color y estructura entre el margen y la parte medio-central es notable; ésta última puede ser opaca o presentar células con sus membranas tan engrosadas que llegan a obliterar los lúmenes. Las escamas de este tipo son mas bien pequeñas y rígidas.

Las células de las escamas pueden presentar sus membranas radiales engrosadas y coloreadas y las tangenciales delgada e hialinas; el retículo celular es nítido y deja pasar la luz; son las escamas típicamente "clatradas". En los casos extremos de este tipo de engrosamiento se logra un área opaca por la obliteración de los lúmenes celulares.

En otros casos no se puede apreciar un retículo nítido, ya que las membranas tangenciales se presentan coloreadas y las radiales no están lo suficientemente engrosadas y coloreadas para hacer resaltar sus contornos en el conjunto. Entre estos extremos (retículo bien visible, brillante y retículo inaparente, opaco), se observa toda una serie de estructuras intermedias.

De acuerdo a su morfología y estructura, que están ricamente diversificadas en este grupo de especies, de tal manera que adquieren un valor diagnóstico apreciable, las escamas rizomáticas se pueden reunir en varios tipos, de acuerdo al siguiente esquema:

1. Escamas muy pequeñas, anchamente aovadas a orbiculares, peltadas, adpresas, rígidas, algo discolores, márgenes suavemente dentados a erosivo-dentados, células pequeñísimas, isodiamétricas, con membranas radiales muy engrosadas: Tipo *P. collinsii* (*P. myriolepis*, *P. mickelii*).

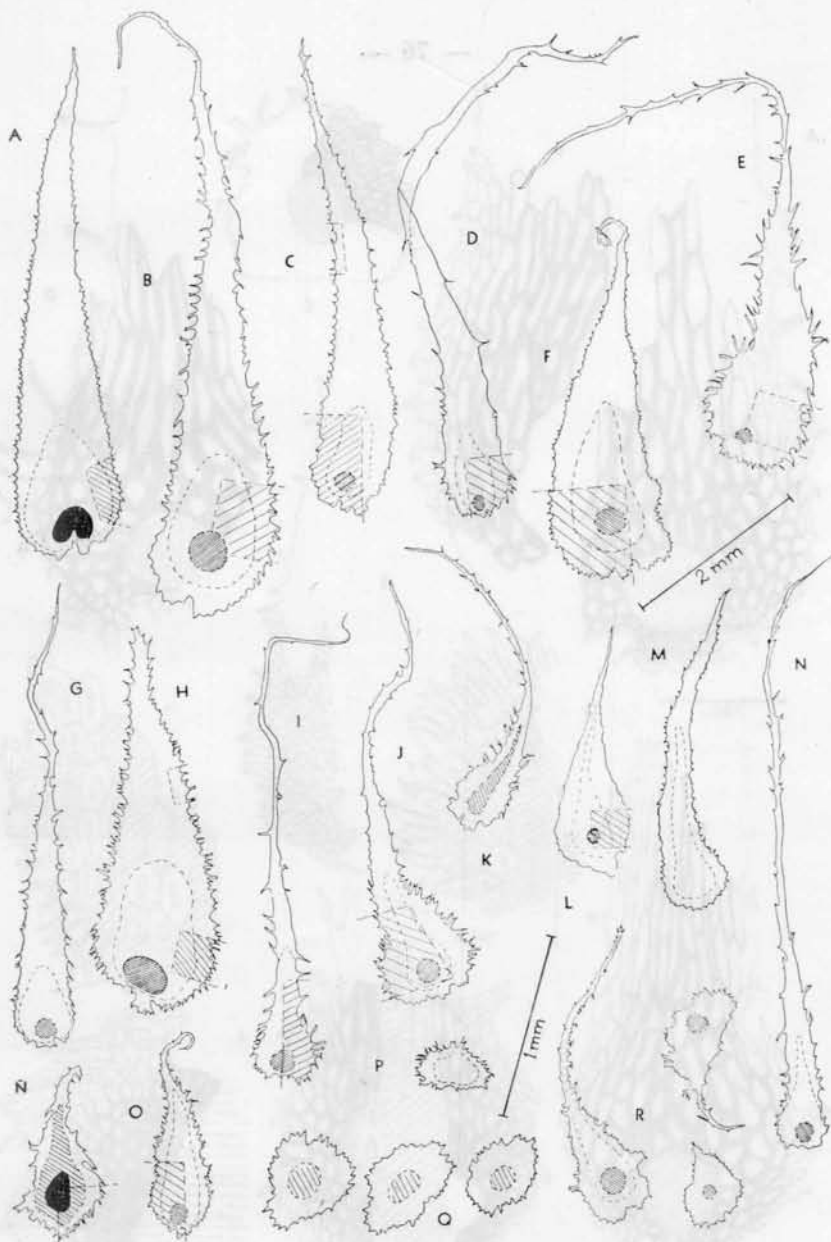


Fig. 1. — Siluetas de escamas rizomáticas : A, *P. trinidadense* (Domingos 4887) ; B, *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504) ; C, *P. bradei* (Brade 12791 B) ; D, *P. rosei* (Mexia 8988) ; E, *P. fimbriatum* (Mexia 7420) ; F, *P. lepidopteris* (cult. SI) ; G, *P. monoides* (Brade 19163) ; H, *P. minarum* (de la Sota 2641) ; I, *P. bombycinum* (Killip 11640) ; J, *P. insularum* (Stewart 952) ; K, *P. pyrrolepis* (Purpus 2166) ; L, *P. tridens* (van Hagen 60 a) ; M, *P. macrolepis* (Dayton 3047) ; N, *P. lepidotrichum* (Pringle 5586) ; Ñ, *P. sanctae-rosae* (Alava 1237) ; O, *P. balaonense* (Haught 2868) ; P, *P. myriolepis* (Standley & Valerio 51425) ; Q, *P. collinsii* (Collins & Doyle 227) ; R, *P. squamatum* (Maxon 853). Negro o rayado apretado : área de inserción : limitada por línea de puntos : área más esclerosada ; lo mismo en K y Ñ, rayada : sector rayado o punteado : área ilustrada más adelante con detalles de estructura. E. de la Sota del.

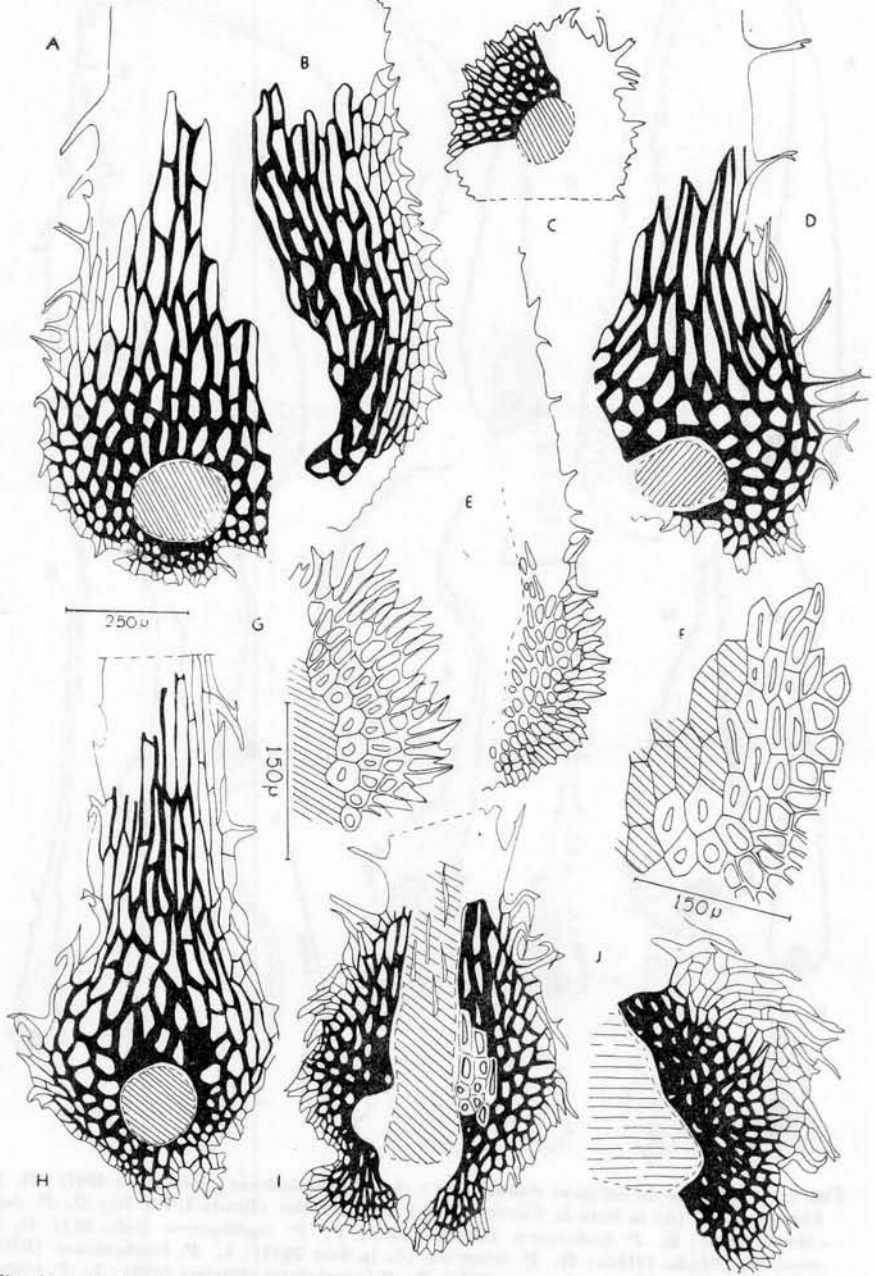


Fig. 2. — Estructura de las escamas rizomáticas cerca del área de inserción y a aquella donde no es posible observar retículo celular nítido: A, *P. monooides*; B, *P. trinidadense*; C, *P. collinsii*; D, *P. bombycinum*; E, *P. macrolepis*; F, ídem, detalle cerca del área esclerosada central; G, *P. myriolepis*; H, *P. lepidotrichum*; I, *P. pyrrolepis*; J, *P. sanctae-rosae*. Las referencias del material dibujado como en la figura 1. E. de la Sota del.

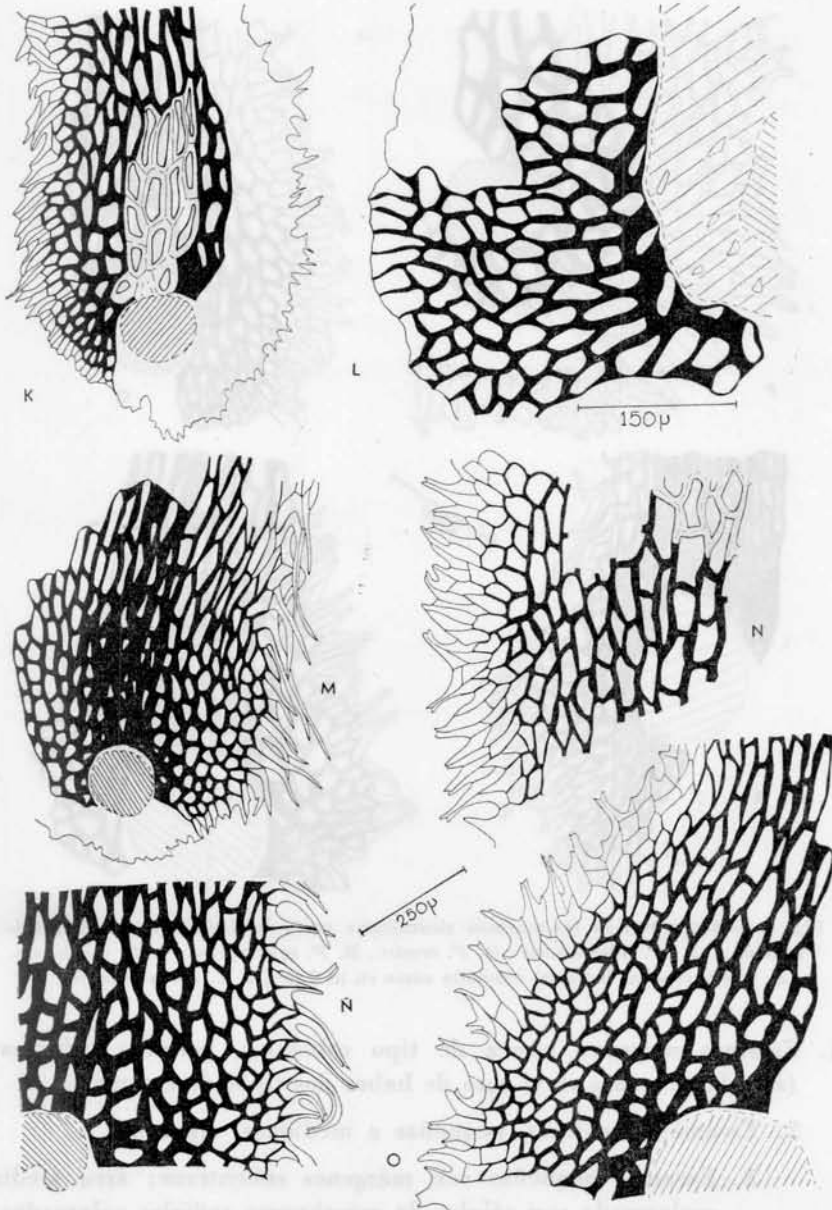


Fig. 3. — Estructura de las escamas rizomáticas cerca del área de inserción (continuación). K, *P. balaonense*; L, *P. tridens*; M, *P. rosei*; N, *P. minarum*; Ñ, *P. fimbriatum*; O, *P. hirsutissimum*. Las referencias del material dibujado como en la figura 1. E. de la Sota del.

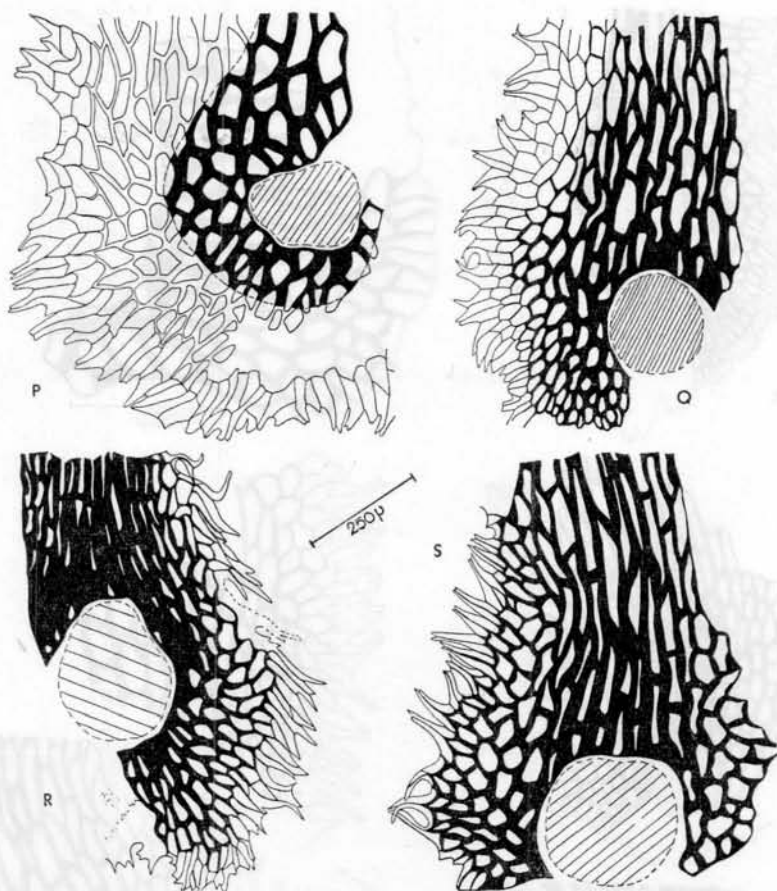


Fig. 4. — Estructura de las escamas rizomáticas cerca del área de inserción (continuación); P, *P. lepidopteris*; Q, *P. bradci*; R, *P. squamatum*; S, *P. insularum*. Las referencias del material dibujado como en la figura 1. E. de la Sota del.

1. Escamas mayores, nunca de tipo orbicular, peltadas, adpresas (sólo las internas en el caso de haber dos tipos de escamas).
2. Escamas discolores, pequeñas a medianas, rígidas.
3. Escamas pequeñas con márgenes subenteros; área media esclerosada con células de membranas radiales coloreadas y fuertemente engrosadas hasta obliterar los lúmenes; área marginal con células pequeñas, isodiamétricas, determinando un retículo nítido: *Tipo P. tridens*.

3. Escamas pequeñas a medianas, con márgenes suavemente dentados; área media esclerosada opaca, con células de membranas radiales engrosadas y coloreadas, las tangenciales también coloreadas; área marginal amarillenta a hialina, delicada, con retículo celular muy poco visible: *Tipo P. macrolepis (P. sanctae-rosae)*.
2. Escamas concolores, en general medianas a grandes, flácidas o rígidas.
 3. Escamas pequeñas a medianas, rígidas hasta patentes, con un eje esclerosado mas o menos conspicuo, progresando desde el área de inserción hacia el ápice, ocupando todo el ancho de la parte apical en los casos extremos: *Tipo P. squamatum (P. pyrrolepis, P. insularum, P. balaonense)*.
 3. Escamas medianas a muy grandes, flácidas o rígidas, sin diferenciación de un eje esclerosado.
 4. Escamas flácidas, con márgenes dentados a fimbriados, con retículo celular muy nítido (membranas radiales engrosadas y coloreadas, las tangenciales delgadas e hialinas): *Tipo P. fimbriatum (P. bolivari, formas extremas de P. bombycinum)*.
 4. Escamas flácidas a rígidas, márgenes con dientes pequeños y numerosos o más profundos, escasos y patentes; retículo celular discretamente visible sólo en parte de la escama (base o área medio-basal); membranas tangenciales coloreadas en mayor o menor grado: *Tipo P. hirsutissimum (P. lepidopteris, P. minarum, P. monoides, P. trinidadense, P. bradei, P. rosei, P. lepidotrichum, P. bombycium, P. apagolepis)*.

b) *Anatomía del rizoma* (ver Lám. III; fig. 5 A-B): Los rizomas adultos presentan sección circular o algo aplanada en sentido dorso-ventral, sin grupos mecánicos visibles y con meristelas (en número de 9 a 14) localizadas en un círculo, a mitad de camino entre la epidermis y el centro de este órgano.

La epidermis está constituida por células papilosas, sólo interrumpida en las áreas de inserción de las escamas, que introducen su pie pluricelular hasta la primera o segunda capa de células del parenquima cortical subyacente. La base de las escamas está integrada por

un grupo de células metido en el parenquima, a modo de haustorio, y un pie corto, cilíndrico, con varias células disciformes, apiladas como monedas.

No hay una diferenciación neta entre parenquima cortical y medular, a excepción del límite de localización de las meristelas. A veces se puede distinguir una capa externa en el parenquima cortical.

Toda esta masa uniforme de relleno está integrada por células mas o menos globosas, insodiamétricas, que sólo engrosan sus membranas y disminuyen de tamaño en las inmediaciones de las meristelas, pero sin constituir una vaina esclerosada.

Las meristelas son circulares (las menores) a oblongo-elípticas (las mayores), sin una auténtica envoltura mecánica. Las células parenquimáticas en contacto con la endodermis, presentan poros y posiblemente en su constitución intervienen otras sustancias, además de celulosa.

La endodermis es continua, formada por una capa de células alargadas tangencialmente, con banda de Cáspari y núcleos bien visibles. Debajo de esta capa se observan 1-3 hileras de células grandes, ricas en protoplasma y con núcleos voluminosos; esta zona podría corresponder a un periciclo.

Entre el periciclo y un parenquima conjuntivo, que rodea y a veces se introduce entre los elementos del xilema, se localizan las células floemáticas, en dos bandas alargadas, con su mayor espesor en la parte media. El floema está constituido por células de contorno poligonal, nítidas, sin contenido aparente, a veces mezcladas con elementos parenquimáticos menores, ricos en contenido. El parenquima conjuntivo que rodea al grupo xilemático, está integrado por células parecidas a las del periciclo, pero sensiblemente menores.

El grupo xilemático, ensanchado en su parte media (hasta 3 traqueidas de espesor), presenta traqueidas menores en sus extremos y en el margen externo (protoxilema?). A veces se observan pequeñas traqueidas aisladas en los extremos del grupo, cerca del área floemática (*P. hirsutissimum*).

La estructura aquí descrita parece ser uniforme para todas las especies del grupo. La disposición de sus elementos vasculares corresponde a una dictiostela perforada dorsiventral.

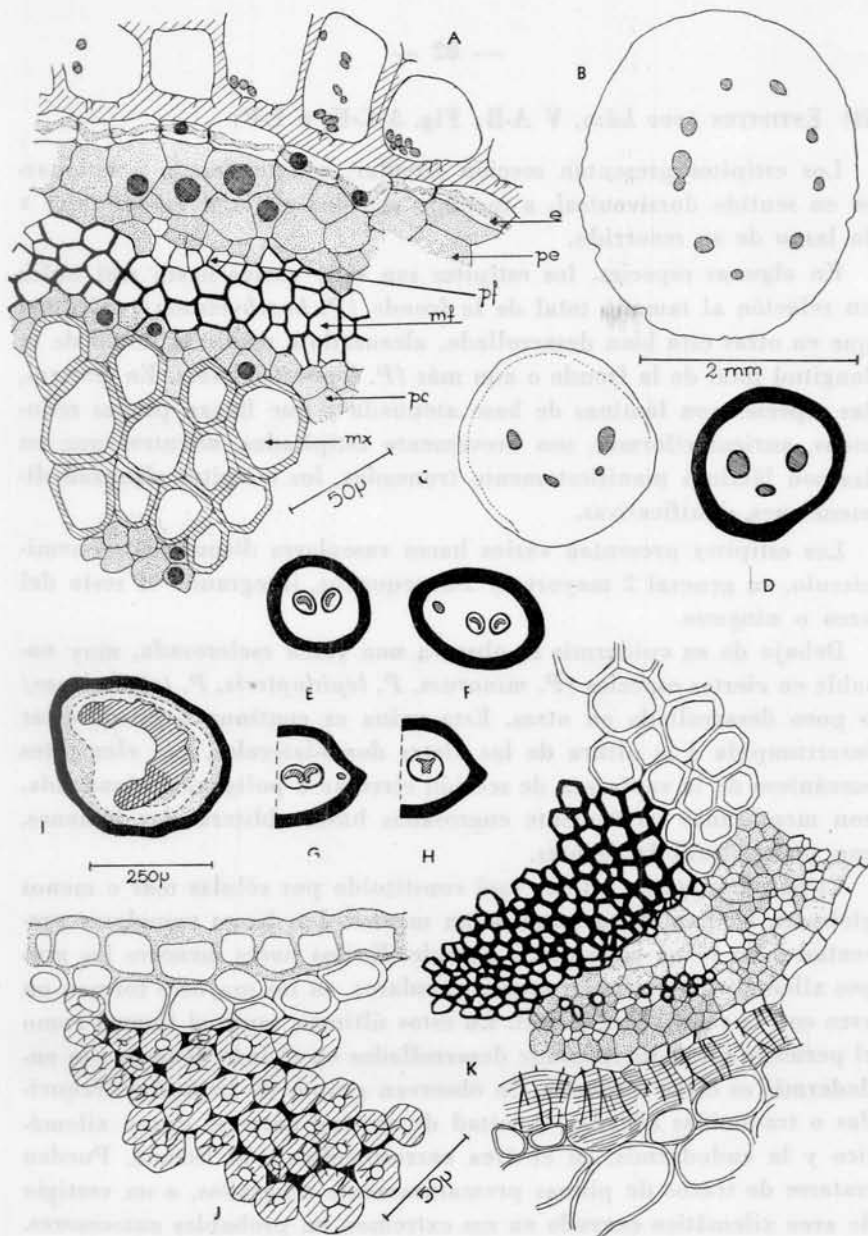


Fig. 5. — Anatomía del rizoma y estípite: A, detalle de la estructura de una meristela cerca de la endodermis (e, endodermis, pe, periciclo, pf, protofloema, mf, metafloema, pc, parenquima conjuntivo, mx, metaxilema); B, esquema de un corte de rizoma (las meristelas aparecen rayadas); C-H, etapa de la simplificación de los haces vasculares desde el filopodio (C) hasta el raquis (H), pasando por el estípite maduro (D); rayado los haces vasculares en C y D, el xilema en los restantes; en negro la vaina esclerosada subepidérmica; I, esquema de un hacesillo conductor del estípite (en negro: anillo esclerosado; punteado: parenquima conjuntivo; en blanco: parenquima y floema; rayado: maxilema; cuadrículado: protoxilema; J, detalle del estípite, mostrando la estructura de la epidermis y de la vaina esclerosada infrayacente; K, detalle de un hacesillo conductor del estípite, en uno de los extremos de su arco xilemático (en negro: protoxilema y traqueidas aisladas; en blanco: metaxilema, floema, endodermis y parenquima cortical; en punteado: parenquima conjuntivo; rayado: vaina esclerosada). A-B. *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504); C-K, *Polypodium lepidopteris* (cult. SI). E. de la Sota del.

B) ESTÍPITES (ver Lám. V A-B; Fig. 5 C-K, 6 L-P)

Los estípites presentan sección circular, con tendencia a aplanarse en sentido dorsiventral, a menudo con dos aletas dorso-laterales a lo largo de su recorrido.

En algunas especies, los estípites son muy cortos hasta casi nulos en relación al tamaño total de la fronde (*P. bombycinum*), mientras que en otras está bien desarrollado, alcanzado a medir la mitad de la longitud total de la fronde o aún más (*P. lepidotrichum*). En general, las especies con láminas de base atenuada y que llevan pinnas reducidas, auriculariformes, son brevemente estípitadas, mientras que en las con láminas manifiestamente truncadas, los estípites alcanzan dimensiones significativas.

Los estípites presentan varios haces vasculares dispuestos en semicírculo, en general 2 mayores y 1-5 pequeños, integrando el resto del arco o ninguno.

Debajo de su epidermis se observa una vaina esclerosada, muy notable en ciertas especies (*P. minarum*, *P. lepidopteris*, *P. trinidadense*) o poco desarrollada en otras. Esta vaina es continua o puede estar interrumpida a la altura de las aletas dorso-laterales. Los elementos mecánicos de la vaina son de sección circular o poligonal-redondeada, con membranas fuertemente engrosadas hasta obliterar los lúmenes, con punteaduras frecuentes.

El parenquima de relleno está constituido por células mas o menos globosas, isodiamétricas, que dejan meatos. Los haces vasculares presentan o no vaina esclerosada notable. En los haces menores los grupos xilemáticos son mas o menos circulares, en los mayores forman un arco con la concavidad dorsal. En estos últimos, tanto el floema como el periciclo están fuertemente desarrollados en el lado cóncavo; la endodermis es clara y precisa. Se observan grupos de pequeñas traqueidas o traqueidas aisladas, a mitad de camino entre el grupo xilemático y la endodermis, en el área correspondiente al floema. Pueden tratarse de trazos de pinnas prematuramente separados, o un vestigio de arco xilemático curvado en sus extremos, en probables antecesores. Esto se observó en los estípites de *P. lepidopteris* y *P. minarum*.

El número de haces vasculares en el estípite disminuye desde el filopodio hasta la aparición de la primera pinna, a partir de la cual ya se presenta la típica estructura del raquis. Por ejemplo en *P. lepidopteris* (ver Fig. 5 C-H), la reducción y modificaciones se operan de la siguiente manera:

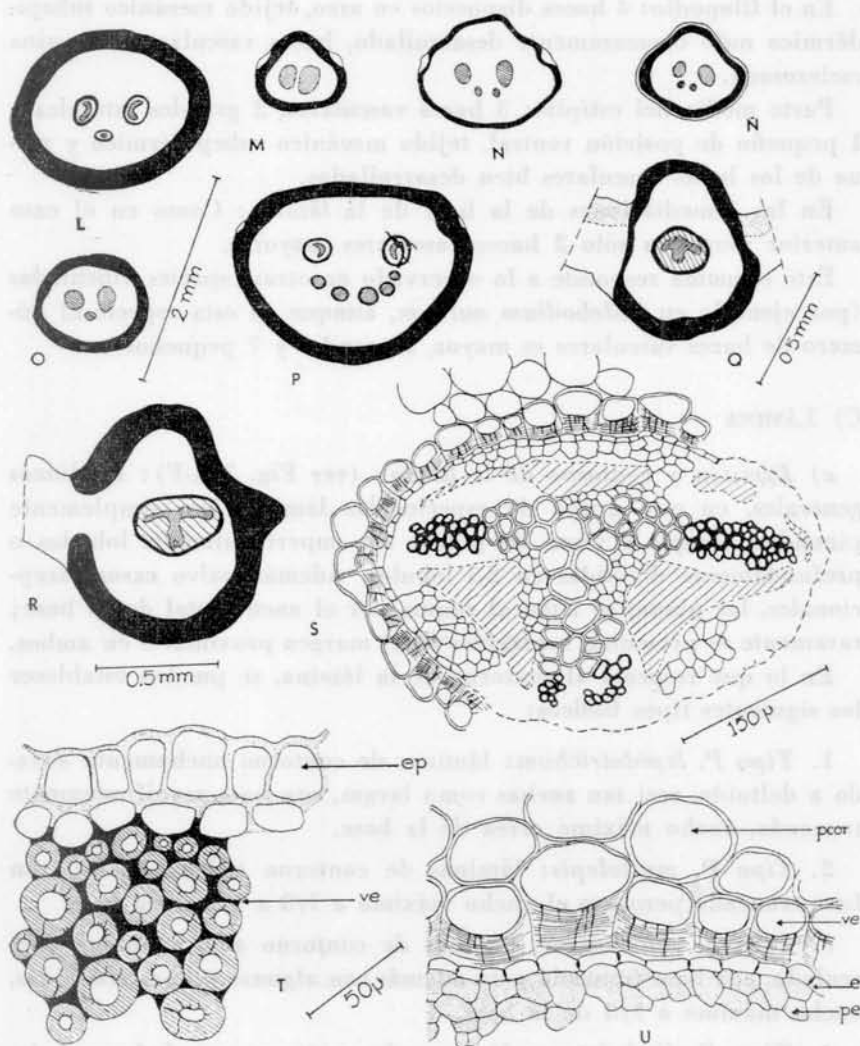


Fig. 6. — Estructura de estípite y raquis (continuación). L, estípite maduro de *P. trinidadense* (Domingos 4887); M, ídem de *P. bradei* (Brade 19791 B); N, ídem de *P. lepidopteris* (Schwarz 11448); Ñ, ídem de *P. monoides* (Brade 19163); O, ídem de *P. minarum* (de la Sota 2641); P, ídem de *P. lepidotrichum* (Pringle 5586); Q, corte esquemático de raquis de *P. lepidopteris* (Schwarz 11448); punteado lo correspondiente al parenquima en empalizada de la lámina; R, ídem en *P. minarum* (de la Sota 2641); S, detalle del hacecillo del raquis (en negro: los grupos del traqueidas del protoxilema; en rayado: las áreas ocupadas por los elementos del floema); T, detalle de la parte externa del raquis (ep, epidermis, ve, vaina esclerosada, e, endodermis, pe, periciclo). S-U, *P. minarum* (de la Sota 2641). E. de la Sota del.

En el filopodio: 4 haces dispuestos en arco, tejido mecánico subepidérmico nulo o escasamente desarrollado, haces vasculares sin vaina esclerosada.

Parte media del estípite: 3 haces vasculares, 2 grandes laterales y 1 pequeño de posición ventral, tejido mecánico subepidérmico y vaina de los haces vasculares bien desarrollados.

En las inmediaciones de la base de la lámina: Como en el caso anterior pero con sólo 2 haces vasculares mayores.

Este esquema responde a lo observado en otras especies vinculadas (por ejemplo en *Phlebodium aureum*, aunque en esta especie el número de haces vasculares es mayor, 2 grandes y 7 pequeños).

C) LÁMINA

a) *División y contorno de la lámina* (ver Fig. 7 A-F): En líneas generales, en este grupo de especies las láminas son simplemente pinnadas, aunque a veces las pinnas son superficialmente lobadas o profundamente divididas en 2-3 lóbulos. Además, salvo casos excepcionales, las pinnas se fijan al raquis por el ancho total de su base; raramente se presentan contraídas en el margen proximal o en ambos.

En lo que respecta al contorno de la lámina, se pueden establecer los siguientes tipos básicos:

1. *Tipo P. lepidotrichum*: láminas de contorno anchamente ovoido a deltoide, casi tan anchas como largas, con base manifiestamente truncada, ancho máximo cerca de la base.

2. *Tipo P. myriolepis*: láminas de contorno oblongo-linear, con base truncada pero con el ancho máximo a 1/3 a 1/2 de la base.

3. *Tipo P. squamatum*: láminas de contorno ovoido-oblongo-lanceolado, con base truncada pero además con algunas pinnas reducidas, ancho máximo a 1/3 de la base.

4. *Tipo P. fimbriatum*: láminas de contorno ovoido-lanceolado, con base abruptamente atenuada, con pinnas reducidas pero no auriculariformes, ancho máximo a 1/3 de la base.

5. *Tipo P. bombycinum*: láminas de contorno lanceolado, con base larga y gradualmente atenuada, con numerosas pinnas reducidas a aurículas, ancho máximo mas o menos a 1/2 de la lámina.

b) (ver Fig. 6 Q-U): En lo que se refiere a su sistema conductor, los 2 haces observados en el tope del estípite se fusionen en uno, desde

que se desprende el primer rastro que ingresa a la pinna más proximal y adquiere un aspecto de T, con el brazo vertical hendido.

En el raquis también se continúa la vaina esclerosada subepidérmica del estípote, sólo que se interrumpe cada vez que sale un rastro de pinna.

El haz vascular único del raquis presenta un anillo esclerosado notable. En su interior se observan 4 grupos protoxilemáticos, 2 en los extremos del brazo superior y 2 en la base hendida del brazo vertical. Estos 4 grupos protoxilemáticos no son más que los 2 originales de cada arco de los 2 hacecillos del estípote, previo a su fusión.

c) *Pinnas* (ver Fig. 7 G-P): en este grupo de especies, el número de pinnas por lámina es muy variable, oscilando entre 8 y 65 pares. En algunas especies su número es alto (*P. bombycinum*: 45-65 pares), mientras que en otras es significativamente bajo, en general inferior a 20-25 pares de pinnas por lámina (*P. lepidotrichum*, *P. collinsii*, *P. macrolepis*, *P. insularum*, *P. tridens*). El número más frecuente para el grupo es de 20-40 pares de pinnas.

Las pinnas son oblongas, linear-oblongas a linear-lanceoladas, con una relación de dimensiones muy variable, entre 1 : 2 a 1 : 21. En las especies con pinnas oblongas esta relación es muy estrecha, 1 : 2 a 1 : 5 (*P. monoides*, *P. minarum*, *P. lepidopteris*, *P. bolivari*). El ápice se presenta redondeado o atenuado, aún en la misma especie.

Usualmente las pinnas son enteras, aunque a veces se observan pinnas superficialmente lobadas, o con un lóbulo basal o dos, a uno o ambos lados de la base. En *P. tridens* se encuentra un alto porcentaje de pinnas profundamente trilobadas, siendo una característica sobresaliente de esta especie.

En general las pinnas se insertan al raquis por todo el ancho de su base, que está discretamente dilatada. A veces se observan pinnas con el margen proximal contraído hasta la nervadura media. En *P. tridens* se encuentran pinnas con la base totalmente contraída, de tal manera que se fijan al raquis casi sólo por la nervadura central.

En este grupo se hallan invariablemente las características aurículas con sus hidatodos, cuya función, si es que la tienen, aún es oscura. La aurícula, siempre una por pinna, es un lóbulo carnoso, ubicado en el margen basal y distal de cada pinna, con la parte libre en el mismo plano que la pinna o reflexo hacia el hipofilo.

En algunas especies estas estructuras tienen verdadera forma de aurículas, siendo tan altas como anchas, como en *P. bombycinum*, *P.*

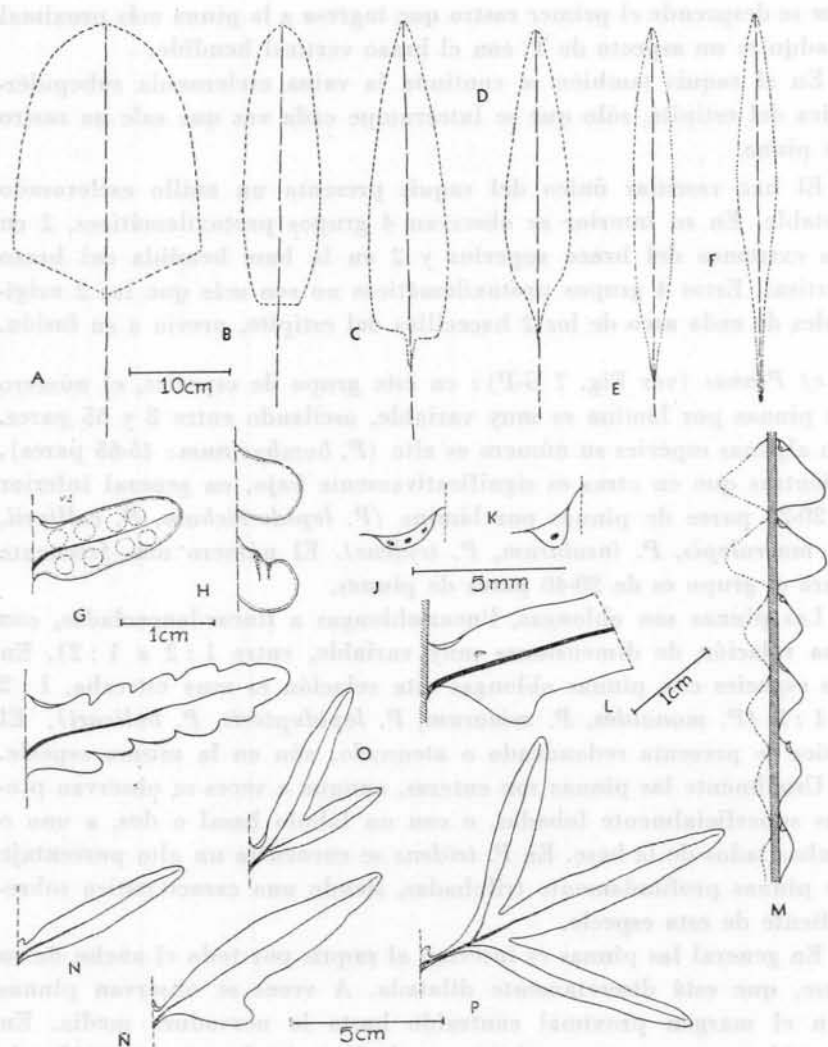


Fig. 7. — A-F, contornos de láminas: A, *P. lepidotrichum* (Sánchez 79); B, *P. myriolepis* (Killip 5420); C, *P. squamatum* (Underwood 2964); D, *P. fimbriatum* (Lindig 70); E, *P. hirsutissimum* (Rosenstock exsicc. 111); F, *P. bombycinum* (Killip 35551); G, pinna de *P. lepidopteris* (Smith & Reitz 6197); H, pinnas basales de ídem; I, pinna lobulada de *P. lepidopteris* (UC 53408); J, aurículas e hidatodos de *P. lepidotrichum* (Sánchez 79); K, ídem de *P. bombycinum* (Grant 10419); L, base de la pinna de *P. lepidotrichum* (Rhoads, US); M, base de la lámina de *P. bombycinum* (Haught 1816); N-P, diferentes grados de división de las pinnas en *P. tridens* (Stewart 972, Snodgrass & Heller 814, Svenson 73 y Stewart 980, respectivamente). E. de la Sota del.

monoides, *P. pyrrholepis* (ver Fig. 7 K). En otras, la aurícula se reduce a una parte reflexa del margen, siendo ancha y baja y puede llevar de 2 a 3 hidatodos; tal es el caso de *P. lepidotrichum* (ver fig. 7 J). En pocas especies la aurícula es inconspicua, de manera que sin una observación prolija, se puede dudar de su pertenencia al grupo.

En *P. tridens*, en las pinnas con base totalmente contraída, la aurícula se ubica prácticamente sobre el raquis.

La estructura de las aurículas e hidatodos se comentará más adelante, en el capítulo de anatomía foliar.

Como ya se había hecho mención anteriormente, las especies con láminas de base gradualmente atenuada, llevan un número variable de pinnas reducidas. Estas pueden ser deltoides, con base ancha (*P. bombycinum*) o cortamente oblongas hasta suborbiculares (*P. lepidopteris*) (ver fig. 7 H y M). A veces, como acontece en *P. pyrrholepis*, estas pinnas residuales corresponden a aurículas con sus hidatodos; se ha reducido toda la pinna con excepción de estas estructuras.

d) *Venación* (ver fig. 8 y 9): Este grupo se caracteriza por su venación "goniofleboide". En cada pinna, a lo largo de la nervadura media, se presenta una serie de areolas, cada una con una venilla fértil incluida; hacia el margen hay venillas libres, excurrentes, o anastomosadas determinando una hilera mas o menos completa de areolas pequeñas, sin venillas incluidas.

Este esquema básico se presenta como tal en algunas especies del grupo: *P. lepidopteris*, *P. hirsutissimum*, *P. minarum*, *P. monoides*, *P. balaonense*, *P. pyrrholepis*, etc. Las areolas fértiles pueden ser alargadas en sentido vertical (*P. hirsutissimum*) u horizontal (*P. balaonense*).

Este plan tipo de venación se encuentra modificado en las restantes especies del grupo y este hecho puede o no estar correlacionado con un mayor desarrollo de la superficie de las pinnas. Las modificaciones se operan principalmente sobre la venilla fértil.

En los casos más sencillos de complicación, que puede ser accidental o generalizado en la planta, acontece lo siguiente:

- 1) La venilla fértil se ramifica y sólo el extremo de la rama basiscópica constituye la vascularización del receptáculo.
- 2) Ambos extremos de las ramas de la venilla fértil se fusionan determinando un arco de traqueidas de reserva (cortas y escalariformes).

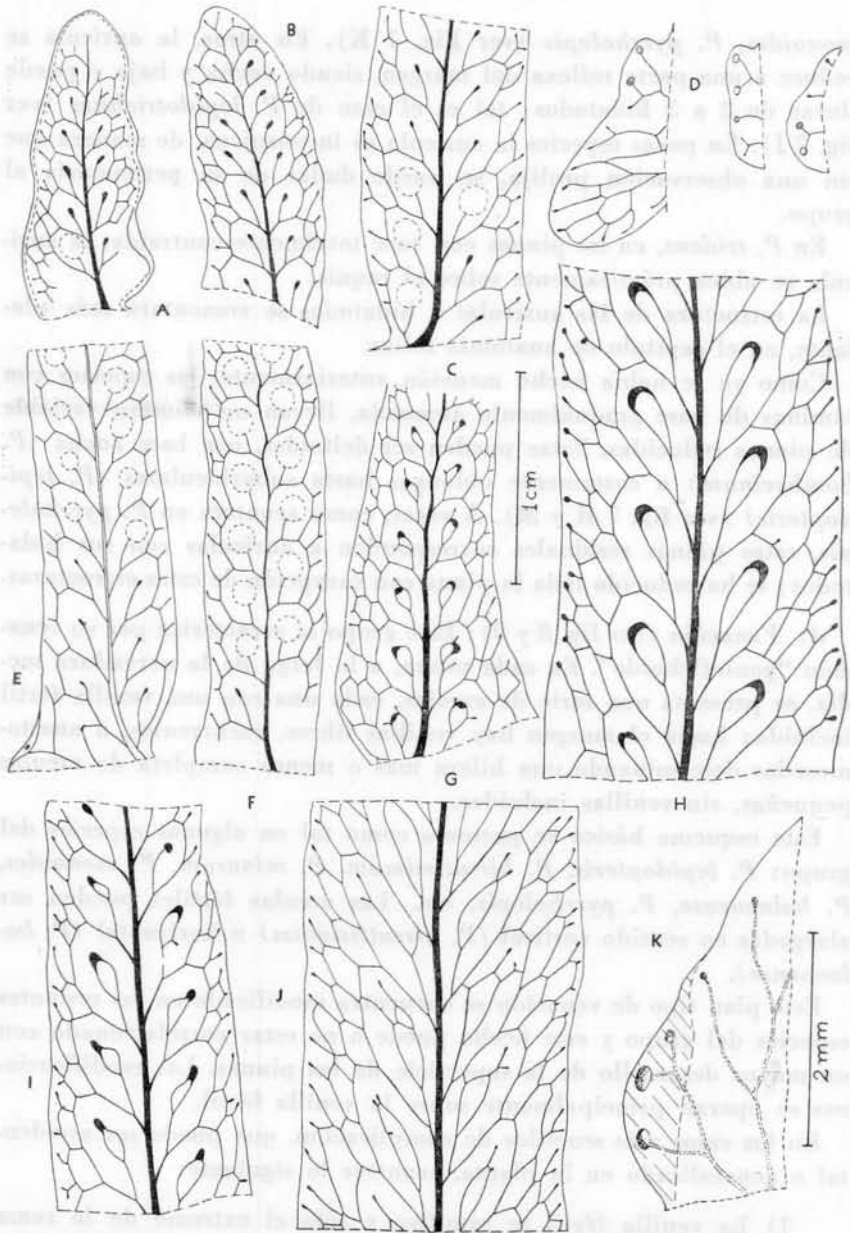


Fig. 8. — Venación de las pinnas: A, *P. lepidopteris* (Cult. SI); B, *P. minarum* (de la Sota 2641); C, *P. pyrrolepis* (Purpus 2166); D, ídem, pinnas reducidas (Herb. Copeland 141); E, *P. balaonense* (Haught 2868); F, *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504); G, *P. trinidadense* (Domingos 4887); H, *P. collinsii* (Collins & Doyle 227); I, *P. lepidotrichum* (Smith); J, ídem, estéril (Herb. Copeland); K, detalle de la aurícula en *P. lepidotrichum* (Pringle 5586). Los círculos en líneas de puntos corresponden a los soros; en negro: los receptáculos e hidatodos; en punteado: hidatodos; rayado en K: lo correspondiente a la aurícula. E. de la Sota del.

- 3) Las ramas sobrepasan el grupo de traqueidas de reserva que se sitúa como puente entre ambas; la rama principal o las secundarias pueden o no emitir venillas ciegas.

Estos casos se presentan con relativa frecuencia en *P. lepidotrichum*, *P. collinsii* y *P. trinidadense* (ver fig. 8 G, H, I).

Aunque en estas especies el soro se ubica en el extremo de dos venillas conniventes, no se puede hablar de un "pleosoro", ya que ambas son el resultado de la ramificación de la única venilla fértil incluida. No es comparable a lo que sucede en *Phlebodium* y ciertas especies de *Microgramma*, donde las venillas conniventes son independientes y además existe areola costal estéril.

La venación más compleja dentro de este grupo se observa en *P. tridens* (ver fig. 9 y 9 bis). En las pinnas estériles, la vena incluida se ramifica considerablemente y parte de sus ramas se anastomosan entre sí o con las que constituyen el límite de las areolas mayores, mientras que otras quedan como venillas ciegas, rematando en pequeños botones. También algunas venas, que se originan en las que determinan la pared de la areola, progresan y se fusionan con la vena incluida arborescente, constituyendo en los casos extremos un retículo complejo y la aparición de una pseudoareola costal.

La venación de las pinnas fértiles es un poco más simple. La vena incluida también se ramifica y se anastomosa entre sí y con las que limitan la areola mayor. La vascularización del receptáculo se origina lateralmente sobre las ramas, raro en sus extremos. Las traqueidas cortas constituyen puentes, arcos, anillos o clavas (ver fig. 9 bis).

Las areolas marginales pequeñas suelen también llevar venillas ciegas incluídas.

Por su tipo de venación, *P. tridens* se aproxima notablemente a las *Pleopeltidae*, pero no presenta verdaderos "dictiosoros" ni areolas costales. No se observa la placa o el plexo de traqueidas característico de *Pleopeltis* y géneros afines. Las areolas costales en *P. tridens* se forman tardíamente, como resultado de ciertas anastomosis accidentales de la vena incluida. A pesar de estas diferencias, es muy probable la vinculación de esta especie con ciertas *Pleopeltidae*. La venación de *P. tridens* se puede interpretar como la retención parcial de un tipo ancestral mucho más complejo. El extremo de esta línea de simplificación la constituiría el tipo goniofleboide simple, tal como se observa en *P. hirsutissimum*, *P. minarum*, *P. monoides*, etc.

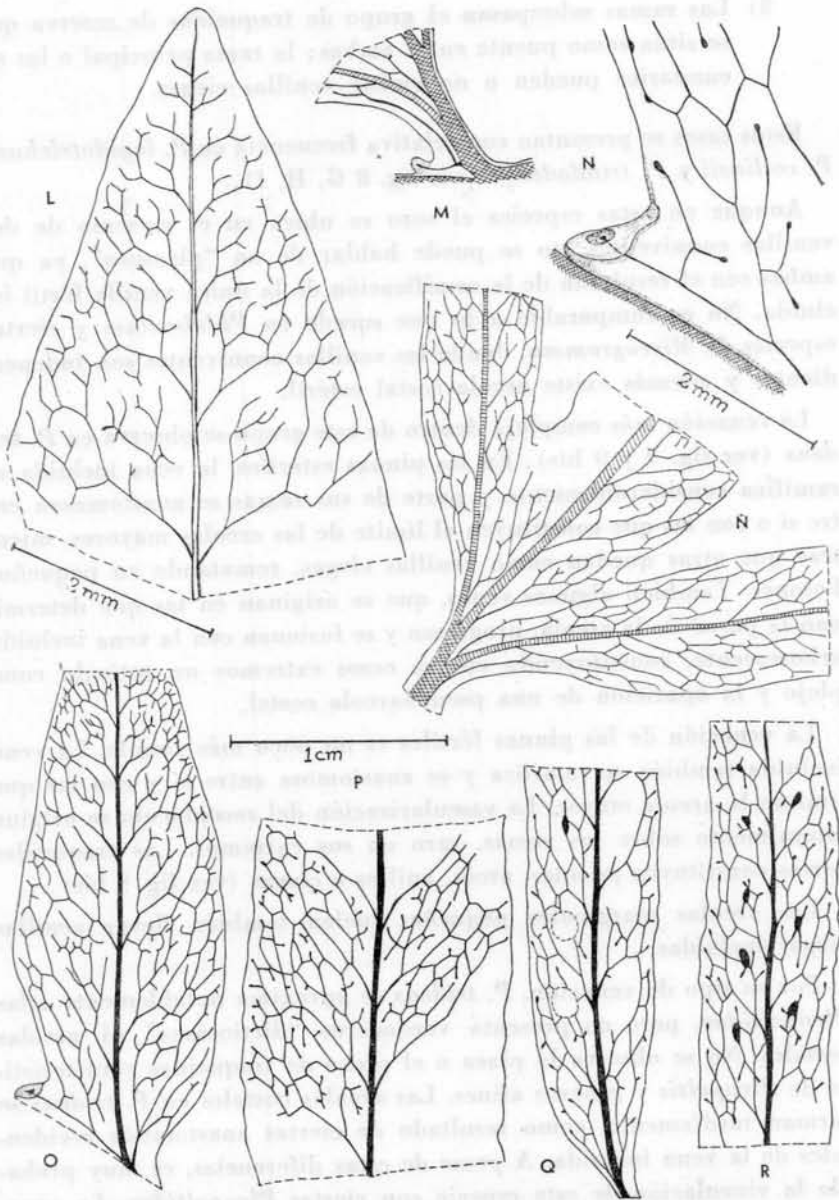


Fig. 9. — Venación (continuación), en *P. tridens*: L, extremo de una pinna joven; M, base de una pinna con la aurícula; N, ídem, en detalle; N̄, pinna trilobulada; O, parte basal de pinna joven; P, parte media de pinna estéril adulta; Q-R, pinnas adultas fértiles. L, H, N, N, P (Stewart 978), M-N̄ (Taylor 1214), Q-R (van Hagen 60 a). E. de la Sota del.

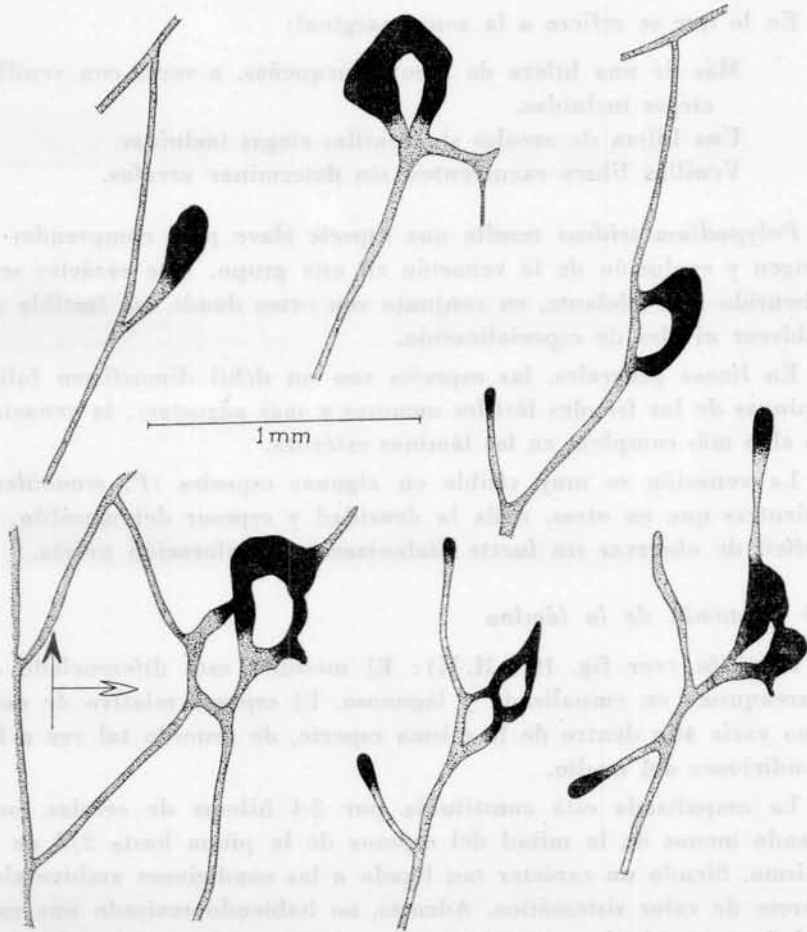


Fig. 9. bis. -- Venación en *P. tridens* (continuación). Detalles de la venilla fértil : punteado : parte de las venillas constituida por traqueidas de tipo normal ; en negro : parte de las venillas formada por traqueidas de reserva (cortas y escalariformes) ; la flecha negra indica el ápice de la pinna, la blanca el margen de la misma. Todas de van Hagen 60 a. E. de la Sota del.

Se puede establecer una sugestiva serie de de simplificación:

En la que se refiere a la venilla fértil:

Venilla fértil arborescente y anastomosada entre sí y con las venas límites de la areola.

Venilla fértil furcada, con sus ramas conniventes en el ápice.

Venilla fértil con sus ramas libres.

Venilla fértil simple.

En lo que se refiere a la zona marginal:

Más de una hilera de areolas pequeñas, a veces con venillas ciegas incluidas.

Una hilera de areolas sin venillas ciegas incluidas.

Venillas libres excurrentes, sin determinar areolas.

Polypodium tridens resulta una especie clave para comprender el origen y evolución de la venación en este grupo. Este carácter será discutido más adelante, en conjunto con otros donde sea factible establecer niveles de especialización.

En líneas generales, las especies con un débil dimorfismo foliar (pinnas de las frondes fértiles menores y más angostas), la venación es algo más compleja en las láminas estériles.

La venación es muy visible en algunas especies (*P. monoides*), mientras que en otras, dada la densidad y espesor del mesófilo, es difícil de observar sin fuerte diafanización y coloración previa.

e) Anatomía de la lámina

Mesófilo (ver fig. 10 A-H, K): El mesófilo está diferenciado en parenquima en empalizada y lagunoso. El espesor relativo de cada uno varía aún dentro de la misma especie, de acuerdo tal vez a las condiciones del medio.

La empalizada está constituida por 2-4 hileras de células, ocupando menos de la mitad del espesor de la pinna hasta 2/3 de la misma. Siendo un carácter tan ligado a las condiciones ambientales, carece de valor sistemático. Además, no habiendo revisado una cantidad apreciable de material en cada especie, resulta aventurado sacar conclusiones ecológicas.

Grupos mecánicos: Pueden o no estar presentes en los márgenes de las pinnas y a ambos lados de la nervadura media.

El tejido mecánico marginal a veces está muy desarrollado, determinando un margen cartilaginoso en la pinna, como sucede en los ejemplares litorales de *P. lepidopteris*, ya que en los continentales falta o se presenta poco diferenciado. Estos grupos mecánicos faltan en otras especies examinadas (*P. trinidadense*, *P. bradei*) o están pobremente desarrollados (*P. hirsutissimum*, *P. monoides*).

Los grupos mecánicos que acompañan a la nervadura media pueden presentarse en la cara dorsal y ventral, o sólo en la dorsal. Se

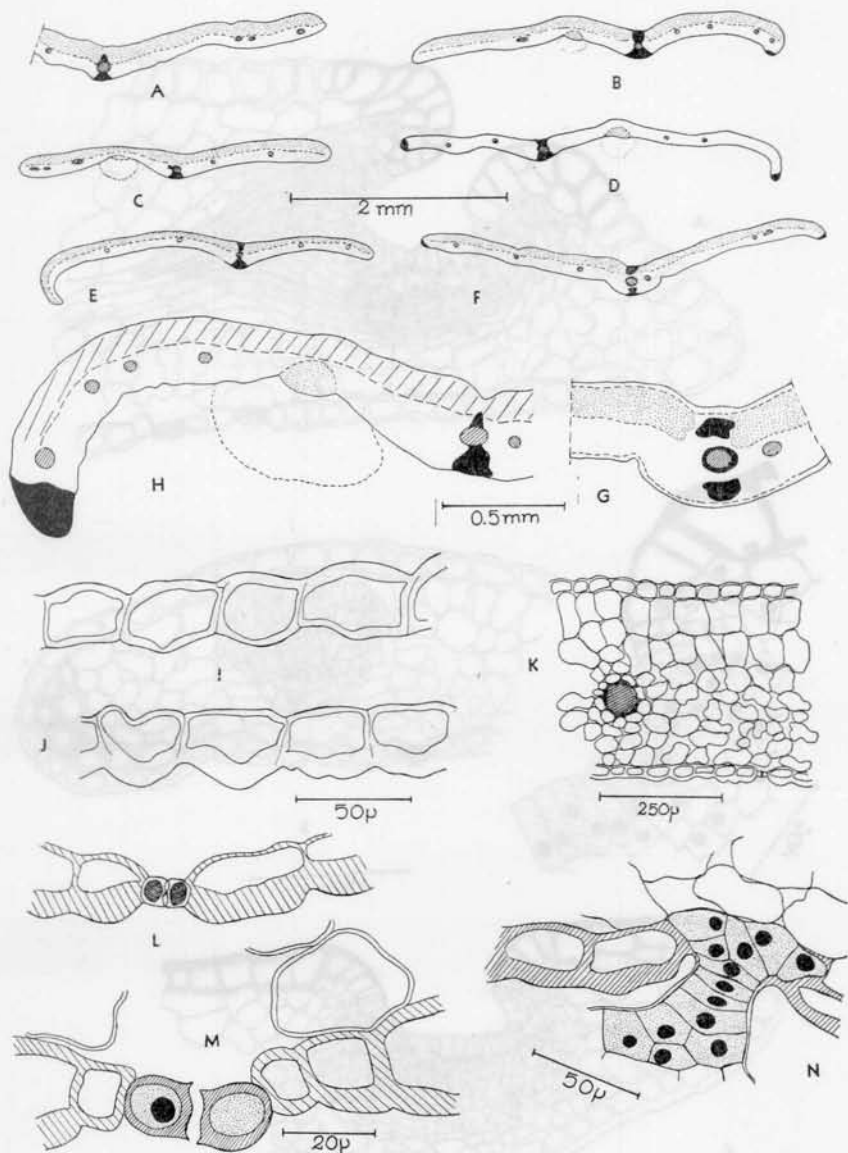


Fig. 10. — Anatomía de las pinnas: A, corte esquemático de pinna de *P. trinidadense* (Domingos 4887); B, ídem de *P. minarum* (de la Sota 2641); C, ídem de *P. bradei* (Brade 19791 B); D, ídem de *P. lepidopteris* (Schwarz 11448); E, ídem de *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504); F-G, ídem de *P. monooides* (Brade 16163); H, ídem de *P. lepidopteris* (cult. SI); en todos, en negro los grupos mecánicos, rayado los haces vasculares, punteado o rayado parenquima en empalizada y receptáculo de los soros; I, corte transversal de epidermis superior en *P. monooides* (Brade 19163); J, L, ídem, epidermis inferior; K, corte de pinna de *P. monooides* (Brade 19163); M, corte de estoma de *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504); N, inserción de escama foliar en el hipófilo de *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504). E. de la Sota del.

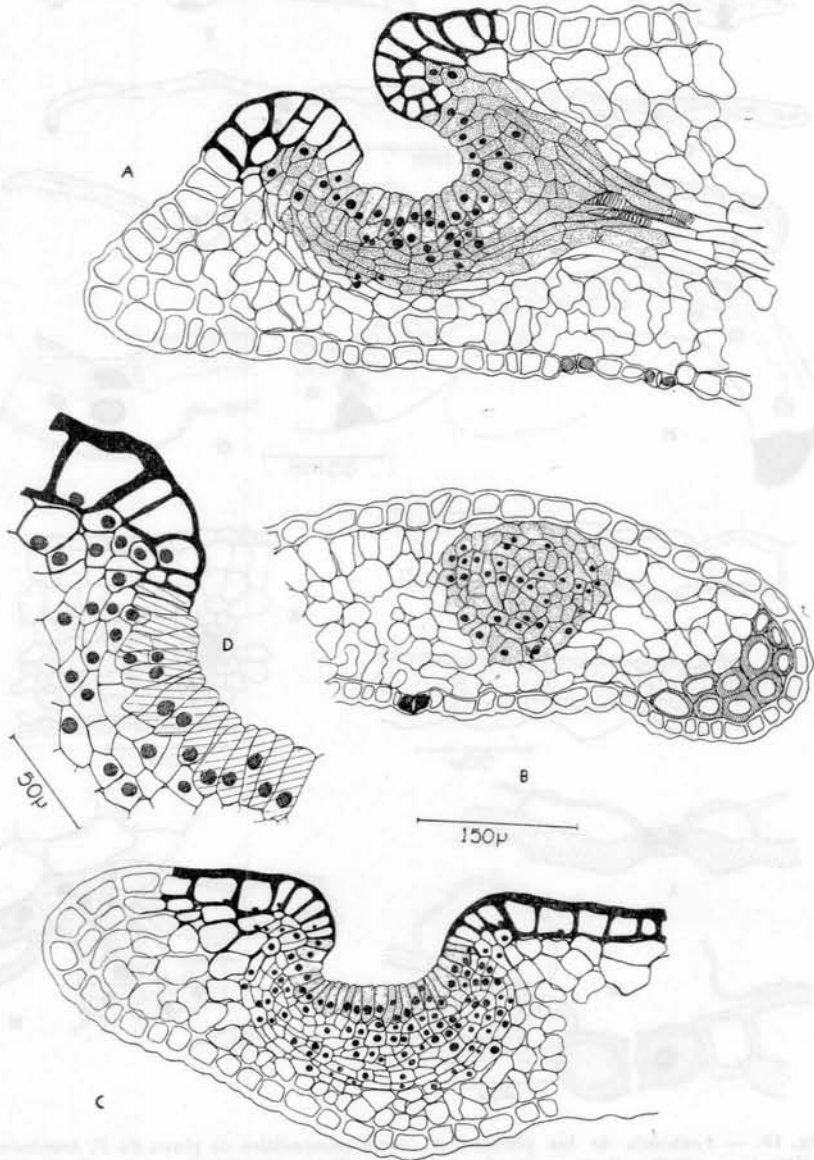


Fig. 11. — Estructura de los hidatodos: A, corte transversal de pinna a la altura de la aurícula e hidatodo en *P. minarum* (de la Sota 2641); B, ídem, cerca del hidatodo en *P. iepidopteris* (Schwarz 11448); C, ídem en *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504); D, detalle del epitelio columnar del hidatodo (referido a C). E. de la Sota del.

complementan o no con la existencia de un anillo esclerosado en torno a los elementos vasculares de la nervadura media.

Sin duda la presencia y distribución del tejido mecánico en el raquis y en la nervadura media de las pinnas, desempeña un papel importante en el enrollamiento de la lámina hacia su parte media, en plantas en estado anhidrobiótico, como ya fue analizado por Accorsi (1941) para *P. hirsutissimum* (erróneamente determinado en ese trabajo como *P. lepidopteris*). Este aspecto funcional de los grupos mecánicos se comentará con más detalles en el capítulo de distribución geográfica y ecología.

Epidermis (ver lám. IV, figs. 12, 13, 14): El epifilo carece de estomas y está integrado por células con membranas muy sinuosas a poco sinuosas. Las células del epifilo pueden ser más marcadamente sinuosas que las del hipofilo o lo contrario.

El hipofilo lleva los estomas y está formado por células de contornos sinuosos en mayor o menor intensidad. Además de la intensidad de las sinuosidades (que depende de su frecuencia y profundidad), parece tener cierto valor específico el espesor de la doble membrana celular.

Epidermis con elementos poco sinuosos se hallan presentes en: *P. bradei*, *P. bombycinum*, *P. monoides*, *P. sanctae-rosae*, *P. lepidotrichum*, *P. tridens*, *P. macrolepis*, *P. myriolepis*, *P. collinsii*.

Las células epidérmicas, en relación al tamaño de los estomas, pueden ser pequeñas (*P. tridens*) o muy grandes (*P. squamatum*).

El espesor de la doble membrana de las células epidérmicas oscila entre 2.4 y 7.2 μ ; en general al tipo de células con contornos poco sinuosos corresponden membranas de mayor espesor y viceversa, aunque esta relación no siempre se cumple. Por ejemplo, en *P. monoides* las células son muy poco sinuosas y la doble membrana tiene un espesor de 4.8 - 7.2 μ , mientras que en *P. insularum* los contornos celulares son sinuosos y la doble membrana fina (3.2 μ).

Estomas (ve fig. 14 J-N): Según la clasificación ontogenética de estas estructuras dada por Pant (1965), en nuestro grupo de especies encontramos estomas de tipo *Plagiogyria*, "mesoperígenos". Esto significa que las células que rodean un estoma son de doble origen; la célula inicial del aparato estomático sufre una división, resultando una célula madre de las oclusivas y otra subsidiaria. Las restantes células vecinas al estoma (anexas) son las epidérmicas más o menos diferenciadas, que se hallan en las inmediaciones de los estomas.

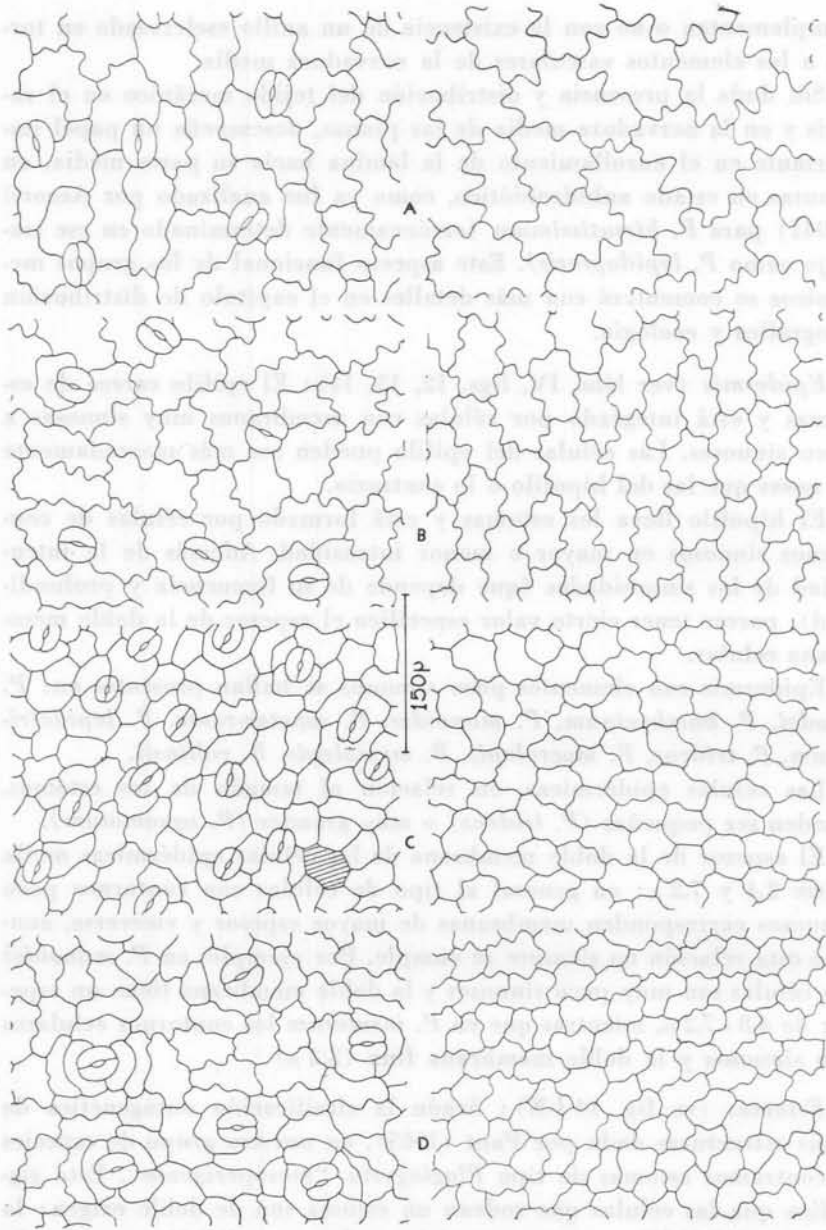


Fig. 12. — Epidermis inferior y superior, respectivamente : A, *P. squamatum* (Underwood 3312) ; B, *P. insularum* (Stewart 952) ; C, *P. sanctae-rosae* (Alava 1237) ; D, *P. lepidotrichum* (Smith). En rayado, el área de inserción de las escamas foliares. E. de la Sota del.

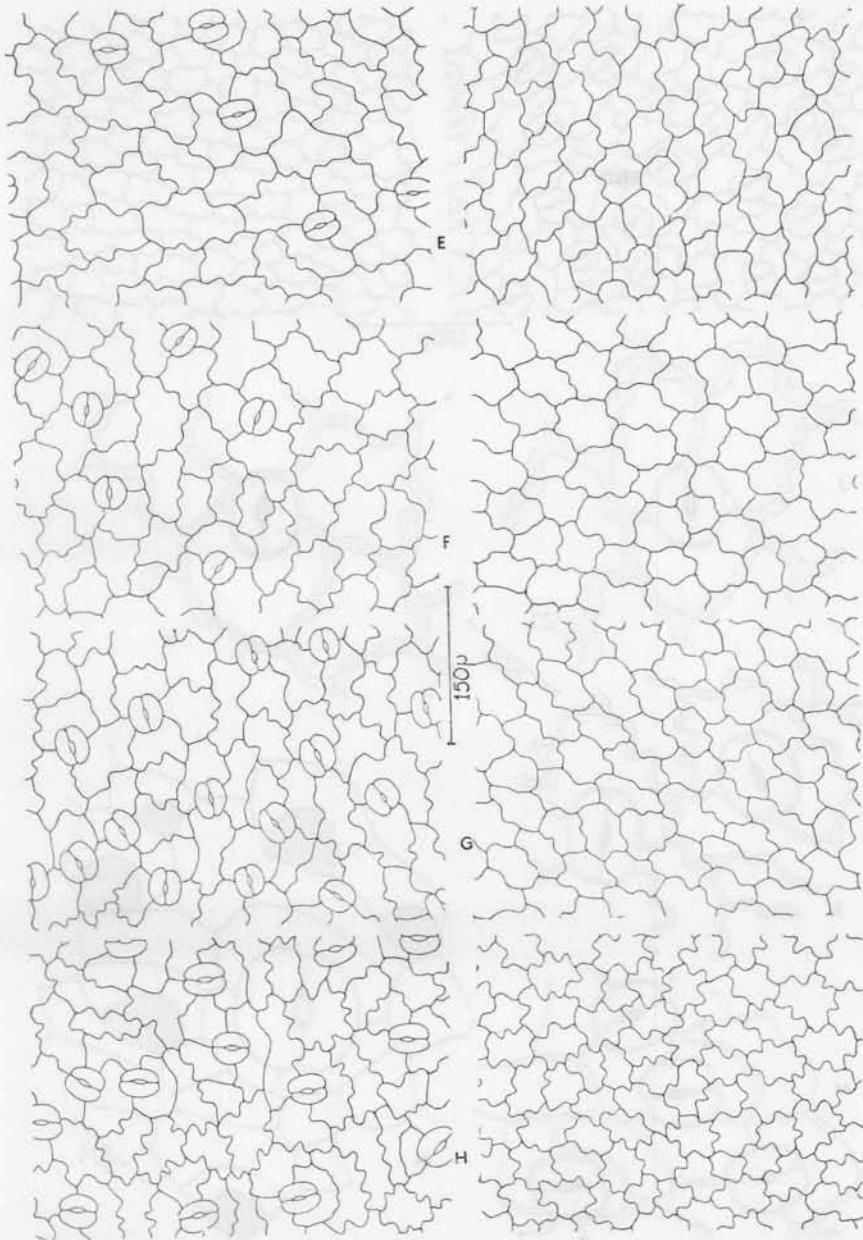


Fig. 13. — Epidermis inferior y superior, respectivamente (continuación). E, *P. monoides* (Brade 19163); F, *P. bombycinum* (Killip 11640); G, *P. bradei* (Brade 19791 B); H, *P. minarum* (de la Sota 2641). E. de la Sota del.

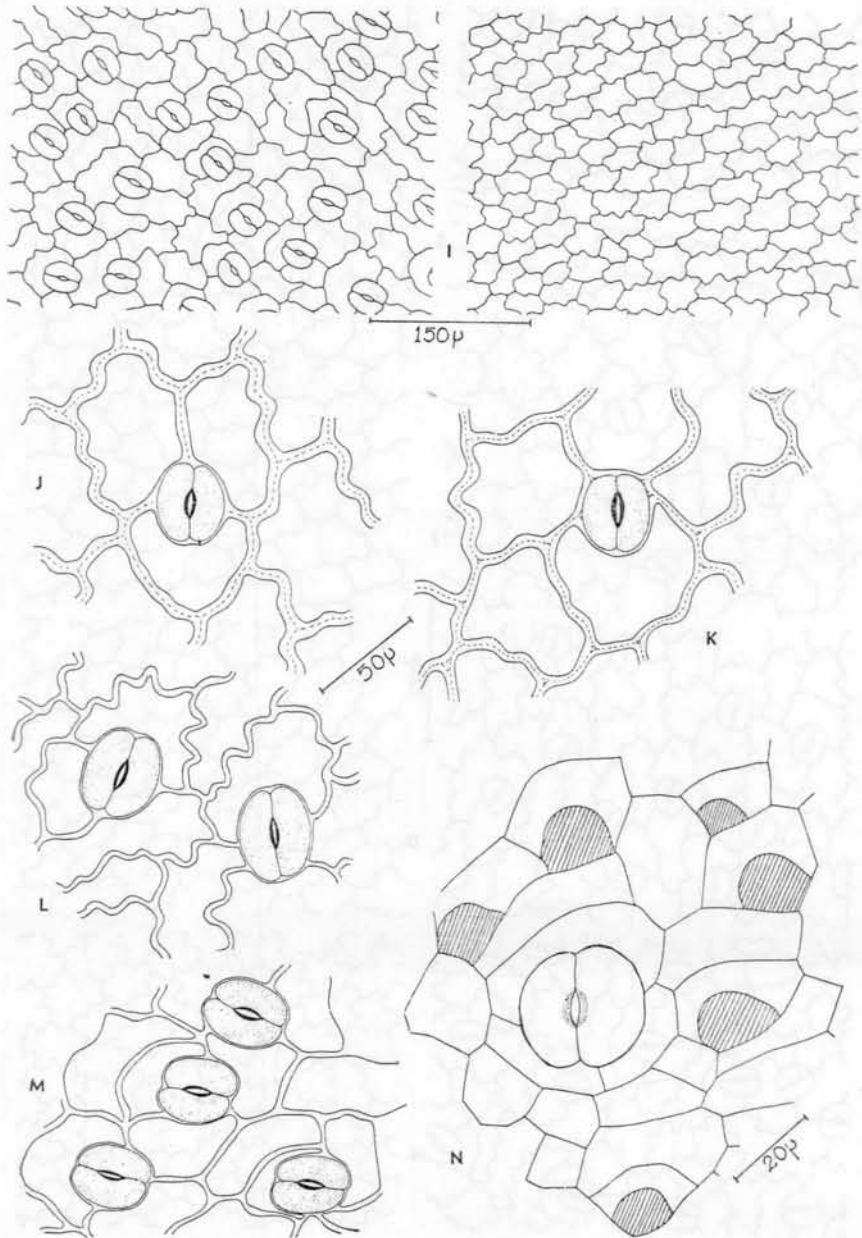


Fig. 14. — Epidermis inferior y superior, respectivamente (continuación): I, *P. tridens* (van Hagen 60 a); J, estoma de *P. bombycinum* (Killip 11640); K, ídem de *P. monoides* (Brade 19163); L, ídem de *P. minarum* (de la Sota 2641); M, ídem de *P. tridens* (van Hagen 60 a); N, estoma joven y células madres de estomas (rayadas) en *P. tridens* (van Hagen 60 a). E. de la Sota del.

El desarrollo ontogenético de los estomas sólo fue estudiado en *P. tridens*, coincidiendo con lo expuesto más arriba (ver fig. 14 N). Dada la homogeneidad del grupo, no es aventurado atribuir idéntico tipo de estomas a las restantes especies.

En líneas generales, es difícil precisar un aparato estomático, resultando a veces imposible identificar la única y verdadera célula subsidiaria. En muy pocas especies se observa una precaria especialización en las células vecinas al estoma.

El número de estomas por unidad de superficie (en este caso un mm²), se calculó mediante contajes sobre proyecciones de área conocida (cerca de 1/5 mm²). Como mínimo se contaron 5 áreas en los ejemplares estudiados, siempre en la misma pinna, en la región ubicada a mitad de camino entre el margen y la nervadura media.

Los estomas se distribuyen uniformemente sobre el hipofilo. Su densidad, en las especies analizadas, varía entre 40 y 210 estomas por mm².

A continuación se da un cuadro sobre la densidad y dimensiones de los estomas, con referencia a los materiales estudiados:

Especie	Ejemplar	Densidad por mm ²	Dimensiones (eje mayor) μ
<i>P. apagolepis</i>	Williams 1131	75	37 (33-43) μ
<i>P. balaonense</i>	Haught 2868	60	36 (33-40) μ
<i>P. bolivari</i>	Steyermark 59672	130	41 (36-43) μ
<i>P. bombycinum</i>	Killip 11640	65	35 (33-40) μ
	US 1343799	80	35 (33-40) μ
	Smith 2899	65	34 (33-40) μ
	Haught 2543	105	35 (30-40) μ
	Smith 2942	101	33 (30-36) μ
	Williams 1132	65	34 (33-36) μ
	Killip 35551	100	34 (33-36) μ
<i>P. bradei</i>	Brade 19791 B	90	37 (33-40) μ
<i>P. collinsii</i>	Collins & Doyle 227	75	45 (40-50) μ
<i>P. fimbriatum</i>	Mexia 7420	95	36 (33-40) μ
	Schiefer 618	100	35 (33-40) μ
	Lehmann 2456	110	40 (36-46) μ
	Trinidad	130	35 (33-40) μ
<i>P. hirsutissimum</i>	de la Sota & Cuezco		
	1504	105	32 (30-33) μ
<i>P. insularum</i>	Stewart 952	50	39 (36-43) μ
<i>P. lepidopteris</i>	Schwarz 11448	80	34 (30-36) μ
	Uruguay, cult.	130	37 (36-43) μ

Especie	Ejemplar	Densidad por mm ²	Dimensiones (eje mayor)
<i>P. lepidotrichum</i>	Pringle 5586	70	37 (33-40) μ
<i>P. macrolepis</i>	Standley 34939	115	38 (33-43) μ
<i>P. mickelii</i>	Mickel 1130	60	40 (36-43) μ
<i>P. minarum</i>	de la Sota 2641	135-140	40 (36-43) μ
<i>P. monoides</i>	Brade 19163	40-45	35 (30-36) μ
<i>P. myriolepis</i>	Standley & Valerio 51425	85	33 (30-36) μ
<i>P. pyrrolepis</i>	Purpus 2166	65	35 (30-40) μ
<i>P. rosei</i>	Mexia 8988	60	32 (30-33) μ
<i>P. sanctae-rosae</i>	Alava 1237	135	35 (30-40) μ
<i>P. squamatum</i>	Underwood 3312	45	45 (43-50) μ
<i>P. tridens</i>	van Hagen 60 a	210	35 (30-40) μ
<i>P. trinidadense</i>	Domingos 4887	85	37 (36-40) μ

Tomando como base los datos de este cuadro, se pueden extraer las siguientes conclusiones:

En lo que se refiere a dimensiones de los estomas, tomando sólo los valores promedios del eje mayor, oscilan entre 32-45 (30-50) μ ; usualmente miden 36 (33-40) μ , raro 30-32 μ y mucho más raro aún, 45-50 μ .

No se observa correlación entre la densidad y las dimensiones estomáticas.

En lo que se refiere a densidad de estomas por unidad de superficie, varía dentro de límites muy amplios (40-210 por mm²).

En dos especies, donde fue posible hacer el conteo sobre ejemplares de diferentes procedencias, se encontró la siguiente variabilidad:

P. bombycinum: 60-105

P. fimbriatum: 95-130

En la primera de estas especies, se puede insinuar una correlación entre la densidad estomática alta (80-105) y presencia de escamas rizomáticas con márgenes hialinos. Tal vez ambos caracteres estén vinculados a condiciones ecológicas extremas dentro de la amplia área de distribución de esta especie.

Otro hecho significativo surge de la comparación de la densidad de estomas en dos especies que viven en las islas Galápagos:

P. tridens: 200-210

P. insularum: 50.

A pesar de la reducida extensión de estas islas, es factible encontrar condiciones ambientales extremas, de acuerdo a la altura y exposición.

En el caso de *P. lepidopteris*, los extremos de densidad estomática (80-130) corresponden a sus áreas disyuntas. Esto será comentado con mayor amplitud en el capítulo de distribución geográfica y ecología del grupo.

En general, algunas especies (*P. monoides*, *P. bombycinum* p. p., *P. insularum*, *P. rosei*, *P. lepidotrichum*, *P. pyrrolepis*, *P. apogolepis*, *P. mickelii*, *P. collinsii*, *P. squamatum*, *P. balaonense*) presentan una baja densidad estomática (40-75), mientras que en otras la densidad se eleva considerablemente a 130-210 por mm² (*P. lepidopteris* p. p., *P. minarum*, *P. bolivari*, *P. sanctae-rosae*, *P. fimbriatum* p. p., *P. tridens*), indicando un xeromorfismo más acentuado.

El número de células acompañantes de cada estoma es muy poco significativo. Puede variar (incluyendo la única subsidiaria) entre 2 y 6, siendo más frecuente el número 3 y 4 y muy raro los casos de estomas con 6 células vecinas.

Hidatodos (ver láms. IV B, V C; fig. 11): Como ya se había comentado, todas las especies de este grupo se caracterizan por llevar una aurícula mas o menos reflexa, en el margen distal, parte basal de cada pinna, cerca de su inserción con el raquis. En este lóbulo, en la cara que corresponde al epifilo, se encuentra generalmente una foseta (ver fig. 7 K, M, P, 9 N, O) o varias (2-3), como en *P. lepidotrichum* (ver fig. 7 J, 8 K) o *P. pyrrolepis* (ver fig. 8 D).

En cada foseta termina una rama de la primera venilla lateral de la pinna o varias ramificaciones de la misma, en el caso de aurículas con más de una foseta.

En los cortes de estas estructuras se puede observar lo siguiente: los elementos vasculares de la venilla (traqueidas) se dirigen hacia la foseta; los elementos acompañantes (células parenquimáticas alargadas) se abren en abanico en las proximidades de la foseta, determinando una región en torno a la misma, integrada por células más pequeñas que las del mesófilo clorofiliano, ricas en citoplasma y con

núcleos voluminosos. El fondo de la foseta se encuentra tapizado con una hilera de células columnares, con las mismas características que las anteriores.

Talvez toda esta compleja estructura pueda interpretarse como un hidatodo altamente especializado, comparable con lo que se encuentra en ciertas Angiospermas (por ejemplo en *Primula*). En estas especies de *Polypodium* también se puede diferenciar un "epitema", tejido irrigado por las últimas traqueidas de la venilla correspondiente y además la capa columnar a modo de un epitelio secretor. La foseta sería equivalente a un estoma acuífero, pero sin la característica célula oclusiva. Es probable que en estado anhidrobiótico el orificio de salida se cierre, merced a las contracciones de la epidermis y células del parenquima circundante.

Aún no se ha comprobado que esta estructura sea un órgano secretor de agua o ciertos productos del metabolismo, o que su función sea captar el agua que escurre por el raquis (ver más adelante en la parte ecológica) e incorporarla al sistema vascular. En otros representantes de *Polypodium* o *Campyloneurum*, con hidatodos simples, superficiales, su función secretora se ha comprobado por la deposición de plaquitas de CO_3Ca sobre los mismos.

Maxon (1916) en la monografía de *P. squamatum* y afines, hace mención en algunas especies de la presencia de pequeñas aurículas distales en sus pinnas; nada dice sobre las fosetas y su vinculación con las venillas o de la generalización de este carácter para el grupo. Weatherby (1947 : 77) ya habla de una glándula inmersa en la aurícula, que denomina "aeroforo" y la considera característica del grupo.

El término "aeroforo" se debe a Mettenius, quien denominó así a ciertas glándulas alargadas que se encuentran en algunos helechos y cuya presencia sirve para identificar determinadas especies. Ya Christensen, en su monografía del género *Dryopteris* (primera parte, 1912 : 157), menciona aeroforos para el subgénero *Glaphyopteris*, ubicados sobre el raquis, en la base de las pinnas y sobre la nervadura media en la base de las pínulas. De ninguna manera se tratan de estructuras comparables a las observadas por Weatherby. Los verdaderos aeroforos son órganos bastante conspicuos (de 1 cm o más de largo), cuya función (de ventilación) la cumplen durante el desarrollo de la fronde, cuando las partes en crecimiento están cubiertas con mucílago. Otros autores las denominan "neumatóforos". Font Quer, en su Diccionario de Botánica (1953), llama a estas estructuras "neumatostrobilos" (según Haberlandt, 1894).

Creo que el término apropiado para este grupo de especie es el de "hidatodo", en lugar de "aeroforo", que tiene otra acepción y función específica.

f) *Escamas foliares* (ver Lám. II B-E; figs. 15, 16, 17 y 18 A-F): Este grupo se caracteriza por sus láminas cubiertas con escamas de diversos tipos morfoestructurales, representando por este motivo, un excelente carácter para determinar las especies.

En lo que se refiere a densidad de la cobertura, el número de escamas en el hipofilo es mayor que en el epifilo. En algunas especies esta cubierta es muy densa en el hipofilo (*P. fimbriatum*, *P. bolivari*, *P. minarum*); en otras (*P. collinsii*), las escamas son escasas y esparcidas, dejando al descubierto una buena parte de la superficie de las pinnas.

La diversidad de escamas no sólo afecta a las especies; también se observan diferentes tipos en la misma fronde de una especie. En algunas es posible establecer una serie gradual de modificaciones en las escamas foliares, conectándolas con las del rizoma y estípite, de la siguiente manera: rizoma-estípite-raquis-costa-hipofilo-soro. Tal es el caso de *P. hirsutissimum* (ver fig. 18 J-P). En otras especies las escamas son muy uniformes (*P. minarum*).

Por su diversidad de formas y estructuras, las escamas que más se emplean para caracterizar una especie, además de las del rizoma, son las de hipofilo; por ese motivo, nos ocuparemos de ellas más detenidamente.

Se pueden establecer los siguientes tipos de escamas en el hipofilo:

1. *Tipo P. collinsii*: escamas pequeñas, orbiculares a anchamente aovadas, a veces con acumen corto, márgenes suavemente dentados a subenteros; células pequeñas con membranas fuertemente engrosadas.

2. *Tipo P. fimbriatum*: escamas medianas a grandes, aovado-deltaoide-lanceoladas, con márgenes profundamente dentados; células grandes con las membranas radiales engrosadas y coloreadas, determinando un retículo nítido y brillante.

3. *Tipo P. monoides*: escamas "gonfoides", o sea con base más o menos orbicular a anchamente aovado-deltaoide, subentera a discretamente dentada, después pasando abruptamente a un largo ápice piliforme, subentero; parte basal con células pequeñas de membranas fuertemente engrosadas.

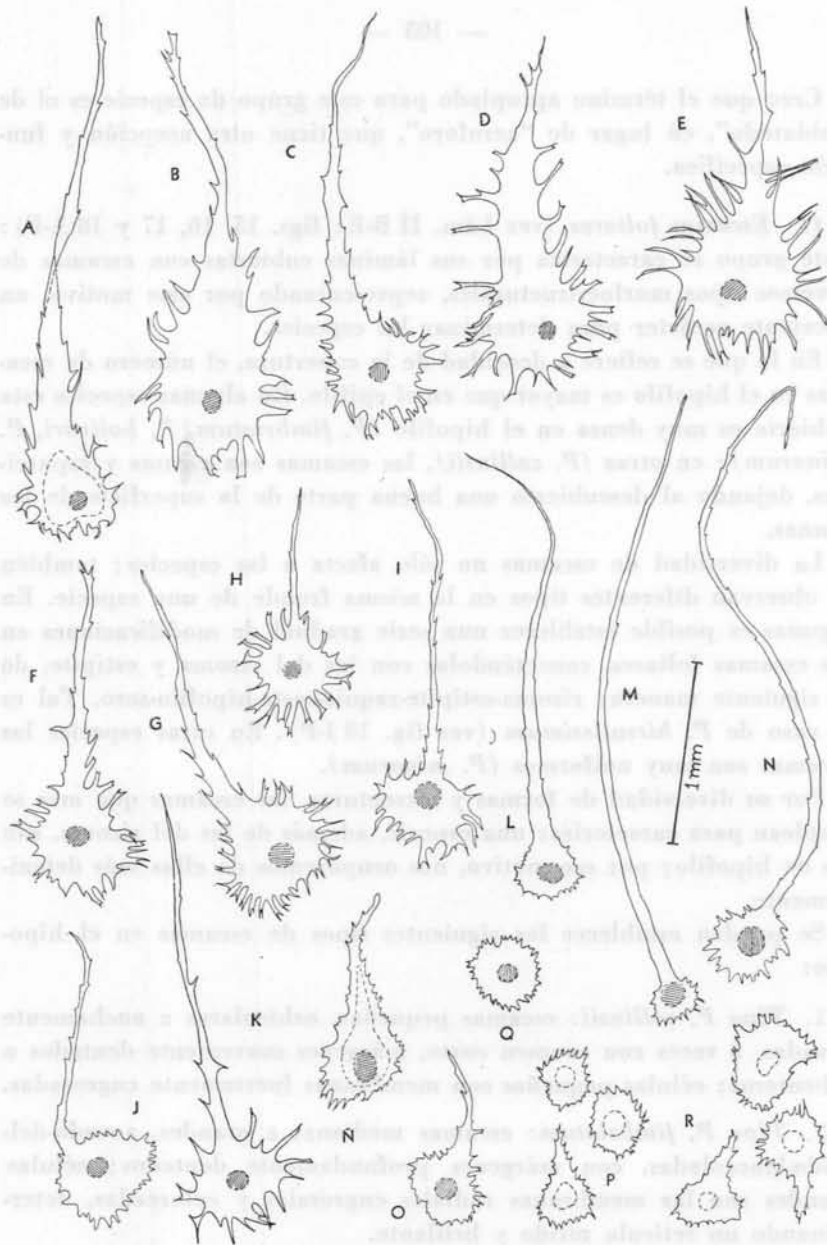


Fig. 15. — Siluetas de escamas del hipofilo : A, *P. rosei* (Mexia 8988) ; B, *P. insularum* (Stewart 952) ; C, *P. bradei* (Brade 19791 B) ; D, *P. minarum* (de la Sota 2641) ; E, *P. fimbriatum* (Mexia 7420) ; F, *P. squamatum* (Underwood 3312) ; G, *P. sanctae-rosae* (Alava 1237) ; H, *P. balaonense* (Haught 2868) ; I, *P. pyrrolepis* (Purpus 2166) ; J, *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504) ; K, *P. bombycinum* (Killip 35551) ; L, *P. trinidadense* (Domingos 4887) ; M, *P. monoides* (Curran 274) ; N, *P. lepidopteris* (cult. S1) ; Ñ, *P. tridens* (van Hagen 60 a) ; O, *P. lepidotrichum* (Pringle 5586) ; P, *P. myriolepis* (Standley & Valerio 51425) ; Q, *P. collinsii* (Collins & Doyle 227) ; R, *P. macrolepis* (Standley 34939). En rayado, área de inserción ; en líneas punteadas, área esclerosada. E. de la Sota del.

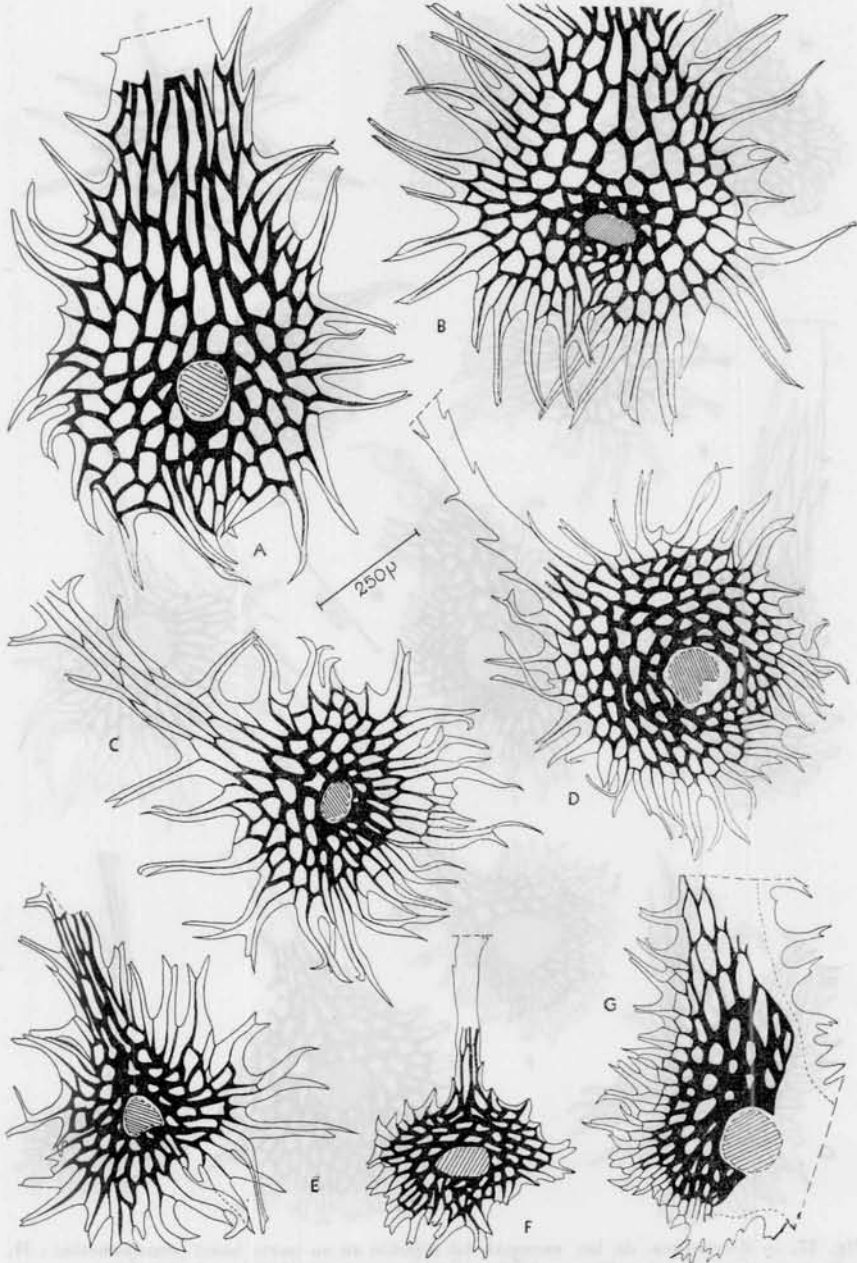


Fig. 16. — Estructura de las escamas del hipofilo en su parte basal: A, *P. insularum*; B, *P. fimbriatum*; C, *P. minarum*; D, *P. sanctae-rosae*; E, *P. squamatum*; F, *P. lepidopteris*; G, *P. bradei*. Las referencias del material dibujado como en la figura 15. E. de la Sota del.

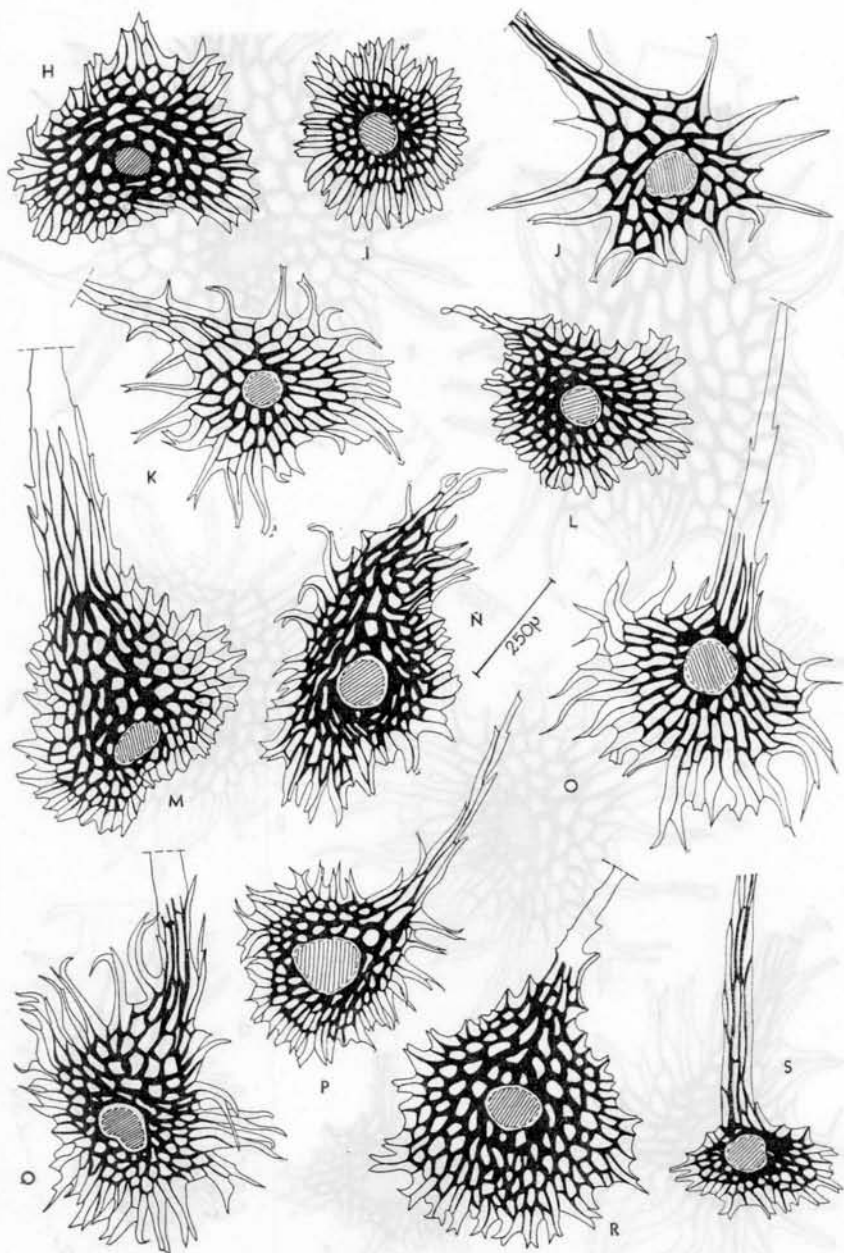


Fig. 17. — Estructura de las escamas del hipofilo en su parte basal (continuación): H, *P. macrotepis*; I, *P. collinsii*; J, *P. bombycinum* (Killip 11640); K, *P. balaonense*; L, *P. myriolepis*; M, *P. trinidadense*; N, *P. tridens*; O, *P. pyrrolepis*; P, *P. lepidotrichum*; Q, *P. rosci*; R, *P. hirsutissimum*; S, *P. monoides*. El resto de las referencias del material dibujado como en la figura 15. E. de la Sota del.

Entre estos tipos extremos existe toda una gama de formas intermedias; muchas veces resulta difícil ubicar las especies en estos grupos artificialmente delimitados.

Los tipos *P. monooides* y *P. collinsii* están estrechamente vinculados y a veces sólo se diferencian en la presencia o ausencia de la porción capilar.

En algunas especies, como ya habíamos comentado, llama la atención la uniformidad de las escamas que cubren las diferentes partes de la lámina (*P. minarum*, con todas las escamas de tipo *P. fimbriatum*; *P. monooides*, con todas las escamas de tipo gonfoide). En *P. hirsutissimum*, donde la cobertura no es uniforme, las escamas del epihipofilo son gonfoides, no así las del raquis, costa y soro.

En general el epifilo es glabrescente o presente una cobertura delgada y escasa, integrada por escamas hialinas, con sólo el área de inserción coloreada.

Las escamas de los soros se tratarán en el capítulo correspondiente. Todas las escamas de la lámina son más o menos peltadas y presentan un pie, aunque sólo bien desarrollado en las del soro. Mediante ese pie se insertan en pequeñas fosetas, donde está prácticamente interrumpida la epidermis. Esto favorecería la penetración de agua al mesófilo, aspecto fundamental, más tratándose de epifitos.

Sólo en una especie (*P. tridens*) fue posible estudiar la ontogenia de las escamas en el hipofilo (ver fig. 18 A-F). En este caso, las iniciales de las escamas se diferencian tempranamente en la epidermis, como si se trataran de células madres de las oclusivas estomáticas. En la primera etapa de desarrollo se presentan como pelos basifijos, simples, paucicelulares. En los estadios más avanzados comienza, mediante divisiones celulares longitudinales, el proceso de laminación y el desplazamiento del punto de inserción desde basal (en el pelo original) hasta peltado (en las escamas adultas). Precozmente en el margen se individualizan las células que darán origen a los dientes bipapilados; además se localizan las zonas meristemáticas, una en el ápice y dos basales, a ambos lados del área de inserción.

D) SOROS

En este grupo de especie los soros siempre son uniseriados, generalmente numerosos, circulares, a veces muy prominentes y globosos.

En algunas especies están fuertemente impresos, ubicados en fosetas de la lámina, de tal manera que se nota una saliencia mameliforme en el epifilo (*P. macrolepis*, *P. myriolepis*). En la mayor parte

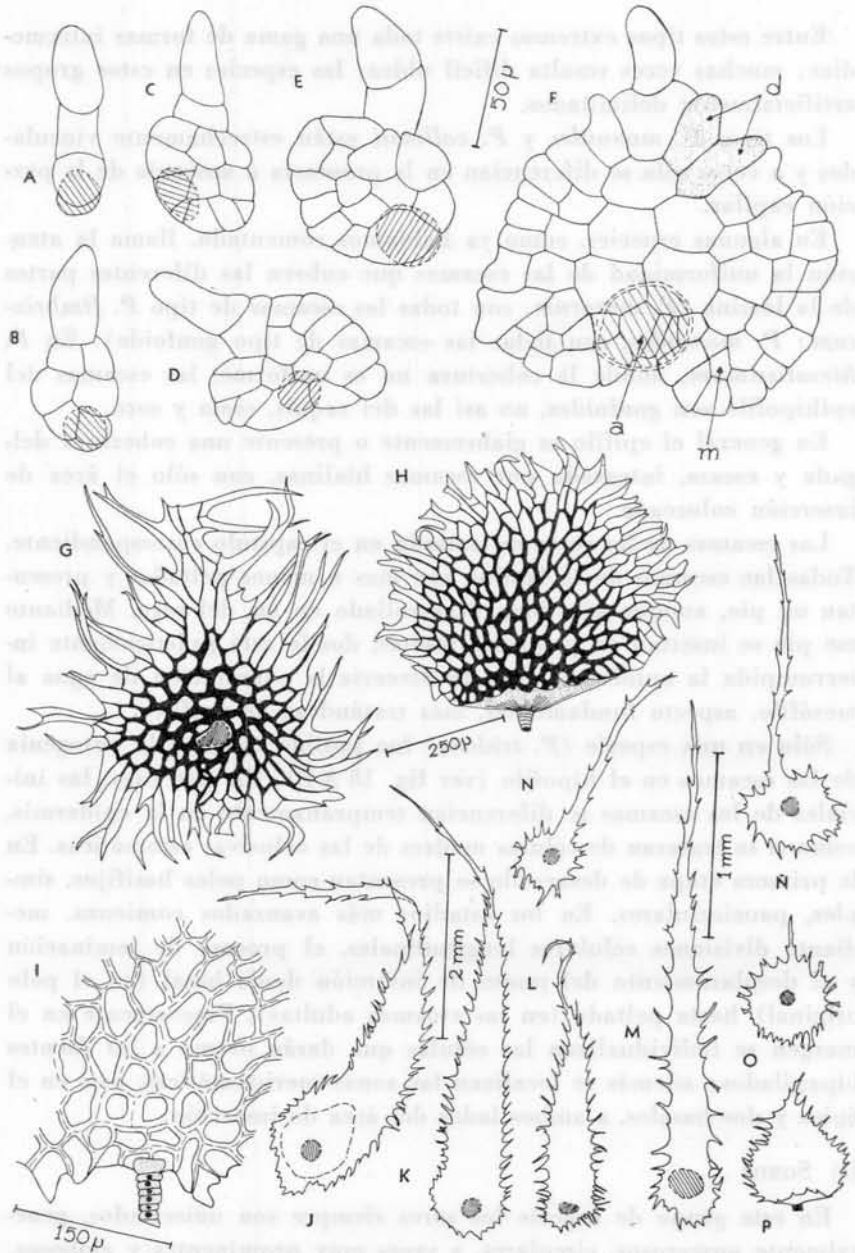


Fig. 18. — A-F, diferentes etapas del desarrollo de una escama del hipofilo en *P. tridentens* (Stewart 978): rayada: área de inserción: m, meristemas basales laterales; d (punteado): diente marginal joven; G, escama modificada del soro en *P. minarum* (de la Sota 2641); H, ídem en *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504); I, detalle de la base de la misma; J-P, diferentes tipos de escamas en *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504): J, rizoma; K, estípite; L, raquis; M, costa; N, epidermis superior; Ñ-O, epidermis inferior; P, soro. E. de la Sota del

de las especies son discretamente impresos (*P. lepidotrichum*, *P. collinsii*, *P. mickelii*) o superficiales.

En lo que se refiere a alimentación de los soros, como ya habíamos visto al comentar la venación, generalmente los receptáculos se ubican en el extremo de la venilla fértil simple e indivisa. Este esquema se complica hasta llegar al tipo extremo de alimentación observado en *P. tridens*.

Siempre existen mezcladas con los esporangios o bordeando los soros, escamas mas o menos modificadas, si se las compara con las del hipofilo. Pueden constituir una cobertura acopada en torno al soro, que cuando éste es muy joven, lo cubre totalmente.

Creo que se tratan de escamas del hipofilo modificadas, ya que existe una serie gradual completa de formas intermedias. En general, las modificaciones implican un ensanchamiento de la escama y la pérdida de la porción capilar en las de tipo gonfoide. La estructura celular es mucho más delicada y aparece un pequeño pie, integrado por una hilera de células disciformes, apiladas como monedas; este pie puede o no ser conspicuo, según la especie (ver Lám. I D, II F; fig. 18 G-I).

Siguiendo el criterio topográfico sustentado por Wagner (1964), estas escamas modificadas que nacen en el receptáculo, mezcladas con los esporangios, pueden ser consideradas parafisos. En este caso serían parafisos receptaculares, escuamiformes, peltados.

Este autor, con justa razón, considera actualmente difícil hacer una distinción entre parafisos que parecen esporangios modificados y aquellos que se asemejan en mayor o menor grado a las escamas u otras emergencias epidérmicas.

Prefiero mantener en este grupo de especies el término de “escamas modificadas de los soros”, ya que es obvia la vinculación entre éstas y las escamas del hipofilo. Opinar lo contrario sería dar a las escamas modificadas el mismo valor, por ejemplo que a los pelos ramificados (parafisos) que se encuentran en *Microgramma*, donde el indumento foliar, en las especies que lo poseen, está constituido por escamas.

Nuestro caso se aproximaría a *Pleopeltis*, donde tanto la cobertura del hipofilo como los parafisos, son escuamiformes y peltados; pero allí el desarrollo del pie de los parafisos es considerable y hace recordar mucho a los pedicelos de los esporangios.

Para aclarar esto es necesario llevar a cabo estudios sobre la ontogenia de los esporangios y de las escamas modificadas, que aparecen en el área de influencia del receptáculo.

E) ESPORANGIOS Y ESPORAS

Los esporangios en este grupo responden íntegramente a lo definido para *Polypodium* s. str., en lo que atañe a la cápsula, anillo y pedicelo.

Las esporas son oblongo-reniformes a cortamente oblongas, bilaterales, monoletes, sin perisporio aparente. En lo que se refiere a sus dimensiones, el diámetro mayor más frecuente oscila entre 43-50 μ , siendo muy raros los casos de valores de 33-35 ó 60-75 μ .

Las especies con esporas mayores son:

P. bolivari: 63-69 μ

P. insularum: 56-73 μ

No se ha hallado correlación entre dimensión-densidad de estomas y tamaño de esporas, que podría ser sugestiva.

IV. CITOLOGIA

Poca información se tiene sobre contaje cromosómico en las especies de este grupo. Generalmente parecen ser elementos diploides, con $n: 37$ (cf. Evans, 1963).

Las especies estudiadas son las siguientes:

P. lepidopteris $n: 37$ (UC. 53408-1)

P. pyrholepis $n: 37$ (UC. 50432-1)

P. sanctae-rosae $n: 37$ (UC. 59498-1)

V. GERMINACION DE ESPORAS Y DESARROLLO DE PROTALOS

Como sólo se recibió esporas viables de *P. lepidopteris* procedente de Río de Janeiro, gracias a la gentileza del Dr. Alberto Castellanos, ésta fue la única especie estudiada en lo que se refiere a los aspectos de germinación de esporas y ulterior desarrollo de los gametofitos.

Las esporas, sin previo tratamiento, fueron sembradas en cápsulas de Petri esterilizadas, con el siguiente medio de cultivo ya solidificado:

SO ₄ Mg.....	0.25 gr.
(NO ₃) ₂ Ca.....	1 gr.
PO ₄ H ₂ K.....	0.25 gr.
ClK.....	0.12 gr.
Cl ₂ Fe.....	vestigios
Agua destilada.....	1000 cc.
Agar.....	15 gr.

Las cápsulas de Petri, después de la siembra de esporas, fueron ubicadas bajo las siguientes condiciones:

En laboratorio, con alternancia de noche y día (16 y 8 horas respectivamente), a temperatura de alrededor de 80° F.

En cámaras con luz continua y a una temperatura de 65-70° F.

En el primer caso se tropezó con la aparición de micelios fúngicos. La penetración de esporas extrañas podría haber sucedido en el momento de la siembra o en las sucesivas destapadas de las cajas para su observación y trasplante, cada vez que el medio se empobrecía.

En el segundo caso, con luz continua y con temperaturas más bajas, se notó la rápida proliferación de algas verdes, que dañan considerablemente a los jóvenes protalos.

Tal vez estas contaminaciones pueden evitarse desinfectando las esporas seleccionadas para la siembra, operación que no se llevó a cabo.

A continuación se describen los estadios sucesivos de germinación de las esporas y desarrollo de los protalos (ver fig. 19-21):

1. Al poco tiempo de germinar la espora, el protalo adquiere una estructura bicelular, con una célula basal con rizoide lateral y una apical; mediante divisiones transversales sucesivas, este estadio filamentosos puede llegar hasta 5-6 células.
2. Poco a poco, mediante divisiones periclinales, el filamento comienza a laminarse, con la aparición de otros rizoides en la célula basal y siguientes.
3. Ya en una etapa más avanzada, el protalo adquiere la forma cordada característica, con numerosos rizoides en la parte basal y algunas papilas en los márgenes distales, pero aún se mantiene uniestratificado, sin observarse engrosamiento o aparición de rizoides en el área media.

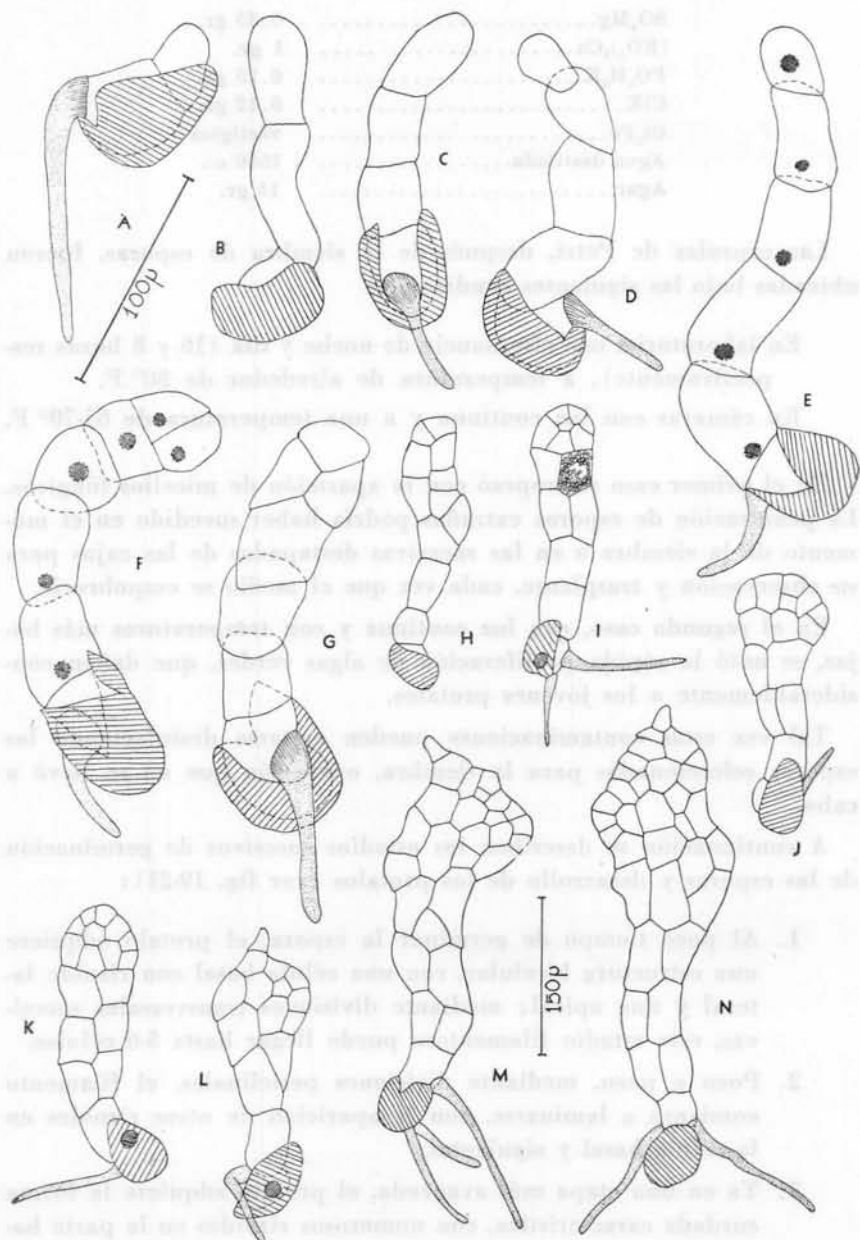


Fig. 19. — Diferentes etapas en la germinación y desarrollo del protalo en *P. lepidopteris* (Sobre material procedente de Rio de Janeiro, Brasil). En rayado las esporas, en punteados los rizoides. E. de la Sota del.

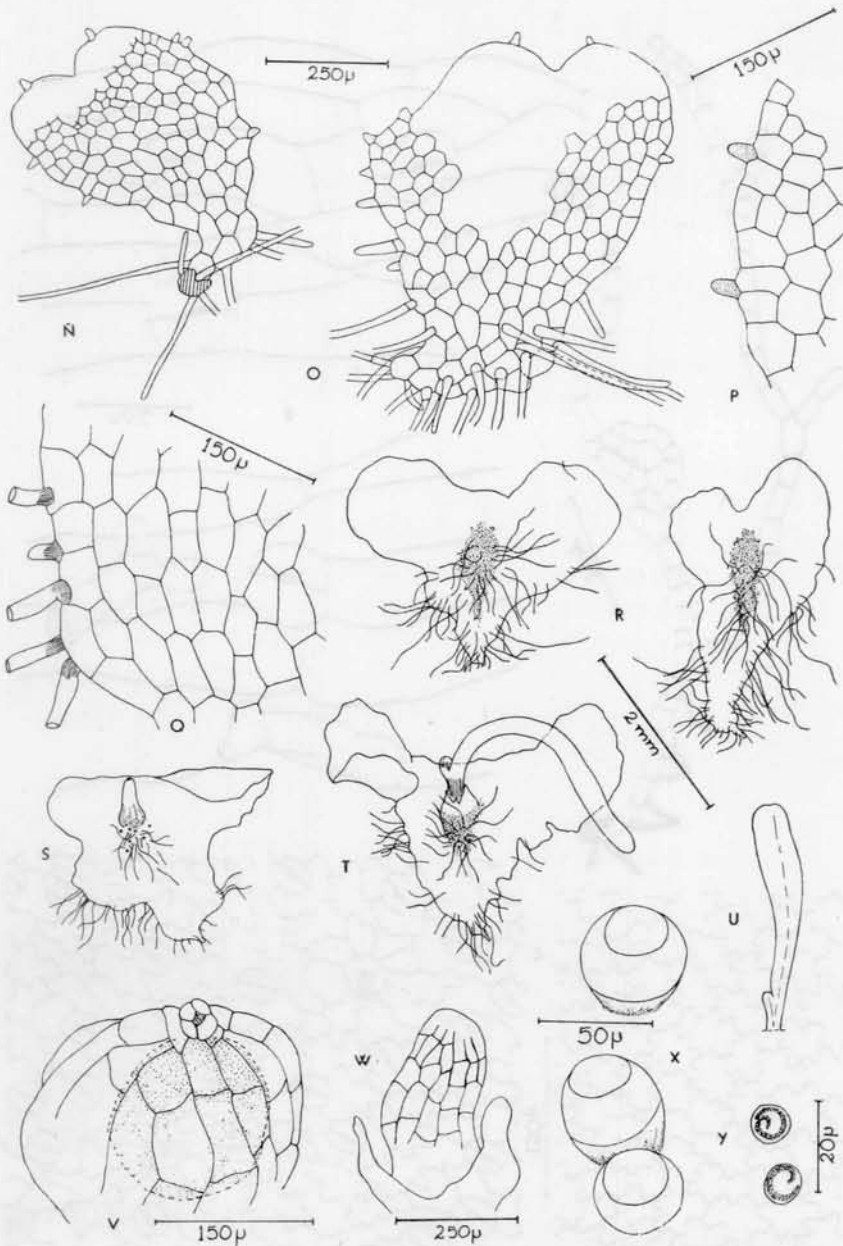


Fig. 20. — Diferentes etapas del desarrollo del protalo en *P. lepidopteris* (continuación). N-O ; P, margen del protalo con papilas ; Q, margen basal con rizoides ; R-T, protalos adultos ; S, embrión dentro de la caliptra ; T, esporofito joven con una fronde y restos de la caliptra ; U, fronde joven uninervia ; V, embrión (punteado) dentro de la caliptra con restos del cuello del arquegonio (arriba) ; W, esporofito perforando la caliptra ; X, anteridios ; Y, células madres de anterozoides. E. de la Sota del.

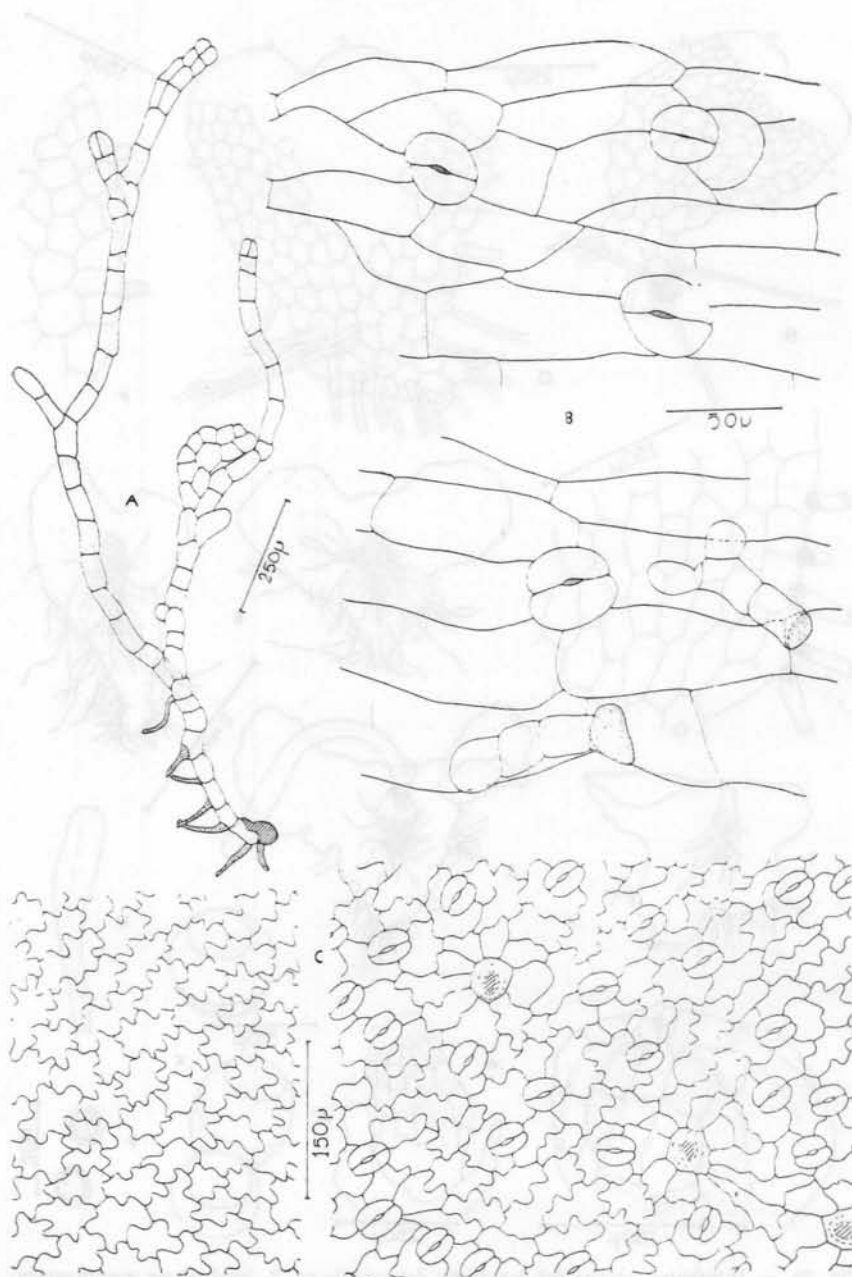


Fig. 21. — A, protalo anómalo de *P. lepidopteris* desarrollado en un medio empobrecido (la espora rayada, los rizoides punteados); B, epidermis inferior de la primer fronde de un esporofito joven de *P. lepidopteris*; C, epidermis superior e inferior, respectivamente, en una lámina adulta de *P. lepidopteris* (cult. SI). E. de la Sota del.

4. El protalo adulto presenta la forma aovada, aovada-lanceolada a deltoide-aovada, con escotadura apical ancha y poco profunda y con dos lóbulos laterales prominentes. La parte media ha engrosado y ya presenta rizoides, en su cara ventral. Allí ya es factible localizar los órganos sexuales, que en general, en lo que se refiere a estructura, concuerda con las restantes *Polypodiaceae* s. str.

Después de la fecundación, el embrión con su primera hoja rompe la caliptra acrescente y desarrolla una lámina linear-espatalada, uninervia. La epidermis de esta primera hoja presenta células rectangulares, alargadas en el sentido del eje de la lámina, con estomas y pelos en formación. La ontogenia de los estomas en esta especie concuerda con lo observado para *P. tridens* (ver bajo Estomas).

Los pelos que aparecen son simples, paucicelulares, cilíndricos, o con una corta ramificación lateral. No se ha podido establecer si es que estos pelos son fugaces o representan un indumento característico de las primeras hojas, o si es el estadio filamentososo en el proceso de formación de las escamas.

En esta especie el protalo se caracteriza por su reproducción sexual típica, por la ausencia de tricomas, presencia de papilas marginales y rizoides castaños, con paredes gruesas.

En medios empobrecidos se ha observado la germinación tardía de esporas que dan origen a protalos anómalos, filamentosos, ramificados, con procesos de laminación muy precarios (ver fig. 21 A). Tal vez la deficiencia de nutrientes en el medio induce a estas formas, donde la laminación es muy tardía. Estos hechos ya fueron comentados por Stokey (1959).

Según este autor, las características de los protalos de las *Polypodiaceae* s. str., comparándolas con sus afines, las *Grammitidaceae*, son las siguientes:

La célula protálica y el rizoide emergen al tiempo tiempo, o el rizoide aparece primero.

Los rizoides son generalmente incoloros.

En el protalo maduro los rizoides se desarrollan en la cara ventral y son moderadamente gruesos con paredes castaño-claras.

Cuando las condiciones del medio son favorables, pasan rápidamente de su estado filamentososo a laminar.

La aparición de los órganos sexuales es muy precoz.

Los anteridios son generalmente de tipo globular, con la célula casquete indivisa.

Los protalcs estudiados en *P. lepidopteris* coinciden con todo este esquema, menos en lo que se refiere a los rizoides, que son en esta especie castaño oscuros, con paredes gruesas.

Según Stokey (l.c.), los pelos de tipo papilar son los más comunes y ampliamente distribuidos y no tienen un significado genético. No se observaron pelos del tipo multicelular ramificado, como en otros representantes de la familia (*Phlebodium aureum*, etc.).

VI. DISTRIBUCION GEOGRAFICA Y ECOLOGIA

(Ver mapas 1-3)

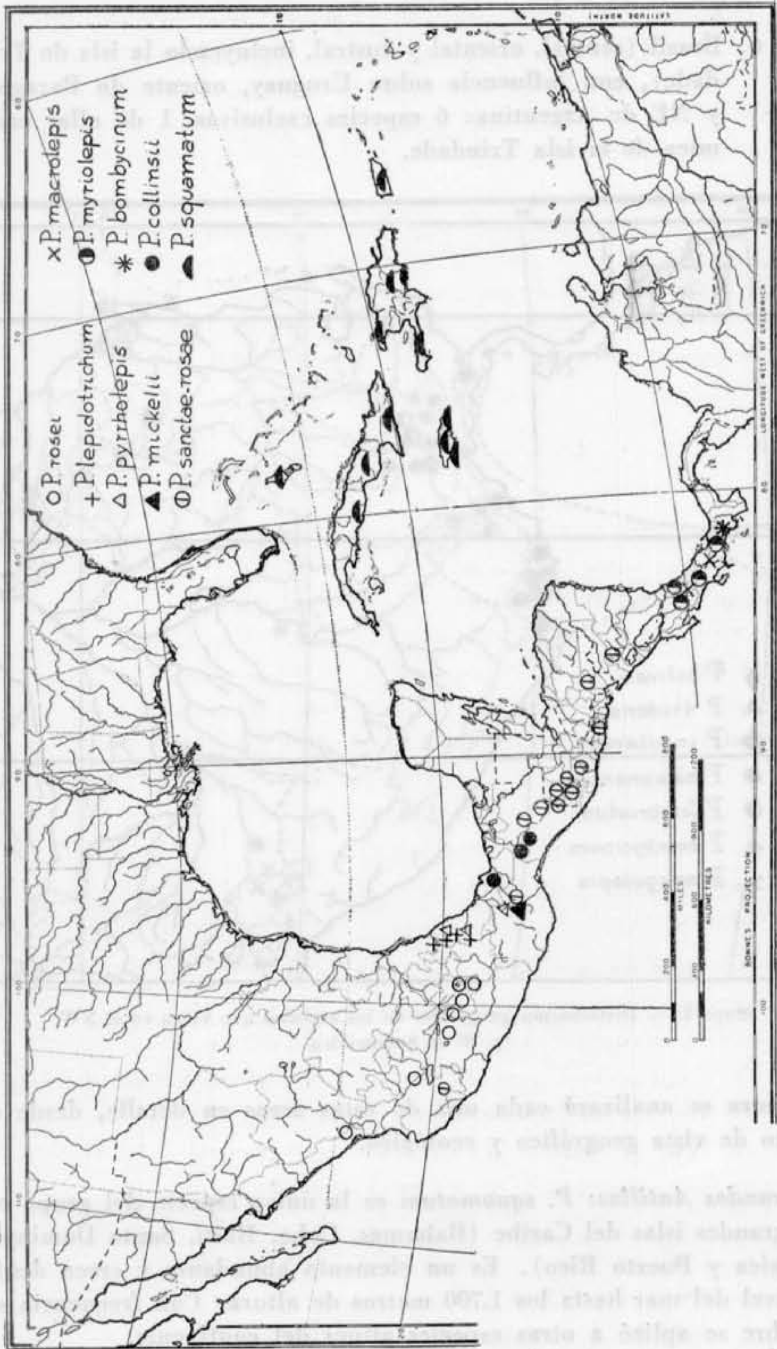
Polypodium squamatum y afines constituyen un grupo característico del Neotrópico, cuya área se extiende desde las Bahamas y costa occidental de México (aproximadamente desde la latitud del Trópico de Cáncer) hasta el NE de Argentina y costa septentrional del Río de la Plata.

Estas plantas son epifitas o saxícolas, raramente terrestres en su verdadero sentido y preferentemente orófilas, creciendo hasta 3.300 metros de altura, aunque algunas especies viven al nivel del mar.

La mayor concentración de especies se encuentra en México-América Central (9) y en Brasil (6).

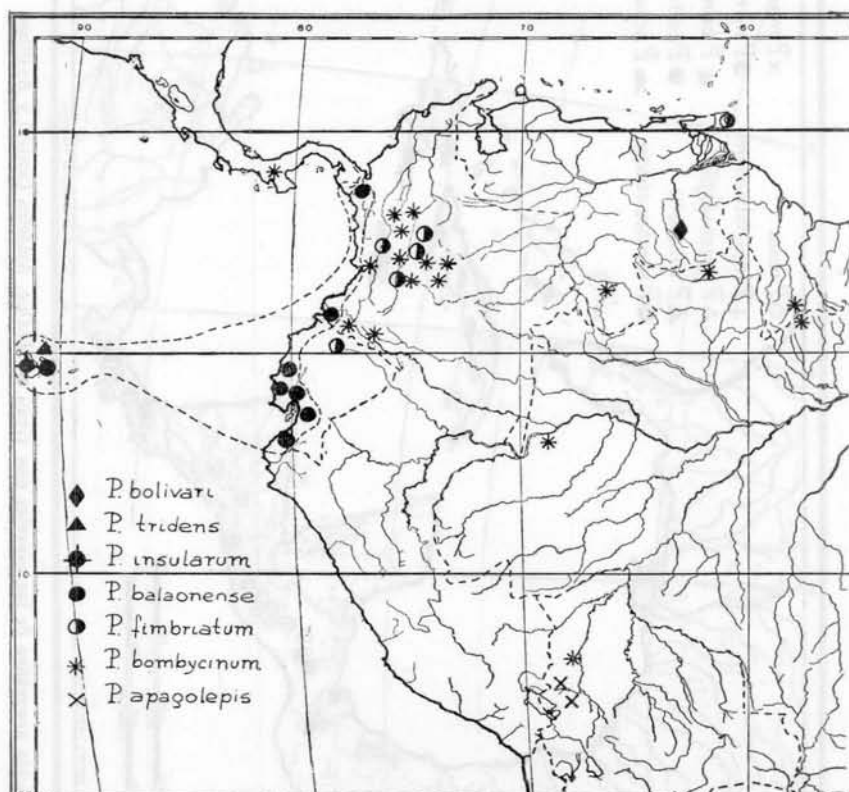
Desde el punto de vista geográfico, se pueden establecer las siguientes áreas:

1. Grandes Antillas: 1 especie, no presente en el continente.
2. México y América Central: 8 especies exclusivas y 1 en común con el área del NW de Sudamérica.
3. Guayanas: 1 especie exclusiva y otra en común con el área del NW de Sudamérica.
4. NW de Sudamérica (incluyendo Trinidad) y Andes tropicales húmedos: con un total de 3 especies, 1 en común con Centroamérica y el área de las Guayanas.
5. Galápagos y costa del Pacífico, desde Colombia hasta el norte de Perú: con 3 especies exclusivas, 2 endémicas de las Galápagos y 1 en el continente y en las islas.



Mapa 1. — Distribución geográfica de las especies que viven en México, América Central y Antillas

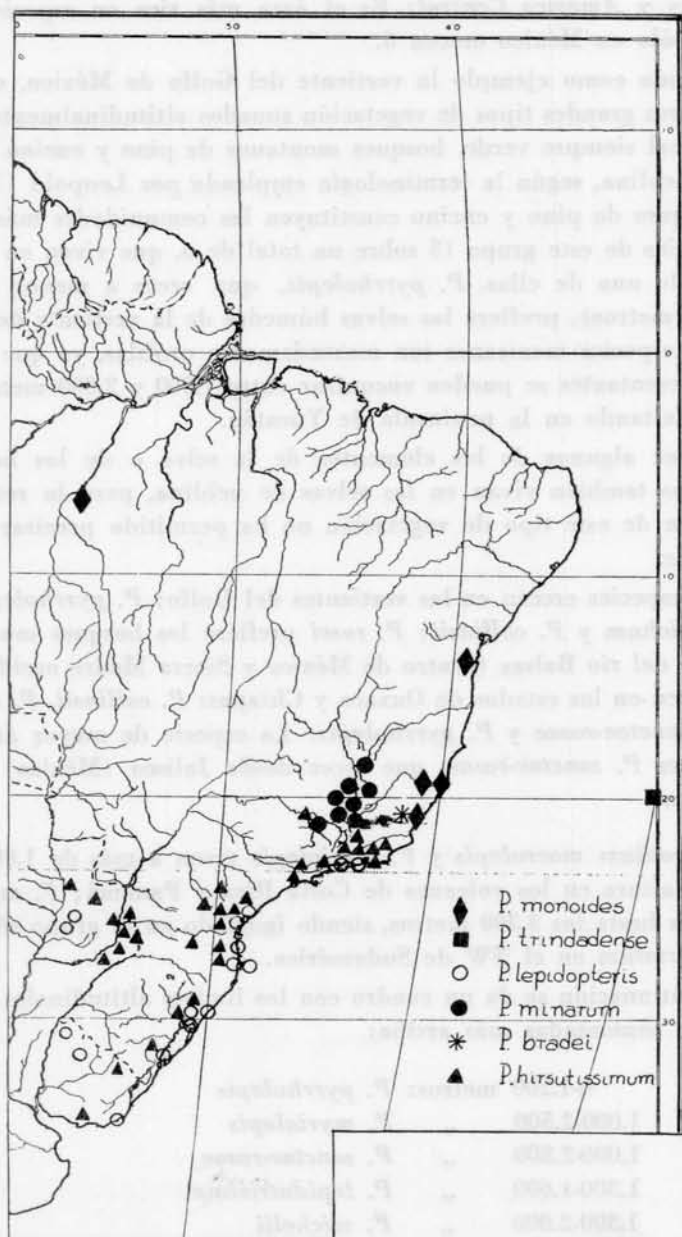
6. Brasil (central, oriental y austral, incluyendo la isla de Trinidad), con influencia sobre Uruguay, oriente de Paraguay y NE de Argentina: 6 especies exclusivas, 1 de ellas endémica de la isla Trinidad.



Mapa 2. — Distribución geográfica de las especies que viven en el NW y W de Sudamérica

Ahora se analizará cada una de estas áreas en detalle, desde el punto de vista geográfico y ecológico.

Grandes Antillas: *P. squamatum* es la única especie del grupo en las grandes islas del Caribe (Bahamas, Cuba, Haití, Santo Domingo, Jamaica y Puerto Rico). Es un elemento abundante y crece desde el nivel del mar hasta los 1.700 metros de altura. Con frecuencia su nombre se aplicó a otras especies afines del continente.



Mapa 3. — Distribución geográfica de las especies que viven en el Este de Sudamérica

México y América Central: Es el área más rica en especies del grupo; sólo en México crecen 6.

Tomando como ejemplo la vertiente del Golfo de México, encontramos tres grandes tipos de vegetación zonados altitudinalmente: selva tropical siempre verde, bosques montanos de pino y encino y selvas de neblina, según la terminología empleada por Leopold (1950). Los bosques de pino y encino constituyen las comunidades más ricas en especies de este grupo (5 sobre un total de 6, que viven en México). Sólo una de ellas, *P. pyrrolepis*, que crece a menor altura (0-1.200 metros), prefiere las selvas húmedas de la vertiente del Golfo. Las especies mexicanas son marcadamente orófilas, ya que todos sus representantes se pueden encontrar entre 1.000 y 2.000 metros de altura, faltando en la península de Yucatán.

Tal vez algunos de los elementos de la selva o de los bosques montanos también vivan en las selvas de neblina, pero la reducida extensión de este tipo de vegetación no ha permitido precisar datos concretos.

Tres especies crecen en las vertientes del Golfo: *P. pyrrolepis*, *P. lepidotrichum* y *P. collinsii*; *P. rosei* prefiere los bosques montanos al norte del río Balsas (centro de México y Sierra Madre occidental) y 4 crecen en los estados de Oaxaca y Chiapas: *P. collinsii*, *P. mickelii*, *P. sanctae-rosae* y *P. pyrrolepis*. La especie de mayor área conocida es *P. sanctae-rosae*, que crece desde Jalisco (México) hasta Nicaragua.

Polypodium macrolepis y *P. myriolepis* viven a más de 1.000 metros de altura en los volcanes de Costa Rica y Panamá; *P. macrolepis* llega hasta los 3.300 metros, siendo igualado en el grupo sólo por *P. fimbriatum* en el NW de Sudamérica.

A continuación se da un cuadro con los límites altitudinales de las especies comentadas más arriba:

0-1.200 metros:	<i>P. pyrrolepis</i>
1.000-2.500	„ <i>P. myriolepis</i>
1.000-2.800	„ <i>P. sanctae-rosae</i>
1.300-1.600	„ <i>P. lepidotrichum</i>
1.300-2.000	„ <i>P. mickelii</i>
1.500-1.800	„ <i>P. collinsii</i>
1.700-2.400	„ <i>P. rosei</i>
2.000-3.300	„ <i>P. macrolepis</i>

Además, *P. bombycinum*, especie ampliamente distribuida en el noroeste de Sudamérica, penetra en Panamá.

Noroeste de Sudamérica y Andes tropicales húmedos: En esta vasta región viven tres especies del grupo: *P. fimbriatum*, *P. bombycinum* y *P. apagolepis*. Siendo una zona muy poco explorada, los datos fragmentarios no permiten llegar a mayores conclusiones.

Polypodium bombycinum es una especie polimorfa con una amplia área de distribución, encontrándose desde Guayanas hasta Bolivia. Tal vez está presente en toda la vertiente húmeda de los Andes, en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, además de la parte marginal de la cuenca amazónica, pero no se conocen especímenes de una buena superficie de esta presunta área (por ejemplo, de Ecuador y Perú). Es un elemento orófilo y en general vive arriba de los 1.000 metros de altura, hasta 2.100, pero baja bastante hacia los afluentes del Amazonas (en Guayanas, Brasil y Bolivia) y Orinoco (en Venezuela y Colombia.)

Nada se puede decir de *P. apagolepis*, descrita en base a escasos ejemplares de los Andes húmedos de Bolivia.

Polypodium fimbriatum crece en las montañas de Colombia y Ecuador, entre 2.000 y 3.300 metros de altura, alcanzando la región de los páramos, pero también fue coleccionada a menor altura en la isla de Trinidad. Faltan datos de Venezuela, donde sin duda se encuentra también, al norte de la cuenca del Orinoco.

Galápagos y región costera de Colombia, Ecuador y norte de Peru

Siempre ha sido interesante tema de discusión las conexiones florísticas entre Galápagos y la costa Pacífica del NW de Sudamérica.

Polypodium tridens y *P. insularum* son endémicas de estas islas, aunque con diferentes exigencias ecológicas. *P. tridens*, que es una especie marcadamente xeromorfa, vive desde el nivel del mar hasta los 800 metros de altura, encontrándose en la zona basal árida y a mayores altitudes en lugares expuestos; se comporta como saxícola. *P. insularum* es un elemento epifito, con xeromorfismo menos acentuado; crece entre 120 y 400 metros de altura, en una zona con vegetación mesofítica, beneficiada por el estancamiento de nubes y bancos de neblina; es lo que Svenson (1946), en su zonación altitudinal de las Galápagos llama "zona de transición, húmeda" (200-1.200 pies).

Estos datos sobre el comportamiento ecológico de ambas especies, están plenamente de acuerdo con las informaciones de densidad estomática, como ya se comentó anteriormente. A mayor xeromorfismo corresponde una densidad estomática más alta (*P. tridens* con hasta 210 estomas por mm²).

Polypodium balaonense se encuentra en Galápagos y en la región costera del Pacífico, desde Colombia hasta el norte de Perú; corresponde al tipo de distribución de *Boerhavia tuberosa*, *Oxalis cornelli*, *Alternanthera echinocephala*, *Cordia lutea*, etc. (cf. Svenson, l. c.).

Tal vez esta especie se halla en toda la costa del Pacífico húmedo del Golfo de Panamá y Colombia (región muy poco explorada), avanzando hacia el sur hasta los últimos manchones de selva (Manglaralto en Ecuador) o en zonas de garúas frecuentes (Balao, Guayaquil, El Recreo, Túmbez). No creo que se encuentre en el desierto costero propiamente dicho; aunque no existen datos sobre su habitat en las Galápagos, es posible que prefiera ambientes similares a los de *P. insularum*.

Brasil (central, oriental y austral), Uruguay, oriente de Paraguay y noreste de Argentina.

Después del área mexicano-centroamericana, ésta es la región más rica en especies del grupo, con un total de 6, una de las cuales (*P. tridadense*) es endémica de la isla de Trindade.

Polypodium hirsutissimum es la especie que ocupa mayor área, creciendo como epifito o saxícola en las selvas costeras y en las de Brasil meridional, norte de Uruguay, noreste de Argentina y oriente de Paraguay, desde casi el nivel del mar hasta 2.100 metros de altura. Esta amplia distribución repercute en la variabilidad de sus individuos.

Polypodium minarum es un elemento endémico del "cerrado" y exhibe un xeromorfismo más acentuado. *P. bradei*, especie muy vinculada a la anterior, también parece localizarse en el "cerrado".

Polypodium monoides, que es posiblemente la especie menos xeromorfa del grupo brasileño, presenta una curiosa distribución disyunta: vive en las selvas costeras bajas de Bahía y Espíritu Santo y en Amazonas. Estas dos regiones húmedas han tenido tal vez en el pasado estrechas conexiones florísticas, aunque en la actualidad están separadas por el "cerrado" y la "caatinga". Ya Weatherby (1939) la

considera la especie más primitiva del grupo para Brasil, por su tipo de indumento; su distribución disyunta fortalecería tal suposición. Su indumento escaso, la venación bien visible y la baja densidad estomática (40-45 estomas por mm²) hablan a favor de su carácter xeromorfo muy poco acentuado.

Polypodium lepidopteris es una especie con xeromorfismo extremo (gran desarrollo del tejido mecánico marginal, densa cobertura de escamas, alta densidad estomática: 130 por mm²) con típica distribución costera, en suelos arenosos, sueltos, con influencia del aire salobre marino.

Pero también se han encontrado ejemplares de esta especie en el continente, a centenares de kilómetros del mar, que en un principio fueron considerados formas intermedias entre *P. lepidopteris* y *P. hirsutissimum*. Este problema será discutido más adelante bajo las especies correspondientes. Las formas continentales tienen un xeromorfismo menos pronunciado que las litorales (casi total reducción del tejido mecánico marginal de las pinnas y densidad estomática menor: 80 por mm²). Hasta ahora, en base a las colecciones existentes se han identificado dos núcleos continentales, uno de Paraguay (región serrana de Paraguari) y otro de Uruguay (Artigas-Tacuarembó). Tal vez se puedan considerar restos de grupos de avanzada, cuando las condiciones lo permitieran, o relictos de un área mayor de distribución.

Las especies del grupo *P. squamatum* son epifitos o saxícolas, excepcionalmente terrestres típicos (formas litorales de *P. lepidopteris*). Sus habitats, como hemos podido apreciar, son muy dispares, hallándose en litorales marítimos, selvas caducifolias, pluvisilvas, bosques montanos y hasta en bosques secos, desde el nivel del mar hasta 3.300 metros de altura (en los volcanes de América Central o en los páramos de Colombia). Pocas especies viven a menos de 500 metros de altura y en este caso, son litorales o insulares (*P. insularum*, *P. tridens*, *P. balaonense*, *P. trinidadense*, *P. lepidopteris*).

Muchas de las especies de este grupo se comportan como reviviscentes o plantas de resurrección. En casos extremos pueden vivir largos períodos en estado anhidrobiótico, reduciendo al mínimo sus funciones vitales. En estas condiciones, las pinnas o segmentos de la lámina se curvan hacia el dorso del raquis, dejando expuesto parte del hipofilo, que presenta la mayor cobertura de escamas; en otras pa-

labras, se forma todo un cartucho protector. A veces la fronde se curva íntegramente a lo largo del raquis.

Según las observaciones efectuadas por Accorsi (1941) en *P. hirsutissimum* y por el autor en *P. minarum*, el humedecimiento del sustrato no es suficiente para volver a su posición normal las pinnas enrolladas. Es necesario una fuerte absorción de agua por las láminas, ya sea en forma líquida o de vapor contenido en una atmósfera saturada. Logrado este nivel de hidratación, el agua que toman las plantas por sus raíces es suficiente para mantener las pinnas completamente extendidas o sea, adecuada para equilibrar la pérdida de agua por transpiración.

La posición de los arcos esclerenquimáticos del raquis, interrumpidos lateralmente en las zonas de salida de las pinnas, ayudan al mecanismo de enrollamiento. La entrada de agua en la lámina podría llevarse a cabo por la epidermis, a través de las fosetas donde las escamas introducen su pequeño pie, ya que allí la continuidad epidérmica se interrumpe y es el camino más provechoso de penetración de agua en el mesófilo.

Nada se conoce sobre el mecanismo de los estomas y su actividad reguladora durante la desecación. En otras plantas reviviscentes se han observado estomas no funcionales.

La posibilidad de absorber humedad atmosférica explicaría en parte la preferencia de estas plantas para crecer en comunidades de montaña, donde las nieblas y el estacionamiento de bancos de nubes son usuales, o en regiones secas con frecuentes "garúas". Tales son los casos de la típica distribución altitudinal de *P. insularum* en las Galápagos y de las avanzadas de *P. balaonense* en las zonas costeras relativamente áridas.

Otro problema a resolver es la función que desempeña ese gran hidatodo especializado que se encuentra en la aurícula. Como esta estructura se halla en conexión directa con los elementos vasculares de la lámina, no sería extraño la penetración de agua por esa vía o tal vez este órgano tiene o tuvo funciones secretoras.

Además, resulta sugestiva la posición de las aurículas, cerca del raquis, en el margen distal de las pinnas y en un plano mas o menos perpendicular al eje de la lámina. Esta posición colocaría al hidatodo en condiciones ideales para captar el agua que escurre por el raquis.

Sólo estudios experimentales pueden resolver la veracidad de las hipótesis planteadas. De todas maneras sería una alta especialización,

ya que en otras especies de *Polypodium* (grupo *P. polypodioides*, también analizado por Accorsi, 1941), que no poseen aurículas ni hidatodos modificados, los mecanismos de reviviscencia operan de idéntica manera.

VII. POSICION SISTEMATICA Y RELACIONES DEL GRUPO

Diels (1902) revalida y enmienda el género *Lepicystis* J. Smith, segregado de *Polypodium* L., caracterizándolo por sus láminas escamosas. Este autor fragmenta el género en tres secciones, de acuerdo a los tipos de venación. Ubica a *P. squamatum* y *P. lepidopteris* en la sección *Goniolepicystis*.

Ya Maxon (1916) considera a *Lepicystis* una entidad muy artificial, opinando que la sola presencia de escamas en la lámina, no es un carácter de suficiente peso para emparentar especies y justificar su segregación en un nivel genérico. Este autor asigna mayor valor a los tipos de venación para delimitar entidades subordinadas a *Polypodium*.

El indumento constituido por escamas se presenta independientemente en varios géneros o grupos de especies, sin que esto signifique una estrecha relación de parentesco. Además, es imposible trazar una línea de separación entre especies escamosas y no escamosas. La densidad y dimensiones de las escamas varían considerablemente y en varios casos resulta un carácter muy sensible a las condiciones ambientales. También, como acontece en nuestro grupo, el tipo de venación goniofleboide puede aparecer en varios géneros o conjuntos de especies, como extremos de una línea de simplificación.

Maxon (l. c.) en su revisión de *P. squamatum* y afines, incluye varias especies que restan homogeneidad al grupo. Por tal motivo, en el presente trabajo se excluyen las siguientes: *P. polypodioides*, *P. thyssanolepis*, *P. argentinum* y *P. leucosporum*. Las tres primeras, aunque presentan láminas pinnatifidas, indumento escamoso y venación sub a goniofleboide, se alejan por otros caracteres de las restantes especies del grupo. *Polypodium leucosporum* muy probablemente pertenece a *Pleopeltis* (*Pleopeltis leucospora* (Kl.) Moore); sería intermedia entre las especies de este género con láminas enteras y las típicamente pinnatifidas.

La presencia de *P. tridens*, con venación muy compleja, torna confusa la separación entre las especies neotropicales de *Pleopeltis* con

láminas pinnatifidas y las escamosas de *Polypodium*. Ya Smith (1875) había incluido esta curiosa especie en *Pleopeltis*. Como se comentó anteriormente, en *P. squamatum* y afines es factible construir una serie completa y gradual entre la venación compleja de *P. tridens* y la goniofleboide característica del grupo. La venación de *P. tridens* se puede considerar como la retención parcial de un carácter primitivo, hecho que sería posible gracias al aislamiento geográfico de esta especie.

No sólo la venación de *P. tridens* vincula este grupo con los elementos neotropicales de *Pleopeltis*. En algunas especies, como en *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston, se han observado lóbulos reflexos y carnosos en el margen distal y basal de los segmentos. Estos lóbulos similares, aunque no tan diferenciados como las "aurículas" del grupo *P. squamatum*, presentan fosetas alargadas (¿hidatodos especializados?).

Además, en las especies neotropicales de *Pleopeltis* se observa una tendencia a láminas pinnatifidas y se puede ejemplificar una serie gradual a partir de elementos con láminas enteras.

Todos estos hechos hablan a favor de una estrecha vinculación entre los representantes americanos de *Pleopeltis* y los integrantes del grupo de *P. squamatum*. Es muy probable que este grupo se haya originado de algún otro de las *Pleopeltidae*.

Ya entonces los límites entre *Pleopeltis* y *Polypodium* no son tan netos en lo que se refiere a venación y alimentación de los soros. Aún queda por resolver la naturaleza de los "parafisos" en *Pleopeltis* y las "escamas modificadas de los soros" en ciertas especies de *Polypodium*. ¿Hasta qué punto son diferentes en su estructura y origen? Tal vez la segregación de *Polypodium* s. lat. deba plantearse sobre otras bases que permitan establecer entidades más naturales.

Polypodium sensu Copeland (1947) aún dista mucho de parecer un género natural. A menudo se presenta como un conjunto de grupos de especies sin claras relaciones entre sí, como si fuera polifilético. Como es lo que resta después de segregar los otros géneros, podría interpretarse como un conjunto de líneas de simplificación, que sólo tienen en común su calidad de elementos modernos.

El centro de origen del grupo *P. squamatum* presumiblemente sea México y América Central, ya que en esa área: 1) se encuentra el mayor número de especies (9 en total, con sólo 1 común con Sudamérica); 2) la más alta diversificación en formas; 3) la presencia de especies con ciertos caracteres considerados arcaicos: venación y ali-

mentación de los soros más complejos, láminas con base truncada, aurículas poco diferenciadas con 2-3 hidatodos, rizomas largamente rastreros con estípites remotos.

Desde allí el grupo habría migrado a Sudamérica, a lo largo de las vertientes húmedas de los Andes, llegando hasta Guayanas y Brasil austro-oriental.

Brasil sería un centro secundario de desarrollo, ya que posee 6 especies, todas endémicas, 5 de las cuales se encuentran en un área muy reducida (Guanabara, Río de Janeiro, Espirito Santo y parte de Minas Geraes). Todas las especies de esta área son muy afines, lo que no sucede con las de México y América Central.

La continuidad del área del grupo *P. squamatum* se interrumpe teóricamente desde las vertientes orientales de los Andes hasta la depresión del Paraguay. Este aislamiento explicaría el desarrollo independiente de las especies brasileñas hasta constituir un centro secundario. A pesar de todo, creo que aún en la actualidad sería posible una migración a través de ese hiato.

En lo que se refiere a las suposiciones de centro de origen y rutas migratorias, en el grupo *P. squamatum* sucede lo inverso a lo planteado para *Doryopteris* (cf. R. Tryon, Am. Journ. Bot. 31 (8) : 470. 1944).

Es sugestivo que el presunto centro de origen de este grupo coincida con el área de mayor cantidad de especies y diversificación para *Pleopeltis* (México y América Central); en Brasil sólo viven 4 especies de este género, 3 de las cuales son pan-neotropicales.

En este avance migratorio de norte a sur, un hipotético antecesor, vinculado con *P. bombycinum*, habría ocupado la casi totalidad del área del grupo. Recuérdese que esta especie en la actualidad cubre una amplia área de distribución (desde Panamá hasta Guayanas por el este, hasta los Andes bolivianos por el sur).

En lo que se refiere a los elementos insulares, se pueden establecer tres tipos:

- Elementos que coexisten en islas y en la masa continental adyacente: *P. balaonense*, *P. fimbriatum*.
- Endemismos insulares pero con estrechas viculaciones con elementos continentales contiguos: *P. squamatum*, *P. insularum*, *P. trinidadense*.
- Endemismos insulares muy distantes morfológicamente de los continentales afines: *P. tridens*.

Los dos primeros casos serían relativamente modernos en lo que se refiere a su origen o invasión. Tal vez *P. tridens* se pueda considerar un "epibionte".

En México, Caribe y América Central proliferan las especies con láminas truncadas, mientras que en Sudamérica, las con láminas largamente atenuadas, con estípites breves a casi nulos y numerosas pinnas auriculariformes. Ambos extremos se pueden conectar morfológicamente mediante *P. pyrrolepis*, *P. rosei* y *P. squamatum* (con láminas truncadas pero a veces con pinnas reducidas).

Algunas especies de México y América Central tienen rizomas con escamas pequeñas, adpresas y estípites remotos. Este extremo morfológico se relaciona con el tipo frecuente (escamas rizomáticas mayores, estípites aproximados) a través de formas intermedias (*P. sanctae-rosae*).

En algunos caracteres del grupo es posible establecer niveles de especialización:

<i>Estado primitivo</i>	<i>Estado avanzado</i>
Rizomas con estípites distantes	Rizomas con estípites aproximados
Estípites largos	Estípites breves a nulos
Láminas con base truncada	Láminas con base gradualmente atenuada
Sin pinnas basales reducidas	Con pinnas basales reducidas a aurículas
Aurícula chata con 2-3 hidatodos	Aurícula alta con 1 hidatodo
Venilla fértil ramificada y anastomosada	Venilla fértil simple

La mayor parte de estos caracteres en su estado primitivo se encuentran en las especies del Norte y en *P. tridens*.

En lo que se refiere a las escamas, tanto del rizoma como de la lámina, la situación es confusa presentando varias líneas de especialización.

Es muy probable que las escamas con retículo celular nítido (o sea sólo con las paredes radiales engrosadas y coloreadas) sean más primitivas que las concolores con retículo menos visible (también las paredes tangenciales coloreadas). Ambos tipos concolores pueden haber originado escamas discoloras por diferenciación de una zona o eje medio. Así, las escamas de *P. tridens* y *P. macrolepis* no son comparables en su estructura y origen.

A pesar de esto, creo que es necesario un mayor conocimiento de géneros vinculados con este grupo y de otros conjuntos de especies

escamosas dentro de *Polypodium*, para establecer qué se considera primitivo y qué es especializado. Esta falta de base suficiente torna aventurado construir un esquema de relaciones usando niveles de especialización.

VIII. REVISION TAXONOMICA

Definición del grupo de "Polypodium squamatum": Epifitos o saxícolas neotropicales de tamaño mediano, generalmente reviviscentes. Rizoma discreto a largamente rastrero, con estípites aproximados, raro remotos, con escamas basipeltadas, concolores a discolores, muy pequeñas a medianas, márgenes dentados con dientes bipapilados, raro subentero. Estípites escamosos, desde casi nulos hasta muy largos. Láminas pinnadas, con base truncada, subtruncada o gradualmente atenuada, con pinnas reducidas, auriculariformes en el último caso. Pinnas enteras con base no contraída, muy raro 2-3-lobadas con base contraída; margen distal, en las proximidades del raquis, con una aurícula mas o menos reflexa y conspicua, llevando 1 (raro 2-3) fose-ta circular que corresponde a un hidatodo especializado. Epi-hipofilo escamoso, con escamas basipeltadas con márgenes dentados. Venación goniofleboide, raro más compleja; venilla fértil simple, raro ramifi-cada y anastomosada. Soros 1-seriados, en general terminales sobre las venillas fértiles, superficiales a profundamente impresos, con esca-mas modificadas que forman o no una envoltura notable. Protalos del tipo de *Polypodium* (en los casos estudiados). Cromosomas $n : 37$ (en las especies analizadas).

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES

1. Escamas rizomáticas orbiculares a anchamente ovoides, adpresas, pequeñas (0.4-0.7 mm), sobre rizomas largamente rastreros con estípites mas o menos distanciados; láminas con base truncada
2. Rizomas discretamente delgados (2.5-3.5) mm; pinnas numerosas (25-40 pares), no mayores de 5×50 mm; soros fuertemente impresos determinando protuberancias en el epifilo: *P. myriolepis*
2. Rizomas más robustos (4-7 mm); pinnas en general menos numerosas y mayores; soros impresos pero sin determinar protuberancias notables en el epifilo
3. Frondes menores (35-60 cm); láminas de contorno anchamente ovoides-oblongo a oblongo, con pocas pinnas (13-23 pares), más anchas y cortas (relación 1 : 7 a 1 : 10); raquis no tan robusto ni aplanado en el hipofilo: *P. collinsii*

3. Frondes mayores (60-90 cm); láminas usualmente de contorno deltoide-ovado, con pinnas más numerosas (26-32 pares), angostamente linear-atenuadas (relación 1:11 a 1:15); raquis aplanado en el hipofilo y más robusto (2.5 mm ancho); raquis y base de la costa con escamas oscuras, adpresas: *P. mickelii*
1. Escamas rizomáticas mayores, nunca del tipo orbicular ni adpresas
 2. Rizomas largamente rastreros, relativamente delgados, con escamas discolores; estípites remotos; láminas truncadas con soros fuertemente impresos determinando protuberancias notables en el epifilo: *P. macrolepis*
 2. Rizomas discreto a cortamente rastreros, medianos a gruesos; escamas concolores a discolores; estípites aproximados; láminas truncadas a gradualmente atenuadas, con soros superficiales a moderadamente impresos
 3. Pinnas distanciadas con base contraída, usualmente 2-3-lobadas; venación compleja, con la venilla fértil ramificada y anastomosada; escamas rizomáticas notablemente discolores: *P. tridens*
 3. Pinnas más próximas, sin base contraída, enteras; venación goniofleboide con la venilla fértil simple, muy raro ramificada o anastomosada; escamas rizomáticas concolores, raro discolores
 4. Láminas de contorno anchamente ovado a deltoide, con base truncada y pocas pinnas (10-18 pares), largamente estipitadas; escamas rizomáticas casi aciculares, concolores, flácidas; soros impresos determinando protuberancias moderadas en el epifilo: *P. lepidotrichum*
 4. Láminas nunca tan anchas, con base truncada a gradualmente atenuada, con estípites largos a breves o casi nulos; soros superficiales o suavemente impresos sin determinar protuberancias en el epifilo
 5. Láminas truncadas a subtruncadas, a veces con pinnas basales abruptamente reducidas; en general largamente estipitadas
 6. Escamas rizomáticas grandes (mayores de 5 mm), flácidas, concolores
 7. Láminas truncadas, accidentalmente con pinnas basales reducidas; escamas rizomáticas linear-lanceoladas, angostas, con pocos dientes, con retículo celular poco nítido: *P. rosei*
 7. Láminas bruscamente atenuadas con pocas pinnas reducidas pero no auriculariformes; escamas rizomáticas ovado-deltoide-lanceoladas, más anchas, densamente dentadas, con retículo celular nítido y brillante: *P. fimbriatum*
 6. Escamas rizomáticas menores y más rígidas, concolores a discolores
 7. Escamas rizomáticas pequeñas (1.8-2 mm), ovado-lanceoladas, discolores: *P. sanctae-rosae*
 7. Escamas rizomáticas algo mayores (2-3.5 mm), concolores, a lo sumo con un área media diferenciada, más esclerosada

8. Escamas rizomáticas uniformes, rojizas, patentes; escamas del hipofilo patentes, rígidas, con base redondeada y después abruptamente acuminadas, formando una cobertura ferrugínea; Soros superficiales : *P. pyrrolepis*
8. Escamas rizomáticas de dos tipos, las mayores y externas nunca patentes; escamas del hipofilo aovadas, un poco abruptamente acuminadas, no determinando una cobertura patente ni ferrugínea; Soros algo impresas : *P. squamatum*
5. Láminas gradual a largamente atenuadas, con pinnas basales reducidas a auriculariformes, en general con estípites breves a nulos
6. Escamas rizomáticas aovado-deltoide-lanceoladas, con dientes numerosos y pequeños, uniformemente coloreadas de castaño a castaño-oscuro, no brillantes; plantas de Brasil, Paraguay oriental, Uruguay y NE de Argentina
7. Escamas del hipofilo « gonfoide », con base orbicular a aovado-deltoidea, superficialmente dentada, con porción capilar larga, entera o subentera
8. Todas las escamas de las láminas son de tipo « gonfoide »
9. Láminas con base abruptamente atenuada, con estípites relativamente largos; pinnas poco numerosas, crasas, rígidas, con una densa cobertura de escamas : *P. trindadense*
9. Láminas con base gradualmente atenuada, con numerosas pinnas membranáceas, con cobertura laxa de escamas; estípites comúnmente breves : *P. monooides*
8. Escamas del epi-hipofilo de tipo « gonfoide », las del raquis y costa lineares a deltoide-lineares, raro subgonfoides.
9. Epifitas o saxícolas; pinnas planas sin márgenes cartilaginosos; escamas del raquis deltoide-lanceoladas, castaño-anaranjadas; escamas del hipofilo con porción capilar dentada, tan larga como 4 veces el ancho de la base; escamas rizomáticas castañas con dientes mayores : *P. hirsutissimum*
9. Plantas predominantemente terrestres, litorales, raro continentales; pinnas onduladocrispadas con márgenes fuertemente cartilaginosos, con ápice obtuso, redondeado; escamas del raquis intermedias entre del-

- toide-lineares y gonfoides, con base coloreada y ápice hialino; escamas del hipofilo con porción capilar entera o subentera, hasta 10 veces tan larga como el ancho de la base; escamas rizomáticas castaño-oscuro con dientes pequeños: *P. lepidopteris*
8. Escamas del hipofilo no del tipo «gonfoide»
9. Láminas de contorno linear a linear-oblongo; escamas del hipofilo con área coloreada poco desarrollada y fuertemente dentadas: *P. minarum*
9. Láminas de contorno aovado-lanceolado, mucho más anchas; escamas del hipofilo con área coloreada mayor y no tan fuertemente dentadas: *P. braidei*
6. Escamas rizomáticas con otras formas y estructuras; plantas del NW de Sudamérica, Guayanas y Andes tropicales
7. Escamas rizomáticas menores (a lo sumo 3 mm), con área media diferenciada; frondes con base gradualmente atenuada; con estípites muy breves; indumento del hipofilo formando una capa delgada, plomiza o plateada: *P. balaonense*
7. Escamas rizomáticas mayores; indumento del hipofilo determinando una capa más densa, o si es escasa, ferrugínea
8. Plantas xeromorfas, saxícolas; escamas rizomáticas con retículo celular bien nítido en la base y parte media, márgenes hialinos a blanquecinos, densamente dentados; pinnas poco numerosas, coriáceas, rígidas: *P. bolivari*
8. Plantas menos xeromorfas, epifitas en selvas; escamas rizomáticas con área media diferenciada o con retículo celular poco nítido, con dientes espaciados, patentes; pinnas no coriáceas ni rígidas
9. Escamas rizomáticas con eje medio esclerosado; láminas con base abruptamente atenuada y pocas pinnas (17-23 pares); escamas del hipofilo aovado-acuminadas, con células grandes: *P. insularum*
9. Escamas rizomáticas sin eje medio esclerosado, con retículo poco nítido en la parte basal, que generalmente está ensanchada; pinnas más numerosas (27-65 pares); escamas del hipofilo con células menores
10. Láminas más angostas, largamente ate-

nuadas en el estípite, que es casi nulo; escamas rizomáticas menores (3-7 mm) más rígidas y brillantes; escamas del hipofilo rígidas, con base aovado-deltoidé y después abruptamente acuminadas: *P. bombycinum*

10. Láminas más anchas, gradual a abruptamente atenuadas, con estípites más conspicuos; escamas rizomáticas mayores (6-9 mm), opacas, flácidas; escamas del hipofilo no tan rígidas, aovado-atenuadas: *P. apagolepis*

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

1. *Polypodium apagolepis* nov. spec.³

Ilustraciones: Mapa 2; fig. 22.

Diagnosis:

Rhizomate satis reptante, squamis anguste oblongo-lanceolatis, brunneis, concoloribus, laxis margine distanter minuteque denticulatis obticto, reticulo cellulari in parte basali visibili, 6-9 × 0.9-1.3 mm. Frondibus 27-59 × 5-7 cm. Stipitibus approximatis, brevibus, 2.5-7.5 cm longis. Laminis circumferentia oblongo-lanceolata vel lanceolata glandentibus, ad basin gradatim vel abrupte attenuatis, 3-4 pinnis reductis presentibus. Pinnis 27-53 paribus, lineari-oblongis, 25-40 × 5-6 mm. Venatione typica goniophleboidea, venula fertili simplici. Epiphyllis squamis numerosis, hyalinis, ovoideo-lanceolatis, longe attenuatis vel piliformibus praedito. Hypophyllo squamis numerosis, ovoideis, longe attenuatis, reticulo cellulari manifesto, margine grandi-dentato, 2-4 × 0.7-0.9 mm. Sororum 9-10 paribus in pinna quadam praesentibus, soris superficialibus. Sporis leviter verrucosis, 46 × 33 × 31 μ.

Descripción

Rizoma discretamente rastrero, 5-6 cm diámetro. Escamas castañas en masa, angostamente oblongo-lanceoladas, largamente atenuadas, márgenes con dientes pequeños, escasos; células basales de contornos mas o menos nítidos, con membranas radiales engrosadas y coloreas

³ El epíteto específico hace referencia a la naturaleza de las escamas rizomáticas.

das de castaño oscuro, isodiamétricas, alargándose hacia el ápice; el resto castaño-amarillento, con células muy alargadas, de contornos poco definidos: $6.9 \times 0.9-1.3$ mm.

Frondes de 27.59×5.7 cm. Estípites cortos, $1/7$ a $1/12$ de la longitud total de la fronde, $2.5-7.5$ cm de largo. Láminas de contorno oblongo-lanceolado a lanceolado, con base gradualmente atenuada en las lanceoladas, o mas o menos abruptamente atenuadas en las oblongas.

Pinnas 27-53 pares por lámina, incluyendo las 3-4 reducidas basales, linear-oblongas, con ápice redondeado o atenuado, 25.40×5.6 mm, relación de dimensiones $1 : 5$ a $1 : 9$. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen, venillas libres o determinando una serie de areolas y venillas excurrentes. Epifilo con escamas numerosas pero sin cubrir totalmente la superficie, hialinas, aovado-lanceoladas, largamente atenuadas a piliformes, base fuertemente dentada, 2.3×0.55 mm. Hipofilo con numerosas escamas aovadas, con ápice largamente atenuado, márgenes con dientes grandes, bipapilados, células mas o menos isodiamétricas con membranas radiales discretamente engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, $2.4 \times 0.7-0.9$ mm. Raquis con escamas no muy diferentes a las del hipofilo, no tan largamente atenuadas y más coloreadas.

Soros 9-10 pares por pinna, superficiales, con escamas idénticas a las del hipofilo, pero más delicadas, anchamente aovadas, no atenuadas. Esporas cortamente oblongas, con superficie suavemente verrucosa, $46(43-49) \times 33(30-36) \times 31(30-33)$ μ .

Holotypus. BOLIVIA: Dto. La Paz, Apolo, 4800 ft., leg. R. S. Williams 1131, 27-II-1902 (US. 700278, duplicados en GH y NY).

Material adicional estudiado

BOLIVIA: La Paz: San Antonio de Mapiri, leg. Buchtien 1120 (US).

Distribución geográfica y habitat: Crece como epifito en las vertientes orientales húmedas de los Andes bolivianos, entre 800 y 1600 metros de altura sobre el nivel del mar.

Observaciones: Especie muy emparentada con *P. bombycinum*; difiere en el contorno de la lámina y en las dimensiones y estructura de las escamas rizomáticas y foliares. En *P. apagolepis*, las escamas son mayores y más flácidas y las del hipofilo no son abruptamente acuminadas.

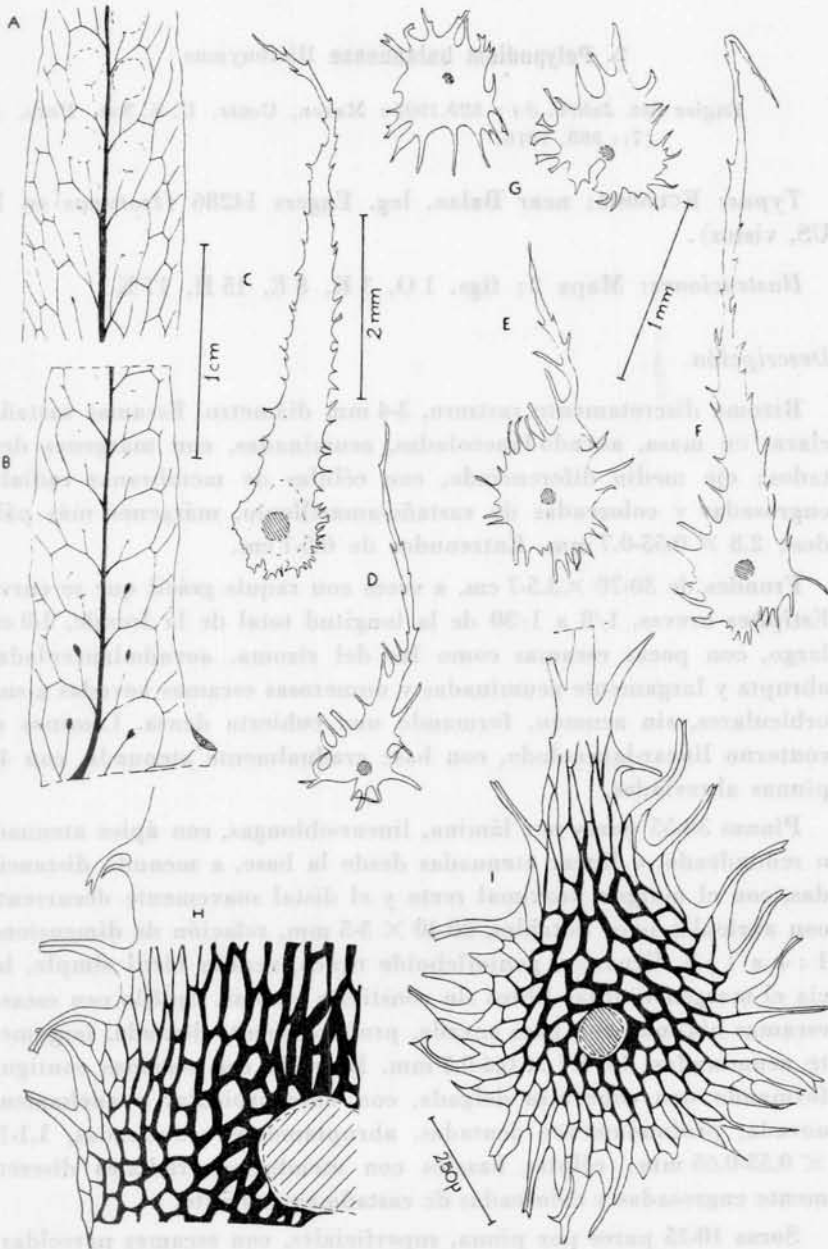


Fig. 22. — *Polypodium apogolepis* nov. spec.: A-B, detalles de la venación en una pinna fértil (en líneas de puntos el área ocupada por los soros); C, escama del rizoma; D, escama del epifilo; E-F, ídem del hipofilo; G, escamas modificadas del soro; H, estructura de la escama rizomática cerca del área de inserción; I, estructura de la base de la escama del hipofilo. Todos de Williams 1131 (*Holotypus*). E. de la Sota del.

2. *Polypodium balaonense* Hieronymus

Engler Bot. Jahrb. 34: 529.1905: Maxon, Contr. U. S. Nat. Herb. 17
(7): 593, 1916.

Typus: ECUADOR: near Balao, leg. Eggers 14286 (*Isotypus* en F, US, vistos).

Ilustraciones: Mapa 2; figs. 1 O, 3 K, 8 E, 15 H, 17 K.

Descripción

Rizoma discretamente rastrero, 3-4 mm diámetro. Escamas castaño-claras en masa, aovado-lanceoladas, acuminadas, con márgenes dentados; eje medio diferenciado, con células de membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, márgenes más pálidos; $2.8 \times 0.55-0.7$ mm. Entrenudos de 0.5-1 cm.

Frondes de $30-70 \times 3.5-7$ cm, a veces con raquis grácil que se curva. Estípites breves, $1/8$ a $1/30$ de la longitud total de la fronde, 1-8 cm largo, con pocas escamas como las del rizoma, aovado-lanceoladas, abrupta y largamente acuminadas y numerosas escamas aovadas a sub-orbiculares, sin acumen, formando una cubierta densa. Láminas de contorno linear-lanceolado, con base gradualmente atenuada, con 4-8 pinnas abreviadas.

Pinnas 30-55 pares por lámina, linear-oblongas, con ápice atenuado o redondeado, o linear atenuadas desde la base, a menudo distanciadas, con el margen proximal recto y el distal suavemente decurrente, con aurículas poco notables, $20-40 \times 3-5$ mm, relación de dimensiones 1:4 a 1:8. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen venillas libres sin constituir areolas. Epifilo con escasas escamas hialinas, con base aovada, profundamente dentada, largamente acuminadas, $1.6-1.7 \times 0.4-0.5$ mm. Hipofilo con escamas contiguas formando una cobertura delgada, con base orbicular o anchamente aovada, profundamente dentadas, abruptamente acuminadas, $1.1-1.4 \times 0.55-0.65$ mm; células basales con membranas radiales discretamente engrosadas y coloreadas de castaño, amarillento.

Soros 10-15 pares por pinna, superficiales, con escamas parecidas a las del hipofilo, pero más delicadas, anchamente aovadas a orbiculares, con o sin pequeño pie, con células mayores. Esporas de $45 \times 23 \times 26 \mu$.

Material estudiado:

PANAMÁ: sin localidad, leg. Seemann (K) ; Isla de Solana, Tumaco, leg. Seemann 982 (K, NY).

COLOMBIA: sin localidad, leg. Cuming 1284 (K) ; Isla de Tumaco, leg. Seemann (K) ; Isthmus of Darien, leg. Seemann (?) (US. 1431375).

ECUADOR: *Galápagos*: Capt. Wood., leg.? (K, NY) ; *Manabi*: Base of Mt. Montecristi, ca. 13 km from Manta and Pacific Ocean, leg. Dodson & Thien 1742 (MO, US) ; El Recreo, leg. Eggers 14873 (US) ; *Guayas*: from Balao, leg. Jameson 358 (K) ; at Tenguel State of United Fruit Co., 90 km South of Guayaquil, leg. Haught 2868 (GH, UC, US) ; *Manglaralto*, leg. Svenson 11440 (GH, NY, US) ; *Guayaquil*, leg.? (K).

PERÚ: *Tumbez*: Highway to El Caucho, leg. Coronado 234 (UC).

Distribución geográfica y habitat: Es muy probable que esta especie sea un elemento frecuente en las selvas húmedas de la vertiente del Pacífico en Panamá y Colombia, aunque las colecciones que tuve oportunidad de revisar son fragmentarias y con información dudosa sobre su procedencia. *Polypodium balaonense* avanzaría hacia el sur, encontrándose en las comunidades más húmedas de la costa de Ecuador y Perú (manchones relictuales de selva y zonas de "garúa").

Esta especie crece como epifito en las inmediaciones de la costa, entre el nivel del mar y 400 metros de altura; es el único integrante del grupo que coexiste en el continente e islas Galápagos.

Observaciones: *P. balaonense*, además de su peculiar área de distribución, se caracteriza por sus rizomas más bien delgados, con entrenudos cortos y con escamas con un principio de diferenciación en su eje medio; sus frondes, con estípites breves, presentan los raquis gráciles, frecuentemente curvados y el indumento de la lámina es continuo, pero formando una capa delgada, plumosa o plateada.

3. *Polypodium bolivari* nov. spec.⁴

Ilustraciones: Mapa 2, fig. 23.

Diagnosis:

Rhizomate breviter reptante, squamis ovoideo-lanceolatis, attenuatis, brunneo-pallidis, interdum albidis margine dilatoribus praevistis, fimbriatis, reticulo cellulari manifesto, 4-6 × 1.2-1.4 mm. Stipitibus brevibus, 1-3.5 cm longis. Laminis circumferentia lineari-lanceolate gaudentibus ad basin plus minusve abrupte attenuatis, pinnis 2-6 reductis praesentibus. Pinnarum 13-28 paribus praesentibus, pinnis oblongis vel lineari-oblongis, coriaceis, rigidis, 8-15 × 3-3.5 mm. Venatione typice goniophleboidea, venula fertili simplici. Epiphyllis glabrescente vel squamis numerosis hyalinis, ovato-lanceolatis, longe attenuatis praedito. Hypophyllo multi-squamoso, squamis ad basin orbicularibus, plus minusve abrupte acuminatis, ad basin cellulis parvis membrana fortiter incrassata instructis, marginibus sat dentatis, hyalinis, 2-3 × 0.7 mm. Sororum 5-8 paribus in pinna quadam praesentibus, soris subimpressis. Sporis leviter rugosis, 66 × 46 × 39 μ.

Descripción:

Rizoma coriamente rastrero, cerca 4 mm diámetro. Escamas castaño-pálidas en masa, a veces blanquecinas, aovado-lanceoladas, atenuadas, coloreadas en la base y línea media; el resto amarillento o hialino, márgenes densamente dentados, con los dientes bipapilados dirigidos hacia el ápice; células de la base y parte media grandes, alargadas, con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño-rojizo, con lúmenes grandes, determinando un retículo nítido; células marginales en la base isodiamétricas, pequeñas, con membranas radiales discretamente engrosadas y coloreadas de castaño; 4-6 × 1.2-1.4 mm. Entrenudos de 0.5-ca. 1 cm.

Frondes de 12-27 × 1.7-2.2 cm. Estípites breves, 1/6 a 1/16 de la longitud total de la fronde, 1-3.5 cm largo, escamosos. Láminas de contorno linear-lanceolado, con base mas o menos abruptamente atenuada, con 2-6 pinnas abreviadas.

Pinnas 13-28 pares por lámina, mas bien distanciadas, coriáceas, rígidas, quebradizas cuando secas, oblongas a linear-oblongas, con

⁴ Dedicada a Simón Bolívar, famoso guerrero de la independencia sudamericana.

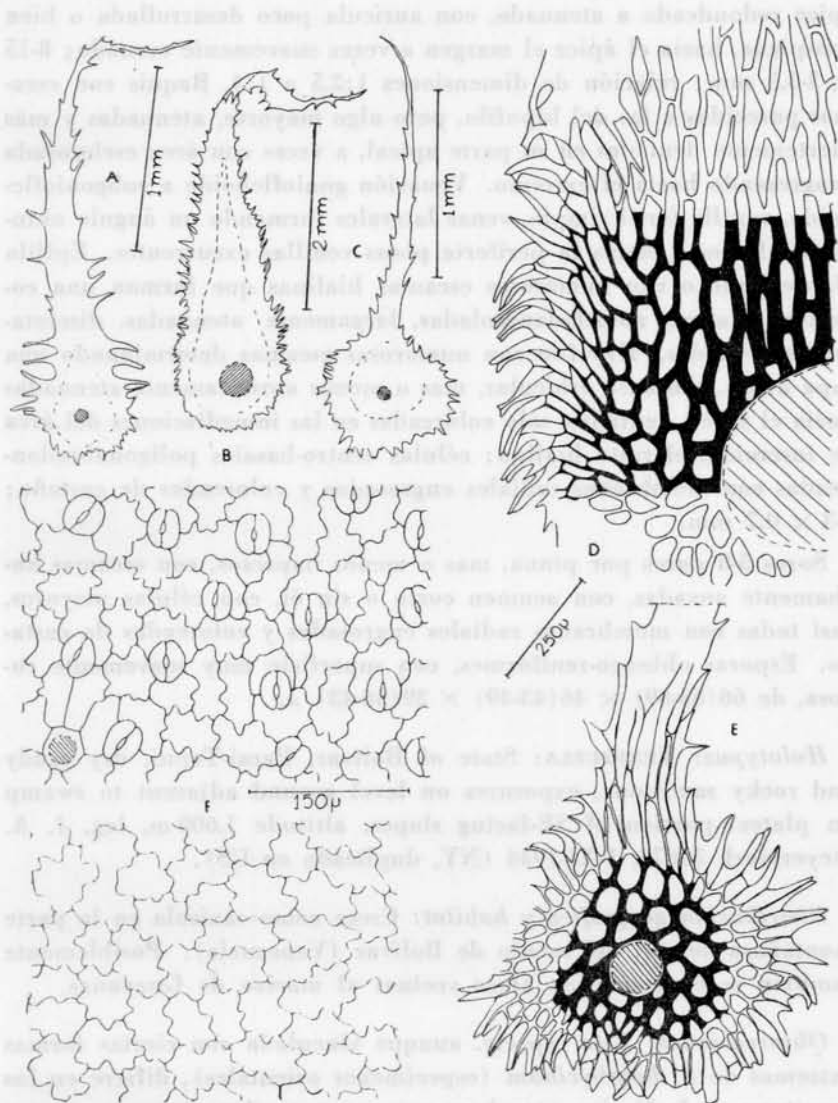


Fig. 23. — *Polypodium bolivari* nov. spec.: A, escama del raquis; B, escama del rizoma; C, escama del hipofilo (rayada el área de inserción, en líneas de puntos el área con células de membranas radiales engrosadas); D, estructura de la escama del rizoma cerca del área de inserción; E, estructura de la base de una escama del hipofilo; F, epidermis inferior y superior, respectivamente. Todos de Steyermark 59672 (*Holotypus*). E, de la Sota del.

ápice redondeado a atenuado, con aurícula poco desarrollada o bien conspicua, hacia el ápice el margen a veces suavemente crenado; 8-15 \times 3-3.5 mm; relación de dimensiones 1:2.5 a 1:4. Raquis con escamas parecidas a las del hipofilo, pero algo mayores, atenuadas y más fuertemente dentadas en su parte apical, a veces con área esclerosada progresando hacia el extremo. Venación goniofleboide a subgoniofleboide, venilla fértil simple, venas laterales formando un ángulo obtuso con la costa, hacia la periferia pocas venillas excurrentes. Epifilo glabrescente o con numerosas escamas hialinas que forman una cobertura blanca, aovado-lanceoladas, largamente atenuadas, discretamente dentadas. Hipofilo con numerosas escamas determinando una capa densa, con base orbicular, mas o menos abruptamente atenuadas hacia el ápice, dentadas, sólo coloreadas en las inmediaciones del área de inserción, el resto hialino; células centro-basales poligonal-redondeadas con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño; 2-3 \times 0.7 mm.

Soros 5-8 pares por pinna, mas o menos impresos, con escamas anchamente aovadas, con acumen corto o sin él, con células mayores, casi todas con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño. Esporas oblongo-reniformes, con superficie muy suavemente rugosa, de 66(63-69) \times 46(43-49) \times 39(36-43) μ .

Holotypus: VENEZUELA: State of Bolívar, Parai-Tepuí, dry sandy and rocky sandstone, exposures on level ground adjacent to swamp on plateau-portion of SE-facing slopes, altitude 1.600 m, leg. J. A. Steyermark 59673, 1-XI-1944 (NY, duplicado en US).

Distribución geográfica y habitat: Crece como saxícola en la parte montañosa del SE del estado de Bolívar (Venezuela). Posiblemente también se encuentre en áreas vecinas al macizo de Guayanas.

Observaciones: Esta especie, aunque vinculada con ciertas formas extremas de *P. bombycinum* (especímenes orientales), difiere en los caracteres de la lámina (con base mas o menos abruptamente atenuada, con un número menor de pinnas, coriáceas, rígidas) y estructura de las escamas rizomáticas y del hipofilo; por su xeromorfismo extremo se aproxima a las especies del planalto de Brasil (*P. minarum*, *P. bradei*).

4. *Polypodium bombycinum* Maxon

Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7): 592, 1916.

Typus: COLOMBIA: Province of Calí (ahora "Valle del Cauca"), Western Cordillera, Boquerón del río Dagua, 300-1.000 m, leg. F. C. Lehmann 7666 (US. 833131, visto; duplicado en GH).

Ilustraciones: Lámina II D; mapa 2; figs. 1 I, 2 D, 7 F, 13 F, 14 J, 15 K, 17 J.

Descripción:

Rizoma brevemente rastrero, 2-4 mm diámetro. Escamas castañas en masa, concolores, aovado-deltaoideas, largamente acuminadas hasta piliformes, con base sensiblemente ensanchada, márgenes con dientes grandes, en número discreto, patentes; células basales pequeñas, mas o menos isodiamétricas, con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, las tangenciales castaño pálido; hacia el ápice las células se alargan y las membranas radiales pierden engrosamiento y nitidez, mientras las tangenciales siguen coloreadas de castaño pálido; $3-7 \times 0.7-1$ mm. Entrenudos de 0.5-1 cm.

Frondes de $20-56 \times 1.5-5$ cm, generalmente de $35-55 \times 3-5$ cm, con relación de dimensiones de 1:10 a 1:15. Estípites escamosos, nulos o muy breves, hasta 3 cm largo. Láminas de contorno linear-lanceolado a linear-oblongo, con base gradualmente atenuada.

Raquis con escamas deltaoide-acuminadas, castaño brillantes, oscuras, con dientes grandes, patentes. Pinnas en general 45-65 pares por lámina, con más de 15 pinnas reducidas, triangulares. Pinnas de la parte media linear-oblongas, con ápice redondeado a atenuado, con aurícula bien desarrollada, $8-28 \times 2.5-6$ mm: relación de dimensiones 1:3 a 1:8. Venación típicamente goniofleboide, venilla fértil simple, hacia la periferia areolas o venillas excurrentes. Epifilo con numerosas escamas, generalmente hialinas, con sólo el área de inserción coloreada, aovado-lanceoladas, largamente atenuadas, dentadas, a veces algo abruptamente acuminadas y más coloreadas, 1.5-2.5 mm largo. Hipofilo con escamas formando una cobertura densa, rígida, brillante, ferrugínea, con base anchamente aovado-deltaoidea y con pocos dientes grandes, abruptamente acuminadas, con porción capilar en general entera; células basales con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño; $2-3 \times 0.5-0.8$ mm.

Soros 5-13 pares por pinna, superficiales, sin verdadera envoltura de escamas protectoras. Escamas modificadas no muy diferentes de las del hipofilo, a veces con acumen más corto y relación de dimensiones más estrecha. Esporas cortamente oblongas, con superficie suavemente rugosa, de $49.5(43-59) \times 36(23-33) \times 29(23-33) \mu$.

Material estudiado:

PANAMÁ: Vicinity of Cana, leg. Goldman 1915 (US); San Francisco, Veraguas, leg. Powell (US. 1206767).

COLOMBIA: Sin localidad precisa, leg. Mutis 2145 (US); Tocota?, leg. André 317 (K, NY); *Antioquia:* Cisneros, leg. Killip 35551 (GH, US); ídem, leg. Killip 11502 (GH, NY, US); Pavas, leg. Killip 11640 (GH, NY, US); Copacabana, leg. Daniel 1179 (NY); vicinity of Puerto Berrio, leg. Haught 1670 (US); ídem, leg. Haught 1816 (GH, US); *Cundinamarca:* Paine, leg. Ariste-Joseph A. 926 (US); Buena Vista, 6 km W of Medina, leg. Grant 10419 (US); Cordillera Oriental, río Popamene, 100 mi. S of Bogotá, leg. Shaw (US. 1343799); *Meta:* San Martín, leg. Dawe 275 (?); about 121 km SE Villavicencio, leg. Killip 34243 (US); Los Llanos, leg. Haught 2543 (GH, US); Villavicencio Road, leg. Dawe 275 (K); Villavicencio, leg. Pennell 1609 (NY, US); Sierra de la Macarena, leg. Idrobo 455 (US); *Nariño:* Hacienda San Agustín, leg. Uribe 1910 (US); El Hatillo, leg. Daniel 12 (US); *Putumayo:* río Putumayo, Puerto Ospina and vicinity, leg. Schultes & Cabrera 18974 (US); *Tolima:* Cordilleres Centrales, près de Village de Fresno, leg. Mayor 66 (US); *Valle del Cauca:* near Buenaventura, leg. Lehmann 5048 (US); Jiménez, Río Dagua, leg. André 317 (K, NY).

VENEZUELA: *Amazonas:* Capibara, Río Casiquiare, leg. Williams 16082 (US).

GUAYANA BRITÁNICA: Northern slope of Acaraí Mt., in drainage of Shodikar Creek, leg. Smith 2899 (GH, NY, US); sin localidad, leg. Schomburgk 904 (K).

BRASIL: *Amazonas:* São Paulo, Upper Amazon and tributaries, leg. Trail 1287 (K); *Pará:* Southern slope of Acaraí Mt., in drainage of Río Mapuera, leg. Smith 2942 (GH, NY); *Río Branco:* Serra Tepequem, leg. B. & C. Maguirre 40080 (US).

BOLIVIA: *La Paz:* Tumupasa, leg. Cárdenas 1973 (US); ídem, leg. Williams 1132 (GH, NY, US).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie crece como epifito o sobre rocas en las selvas, entre 200 y 2.100 metros de altura, generalmente debajo de los 1.000 metros, en Panamá, Colombia, Venezuela, Guayana Británica, Brasil (Amazonas occidental, norte de Pará, Río Branco) y Bolivia. Aunque se halla accidentalmente en las partes llanas, prefiere las selvas de montaña.

Polypodium bombycinum es una de las especies de mayor área geográfica y amplitud altitudinal dentro del grupo; talvez eso justifica su polimorfismo, en lo que se refiere a dimensiones, forma y estructura de las escamas.

Observaciones: Los especímenes procedentes de la parte oriental del área de distribución de esta especie (estribaciones de la Cordillera Oriental en Colombia, región de Guayanas), difieren de los ejemplares típicos en los siguientes caracteres:

Escamas rizomáticas castaño-amarillentas en masa, aovadas a aovado-deltaideas, largamente atenuadas, con base no tan sensiblemente ensanchada, en general con márgenes y ápices hialinos; márgenes con dientes numerosos dirigidos hacia el ápice; $3.5 \times 0.55-1.25$ mm. Escamas del hipofilo formando una cobertura menos densa, opaca, flácida, con base anchamente aovada a orbicular, con parte apical no tan abrupta y a veces con dientes manifiestos; células de las proximidades del área de inserción más pequeñas, con membranas fuertemente engrosadas y coloreadas de castaño, hacia el margen hialinas; $1.5-2.5 \times 0.55-0.9$ mm. Escamas del raquis deltoide-acuminadas, células con engrosamientos menos notables, en general margen y parte apical más claros.

Como se ha encontrado toda la gama de formas intermedias entre los ejemplares típicos y los orientales, no creo conveniente separar estos últimos hasta tanto un análisis de un mayor número de especímenes pueda o no apoyar este criterio.

Polypodium bombycinum se caracteriza por sus rizomas comparativamente delgados, aunque con estípites aproximados, con escamas castaño-brillantes y por sus frondes de tipo linear, con base largamente atenuada y estípites brevísimos a nulos. Es notable en esta especie el gran número de pinnas basales reducidas, que son triangulares y las aurículas bien desarrolladas (altas).

5. *Polypodium bradei* de la Sota

Rev. Mus. La Plata (n. ser.) 9 (Botánica n° 42): 266, fig. 7, 8 A-B, 1965.

Typus: BRASIL: Espírito Santo, Municipio Castelo, Forno Grande, 1.200 m, rupestre (*Vellozia*-formação), leg. A. C. Brade 19791 B, 12-V-1949 (RB).

Ilustraciones: Mapa 3; figs. 1 C, 4 Q, 6 M, 10 C, 13 G, 15 C, 16 G.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 5 mm diámetro. Escamas rizomáticas castaño-oscuros en masa, concolores, aovado-lanceoladas, largamente atenuadas, márgenes discretamente dentados; células medio-basales con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, las tangenciales y el resto castaño-amarillento, márgenes más claros; $4.4.5 \times 0.7-0.8$ mm.

Frondes hasta 33 cm largo. Estípites escamosos, 6-6.5 cm largo. Láminas de contorno aovado-lanceolado a lanceolado, con pocas pinnas reducidas en la base, hasta $26-27 \times 7$ cm.

Pinnas hasta 32 pares por lámina, linear-oblongas con ápice atenuado, hasta 35×5 mm. Venación típicamente goniofleboide, venilla fértil simple o raramente ramificada y anastomosada con las marginales, hacia la periferia, areolas 1-seriadas. Raquis con escamas deltoide-lanceoladas, con área coloreada mayor y más notable que en las del hipofilo. Epifilo con escamas aovado-lanceoladas, largamente acuminadas, dentadas, con el área proximal al punto de inserción coloreada, el resto hialino, a veces subgonfoides, de $2.1-2.8 \times 0.4-0.6$ mm. Hipofilo con numerosas escamas de base aovada y ápice algo abruptamente acuminado, margen moderadamente dentado, parte basal con células de membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño a castaño-amarillento, ápice y márgenes hialinos, $2.1-2.8 \times 0.4-0.55$ mm.

Soros en número de 12-13 pares por pinna, superficiales, con escamas modificadas, parecidas a las del hipofilo, pero anchamente aovadas, sin acumen y con pequeño pie. Esporas de $50(43-55) \times 32(29-36) \times 29(26-34)$ μ .

Distribución geográfica y habitat: Hasta el momento sólo conocida en Brasil, estado de Espírito Santo.

Observaciones: Esta especie es muy afín a *P. minarum*, ya que ambas tienen el mismo tipo de escamas rizomáticas y las escamas del hipofilo son uniformes, nunca "gonfoides". Difieren en el contorno de la lámina y en la estructura de las escamas del hipofilo.

6. *Polypodium collinsii* Maxon

Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7): 583, t. 41, 1916.

Sinonimia: *Goniophlebium collinsii* (Maxon) Conzatti; Fl. Tax. Mex. 1: 106, 1939.

Typus: MÉXICO: Chiapas, near Pantepec, 1,540 m, leg. G. N. Collins & C. B. Doyle 227, 16-I-1907 (US. 574354, visto).

Ilustraciones: Mapa 1, figs. 1 Q, 2 C, 8 H, 15 Q, 17 I.

Descripción:

Rizoma largamente rastrero, aparentemente liso y desnudo, 4-7 mm diámetro. Escamas rizomáticas pequeñas, adpresas, orbiculares a aovado-orbiculares, peltadas, margen suavemente dentado; área esclerosada notable en el centro, castaño oscura, sin lúmenes celulares visibles, hacia la periferia células pequeñas; 0.4-0.55 mm diám. Entrenudos de 1.5-2 cm.

Fronde de 35-62 cm largo. Estípites de 1/2 a 1/3 de la longitud total de la fronde, 11-27 cm, glabrescentes o con escamas parecidas a las del rizoma. Lámina de contorno anchamente aovado-oblongo a oblongo, con base truncada, de 21-35 × 10.5-20 cm, con relación de dimensiones 1 : 1.5 a 1 : 3.

Pinnas 13-23 pares por lámina, sin pinnas reducidas hacia la base, aunque las primeras son algo menores y más distanciadas, lineares, atenuadas hacia el extremo, ancho máximo a 1/3 de la base, las basales con el margen proximal contraído hasta la costa, de 55-120 × 6-13 mm, relación de dimensiones 1:7 a 1:10. Venación goniofleboide compleja; venilla fértil ramificada y después connivente, hacia la periferia 1-2 hileras de areolas y después venillas excurrentes. Epifilo con escamas muy poco numerosas, orbiculares a anchamente aovadas y acuminadas, fuertemente estrelladas, hialinas, excepto en el área de inserción. Hipofilo con escamas esparcidas, dejando una buena parte de la superficie foliar desnuda, orbiculares, discretamente dentadas, de 0.35 mm de diámetro, o anchamente aovadas y abruptamen-

te acuminadas, de $0.4-0.7 \times 0.35-0.4$ mm; margen hialino, hacia el centro células pequeñas con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, área de inserción castaña.

Soros de 11-22 pares por pinna, algo impresos, de tal manera que el epifilo se presenta suavemente mamiloso. Esporas cortamente oblongas con superficie discretamente rugosa, de $41(33-46) \times 25(23-26) \times 26(23-30) \mu$.

Material estudiado:

MÉXICO: *Chiapas*: Cerro al norte de Ocozocuahtla, leg. Rzedowski 602 (ENCB, LP); *Veracruz*: South slope of volcán San Martín Tuxtla, leg. Duellman & Etheridge (MICH).

Distribución geográfica: Esta especie es sólo conocida para México, estados de Chiapas y Veracruz, donde crece como epifito, entre 1.500 y 1.800 metros de altura.

Observaciones: *Polypodium collinsii* se identifica fácilmente por sus rizomas largamente rastreros, casi desnudos, con pequeñas escamas adpresas y por sus láminas largamente estipitadas, anchamente oblongas o aovadas, con pocos pares de pinnas, con indumento constituido por escamas diminutas, esparcidas, que dejan ver la superficie verde.

7. *Polypodium fimbriatum* Maxon

Contr. U. S. Nat. 17 (7): 596, 1906.

Localidad típica: COLOMBIA: Velador de Fuquene, Cordillera de Bogotá, 2.900 metros.

Ilustraciones: Mapa 2, lám. I E, II A; figs. 1 E, 3 Ñ, 7 D, 15 E, 16 B.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 3-6 mm diámetro. Escamas aovado-lanceoladas a aovado-deltoides, desde moderadamente dentadas a con pocos dientes, pero profundos; células basales mas o menos poligonales, con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, que se alargan paulatinamente hacia el ápice, formando un retículo muy

claro y brillante; $5.11 \times 0.8-1.5$ mm, generalmente $5.7 \times 0.8-1.2$ mm. Entrenudos de 1-1.5 cm.

Frondes de 12.40×2.8 cm. Estípites de $1/3$ a $1/5$ de la longitud total de la fronde, escamosos. Láminas de contorno lanceolado a oblongo-aovado-lanceolado, con base bruscamente atenuada, con algunas pinnas reducidas pero no auriculariformes.

Pinnas 12-31 pares por lámina, hasta 6 basales reducidas, lineares a linear-oblongas, ápice redondeado a atenuado, $11.42 \times 3.5-7$ mm, relación de dimensiones 1:3.5 a 1:9, en general 1:4 a 1:6. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen venillas libres o formando una hilera incompleta de areolas. Raquis con escamas parecidas a las del hipofilo, pero más anchas y cortas, con área esclerosada más notable. Epifilo con escamas esparcidas a continuas, cubriendo toda la superficie, aovado-lanceoladas, profundamente dentadas, hialinas, ápice piliforme o lacerado, 1.5-2.8 mm largo. Hipofilo con escamas imbricadas, determinando una cobertura densa, compacta, aovadas, aovado-lanceoladas a deltoide-aovadas, atenuadas o algo abruptamente atenuadas, discretamente dentadas, ápice lacerado o piliforme, con células mas o menos grandes, con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, determinando un retículo brillante, de $2.1-4 \times 0.8-1.4$ mm.

Soros 5-13 pares por pinna, prominentes, usualmente globosos, con escamas parecidas a las del hipofilo, pero anchamente aovadas a sub-orbiculares, sin acumen o con acumen corto y pie notable, largo.

Material estudiado:

TRINIDAD: sin localidad ni colector (K, NY).

COLOMBIA: sin localidad precisa, leg. White (K); ex Herb. Bayon 77 (US); K.K. 116 (Herb. Lehmannianum) (K); Quetame, leg. Pérez-Arbeláez 11 (US); Sibate, leg. André 1069 (F, NY); *Caldas*: Los Alpes, Central Cordillera, leg. Dryander 2003 (US); Manizales, cult., said to be from Upper Quindio, leg. Ocampo (US. 1191865); *Cundinamarca*: Facatativa, leg. Ariste-Joseph A. 187 (US); Páramo de Guasca, leg. Ariste-Joseph A. 554 (US); Fuquene Lake, leg. Schiefer 618 (GH); Lag. Fuquene, Herb. Nac. Colombiano 77 (NY, US); Fuquene, leg. Lindig 70 (K); Fusagasuga, leg. André 1069 (NY); region of Bogotá, leg. Apollinaire & Arthur 138 (US); La Vega, près Bogotá, leg. Apollinaire (UC. 194171); region of Bogotá, leg. Ariste-Joseph (US. 1059859); Bogotá, leg. Triana (NY); Forêts entre Boca

del Monte pas de Madrid dans le savane de Bogotá, leg. Mayor 48 (US); Ubate-Lenguazaque Highway, leg. Haught 6186 (US); inter Charquito et Tequendama, leg. Juzepczuk 6762 (US); Bogotacito, along Rio Bogotá, leg. Killip 33966 (US); near Facatativa, leg. Lehmann 2456 (US); Bogotá, leg. Guevara-Amórtegui A. 57 (US); Tequendama, leg. Ariste-Joseph B. 30 (US); ídem, leg. André 1069 (NY); Hacienda Tequendama, leg. Triana (US. 1593680); Tequendama, leg. Triana (K, NY); ad Cataractam Tequendama, leg Holtom 6 (GH, NY).

ECUADOR: *Imbabura*: Ibarra. Hacienda La Victoria, leg. Mexia 7420 (UC, US).

Distribución geográfica y habitat: Esta bella especie crece en Trinidad, Colombia y norte de Ecuador; talvez se encuentre también en la zona montañosa de Venezuela y Perú. En Colombia y Ecuador vive como epifito o saxícola, llegando hasta la región de los páramos, entre 2.000 y 3.300 metros de altura. Junto con *P. macrolepis*, es una de las especies del grupo que crece a mayores altitudes.

Observaciones: *Polypodium fimbriatum* es una especie muy variable en lo que se refiere a las escamas del rizoma y de la lámina.

Los ejemplares de Trinidad presentan escamas rizomáticas aovado-lanceoladas, largamente atenuadas, discretamente dentadas de 11×1.5 mm. Las escamas del hipofilo también son mayores, aovado-atenuadas, moderadamente dentadas, con ápice lacerado y determinan una cobertura densa; alcanzan a medir 5×1.2 mm.

El único ejemplar ecuatoriano estudiado es un poco diferente, ya que las escamas del hipofilo son largamente atenuadas o algo abruptamente acuminadas, con ápice piliforme, profundamente dentadas, formando una cobertura menos densa, de 2.1×1.1 mm.

Estos especímenes representan el extremo de variabilidad dentro del material disponible. Como se puede apreciar, las dimensiones de las escamas y la profundidad de su dentado varía considerablemente, talvez de acuerdo a las condiciones del medio y edad de los ejemplares.

Polypodium fimbriatum se caracteriza fácilmente por la estructura de las escamas del rizoma y lámina, que presentan un retículo celular muy nítido y brillante, único dentro de este grupo.

8. *Polypodium hirsutissimum* Raddi

Opusc. Sci. Bologna 3: 286, 1819; Plant. Bras. 1: 17, t. 26, 1825; Weatherby, Contr. Gray Herb. Harvard Univ. 165: 80, 1947; de la Sota, Opera Lilloana 5: 120, f. 19-20, 1960; Rev. Mus. La Plata (n. ser.) 9 (Botánica n° 42): 261, 1965.

Sinonimia: cf. de la Sota (1960, 1965).

Typus: BRASIL: Rio de Janeiro, leg. Raddius (he visto un duplicado depositado en BR; posiblemente es un *Isotypus*).

Ilustraciones: Mapa 3; Lám. I C-D, II B, F, III, V C, VI A; fig. 1 B, 3 O, 5 A-B, 8 F, 10 E, M, N, 11 C, 15 J, 17 R, 18 H, J-P.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 4-6 mm diámetro. Escamas flácidas, castañas en masa, aovado-oblongo-lanceoladas, a veces oblongo-lineares, ápice atenuado a piliforme, margen dentado con dientes de 70-140 μ de profundidad; estructura celular mas o menos visible en las proximidades del área de inserción y parte media, con membranas radiales coloreadas de castaño, el resto con las membranas tangenciales amarillentas, sin retículo celular nítido; 6-7 \times 0.7-1.1 mm. Entrenudos de 0.5-2 cm.

Frondes de 20-53 \times 2-7 cm, en general de 20-40 \times 3.5-5 cm. Estípites escamosos, 1/5 a 1/13 de la longitud total de la fronde, usualmente 1/7 a 1/9, 1.5-7 cm largo; escamas oblongo-lanceoladas, largamente atenuadas hasta piliformes e íntegramente coloreadas de castaño, margen dentado con dientes de hasta 140 μ de profundidad, 5-6 \times 0.7-0.85 mm. Láminas de contorno lanceolado, linear-lanceolado a lineares, con base gradualmente atenuada.

Pinnas 30-60 pares por lámina, con un número variable de pinnas reducidas (3-19), lineares a linear-oblongas, ápice atenuado a redondeado, con margen basal recto o algo falcadas, de 11-32 \times 2.5-5 mm, relación de dimensiones 1:4 a 1:7. Venación típicamente goniofleboide, venilla fértil simple, hacia la periferia venillas excurrentes o formando una serie incompleta de areolas. Escamas del raquis deltoide-lanceoladas, atenuadas, fuertemente dentadas y totalmente coloreadas de castaño, dientes hasta 200 μ de profundidad, 3 \times 0.7-0.85 mm. Costa con escamas como las del hipofilo, pero con la porción

capilar mas ancha en la base y mas larga, más fuertemente dentadas, 2.8×0.4 mm. Epifilo con escamas esparcidas, parecidas a las del hipofilo pero hialinas y no tan abruptamente acuminadas, base anchamente aovada a orbicular, dentada, parte apical discretamente dentada, $1.4-1.7 \times 0.15-0.35$ mm. Hipofilo con una densa cobertura de escamas de tipo "gonfoide", con base anchamente aovada a orbicular, discretamente dentada, células centrales con membranas radiales muy engrosadas, las restantes con engrosamiento moderados, parte capilar subentera a dentada, $1.5-3.2 \times 0.35-0.6$ mm.

Soros 6-12 pares por pinna, superficiales, con envoltura de escamas modificadas muy notable, que los cubren totalmente cuando son jóvenes. Escamas protectoras deltoide-orbiculares a anchamente aovadas, sin acumen o con acumen cortísimo, margen discretamente dentado, pie desarrollado, células grandes con membranas radiales moderadamente engrosadas, $0.5-0.7 \times 0.5-0.55$ mm Esporas de $52 (43-59) \times 34 (30-39) \times 32 (23-36) \mu$.

Material estudiado:

BRASIL: sin localidad precisa: leg Glaziou 4418 (NY); leg. Ule 262 (NY); leg. Riedel 262 (NY); leg. Glaziou 2069 (US); ex Herb. Gilbert 1728 (MO); leg. Hauken 111-1 (UC); leg. Brauner?, Herb. Copeland 10339 (MICH); leg. Hartt (NY); *Guanabara*: Ilha Grande, leg. Ross & Russell 20344 (NY, US); on Papagaio, leg. Ross & Russell 20646 (NY, US); on Corcovado, leg. Ross & Russell 21270 (NY, US); near Rio de Janeiro, US South Pacific Explor. Exped. 262 (NY, US); near Rio de Janeiro and Bahía, leg. Watson Webb 262 (MICH, NY); Papagaio, leg. Rathbun (US 50942); Rio de Janeiro, leg. Burchell 2176, 1946 (K); ídem, leg. Glaziou (K); ídem, leg. Mac Gillivray 146, 146 B (K); Paineras to Corcovado summit, leg. Smith 1252 (US); Rio de Janeiro, leg. Luetzelburg 1913 (MICH, UC); *Minas Geraes*: sin localidad, leg. Widgren? 426 (US); Caldas, leg. Regnell I-469 (MICH, US); ídem, Lindberg 584 (K); Serra do Frio, leg. Vauthier 590 (G); *Paraná*: Serra do Mar, leg. Dusén 713 a (MO); Villa Nova, leg. Annies (MICH, UC, US); Villa Nova, prope Rio Negro, leg. Annies 18 (NY, UC); Yacaraty, leg. Dusén 14669 (NY, US); Ponta Grossa, leg. Dusén 2532 (F); Serra do Mar, Volta Grande, leg. Dusén 747 a (F); Tibagi, leg. Reiss (F. 849637); Roca Nova, leg Dusén 8484 (US); Curitiba, leg. Braga 1709 (US); *Rio de*

Janeiro: Road between Petrópolis and Raiz da Serra, leg. Smith 1320 (UC); Madalena, Mata da Rifa, leg. Mello Filho 1215 (US); Serra Itatiaia, leg. Sampaio 4037 (NY, UC); Serra dos Orgãos, Pico da Saudade, leg. Luetzelburg 6437 (MICH, UC, US); Itatiaia, leg. Glaziou 5293 (NY); Serra do Itatiaia, leg. Dusén 705 (US); Rio de Janeiro and Terezópolis, leg. Clarke (US. 532554); vicinity of Itatiaia, leg. Ross & Russell 20603 (NY, US); Organ Mountains, Petrópolis, leg. Ross & Russell 20751 (US); ídem, 20766 (NY, US); ídem, 21293 (US); Serra do Itatiaia, leg. Dusén 631 (US); Serra dos Orgãos, leg. Luetzelburg 6429 (US); Serra dos Orgãos, Retiro, leg. Luetzelburg 6461 (US); Terezópolis, leg. Hunnewell 18496 (?); Quitandinha, leg. Hunnewell 18497 (?); Itatiaia, leg. Kuntze (NY); *Río Grande do Sul*: Excol. Santo Angelo, leg. Lindman A. 1161 (US); Canoas, leg. Lindman A. 361 (US); Porto Alegre, leg. Malme 1328 (US); Pelotas, leg. Brauner 121 (F); Capões de Canoas, leg. Ligório 1 (F); S. Feo. de Paula, Villa Oliva, leg. Rambo 21203 (MO); S. Leopoldo, leg. E. Leite 1458 (F, MO); S. Leopoldo, Chácara, leg. Rohr 240 (US); Pelotas, Barra do Rio Piratipi, leg. Brauner 66 (F); vicinity of S. Leopoldo, leg. J. Eugenio 56 (NY); *Santa Catarina*: sin localidad, Smith & Reitz 6251 (MO, US); Pirabeiraba, leg. Schmalz 6 (NY, US); S. Francisco, leg. Schmalz 6 (MO); Azambuja, Brusque, leg. Reitz 2220 (US); Lages, leg. Spannagel 3 (US); Azambuja, Brusque, leg. Reitz 1827 (US); Joaçaba, vicinity of Ponte Serrada, leg. Smith & Reitz 9834 (US); Pôrto União, Pinheral, leg. Smith & Reitz 8843 (US); Sombrio, leg. Reitz C. 1295 (US); Morro do Baú, Itajaí, leg. Reitz 2088 (US); Joinville, leg. Schmalz 6 (F); Campo Alegre, leg. Smith & Reitz 7525 (US); Mun. Mafia, São João, leg. Smith & Klein 10688 (US); *São Paulo*: sin localidad, leg. Burchell 4795, 3926, 3238 (K); Campos do Jordão, leg. E. Leite 3890 (MICH, UC); Rio Grande, leg. Wacket 13 (NY, UC); Campos do Jordão, leg. Hoehne 8698 (NY); Serra da Bocaina, leg. Lutz 721 (US); São Paulo, Parque do Estado, leg. G. Eiten, L. Eiten & de la Sota 2105 (US).

PARAGUAY: sin localidad, leg. Jorgensen 4603 (F, MO, NY, US); Caaguazú, leg. Hassler 8987 (MO, NY, UC); ídem, leg. Balansa 329 (K); in regione fluminis Alto Paraná, leg. Fiebrig 5452 (US).

URUGUAY: Cerro Largo, Río Negro, Palleros, leg. Gallinal y otros PE-4728 (US); Montevideo, leg. Arechavaleta (G).

ARGENTINA: *Misiones*: Caingúas, 2 de Mayo, leg. Montes 27225 (US).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie se encuentra ampliamente distribuida en Brasil austral y oriental; se comporta como epifito o saxícola en las selvas húmedas, incluyendo los bosques de *Araucaria angustifolia*; con menos frecuencia crece en los bosques tropófilos de Minas Geraes. *P. hirsutissimum* es un elemento característico en las pluvisilvas costeras, desde casi el nivel del mar hasta 2.000 metros de altura. También se lo encuentra en las selvas orientales de Paraguay y NE de Argentina, llegando por el Sur hasta Uruguay.

Observaciones: A pesar de ser una especie fácilmente distinguible por su tipo de indumento foliar, a veces se puede confundir con ejemplares continentales de *P. lepidopteris* (para más detalles sobre este problema, ver bajo la última especie y en de la Sota, 1960 y 1965).

El material procedente de Minas Geraes presente ciertas dificultades para separarlo de los típicos especímenes de *P. minarum*.

9. *Polypodium insularum* (Morton) nov. comb.

Basónimo: *Polypodium bombycinum* Maxon var. *insularum* Morton, Leaf. West. Bot. 8 (8): 193, 1957.

Typus: ISLAS GALÁPAGOS: Isla Santa Cruz, leg. J. T. Howell 9194, 8 5. 1932 (US 2204810, visto) ⁵.

Ilustraciones: Mapa 2; figs. 1 J, 4 S, 12 B, 15 B, 16 A.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 3-4 mm diámetro. Escamas rizomáticas deltoide-ovadas, largamente atenuadas, discretamente denticuladas, con área medio-basal diferenciada, con células con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, 4 × 1 mm. Entrenudos de 0.5-1 cm.

Frondes de 19-27 × 3.5-5 cm. Estípites de 1/5 a 1/9 de la longitud total de la fronde, escamosos, con escamas con la base oscura, 1-4 cm largo. Láminas con base abruptamente atenuada, con 3-7 pinnas abreviadas.

⁵ Para las citas de los especímenes de las Islas Galápagos se usa la terminología española correspondiente.

Pinnas 17-23 pares por lámina, de $20-29 \times 4-6$ mm, relación de dimensiones 1 : 5 a 1 : 6. Venación goniofleboide muy simple, venilla fértil simple, hacia el margen venillas excurrentes sin formar areolas, a veces venación subgoniofleboide. Escamas del raquis parecidas a las del hipofilo, pero con membranas más engrosadas y coloreadas fuertemente de castaño-oscuro, $2.2-2.4 \times 0.5-0.7$ mm. Epifilo con numerosas escamas aunque no cubriendo íntegramente la superficie, anchamente aovadas y bruscamente acuminadas o aovado-acuminadas, con dientes profundos, hialinas, células de la parte media grandes, poligonales, con membranas discretamente engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento. Hipofilo con escamas muy numerosas, cubriendo toda la superficie, aovado-acuminadas con dientes profundos, parte medio-basal con células muy grandes, poligonales, con membranas radiales moderadamente engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, $2-3.5 \times 0.7-0.9$ mm.

Soros superficiales, 5-10 pares por pinna, con escamas modificadas muy parecidas a las del hipofilo en estructura, aovadas a aovado-deltaideas, no acuminadas, algo menores, no determinando una envoltura notable. Esporas de $61 (56-73) \times 36 (30-40) \times 33 (33-40) \mu$.

Material estudiado:

ISLAS GALÁPAGOS: *Isabela*: Villamil, Stewart 952 (GH, MO, NY, US); *Pinzón*: leg. Stewart 954 (US); *San Salvador*: James Bay, leg. Stewart 955 (GH, US); *Santa Cruz*: Tortoise County, about 8 mi. West Academy Bay, leg. Svenson 231 (GH, MO, UC); ídem, leg. Taylor T. T. 66 (K, NY); Academy Bay, leg. Stewart 956 (US).

Distribución geográfica y hábitat: Esta especie es endémica de Galápagos, creciendo como epifito en las comunidades más húmedas de las islas, entre 100 y 400 metros de altura. Junto con *P. tridens* son los elementos, dentro de este grupo, endémicos de las Galápagos, aunque ambas especies viven en condiciones ambientales diferentes.

Observaciones: *Polypodium insularum* fue descripta por Morton como una variedad de *P. bombycinum* (especie confinada al continente), pero sus diferencias son tan netas que permiten separar el material procedente de las islas como una especie claramente distinta.

Estas diferencias se resumen en el siguiente cuadro comparativo:

Caracteres analizados	<i>Polypodium bombycinum</i>	<i>Polypodium insularum</i>
A. Escamas rizoma	Aovado - deltoideas, largamente acuminadas, con base sensiblemente ensanchada, con dientes grandes, patentes, siu eje medio diferenciado.	Deltoide - aovadas, largamente acuminadas, siu base ensanchada, discretamente dentadas, con eje medio diferenciado.
B. Frondes : dimensiones, cortorno, estípites, número de pinnas	35-55 × 3-5 cm Linear-lanceoladas a linear-oblongas, con base gradualmente atenuada Estípites muy cortos a nulos 45-65 pares de pinnas	19-27 × 3.5-5.5 cm Láminas con base obruptamente atenuada Estípites 1/5 a 1/9 de la longitud total de la fronde 17-23 pares de pinnas
C. Escamas estípite	Uniformemente castaño-brillantes	Bicolores con la base oscura
D. Escamas hipofilo	Base anchamente aovado-deltoidea, con células pequeñas y pocos dientes grandes, después abruptamente acuminadas	Aovado - lanceoladas, atenuadas, con dientes profundos, células muy grandes
E. Esporas	49.5 × 30 × 29 μ	61 × 36 × 33 μ
F. Distribución	Panamá, Colombia, Venezuela, Guayanas, Brasil, Bolivia	Islas Galápagos

Como *P. bombycinum* es muy polimorfo, sólo se ha tomado en cuenta, a los fines de esta comparación, los ejemplares que responden a la descripción original, excluyendo los orientales.

Llama la atención el tamaño sensiblemente mayor de las esporas en *P. insularum* y su vinculación con ciertos caracteres epidérmicos (dimensiones de los estomas, contorno de las células del epi-hipofilo, espesor de la doble membrana).

10. *Polypodium lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) Kze.

Linnaea 13 : 132, 1836 : Weatherby, Contr. Gray Herb. Harvard Univ. 165 : 79, 1947 ; de la Sota, Rev. Mus. La Plata (n. ser.) 9 (Botánica n° 42) : 263, 1965.

Sinonimia: cf. Weatherby (1947) y de la Sota (1965).

Typus: BRASIL: Insula Santa Catharina (LE, no visto).

Ilustraciones: Mapa 3; Lám. II C, V A; figs. 1 F, 4 P, 5 C-K, 6 N, Q, 7 G-J, 8 A, 10 D, H, 11 B, 15 N, 16 F, 19, 20, 21.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 3.5-4.5 mm diámetro. Escamas de color castaño-oscuro en masa, aovado-deloide-lanceoladas, atenuadas, a veces piliformes, margen con dientes pequeños, a lo sumo de 70-100 μ de profundidad, base y parte medio-basal con células de membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, el resto generalmente castaño pálido, sin retículo celular nítido; 3.5 \times 0.7-1.25 mm. Entrenudos de 1-2 cm.

Estípites glabrescentes o escamosos, con aspecto lanoso, 1/4 a 1/8 de la longitud total de la fronde, 5.5-13 cm largo. Láminas de contorno linear-lanceolado, linear o largamente oblongo-lanceolado, de 40-70 \times 2.5-6.5 cm, base atenuada o algo abruptamente truncada.

Pinnas en número de 37-57 pares por lámina, con 0.9 pinnas reducidas, casi orbiculares. Pinnas de la parte media rígida, con tejido mecánico marginal bien desarrollado, linear-oblongas a oblongas, con ápice redondeado, a veces las basales con margen proximal lobado o algo contraído, de 11-35 \times 4-7 mm, relación de dimensiones 1 : 2 a 1 : 5. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen venillas excurrentes o determinando una serie de areolas. Raquis con escamas parecidas a las del hipofilo, pero con la porción basal-capilar más ancha y profundamente dentada, dientes de 140 μ de profundidad, hasta 4 \times 0.28-0.35 mm (en su base). Costa con escamas muy parecidas a las del hipofilo, pero con la porción capilar más ancha y margen con escasos dientes pequeños. Epifilo glabrescente o con una cobertura mas o menos densa de escamas hialinas, gonfoides, con base orbicular dentada y parte capilar larguísima, subentera o con pocos dientes, 2.7-4 \times 0.28-0.35 mm. Hipofilo con una densa capa de escamas que dan un aspecto lanoso, gonfoides, con base anchamente deltoide-aovada, discretamente dentada, con células centrales pequeñas con membranas radiales muy engrosadas, parte apical hialina, larguísima, subentera o con pequeños dientes aislados, en general más de 10 veces tan largas como su ancho en la base, 2.5 \times 0.28-0.5 mm.

Soros 5-9 pares por pinna, globosos, 1.5-2 mm diámetro, sin envoltura notable de escamas modificadas. Escamas protectoras anchamen-

te deltoide-ovadas, con acumen corto o sin él, con pequeño pie, con células algo mayores que las observadas para las escamas del hipofilo. Esporas de 53(46-66) \times 35 (33-39) \times 33 (30-36) μ .

Material estudiado:

BRASIL: sin localidad precisa: leg. Pabst. 1039 (US); leg. Glaziou 1221 (NY); leg. Sellow (K, NY); leg. Riedel (US. 50939); *Guanabara*: Restinga de Sernembetiba, leg. Brade & Apparicio 20087 (NY); Recreio dos Bandeirantes, leg. Smith y otros 6414 (MO, US); ídem, leg. Lutz & Coehnan (US 1627936); Rio de Janeiro, leg. Kuntze (NY); Recreio dos Bandeirantes, leg. Rocha, cult. Bot. Gard. Accession 53408 (MICH, US); *Rio Grande do Sul*: sin localidad, leg. Tweedie 559 (K); S. Leopoldo, leg. J. Eugenio 1769 (F, MO); Pelotas, leg. Brauner 54 (F); Santa Cruz, leg. Jurgenes 319 (UC); near Porto Alegre at Escuela Agronomia, leg. Beetle 1557 (US); Porto Alegre, leg. Stier (US); Quilomba, S. Leopoldo, leg. Reitz 167 (US); Porto Alegre, leg. ? 109 (K, p. p.); Pelotas, leg. Costa-Sacco 1214 (F); ídem, leg. Brauner 81 (F); Hamburger Berg, leg. Lindman A. 505 (MICH, US); *Santa Catarina*: sin localidad, leg. Lyeel (MO. 1789918); Joinville, leg. Schmalz 172 (F, MO, NY); Sertão da Lagôa, Ilha Santa Catarina, leg. Rohr 327 (US); Morro do Baú, Itajaí, leg. Reitz 2107 (US); Lages, leg. Spannagel 252 (US); Florianópolis, Aimação da Piedade, Ilha Santa Catarina, leg. Smith & Reitz 6197 (US); Itajaí, Praia de Itajaí, leg. Smith & Reitz 6055 (US).

PARAGUAY: sin localidad, leg. Hassler 6182, 3991 (NY); *Paraguari*: Cerros de Tobatí, C° Penitente, leg. Fiebrig 751 (F, K, US); prope Sto. Tomé, leg. Hassler 966 (NY); Paraguari, leg. Grosso (F. 701939); ídem, leg. Lindman A. 2017 (K); Cerro Santo Tomé, leg. Hassler 970 (NY); C° Santo Tomás, leg. Balansa 2870 (K, NY).

URUGUAY: sin localidad, leg. Tweedie (K); Sierra Solís, leg. Kuntze (NY); *Artigas*: Catalán, leg. Herter 995 (NY, US); *Maldonado*: Cerro Pan de Azúcar, leg. Rosengurt B. 1866 (US); Maldonado, leg. Gibert 621 (K, US); ídem, leg. Cunningham (K); Punta Ballena, Bosque Lussich, leg. Rosengurt B. 4687 (US); *Tacuarembó*: Gruta Helechos, leg. Herter 1238 (NY, UC, US).

Distribución geográfica y habitat: Las formas típicas de esta especie presentan distribución litoral, desde Guanabara (Brasil) hasta Mal-

donado (Uruguay). Allí crecen en suelos arenosos o sobre rocas, en lugares expuestos o protegidos por la vegetación arbustiva costera.

Las formas continentales están confinadas a Uruguay (Artigas, Tacuarembó), parte serrana de Paraguay central (Paraguari) y también en Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina), no muy lejos del mar.

Observaciones: Hassler (1928) describe *P. rufulum* f. *intermedium* (*P. rufulum* es un sinónimo de *P. lepidopteris*), citando los ejemplares Balansa 2870 y Hassler 970, 3991. Tuve oportunidad de ver duplicados de estos especímenes en base a los cuales Hassler define la forma.

No se tratan de ejemplares intermedios entre *P. lepidopteris* y *P. hirsutissimum*, como presumía el autor. Habiendo analizado cuidadosamente las colecciones litorales, los ejemplares continentales y los típicos de *P. hirsutissimum*, se llega a la conclusión de que no son formas intermedias, sino más bien poblaciones que viven en condiciones ecológicas menos extremas que las plantas de *P. lepidopteris* de la costa de Brasil y Uruguay.

Esto se traduce en las siguientes modificaciones:

- a) Mayor tamaño de las pinnas.
- b) Ausencia total de tejido mecánico marginal, con lo que desaparece la rigidez de las pinnas y éstas se tornan casi planas, aunque no tanto como ocurre en *P. hirsutissimum*.
- c) Disminución de la densidad estomática.

La morfología y estructura de las escamas de las colecciones continentales no dejan lugar a dudas acerca de su identidad con las típicas formas litorales. Además, hay especímenes intermedios procedentes de Brasil austral y Uruguay, que permiten construir toda una serie gradual que conecta estas formas ecológicas extremas.

Polypodium lepidopteris podría tratarse de una especie litoral que habría ganado ambientes continentales, menos extremos, o tal vez esta disyunción se explica por la fragmentación de un área mayor original? Además, muchas de las plantas litorales no son halófitas necesariamente y podrían vivir en ambientes continentales que presentan condiciones mas o menos similares (suelos sueltos, exceso de luz y calor, etc.). Es sugestivo que esta especie crece en Paraguay

en el margen occidental de una zona serrana limítrofe con la gran depresión del río Paraguay.

Hasta tanto no se resuelva este problema en el nivel experimental (ecológico y genético), se mantienen estas formas continentales dentro de *P. lepidopteris*.

Además, ya en la misma área litoral se puede apreciar la sensibilidad de esta especie a las diferentes condiciones ambientales, comparando individuos que crecen en lugares expuestos o bajo vegetación arbustiva.

A título ilustrativo se da un cuadro comparando dos individuos extremos de esta especie:

	Forma litoral	Forma continental
1. Procedencia	Brasil, Ilha Santa Catarina, leg. Smith & Reitz 6197	Paraguay, Cerros de Tobatí, C° Penitente, leg. Fiebrig 751 y Hassler 970
2. Escamas rizomáticas	Castaño-oscuros en masa, más rígidas y adpresas	Castañas en masa, flácidas, más largas y pálidas.
3. Tamaño relativo del estípite	1/8	1/5 a 1/9
4. Lámina	Linear-lanceolada, 45 × 2.5-3.5 cm, relación 1 : 11 a 1 : 16	Lanceolada, 40-65 × 6-7 cm, relación 1 : 6 a 1 : 7.5
5. Pinnas	45 pares, oblongas con ápice redondeado, onduladas, rígidas, margen con poderoso tejido mecánico, 14-20 × 6-7 mm. relación 1 : 2.3 a 1 : 3.3	40-50 pares, lineares, atenuadas hacia el extremo, casi planas, con escaso tejido mecánico marginal, 30-40 × 5-6.5 mm, relación 1 : 6 a 1 : 7
6. Estomas	130/mm ²	80/mm ²
7. Venación	Venilla fértil simple	Venilla fértil a veces ramificada
8. Soros	4-5 pares por pinna, globosos, grandes, hasta cerca 2 mm diám.	8-11 pares por pinna medianos, de mas o menos 1 mm diám.

11. *Polypodium lepidotrichum* (Fée) Maxon

Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7) : 591, 1916.

Basónimo : *Goniophlebium lepidotrichum* Fée, Mém. Foug. 8 : 93, 1857.

Typus: MÉXICO: Orizaba, leg. Schaffner 451 (no visto) ⁶.

Ilustraciones: Mapa 1; Lám. VI D, VII; figs. 1 N, 2 H, 6 P, 7 A, J, L, 8 I, J, K, 12 D, 15 O, 17 P.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 7-8 mm diámetro. Escamas rizomáticas amarillo-doradas en masa, flácidas, concolores, deltoide-lineares hasta casi aciculares, márgenes con dientes pequeños, espaciados; células basales determinando un retículo mas o menos nítido, con las membranas radiales algo engrosadas y coloreadas de castaño, las tangenciales y la parte apical hialinas o amarillentas: 4-5 × 0.4-0.5 mm. Entrenudos de 1-2 cm.

Frondes de 27-70 × 10-26 cm. Estípites de 1/2 a 1/4 de la longitud total de la fronde, 12-30 cm, con numerosas escamas caedizas, aciculares, con base orbicular, coloreada en el centro. Láminas de contorno anchamente ovoidado a deltoide, en base truncada.

Pinnas 10-18 pares por lámina, linear-lanceoladas, agudas, las proximales a veces con el margen basiscópico contraído hasta la nerva-

⁶ Se presenta un problema en la elección del tipo de esta especie. Maxon (l. c.) menciona como tipo: « México, Orizaba, leg. Schaffner 451 », un ejemplar que no tuve oportunidad de consultar. Fée (l. c.) bajo *Goniophlebium lepidotrichum*, cita dos colecciones: Schaffner 198 y 451. Según Maxon el primer número de éstos parece haber sido mezclado con Schaffner 197, que es el tipo de *Goniophlebium pyrrolepis* Fée; llega a esta conclusión en base a un fragmento depositado en Kew y que correspondería al Herbario Underwood.

He visto un ejemplar en cuestión y el fragmento depositado en New York. Desgraciadamente, el primero carece de rizoma, órgano que tornaría fácil y segura la identificación. Parece que ambos especímenes (el de Kew y de New York), corresponden a *P. pyrrolepis*. En *P. lepidotrichum* las pinnas son más anchas, los soros manifiestamente hundidos en el mesófilo y el contorno de la lámina y su indumento diferente. Tal vez se trata de ejemplares muy desarrollados para el promedio observado en *P. pyrrolepis* (pinnas hasta 75 × 8 mm), que serían comparables a las pinnas menores encontradas en *P. lepidotrichum* (60 × 8, 65 × 9 mm), pero los restantes caracteres no dejan lugar a dudas sobre la correcta identificación de estos especímenes.

dura media, aurículas con 1-3 hidatodos (3 en las pinnas basales); 60-150 × 6-14 mm, relación de dimensiones 1 : 12 a 1 : 16. Venación goniofleboide compleja; pinnas estériles con las venillas de la areola mayor ramificadas y anastomosadas entre sí y con las que limitan la areola, originando a veces una pseudoareola costal; pinnas fértiles con la venilla sorífera simple a furcada, soros terminales o pseudocompiales, hacia el margen una serie incompleta de areolas. Epifilo con escasas escamas, aovadas a deltoide-aovadas, largamente atenuadas, con dientes profundos y poco numerosos, células con membranas radiales engrosadas y coloreadas sólo en las inmediaciones del área de inserción, el resto hialino, 0.7-1 × 0.35-0.45 mm. Hipofilo con cubierta de escamas que dejan ver la superficie, muy adpresas, anchamente aovadas a deltoides-aovadas, abruptamente acuminadas, márgenes dentados, células basales con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, 0.7-1 × 0.35-0.45 mm.

Soros 11-32 pares por pinna, impresos, cuando jóvenes cubiertos por una cúpula de escamas, que más tarde se disponen como una envoltura ciatiforme, bien distinta. Escamas modificadas anchamente aovadas, con acumen corto, con células con membranas radiales fuertemente engrosadas y dispuestas en círculos concéntricos alrededor del área de inserción. Esporas de 41 (36-46) × 26 (22-30) × 25 (22-30) μ .

Material estudiado:

MÉXICO: *Hidalgo*: Matlatengo, leg. C. & E. Seler 654 (GH); *Vera-cruz*: Tlaltongo, 10 km al SW de Huatusco, leg. Rzedowski 18980 (ENCB, LP); Orizaba, leg. Pringle 5586 (F, GH, MEXU, MICH, MO, UC, US); ídem, leg. Bourgeau 2883 (F, G., GH, K, MICH, NY, UC); ídem, leg. Purpus 5093 (UC, US); ídem, leg. Mohr (US. 724162); ídem, leg. Bourgeau 963 (F); ídem, leg. Bourgeau 2345 (G); cerca Huatusco, leg. de la Sota 4038 (ENCB, LP, MEXU); entre Córdoba y Huatusco, leg. de la Sota 4057 (ECNB, LP, MEXU); cerca Huatusco, leg. de la Sota 4002 (ECNB, LP, MEXU); Jalapa, leg. Smith 2182 (MO, UC); ídem, leg. Arséne 7043 (US); ídem, leg. Weatherwax 178 (UC); ídem, leg. Orcutt 2839 (US); ídem, leg. Smith 2194 (F, MICH); Coatepec, leg. Barnes & Land 594 (F); ídem, leg. Sánchez 79 (US); ídem, leg. Sánchez 13 (UC, US); Cuantlancillo, Herbario Copeland 16161 (MICH, US); Altotonga, leg. Foster, 10 (US).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie crece como epifito o saxícola en México, en los estados de Veracruz e Hidalgo, entre 1.300 y 1.600 metros de altura sobre el nivel del mar.

Observaciones: *Polypodium lepidoptrichum* se identifica fácilmente por sus láminas grandes, de contorno anchamente aovado-deltaoide, con largos estípites, hipofilo con escamas no numerosas, soros impresos y por su rizoma con escamas flácidas, casi aciculares.

Se observa un cierto dimorfismo entre pinnas de las láminas estériles y fértiles; las primeras son mucho más anchas y con venación más compleja.

Se han encontrado pinnas con lóbulo basal a uno o ambos lados y accidentalmente, pinnas furcadas.

12. *Polypodium macrolepis* Maxon

Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7): 584, 1916.

Typus: PANAMÁ: near Camp Aguacatal, eastern slope of Chiriquí Volcano, 2.100-2.300 m, leg. W. Maxon 5278, 10/13-III-1911 (US 675627) (visto).

Ilustraciones: Mapa 1; figs. 1 M, 2 E, 15 R, 17 H.

Descripción:

Rizoma largamente rastrero, relativamente delgado, 2.5-4 mm diámetro. Escamas rizomáticas deltaoide a aovado-lanceoladas, angostas, largamente atenuadas, bicolors, con área media fuertemente coloreada de castaño oscuro y márgenes hialinos a castaño-amarillentos, suavemente dentados, sin retículo celular visible; área central con células de membranas radiales engrosadas, coloreadas, lo mismo que las tangenciales, de castaño-oscuro, sin retículo celular nítido; 3-4 × 0.7 mm. Escamas internas anchamente aovadas a suborbiculares, sin acumen, con la misma estructura de las anteriores, pero con el área media no tan notablemente coloreada, de hasta 0.85 × 0.55-0.6 mm. Entrenudos de 1.5-3.5 cm.

Frondes de 18-40 × 4.5-11 cm. Estípites de 1/2 a 1/4 de la longitud total de la fronde, 5-17 cm. Láminas de contorno aovado, oblongo-lanceolado a largamente oblongo, con base truncada.

Pinnas 12-24 pares por lámina, linear-oblongas, con ápice redondeado a atenuado, a veces las basales con el margen proximal contraído, aurículas poco notables, $25-80 \times 3-9$ mm, relación de dimensiones 1 : 7 a 1 : 12. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen venillas excurrentes, raro determinando areolas aisladas. Epifilo con escamas esparcidas, aovado-deltaideas a aovado-lanceoladas, atenuadas, a veces anchamente aovadas a suborbiculares, discretamente dentadas, hialinas, delicadas, con sólo el área de inserción coloreada, hasta 0.8×0.35 mm. Hipofilo con escamas contiguas a subimbricadas, en general ocultando totalmente la superficie, anchamente aovadas a deltaide-aovadas, hasta suborbiculares, sin o con acumen corto, margen discretamente dentado, células periféricas con membranas radiales delgadas e hialinas, las centrales con membranas radiales fuertemente engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, dispuestas en semicírculos en torno al área de inserción; $0.35 - 0.5 \times 0.3 - 0.4$ mm.

Soros 9-15 pares por pinna, fuertemente impresos y con envoltura de escamas protectoras muy notables, que cuando la lámina es joven los cubren totalmente. Escamas modificadas parecidas a las del hipofilo, pero algo mayores y más delicadas, con las membranas radiales no tan notablemente engrosadas. Esporas cortamente oblongas, con superficie suavemente verrucosa, de $44 (40-50) \times 32 (30-36) \times 27 (23-30) \mu$.

Material estudiado:

COSTA RICA: Southern slope of Volcán Turrialba, near Finca del Volcán Turrialba, leg. Standley 34939, 35064, 35163, 35224 (US); Cartago, on road to Volcán Irazú, leg. Scamman 6126 (US); Cartago, near Ojo de Agua, leg. Dayton 3047 (US); 3 mi. NE of El Copey, leg. Stork 1623 (US); Cartago, vicinity of Millsville, leg. Holm & Iltis 551 (US); Cartago, slopes of Cerro de la Muerte, leg. Williams 16284 (US); Volcán de Turrialba, leg. Alfaro 55 (US); San José, Cerro de las Vueltas; leg. Standley & Valerio 43665, 43797 (US); Volcán de Turrialba, leg. Torres 26 (US); South slope of Volcán Irazú, leg. Holm & Iltis 160 (MICH); Irazú, leg. Stork 1296 (MICH).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie vive como epifito en Panamá y Costa Rica, entre 2.000 y 3.300 metros de altura.

Observaciones: *Polypodium macrolepis* se caracteriza por sus rizomas largamente rastreros y delgados, con escamas discolores, estípites remotos, largos y por sus láminas de base truncada, con pocos pares de pinnas, con escamas pequeñas que tienden a ser orbiculares. Además, son notables sus soros fuertemente impresos, de tal manera que determinan protuberancias en el epifilo. Es muy afín a *P. myriolepis* y sus diferencias se discutirán más adelante, bajo esta última especie.

Otra característica, digna de mencionar, es la presencia de dos tipos de escamas en el rizoma, externas e internas. Lo mismo sucede en *P. squamatum* y en ciertas especies americanas de *Pleopeltis*.

13. *Polypodium mickelii* nov. spec. ⁷

Ilustraciones: Mapa 1; Lám. VII; fig. 24.

Diagnosis:

Rhizomate longe repante, apparenter levi, squamulis late ovoideis vel orbicularibus, peltatis, marginibus parvi-denticulatis (0.4-0.7 mm diam.). Frondibus 60-90 × 15-22 cm. Stipitibus 1/2.5-1/3 totius frondis longitudine aequantibus. Laminis circumferentia ovoideo-deltoides, basi truncatis. Stipite et costa appresse squamosis, area sclerosata obscura notabili. Raquide subapplanato, 2.5 mm lato. Pinnis 26-32 paribus, late lineari-attenualis, 75-140 × 6-9 mm (Q : 1 : 11 vel 1 : 15). Venatione typice goniophleboidi, interdum venula fertili bifurcata, ramis conniventibus. Epiphyllis sparse squamis ovoideo-acuminatis oblecto. Hypophyllo multi squamoso, squamis sparsis, late ovoideis, acumine presente aut absente, margine dentato, 0.55-1.25 × 0.5 mm. Sororum 20-34 paribus in pinna quadam distributis, soris subimpressis. Sporibus leviter verrucosis, 44 × 28 × 27 μ.

Descripción:

Rizoma largamente rastrero, sinuoso, liso, 5 mm diámetro. Escamas rizomáticas anchamente aovadas a orbiculares, peltadas, adpresas, márgenes irregularmente dentados, dientes pequeños; células periféricas dispuestas radialmente, con membranas delgadas, hacia el centro iso-

⁷ Dedicada a John T. Mickel, entusiasta investigador de la flora pteridológica de México.

diamétricas con membranas radiales fuertemente engrosadas y colorales de castaño-amarillento, parte central sin retículo celular visible; 0.4-0.7 mm diámetro. Entrenudos de 1.5 cm.

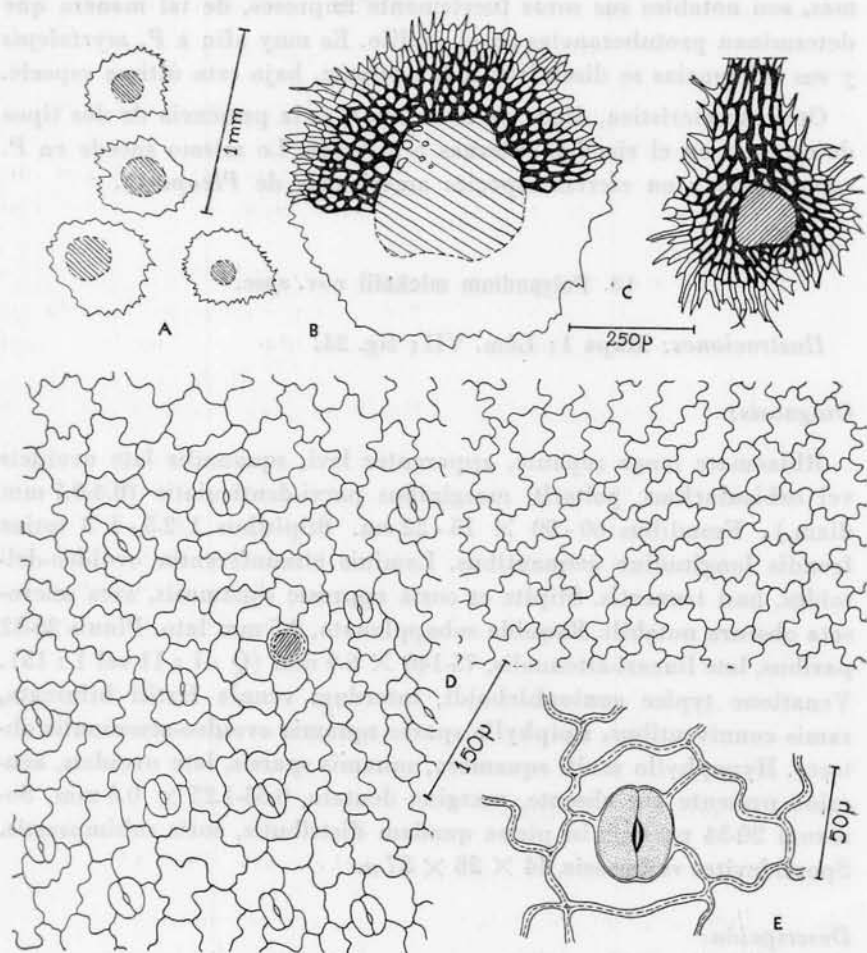


Fig. 24. — *Polypodium mickelii* nov. spec.: A, escamas del rizoma; B, estructura de las mismas; C, estructura de la base de una escama del hipofilo; D, epidermis inferior y superior, respectivamente; E, detalle de un estoma. Todos de Mickel 1130 (*Holotypus*). E. de la Sota del.

Frondes de 62-90. Estípites de $1/2$ a $1/3$ de la longitud total de la fronde, 20-32 cm, con escamas negras, adpresas. Láminas de contorno aovado-deltaide a oblongo-aovado, con base truncada, de $40-58 \times 17.5-22$ cm, en relación de dimensiones $1 : 2$ a $1 : 2.5$.

Pinnas 26-32 pares por lámina, linear-atenuadas, las proximales con el margen basiscópico contraído, a veces con la base totalmente contraída y con un lóbulo en el margen distal; 75-140 × 6-9 mm, relación de dimensiones 1 : 11 a 1 : 15. Raquis algo aplanado, robusto, cerca 2.5 mm ancho, con escamas parecidas a las del rizoma, adpresas, aovadas a deltoide-aovadas, con área esclerosada y oscura notable, hasta 0.7-0.85 mm largo. Venación goniofleboide, a veces con la venilla fértil bifurcada y ambas ramas convergentes al receptáculo; hacia el margen, 1-2 hileras de areolas sin venillas incluidas. Costa con escamas intermedias entre las del raquis e hipofilo, aovado-acuminadas, dos veces más largas que las del raquis, con área esclerosada notable. Epifilo con escasas escamas aovado-acuminadas, con pocos dientes muy grandes, hialinas, con el área de inserción coloreada, 0.9-1.1 mm. Hipofilo con escamas numerosas, esparcidas, raro contiguas, dejando ver parte de la superficie foliar, anchamente aovadas, con acumen o sin él, margen dentado, dientes moderados, células medio-basales con membranas fuertemente engrosadas y coloreadas de castaño, 0.55-1.25 × 0.4-0.5 mm.

Soros 20-34 pares por pinna, algo impresos y marcados en el epifilo, con envoltura notable de escamas modificadas cuando son jóvenes. Escamas del soro parecidas a las del hipofilo, anchamente aovado-deltoides a aovado-orbiculares, con pequeño pie. Esporas con superficie suavemente verrucosa, en apariencia lisas, de 44 (33-50) × 28 (26-33) × 27 (23-30) μ .

Holotypus: MÉXICO: Oaxaca, along ridge South of Villa Alta, leg. J. T. Mickel 1130, 5-VIII-1962 (ISC, duplicado en LP).

Material adicional estudiado:

MÉXICO: Oaxaca: Villa Alta, leg. Mickel 1639 (ISC, LP).

Distribución geográfica y habitat: Especie sólo conocida para México, estado de Oaxaca, donde crece como epifito en los bosques de pino y encino, entre 1.300 y 2.000 metros de altura.

Observaciones: *Polypodium mickelii* es muy afín a *P. collinsii*, en lo que se refiere a sus rizomas largamente rastreros, aparentemente lisos, con pequeñas escamas orbiculares adpresas y por sus frondes largamente estipitadas, con láminas anchas con pocas pinnas. Las diferencias entre ambas especies se sintetizan en el siguiente cuadro:

Caracteres	<i>Polypodium collinsii</i>	<i>Polypodium mickelii</i>
Frondes	35-62 cm largo	62-90 cm largo
Láminas	Aovado-oblongas a oblongas	Usualmente deltoide- aovadas
Raquis	Cilíndrico, no tan robusto	Aplanado en el hipofilo y más robusto (2.5 mm ancho)
Escamas raquis y base costa	Parecidas a las del hipofilo	Adpresas, con area coloreada notable
Pinnas	12-13 pares, más anchas y cortas, relación de dimensiones 1 : 7 a 1 : 10	26-32 pares, angostamente linear-atenuadas con relación de dimensiones 1 : 7 a 1 : 15

14. *Polypodium mlinarum* Weatherby

Contr. Gray Herb. Harvard Univ. 165 : 78, 1947; de la Sota, Rev. Mus. La Plata (n. ser.) 9 (Bot. n° 42) : 256, f. 5, f. 8 C-F, 1965.

Typus: BRASIL: Minas Geraes, Serra da Piedade, leg. Claussen 78, 1843 (P, no visto).

Ilustraciones: Mapa 3; Láms. IV, V B; figs. 1 H, 3 N, 6 R-U, 10 B, 11 A, 13 H, 14 L, 15 D, 16 C, 18 G.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 3-5 mm diámetro. Escamas rizomáticas castaño a castaño-oscuros en masa, concolores, aovado-lanceoladas, márgenes densamente dentados, ápice a veces atenuado y algo piliforme; células basales de contornos mas o menos nítidos, con membranas radiales medianamente engrosadas y coloreadas de castaño, el resto castaño-amarillento, 4-5 × 0.8-0.9 mm Entrenudos de 1-1.5 cm.

Estípites de 1/5 a 1/9 de la longitud total de la fronde, escamosos. Láminas de contorno linear-lanceolado a angostamente linear-lanceolado, con base atenuada, 16-25 × 2.3-4 cm, relación de dimensiones 1 : 6 a 1 : 17, en general superior a 1 : 10.

Pinnas 20-45 pares por lámina, con 2-7 reducidas en la base, oblongo-lineares con ápice redondeado a atenuado, 10-25 × 2-3 mm, relación de dimensiones 1 : 3.5 a 1 : 5; a veces pinnas con lóbulos basales

en el lado proximal o en ambos. Venación típicamente goniofleboide, venilla fértil simple; hacia el margen, venillas excurrentes o formando una hilera de areolas. Raquis con escamas parecidas a las del hipofilo, pero aovado-lanceoladas, gradualmente atenuadas. Epifilo con escamas esparcidas a contiguas, aovado-lanceoladas a lanceoladas, largamente acuminadas, hialinas con excepción del área de inserción, profundamente dentadas, $2.1-2.8 \times 0.4-0.55$ mm. Hipofilo con escamas imbricadas determinando una cobertura densa, aovadas, acuminadas, profundamente dentadas, células basal-centrales con membranas radiales discretamente engrosadas y coloreadas de castaño a castaño-amarillento, el resto hialino, $2.1-2.8 \times 0.7-1$ mm.

Soros 6-8 pares por pinna, con escamas protectoras parecidas a las del hipofilo, pero anchamente aovadas, no acuminadas, con pie notable, de $70-125 \mu$ de largo. Esporas de $53 (49-59) \times 32 (30-33) \times 31 (23-40) \mu$.

Material estudiado:

BRASIL: Minas Geraes: Serra do Cipó, km 134, leg. Duarte 2190 (MO, NY); Serra do Frio, Herb. Richard? (F. 593063); Serra do Cipó, 6 km ao Norte do Palacio, leg. Smith 6998 (US); vicinity of Lagoa Seca, 20 km South of Bello Horizonte, leg. Williams 5452 (US); S^o Curral, Mun. Nova Lima, leg. de la Sota 2641 (MICH); S^o do Mutuca, leg. Williams & Assis 6297 (GH); S^o da Piedade, leg. Gardner 5288 (G, K).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie crece sólo en Brasil, en los Estados de Minas Geraes y Bahía, en la región correspondiente al "cerrado", con preferencia en las sierras del Planalto central (Ouro Preto, Cipó, Rola Moça, Piedade, Mutuca, Curral, do Frio, etc.), entre 1.200 y 1.800 metros de altura. Generalmente se comporta como saxícola, raro como epifito.

Observaciones: *Polypodium minarum* se diferencia fácilmente de las otras especies brasileñas del grupo, por sus láminas con escamas uniformes, nunca del tipo "gonfoide". Esta especie es muy afín a *P. bradei*, como ya se comentó anteriormente bajo la última.

15. *Polypodium monoides* Weatherby

Contr. Gray Herb. Harvard Univ. 165 : 78, 1947; de la Sota, Rev. Mus. La Plata (n. ser.) 9 (Bot. n.º 42); 258, f. 6, 1965.

Typus: BRASIL: Bahía, Forests of the Gongogy Basim, 100-300 m, leg. Curran 274, 1-X/30-XI-1915 (GH, duplicado en US, vistos).

Ilustraciones: Mapa 3; figs. 1 G, 2 A, 10 F-G, I-L, 13 E, 14 K, 15 M, 17 S.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, delgado, 2.5-3 mm diámetro. Escamas rizomáticas aovado-deltaide-lanceoladas, largamente acuminadas, márgenes con dientes espaciados, concolores; células basales formando un retículo mas o menos nítido, con membranas radiales medianamente engrosadas y coloreadas de castaño, el resto castaño-amarillento, $4.4.5 \times 0.55-0.65$ mm. Entrenudos de 0.5 mm.

Frondes de $13-32 \times 2-3$ cm. Estípites de $1/3$ a $1/9$ de la longitud total de la fronde, 1-3.5 cm largo, con escamas parecidas a las del hipofilo. Láminas de contorno oblongo-linear-lanceolado, con base atenuada y 6-9 pinnas reducidas.

Pinnas 24-40 pares por lámina, linear-oblongas a oblongas, con aurícula prominente, $10-13 \times 2.5-3.5$ mm, relación de dimensiones 1 : 3.5 a 1 : 4. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen, venillas libres o formando una serie incompleta de areolas. Epifilo con muy escasas escamas de base orbicular, profundamente dentada, con sólo el área de inserción coloreada, porción capilar larguísima, subentera, hialina, $2.1-2.6 \times 0.3-0.4$ mm. Hipofilo con escasas escamas, no cubriendo totalmente la superficie de la lámina, con base mas o menos orbicular, dentada (no tan profundamente como en las escamas del epifilo), con células de membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, porción capilar muy larga y coloreada de amarillo, con margen casi entero, 3 ó más $\times 0.3-0.45$ mm.

Soros 6-9 pares por pinna, superficiales, con escamas modificadas anchamente aovadas a suborbitales, con acumen corto o sin él. Esporas de $49 (43-53) \times 32 (30-33) \times 26 (23-30) \mu$.

Material estudiado:

BRASIL: *Espirito Santo*: Linhares, leg. M. & R. Foster 773 (US); *Pará*: Vila Nova, Tapajoz (logo abaixo Cachoeira Chacorão, leg. M. Pires 3572 (US).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie crece como epifito en las selvas costeras de los estados de Bahía y Espirito Santo (cuenca del río Doce) y en Pará (cuenca del río Tapajoz), a poca altura sobre el nivel del mar.

Dentro de este grupo parece ser la única especie confinada a las selvas de llanura. Su textura más delicada y el bajo número de estomas por unidad de superficie, denotan su carácter menos xeromorfo.

La presencia de *P. monoides* en la selva amazónica y en las de Bahía y Espirito Santo, representan un argumento más a favor de su vinculación florística, aunque entre ambas áreas, en la actualidad, se interpongan los paisajes del "cerrado" y "caatinga".

Observaciones: Esta especie se caracteriza por la gran uniformidad de las escamas foliares, todas del tipo "gonfoide", y por su textura más delicada, que torna accesible observar la venación.

16. *Polypodium myriolepis* Christ

Bull. Soc. Bot. Belg. 35 : 224. 1896; Bull. Herb. Boiss. 4 : 661, 1896; Maxon, Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7) : 581, 1916.

Sinonimia : *Polypodium costaricanum* Hieronymus, Engler Bot. Jahrb. 34 : 530, 1904 (*Typus* : Costa Rica : in Monte Irazú, leg. H. Wendland 644, 16, 4, 1857).

Polypodium wendlandii Hieronymus, Hedwigia 44 : 180, 1905 (propuesto para la especie anterior, dada la existencia de un parecido : « *Polypodium costaricense* Christ »).

Typus: COSTA RICA: La Palma, 1.500-1.700 m, leg. Tonduz 9692, 7-1895 (*Isotypus* en US, visto).

Ilustraciones: Mapa 1; figs. 1 P, 2 G, 7 B, 15 P, 17 L.

Descripción:

Rizoma largamente rastrero, aparentemente liso, 2.5-3.5 mm diámetro. Escamas pequeñas, anchamente ovoides a suborbiculares, margen dentado, hialino, células marginales con membranas radiales del-

gadas, hialinas, parte media con células mas o menos isodiamétricas, con lúmenes pequeños y membranas radiales coloreadas de castaño-amarillento a amarillento, células centrales con las membranas radiales notablemente engrosadas y tanto éstas como las tangenciales, coloreadas de castaño oscuro; $0.4-0.5 \times 0.3-0.35$ mm. Entrenudos de 1-6.5 cm.

Frondes de $18-82 \times 4-10$ cm. Estípites de $1/2$ a $1/4$ de la longitud total de la fronde, 4.5-26 cm. Láminas de contorno oblongo-lanceolado, oblongo-linear a aovado-oblongo, con base truncada.

Pinnas 15-50 pares por lámina, en general 25-40 pares, lineares a oblongo-lineares, ápice atenuado, aguzado, sin aurículas notables, $24-57 \times 3-5$ mm, relación de dimensiones 1 : 8 a 1 : 14. Venación típicamente goniofleboide, venilla fértil simple, hacia el margen venillas excurrentes, escasas; areolas mayores desarrolladas en sentido longitudinal, $1\frac{1}{2}$ veces más altas que anchas. Epifilo con escasas escamas, anchamente aovadas a orbiculares, discretamente dentadas, con células mayores de membranas radiales fuertemente engrosadas y coloreadas de castaño, a veces dispuestas en hileras concéntricas en torno al área de inserción, las orbiculares de 0.35-0.5 mm diámetro, las aovadas de $0.5-0.55 \times 0.3-0.35$ mm.

Soros 8-15 pares por pinna, profundamente impresos determinando protuberancias en el epifilo, con envoltura de escamas modificadas notable, a modo de un ciato. Escamas del soro parecidas a las del tipo orbicular del hipofilo. Esporas cortamente oblongas, con superficie suavemente rugosa, de $47 (36-50) \times 30 (23-33) \times 30 (26-33) \mu$.

Material estudiado:

COSTA RICA: Heredia, Cerros de Zurquí, leg. Standley & Valerio 50795 (US); Yerba Buena, leg. Standley & Valerio 49276, 50191, 50229 (US); San José, Zurquí, leg. Standley & Valerio 4850 (US); Alajuela, Viento Fresco, leg. Standley & Torres 47751 (US); Vara Blanca, between Poás and Barba volcanoes, leg. Maxon & Harvey 8276 (US); Santa Clara de Cartago, leg. Maxon & Harvey 8241 (US); Cartago, Cerro de la Carpintería, leg. Standley 34307 (US); Upper slopes of Volcán de Poás, leg. Standley 34876 (US); Volcán de Poás, leg. Alfaro 115 (US); Cartago, leg. Cooper 6047 (US); Forêts de La Palma, leg. Tonduz 12570 (US); Tablaro, leg. Brooley 56 (US); vicinity of La Palma, leg. Maxon 477 (US); La Carpintera, leg. Torres 114 (US); Heredia, Cerro de las Lajas, north of San Isidro, leg.

Standley & Valerio 51425 (US); Volcán Turrialba, leg. Torres 161 (US); Las Nubes, east of San Isidro de Coronado, leg. Stork 4726 (MICH); Estrella, leg. Stork 1512 (MICH); Vara Blanca, north slope of the Central Cordillera, Volcán Poás-Barba, leg. Chrysler & Roever 4930 (MICH); Vara Blanca, between Poás and Barba, leg. Chrysler & Roever 4978 (MICH); Estrella, leg. Stork 1531 (MICH).

PANAMÁ: vicinity of El Boquete, Chiriquí, leg. Cornman 1242 (US); ídem, leg. Cornman 1046 (US); Valley of Rio Panduro, above El Boquete, leg. Killip 5420 (US); 10 mi. above El Boquete, leg. Killip 5373, 5360, 5375 (US); Valley of Rio Piarnasta, above El Boquete, leg. Killip 4390 (US); along the upper Caldera River, near Camp I, Holcomb's trail, above El Boquete, Chiriquí, leg. Maxon 5709 (US); Boquete de Chiriquí, leg. Davidson 1003 (US).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie crece como epifito en las selvas montanas de Costa Rica y Panamá, entre 1.000 y 2.500 metros de altura sobre el nivel del mar.

Observaciones: Aunque una de las características de *Polypodium myriolepis* son las escamas del rizoma, anchamente aovadas a suborbiculares, esto no es muy constante.

Así en el ejemplar Killip 5390, las escamas del rizoma son aovado-lanceoladas, atenuadas, margen dentado, hialino y área coloreada notable, de $1.7 \times 0.4-0.5$ mm.

En el espécimen Davidson 1003, se han observado, al igual que en *P. macrolepis*, dos tipos de escamas rizomáticas:

Escamas orbiculares con márgenes subenteros, de 0.7-0.85 mm diámetro.

Escamas aovado-deltaideas, con márgenes dentados y área esclerosada notable, de $2.1-2.25 \times 0.6-0.7$ mm.

Sin ninguna duda, *P. macrolepis* y *P. myriolepis* son especies muy afines, y como el tamaño y forma de las escamas rizomáticas, representan el carácter fundamental usado para la identificación de ambas, el hallazgo de estos ejemplares puede llevar a confusión. Por tales razones es necesario tener en cuenta un conjunto de caracteres para diferenciar ambas especies, como se resumen en el siguiente cuadro comparativo:

Carácter	<i>P. macrolepis</i>	<i>P. myriolepis</i>
Escamas del rizoma	Deltoideas a aovado-lanceoladas, largamente atenuadas, 3-4 × 0.7 mm; las internas anchamente aovadas a suborbiculares, 0.85 × 0.55-0.6 mm	Anchamente aovadas suborbiculares, 0.4-0.5 × 0.3-0.35 mm; o aovado-lanceoladas a deltoideas, 1.7-2.25 × 0.4-0.7 mm
Número de pinnas	14-24 pares	25-40 pares
Soros	Fuertemente impresos	Más fuertemente impresos
Escamas del hipofilo	Anchamente aovadas, deltoideaovadas a suborbiculares, con o sin acumen corto, 0.35-0.5 × 0.3-0.4 mm	Anchamente aovadas a orbiculares, 0.35-0.55 × 0.3-0.5 mm
Distribución altitudinal	2.000-3.000 metros	1.000-2.500 metros

En algunos ejemplares (Maxon 5709, Davidson 1003) se observan en sus rizomas hipertrofias globosas, huecas (galicígenas?), cubiertas con escamas del tipo aovado-lanceoladas, largamente atenuadas, hasta 3.5 × 0.4-0.5 mm, parecidas a las típicas observadas en *P. macrolepis*. En estas escamas hipertrofiadas, el área coloreada se localiza sólo en la base, alrededor del punto de inserción y no progresa gradualmente hacia el ápice, como acontece en las escamas de *P. macrolepis*.

Ambas especies se caracterizan y alejan bastante de las restantes del grupo de *Polypodium squamatum*, por sus rizomas largamente rastroseros, relativamente delgados, con estípites distanciados, y por sus soros fuertemente impresos y marcados en el epifilo.

17. *Polypodium pyrrolepis* (Fée) Maxon

Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7) : 593, 1916.

Basónimo: *Goniophlebium pyrrolepis* Fée, Mém. Foug. 8 : 94, 1857.

Typus: MÉXICO: Veracruz, Huatusco, leg. Schaffner 197 (no visto); para su discusión, ver nota pie de página, bajo *P. lepidotrichum*.

Ilustraciones: Mapa 1; figs. 1 K, 2 I, 8 C-D, 15 I, 17 O.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 3-5 mm diámetro, con filopodios notables. Escamas castaño-rojizas en masa, rígidas, patentes, aovado-lanceoladas, acuminadas, dentadas, sin áreas hialinas; parte medio-basal con células de membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño-rojizo, sin lúmenes aparentes o muy reducidos, determinando un eje esclerosado mas o menos conspicuo; hacia el margen, células poligonales, pequeñas, con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño a castaño-amarillento; $3-3.5 \times 0.5$ mm. Entrenudos de 1-1.5 cm.

Frondes de $25-80 \times 3.5-12$ cm. Estípites de $1/2.5$ a $1/7$ de la longitud total de la fronde, generalmente $1/3$ a $1/5$, escamosos, 5-27 cm. Láminas de contorno oblongo-linear-lanceolado, algo atenuadas hacia la base, a veces con algunas pinnas abreviadas (1-5).

Pinnas 20-48 pares por lámina, linear-oblongas, a veces algo falcadas, con ápice redondeado, o linear-lanceoladas, con ápice atenuados, aurículas bien notables, con hasta 2-3 hidatodos en las pinnas basales, $19-70 \times 3-6$ mm, relación de dimensiones 1:6 a 1:14, generalmente 1:6 a 1:9. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen venillas libres o determinando una serie incompleta de areolas sin venillas incluidas. Epifilo con escamas esparcidas, parecidas a las del hipofilo, pero más delicadas, hialinas, con ápice no tan abrupto, más ancho y corto. Hipofilo con escamas esparcidas a contiguas, sin determinar una cobertura densa, con base redondeada y profundamente dentada, ápice abrupto, piliforme, rígido, con dientes pequeños, distantes, células basales con membranas radiales discretamente engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, $1.4-2.4 \times 0.5-0.55$ mm.

Soros 12-20 pares por pinna, superficiales, sin envoltura notable de escamas. Escamas modificadas, parecidas a las del hipofilo, pero más delicadas, sin acumen, anchamente aovadas y profundamente dentadas o con acumen breve. Esporas de $41(40-43) \times 25(23-26) \times 24(20-30) \mu$.

Material estudiado:

MÉXICO: Oaxaca: Ubero, leg. Williams 9389 (F); Cordillera, leg. Galeotti 6308 (K); Tuxtepec, 13 km S of Valle Nacional, leg. Mickel 1476 (ISC, LP); Tuxtepec, 18 km S of Valle Nacional, leg. Mickel 1467 (ISC, LP); 14-15 mi. S of Valle Nacional, leg. Mickel 1437

(ISC, LP); *Veracruz*: near Orizaba, leg. Lefebure 1355 (MICH); ídem, 46 (MICH); Tesonapa, leg. Carlson 1320 (MICH); Zacuapán, leg. Purpus 2166 (F, GH, MICH, NY, UC, US); Córdoba, leg. Orcutt 3375 (GH); Córdoba, leg. Conzatti & González 606 (GH); Córdoba, leg. Bourgeau 1446 (G, GH, K, NY, UC); near Córdoba, leg. Spruce 81-82 (GH); Córdoba, leg. Fink 74 (MICH, NY, UC); Orizaba, leg. Mohr 20-30 (US); Tesonapa, leg. Orcutt 3375 (MICH, US); Córdoba, leg. Fink 73 (US); Mirador, leg. Purpus 227 (US); Zacuapán, leg. Purpus 16654 (US); San Alejo Mts., leg. Conch M 25 (US); Ateyaé River, Herb. Copeland 141 (MEXU, MICH, UC, US); Orizaba, leg. Bourgeau 2282 (K); Cordillera, leg. Galeotti 6276 (K); Zacuapán, leg. Purpus 15712 (MICH, UC); Zacuapán, leg. Purpus 15714 b (MICH, UC); Orizaba, leg. Schaffner 263 (K); Córdoba, leg. Fischer 34 (US); cerca de Huatusco, leg. de la Sota 4040 (ENCB, LP, MEXU); ídem, leg. de la Sota 4023 (ENCB, LP, MEXU); Córdoba, leg. Schaffner 198 (K, NY).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie es conocida sólo para México, estado de Veracruz y Oaxaca, donde vive como epifito o sobre rocas, desde el nivel del mar hasta 1.200 metros de altura. Tal vez es el único elemento dentro del grupo de *P. squamatum* que crece en México, fuera de los bosques montanos de pino-encino. Dada su amplia distribución altitudinal, es muy variable en lo que se refiere a forma y dimensiones de la lámina, densidad y rigidez de su indumento.

Citología: n: 37 (cf. A. Murray Evans, sobre Lefebure 46 y 1355 (MICH)).

Observaciones: *P. pyrrholepis* se identifica fácilmente por sus pinnas con aurículas prominentes y por su aspecto ferrugíneo, dado por sus escamas que son rígidas, tanto las del hipofilo como las del rizoma.

18. *Polypodium rosei* Maxon

Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7): 594, 1916.

Sinonimia: *Goniophlebium rosei* (Maxon) Conzatti, Fl. Tax. Mex. 1: 106, 1939.

Typus: MÉXICO: Morelos, Sierra de Teplostán, leg. J. N. Rose & J. H. Painter 7254, 21-IX-1903 (US. 450839, visto).

Ilustraciones: Mapa 1; figs. 1 D, 3 M, 15 A, 17 Q.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 4-6 mm diámetro. Escamas rizomáticas castaño-claras en masa, nunca oscuras, linear-lanceoladas, flácidas, margen con escasos dientes distantes, células basales con membranas radiales discretamente engrosadas y coloreadas de castaño, las tangenciales y el y el resto castaño-amarillento a hialino; de $7.8 \times 0.4-0.55$ mm. Entrenudos de 1.5-2 cm.

Frondes de $20.50 \times 4.5-11$ cm. Estípites de $1/2.5$ a $1/5$ de la longitud total de la fronde, con numerosas escamas flácidas, parecidas a las del rizoma, pero con área coloreada menor o nula, 4.5-13 cm largo. Láminas de contorno oblongo-lanceolado, linear-oblongo o aovado-lanceolado, truncadas, sólo accidentalmente con pinnas basales reducidas.

Pinnas en número de 18-37 pares por lámina, linear-oblongas, con ápice redondeado o atenuado, a veces algo falcadas, 24.55×3.7 mm, relación de dimensiones 1:6 a 1:10. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple, hacia el margen venillas libres o determinando una hilera incompleta de areolas. Epifilo con escamas escasas a numerosas, no cubriendo totalmente la superficie de la lámina, aovado-deltaide-lanceoladas, con dientes profundos, hialinas, sólo coloreado el área de inserción, $1.1-1.8 \times 0.28-0.5$ mm. Hipofilo con numerosas escamas determinando una cobertura densa, aovado-lanceoladas, largamente atenuadas, o con base mas o menos orbicular y abruptamente acuminadas, margen basal fuertemente dentado, células basales con membranas radiales moderadamente engrosadas y coloreadas de castaño a castaño-amarillento, $1.4-2.1 \times 0.7-0.85$ mm.

Soros 10-12 pares por pinna, superficiales, con envoltura de escamas poco notable. Escamas modificadas, parecidas a las del hipofilo., aovadas, delicadas, con células mayores y membranas radiales menos engrosadas. Esporas de $49(46-53) \times 31(30-33) \times 30(26-33) \mu$.

Material estudiado:

MÉXICO: *Distrito Federal:* Jardín Botánico, leg. Gómez Pompa (MEXU); *Guerrero:* Petlacala, leg. Mexia 8988 (UC, MICH); *Distrito Mina,* Laguna Paracho, leg. Hinton 9940 (MO); ídem, Toro Muerto, leg. Hinton 14489 (MO); 10 km al NE de Aserradero Yerba Buena, Mun. Tlacotepec, leg. Rzedowski 18639 (ENCB, LP); *Jalisco:* near Guadalajara, leg. Pringle 4535 (F, MEXU, MICH, US); *México:* 12 mi. before Tamascaltepec, on road from Toluca, leg. Kinnach 319

(MICH, UC) ; Temascaltepec, Ypericones, leg. Hinton 4159 (K) ; *Michoacán*: 2 mi. North of Zitácuaro, leg. Stanford 7214 (UC) ; vicinity of Morelia, leg. Arséne 6528 (MEXU, MO) ; ídem, Cerro Azul, leg. Arséne 5171 (MO) ; Puerto V. Cortés Herrera, 25 km al E de Morelia, sobre el camino a Zitácuaro, eg. Rzedowski & de la Sota 18383 (ENCB, LP) ; Puerto del Gato, 7 km al NW de Zitácuaro, leg. Rzedowski & de la Sota 18353 (ENCB, LP) ; El Alamo, 35 km al W de Morelia, sobre la carretera a Zitácuaro, leg. Rzedowski & de la Sota 18370 (ENCB, LP) ; *Morelos*: Valle del Tepeite, leg. Lyonnet 753 (K, MICH, MO, UC) ; Parque Station, leg. Pringle (MICH) ; Autopista México-Cuernavaca, km. 53.5, leg. Espinosa 183 (ENCB) ; *Sinaloa*: Cerro de la Sandía, NE de Panuco, leg. Pennell 20086 (US) ; ídem, leg. ? (MEXU).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie crece como epifito o saxícola en México, estados de Sinaloa, Jalisco, Michoacán, México, Distrito Federal, Morelos y Guerrero, entre 1.700 y 2.400 metros de altura. Parece ser un elemento confinado al centro y oeste del país. En Michoacán vive en los encinares mixtos, entre 1.950 y 2.300 metros de altura.

Observaciones: *P. rosei* se caracteriza, además de su área occidental de distribución, por sus rizomas con escamas flácidas, castañas, por sus láminas de base truncada, con cobertura densa, casi lanosa y por sus soros nunca impresos.

19. *Polypodium sanctae-rosae* (Maxon) C. Christensen

Index Fil. Suppl. 62, 1913 ; Maxon, Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7) : 532, 1916.

Basónimo: *Goniophlebium sanctae-rosae* Maxon, Contr. U. S. Nat. Herb. 13 : 8, 1909.

Typus: GUATEMALA: Baja Verapaz, near Santa Rosa, leg. Türkheim, 2. 1607. (He visto isotipos depositados en F, MO, NY, US).

Ilustraciones: Mapa 1; figs. 1 Ñ, 2 J, 12 C, 15 G, 16 D.

Descripción:

Rizoma discreto a largamente rastrero, 2,5-6 mm diámetro; partes viejas casi desnudas, con filopodios prominentes. Escamas rizomáti-

cas aovado-lanceoladas, discolores, con márgenes hialinos, sin retículo celular aparente, dentados, células medio-basales poligonales, pequeñas, con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, las tangenciales igualmente coloreadas; $1.8-2.1 \times 0.7$ mm. Entrenudos de 1.2 cm.

Frondes de $35-77 \times 7-11$ cm. Estípites de $1/2$ a $1/3.5$ de la longitud total de la fronde, 10-30 cm largo. Láminas de contorno aovado-lanceolado a aovado-triangular, con base manifiestamente truncada.

Pinnas generalmente 20-40 pares por lámina, oblongo-lineares, $25-30 \times 3-7$ mm, relación de dimensiones 1 : 8 a 1 : 17, comunmente 1 : 12 a 1 : 15. Venación goniofleboide típica, venilla fértil simple. Epifilo con escasas escamas deltoide-aovadas, acuminadas, con dientes poco numerosos y profundos, hialinas, con sólo el área de inserción coloreada, $0.8-1.25 \times 0.5-0.6$ mm. Hipofilo con una densa cobertura de escamas, anchamente aovadas a suborbiculares, abruptamente acuminadas, con dientes profundos, células hacia el área de inserción con las membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño-amarillento, de $1.25-1.6 \times 0.7$. Escamas del raquis y a veces de la costa, parecidas en estructura a las del hipofilo, pero no abruptamente acuminadas y con área esclerosada mayor y más notable.

Soros 17-30 pares por pinna, superficiales, con envoltura de escamas modificadas poco notable. Escamas del soro anchamente aovadas a suborbiculares, no acuminadas. Esporas de $43 (40-49) \times 26 (22-30) \times 26 (22-30) \mu$.

Material estudiado:

MÉXICO: *Chiapas*: Chanal, leg. Alava 1237 (MICH); sin localidad, leg. Ghiesbreght 210 (F, GH, K, NY); between Las Casas and Comitán, leg. Carlson 2038 (GH, US); San Cristóbal, leg. Münch 51 y 76 (US); about 42 mi. SE of San Cristóbal, leg. Reeder & Reeder 2055 (US); *Jalisco*: Sierra del Halo, near a lumber road leaving the Colima highway, 7 mi. S-SE Tecalitlán and extending southeasterly toward San Isidro, leg. McVaugh 16243 (US); *Oaxaca*: Along trail from Villa Alta to the pass above (to the South), leg. Mickel 1123 (ISC, LP); Villa Alta, Cerro de Yalina, leg. Conzatti 959 (GH); 8.5 mi. East on the road toward San Lorenza, leg. Kimnach 189 (MICH); 2.5 mi. East of Yalalag, leg. Mickel 871 (ISC); ídem, leg. Mickel 867 (ISC, LP); 2 mi. East of Ixtlán, leg. Mickel 1419 (ISC, LP).

GUATEMALA: *Amatlitán*: Villa Nueva, leg. Heyde & Lux 4689 (GH, US); *Baja Verapaz*: Cerro Redondo, leg. Heyde & Lux 6288 (GH, US); *Jalapa*: Cerro Alcoba, leg. Steyermark 32554 (US); vicinity of Jalapa, leg. Standley 76545 (F); *Huehuetenango*: Río Pucal, leg. Standley 82291 (F); Aguacatán, leg. Standley 82171 (F); along Río Selegua, opposite San Sebastián H., leg. Steyermark 50445 (F); near Huehuetenango, leg. Melhus & Goodman 3548 (F); *Quezaltenango*: Santa María de Jesús, leg. Standley 6680 (F); near Santa María, leg. Kellerman 5571 (US); *Quiché*: San Miguel Uspatán, leg. Heyde & Lux 3257 (US); *San Marcos*: along Río Malacate, Volcán Tajumulco, leg. Steyermark 36741 (US); Barranco Eminencia, above San Rafael Pie de la Cuesta, leg. Standley 68590 (F); *Santa Rosa*: Cerro Gordo, leg. Heyde & Lux 4084 (US); *Solola*: Volcán Atitlán, leg. Kellerman 5789 (US).

EL SALVADOR: Volcán San Vicente, leg. Standley 21484 (GH, NY, US); Santa Tecla, leg. García 147 (UC).

HONDURAS: Morazán, Uyuca, leg. Molina 986 (GH, F, US); San Juan del Rancho, leg. Standley 14284 (US); entre Las Flores y San Juan del Rancho, leg. Molina 1504 (US); Mt. Uyuca, leg. Glassman 1641 (F).

NICARAGUA: Hill 1/4 mi. North of Jinotega, leg. Howard 68 (US).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie crece como epifito o saxícola en el W y S de México (Jalisco, Chiapas, Oaxaca) y la parte del Pacífico de Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua. Parece preferir los bosques de pino-encino, entre 1.000 y 2.800 metros de altura. Dada su amplia área de distribución, *P. sanctae-rosae* es una especie muy polimorfa.

Nombres vernáculos: "Calagualilla", "Cola de Quetzal" (Guatemala).

Citología: $n : 37$ (cf. A. Murray Evans, sobre leg. Kimmach 189 (MICH)).

Observaciones: Se han encontrado ejemplares de esta especie con láminas furcadas. A veces las pinnas basales se presentan contraídas en su margen proximal, llegando hasta la vena media.

Polypodium sanctae-rosae se caracteriza fácilmente por su rizoma con escamas pequeñas, aunque no orbiculares, discolores, con márgenes hialinos y por sus láminas truncadas, muy escamosas en el hipofilo.

20. *Polypodium squamatum* L.

Spec. Plant. 1086, 1753; Maxon, Contr. U. S. Nat. Herb. 17 (7): 595, 1916.

Sinonimia: *Marginaria squamata* (L.) Presl, Tent. Pter. 188, 1836.

Goniophlebium squamatum (L.) Moore, Index Fil. 391, 1862.

Drynaria squamata (L.) Fée, Mém. Foug. 11: 72, 1866.

Pleopeltis squamata (L.) J. Sm., Hist. Fil. 114, 1875.

Localidad típica: Jamaica.

Ilustraciones: Mapa 1; figs. 1 R, 4 R, 7 C, 12 A, 15 F, 16 E.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 3-5 mm diámetro. Escamas rizomáticas de dos tipos: las externas aovado-lanceoladas a deltoide-lanceoladas, acuminadas, con márgenes dentados, con eje medio esclerosado mas o menos conspicuo, constituido por células con membranas radiales fuertemente engrosadas y coloreadas de castaño, 2.1-3.2 × 0.7 mm; las otras escamas (internas) menores, aovadas, aovado-lanceoladas o anchamente aovadas, sin área esclerosada notable. Entrenudos de 0.5-1.5 cm.

Frondes de 22-68 × 3.5-8.5 cm. Estípites de 1/2.5 a 1/4.5 de la longitud total de la fronde, 6.5-19 cm, con dos tipos de escamas, unas como las del rizoma, escasas, otras numerosas, aovadas a aovado-lanceoladas, con área coloreada menor y no tan notable. Láminas de contorno oblongo-lanceolado, aovado-lanceolado o linear-lanceolado, con base subtruncada o abruptamente enangostada, a pesar de tener algunas pinnas reducidas.

Pinnas 21-47 pares por lámina, 1-7 abreviadas, lineares con ápice atenuado, o linear-oblongas con ápice redondeado, 20-80 × 3-8 mm, relación de dimensiones 1:6 a 1:15, en general 1:6 a 1:10. Venación típicamente goniofleboide, venilla fértil simple, hacia el margen venillas libres, raro formando areolas. Raquis con escamas parecidas a las del hopofilo, pero con área coloreada mayor y más notable y no abruptamente acuminadas; se observan dos tipos: aovadas y

aovado-lanceoladas, acuminadas. Epifilo con escamas esparcidas, aovado-lanceoladas, acuminadas, profundamente dentadas, hialinas, con excepción del área de inserción, $1.2-1.8 \times 0.7-0.85$ mm. Hipofilo con una densa cobertura de escamas, o a veces esparcidas, aovadas, algo abruptamente acuminadas, profundamente dentadas, células medio-basales con membranas radiales moderadamente engrosadas y coloreadas de castaño, $1.25-1.7 \times 0.7$ mm.

Soros 10-20 pares por pinna, superficiales, sin envoltura notable de escamas. Escamas modificadas parecidas a las del hipofilo, ancha-mente aovadas, con acumen corto o sin acumen y suborbiculares, profundamente dentadas, a veces con pequeño pie.

Material estudiado:

BAHAMAS: Conch Sound, Andros, leg. Northrop 406 (F, GH).

CUBA: *Camagüey*: Sierra Cubitos to Santa Rosa, leg. Schafer 573 a (NY); *Oriente*: Northern spur of Sierra Maestra, West of Río Yaco, leg. Morton & Acuna 3438 (US); Sierra Maestra, La Bayamesa, leg. Ekman 7050 (US); Loma San Juan, leg. Hioram 7067 (US); Gran Piedra leg. Hawkes (MICH); *Santa Clara*: Buenos Aires, Trinidad Hills, leg. Jack 7015 (GH, NY, US); Las Villas, Buenos Aires, Trinidad Mts., leg. Morton 4196 (US).

JAMAICA: Morce's Gap, leg. Underwood 1524 (NY); near Troy, leg. Underwood 2964 (NY, US); vicinity of Cinchona, leg. Underwood 3269 (NY); near Whitefield Hall, leg. Underwood 2520 (NY); near Troy, leg. Underwood 2932 (NY, US); vicinity of Mandeville, leg. Maxon 2585 (NY, US); trail from St. Hellens Gap to Latimer River, leg. Maxon & Killip 886 (F, GH, NY, US); Content Gap, leg. Proctor 4963 (MO); Blue Mt., leg. Hitchcock (MO. 1789914); vicinity of Cinchona, leg. Underwood 3113 (NY, US); Cockpit County, leg. Underwood 3312 (MICH, NY, US); $\frac{1}{2}$ mile North-west of Christiana, leg. Howard & Proctor 14323 (GH); Latimer, leg. Harris 7297 (K); New Castle, leg. Watt 8 (US); Morce's Gap, leg. Maxon & Killip 1070 (US); vicinity of Troy, leg. Maxon 2937 (US); vicinity of Hollymount, Mt. Diabolo, leg. Maxon 2300 (US); Mt. Airy, leg. Maxon 853 (US); below Cinchona, leg. Underwood 3246 (NY).

HAÍTÍ: Port de Paix, leg. Ekman 4610 (US); vicinity of Furey, leg. Leonard 4679 (US); vicinity of Mission, leg. Leonard 3775 (GH, NY, US); vicinity of Marmelade, leg. Leonard 8077 (GH, NY, US);

Barassa, leg. Holdridge 1831 (NY) ; Massif de la Hotte, leg. Ekman 791 (NY).

SANTO DOMINGO: La Vega, Gajo de Constanza, leg. Jiménez 2112 (US) ; Cordillera Central, Constanza, leg. Ekman 14608 (US) ; Baraona, Montuada Nueva, leg. Howard 8501 (GH, NY, US) ; Baraona, leg. Howard & Howard 8460 (GH, NY, US) ; Monte Cristi, Leonor, leg. Valeur 599 (US) ; ad Arroyo Seco, leg. Fuentes 1591 (GH).

PUERTO RICO: Ciales, leg. Sargent 3179 (US) ; Maricas, leg. Sargent 634 (US) ; Saltillo, leg. Sintenis 4068 (GH, K, US) ; Monte Montoso, leg. Britton & Cowell 4123 (NY) ; Cialitos, leg. Dale (MICH).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie vive en las Grandes Antillas (Cuba, Jamaica, Haití, Santo Domingo, Puerto Rico y Bahamas), como epifito o sobre rocas, desde el nivel del mar hasta 1.500-1.700 metros de altura. Es la única especie del grupo confinada a las islas del Caribe y no ha sido hallada en el continente.

Observaciones: *Polypodium squamatum*, dada su amplia distribución altitudinal, es muy variable en lo que se refiere a dimensiones de la fronde y densidad de la cobertura de escamas.

Se han observado ejemplares con láminas perfectamente furcadas en la mitad del raquis y accidentalmente, pinnas basales pinnatilobadas.

Se caracterizan, además de su peculiar área de distribución, por sus escamas rizomáticas medianas, rígidas, con eje medio esclerosado y por sus láminas subtruncadas, con pocas pinnas reducidas pero no gradualmente.

21. *Polypodium tridens* Kunze

Farnkr. 1: 23, t. 3, f. 1, 1840 ; Hooker, Spec. Fil. 4: 211, 1862 ; Maxon, Contr. U. S. Nat. Herb. 17(7): 590, 1916.

Typus: ISLAS GALÁPAGOS: leg. Cuming 112 (no visto).

Ilustraciones: Mapa 2; lám. I A; figs. 1 L, 3 L, 7 N-P, 9, 9 bis, 14 I, M-N, 15 Ñ, 17 Ñ.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, 5-9 mm diámetro. Escamas rizomáticas aovado-oblongo-lanceoladas a aovado-deltoides, atenuadas hacia

el ápice, notablemente discoloros, margen subentero, área central oscura, castaña, con muy pocos lúmenes visibles, angostos, células marginales con membranas radiales engrosadas y coloreadas, pequeñas, determinando un retículo bien nítido, 2-2.5 × 5-10 cm. Estípites de 1/2 a 1/6 de la longitud total de la fronde, 6-16 cm largo, con escamas parecidas a las del rizoma, pero más largas y atenuadas, 3-4.5 mm. Láminas con base generalmente truncada, a veces con pequeñas pinnas vestigiales (1-3) poco visibles.

Pinnas 8-24 pares por lámina, usualmente distanciadas sobre el raquis y con base mas o menos contraída, hasta el caso extremo en que la aurícula se ubica sobre una expansión aliforme del raquis, desde enteras hasta con lóbulo basal o trilobadas; 20-90 × 3-10 mm, relación de dimensiones 1 : 4 a 1 : 20, en general 1 : 6 a 1 : 7. Venación muy compleja y variable; venilla fértil ramificada y comunmente anastomosada entre sí y con las venillas que limitan las areolas mayores; hacia el margen, venillas formando areolas pequeñas, con o sin venillas incluidas. Epifilo con pocas escamas, aovadas a deltoide-aovadas, hialinas, paucicelulares, con pocos dientes profundos, 0.7-0.8 × 0.4 mm. Hipofilo con una cubierta continua, mas o menos densa, de escamas aovadas, atenuadas hacia el ápice, a veces anchamente aovadas, dentadas, discoloros, con área medio-central con células de membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, márgenes hialinos, 0.8-1.1 × 0.35-0.5 mm.

Soros 8-12 pares por pinna, con escamas modificadas parecidas a las del hipofilo, anchamente aovadas a deltoides hasta orbiculares, manifiestamente peltadas, con las células dispuestas determinando círculos concéntricos en torno al área de inserción; cuando los soros son jóvenes, totalmente cubiertos por estas escamas, que más adelante los rodean a modo de ciato.

Material estudiado:

ISLAS GALÁPAGOS: *Fernandina*: leg. Snodgrass & Heller 324 (GH) ; *Isabela*: Iguana Cove, leg. Snodgrass & Heller 13 (GH, US) ; *Marchena*: leg. Snodgrass & Heller 873 (GH) ; *Pinta*: leg. Snodgrass & Heller 814 (GH, US) ; leg. Stewart 978 (US) ; *Pinzón*: leg. Stewart 976 (GH, US) ; leg. van Hagen 60a (NY) ; *Rábida*: leg. Stewart 984 (GH, US) ; *San Cristóbal*: leg. Schimpff 158 (LIL, NY) ; Basso Point, leg. Stewart 970 (GH, US) ; leg. Stewart 973 (US) ; *San Salvador*: James Bay, leg. Stewart 977 (GH, US) ; *Santa Cruz*: leg. Rorud 260 (GH) ;

leg. Stewart 987 (GH, US) ; Academy Bay, leg. Svenson 73 (UC) ; leg. Taylor T. T. 33 (NY) ; *Santa María*: leg. Taylor 1214 (MICH, US) ; leg. Stewart 980 (GH, US).

Distribución geográfica y habitat: Esta especie es endémica de las islas Galápagos, creciendo sobre rocas, lavas, etc., o en lugares abiertos y expuestos, excepcionalmente epifito, desde el nivel del mar hasta los 850 metros de altura. Visiblemente se trata de un elemento xeromorfo extremo.

Svenson (1938) menciona *P. tridens* para las costas adyacentes de Ecuador. Sería probable, pero no he visto material de esta especie que proceda del continente.

Observaciones: *P. tridens* se aleja sensiblemente de las otras especies del grupo, hasta hacer dudar si es correcto incluirlo en él. Se caracteriza por sus escamas rizomáticas pequeñas, rígidas, fuertemente discoloras y por sus láminas con pinnas distanciadas y base contraída, enteras o frecuentemente lobadas, con venación muy compleja. La presencia de aurícula e hidatodos especializados y el tipo de indumento permite, a pesar de todo, ubicarla en el grupo de *P. squamatum*.

Algunos autores han llegado a opinar que la lobulación de las pinnas en esta especie era una anomalía, no siendo conveniente para caracterizarla y justificar su epíteto específico. He observado 42 especímenes de herbario, de diferentes procedencias; el 75 % tiene tendencia a la lobulación, como se puede apreciar de los siguientes datos:

Ejemplares con todas sus pinnas enteras.....	12
Ejemplares con pinnas con el lóbulo basal desarrollado....	21
Ejemplares con pinnas con lóbulo basal y pinnas trilobadas	8
Ejemplares con casi todas sus pinnas trilobadas.....	1

Svenson (l. c.), menciona un ejemplar de *P. tridens* con una pinna de hasta 5 lóbulos. No tuve oportunidad de observar un extremo de este tipo.

La venación de esta especie se comenta ampliamente en la parte general.

22. *Polypodium trinidadense* Brade

Arch. Inst. Biol. Veg. 3 (1): 4-5, t. 3, f. 2, t. 4, f. 7, t. 6, f. 7-9, 1936 ;
de la Sota, Rev. Mus. La Plata (n. ser.) 9 (Botánica n° 42): 260,
1965.

Typus: BRASIL: Ilha da Trindade, leg. Campos Porto 585, 14-I-1917
(RB, no visto; *Isotypus* en F, visto).

Ilustraciones: Mapa 3; figs. 1 A, 2 B, 6 L, 8 G, 10 A, 15 L, 17 M.

Descripción:

Rizoma discretamente rastrero, ca. 5 mm diámetro. Escamas rizomáticas aovado-lanceoladas, atenuadas, concolores, con márgenes dentados, dientes numerosos y pequeños; células medio-basales con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño, las tangenciales castaño-amarillento; las restantes uniformemente castaño-amarillento, con retículo celular poco visible; $4.5 \times 0.7-1.15$ mm. Entrenudos de 0.5 cm.

Frondes de $30-42 \times 4.5$ cm. Estípites de $1/2.5$ a $1/3$ de la longitud total de la fronde, con escamas parecidas a las del hipofilo, pero más cortas, anchas y gradualmente atenuadas; 9-15 cm largo. Láminas de contorno linear-oblongo-lanceolado, con base abruptamente enangostada a subtruncada, con 3-4 pinnas abreviadas o ninguna.

Pinnas 18-27 pares por lámina, linear-oblongas, a veces atenuadas desde la base, ápice redondeado, crasas, rígidas, $22-25 \times 4.5$ mm, relación de dimensiones 1 : 5 a 1 : 6. Raquis con escamas parecidas a las del hipofilo. Venación goniofleboide; venilla fértil bifurcada o más ramificada, anastomosándose entre sí, hacia el margen 1-2 hileras de areolas y venillas libres, excurrentes. Epifilo con escamas contiguas formando una cobertura densa, deltoide a deltoide-aovadas, dentadas, largamente acuminadas, acumen con pocos dientes o subentero, hialinas, sólo coloreada el área de inserción, $1.8-2.8 \times 0.45-0.5$ mm. Hipofilo con una densa cubierta de escamas, con base deltoide-aovada, suavemente dentada, ápice largamente acuminado, subentero; células centro-basales con membranas radiales engrosadas y coloreadas de castaño; hasta $3.4 \times 0.4-0.7$ mm.

Soros mas o menos 13 pares por pinna, superficiales, sin envoltura notable de escamas modificadas. Esporas de $50 (43-55) \times 32 (29-36) \times 29 (26-34) \mu$.

Material estudiado:

BRASIL: *Ilha da Trindade*: leg. Domingos 4887 (R, UC, US).

Distribución geográfica y habitat: Sólo conocida para la Isla Trinidad; no ha sido hallada aún en el continente.

Observaciones: Además de su aislamiento geográfico, *P. trindadense* se caracteriza fácilmente por la textura crasa y rígida de las pinnas y por las escamas del epi-hipofilo, notablemente "gonfoides", determinando una cobertura densa. Por su tipo de escamas rizomáticas, se aproxima a las restantes especies brasileñas y por la uniformidad de las escamas foliares a *P. monoides*.

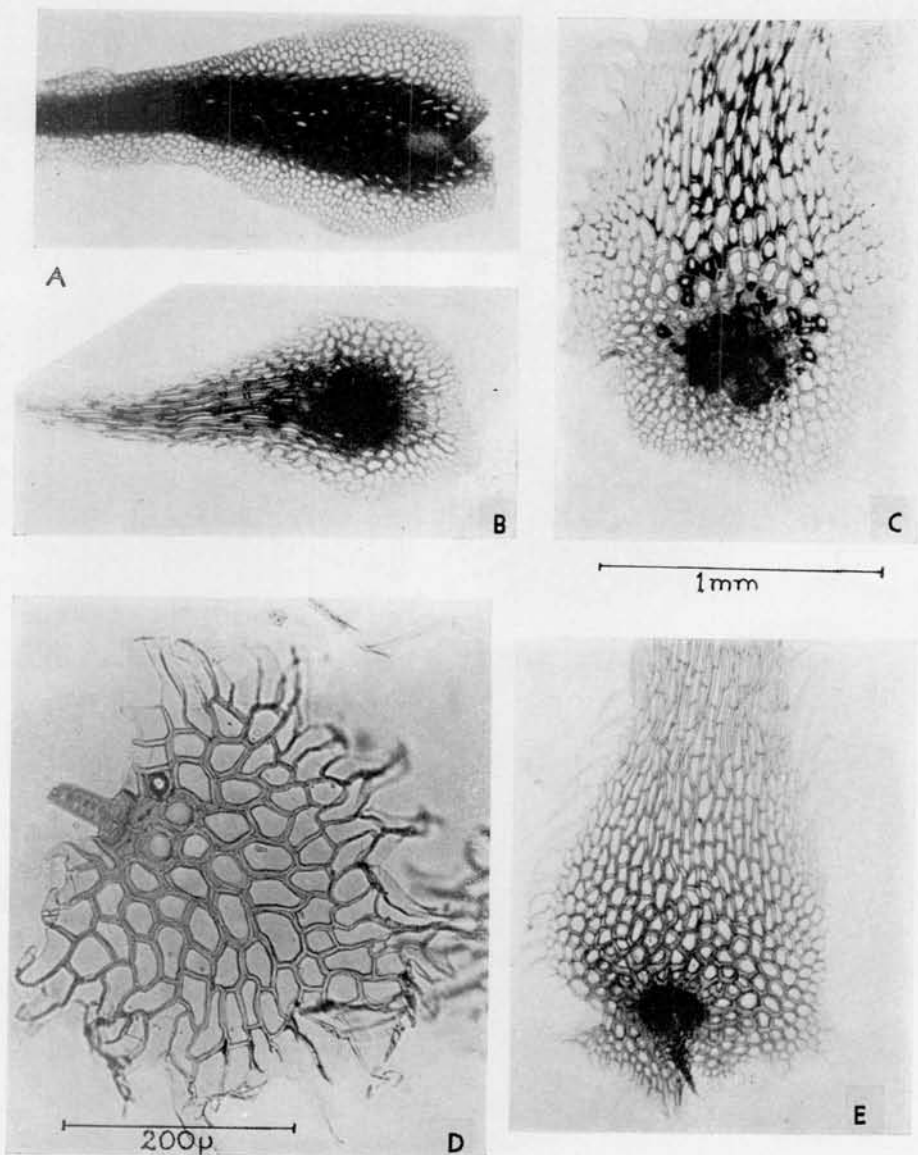
BIBLIOGRAFIA

- ACCORSI, W. R. 1941. *Observações sobre a defesa de « Polypodium lepidopteris » (Langsd. & Fisch.) Kze., em relação ao fator agua.* — Rev. Agron. Piracicaba, 16 : 362-369, f. 1-4.
- BRADE, A. C. 1936. *Filicinas da Ilha da Trindade.* — Arch. Inst. Biol. Veg., 3 (1) : 1-6, t. 1-6.
- COPELAND, E. B. 1947. *Genera Filicum.* — The genera of ferns. XIV + 247 págs., 10 láms., Waltham, Mass., U. S. A.
- EVANS, A. M. 1963. *New chromosome observations in the Polypodiaceae and Grammitidaceae.* — Caryologia, 16 (3) : 671-677, 31 figs.
- GOEBEL, K. 1926. *Morphologische und Biologische Studien. VIII. Ueber Schleimfarne und Aërophore.* — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 36 : 84-106, t. 5-6.
- HABERLANDT, G. 1894. *Ueber Bau und Function der Hydatoëden.* — Ber. d. Deutsche Bot. Ges., 12 : 367-378, t. 24.
- HASSLER, E. 1928. *Enumeración de las Pteridófitas del Paraguay, Misiones argentinas y Gran Chaco, conocidas hasta fines de 1921.* — Trab. Mus. Fac. C. Méd. Buenos Aires, n° 45, 102 págs.
- LEOPOLD, A. S. 1950. *Vegetation zones of Mexico.* — Ecology, 31 : 507-518, 1 mapa.
- MAXON, W. R. 1916. *Studies of tropical american ferns, n° 6.* — Contr. U. Nat. Herb., 17 (7) : 579-596, t. 41.
- MORTON, C. V. 1957. *Ferns of the Galapagos Islands.* — Leaflet. Western Bot., 8 : 188-195, t. 3-4.
- PANT, D. D. 1965. *On the ontogeny of stomata and other homologous structures.* — Plant. Sci. Series, 1 : 1-24, 6 figs.
- SINGER, R. & I. GAMUNDÍ. 1963. *Paraphyses.* — Taxon., 12 : 147-150.
- SOTA, E. R. DE LA. 1960. *Polypodiaceae y Grammitidaceae argentinas.* — Opera Lilloana, 5 : 229 págs., 38 figs., 4 mapas.
- 1965. *Las especies escamosas del género « Polypodium » L. (s. str.) en Brasil.* — Rev. Mus. La Plata (n. ser.), 9 (Botánica, n° 42) : 243-271, 8 figs.

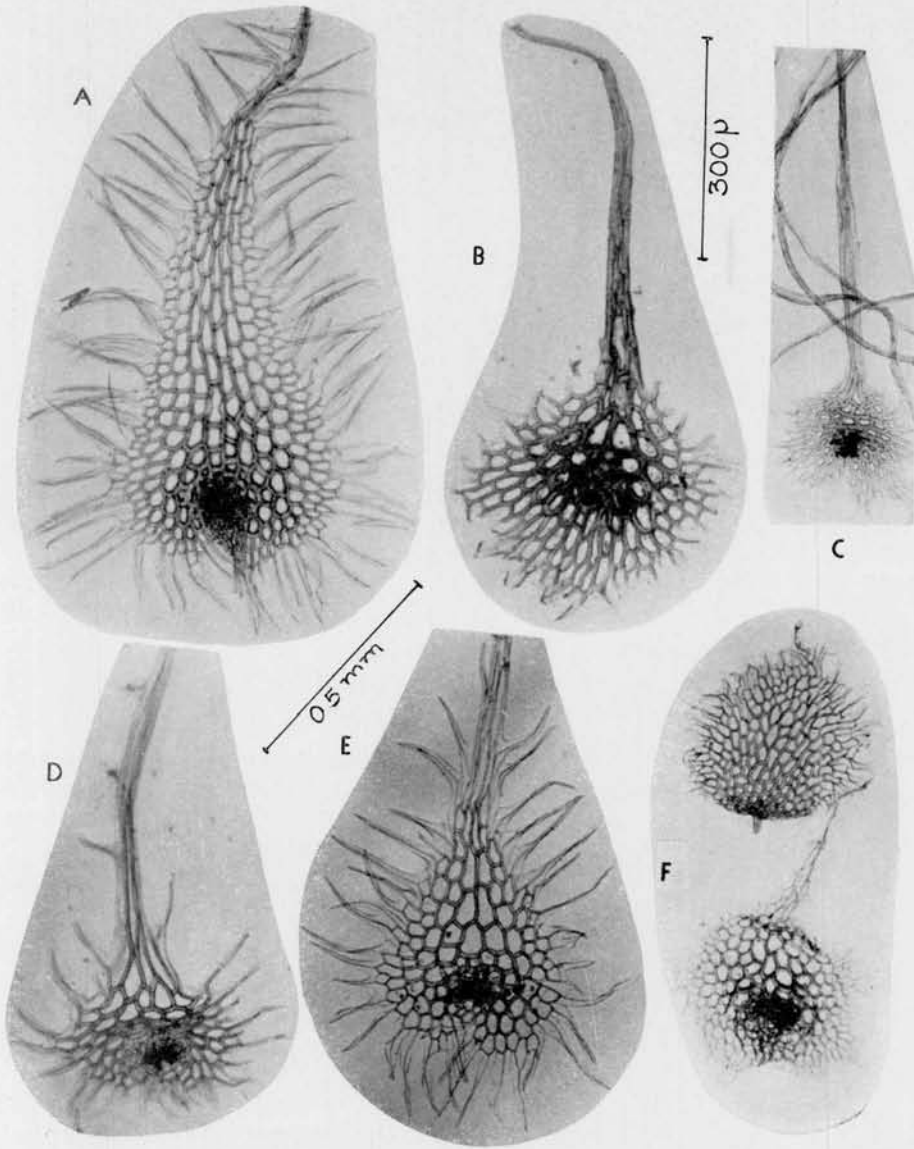
- STOKEY, A. G. 1951. *The contribution by the gametophyte to classification of the homosporous ferns*. — *Phytomorphology*, 1 : 39-58.
- 1959. « *Polypodium pectinatum* » and « *P. plumula* ». *Polypodiaceae or Grammitidaceae?* — *Amer. Journ. Fern.*, 49 : 142-146.
- STOKEY, A. G. & L. R. ATKINSON. 1958. *The gametophyte of the Grammitidaceae*. — *Phytomorphology*, 8 : 391-403, 87 figs.
- SVENSON, H. K. 1935. *Plants of the Astor Expedition 1930 (Galapagos & Cocos Islands)*. — *Amer. Journ. Bot.*, 22 : 208-277, 9 tabs.
- 1938. *Pteridophyta of the Galapagos and Cocos Islands*. — *Bull. Torrey Bot. Club*, 65 : 303-333, 3 tabs.
- 1946. *Vegetation of the coast of Ecuador and Peru and its relation to the Galapagos Islands*. — *Amer. Journ. Bot.*, 33 (5) : 394-498, 22 tabs., 20 figs.
- WAGNER, W. H. 1964. *Paraphyses : Filicineae*. — *Taxon*, 13 (2) : 56-64, 1 fig.
- WEATHERBY, C. A. 1939. « *Polypodium lepidopteris* » and its relatives in Brazil. — *Contr. Gray Herb. Harvard Univ.*, 165 : 76-82.

Museo La Plata, febrero de 1966.

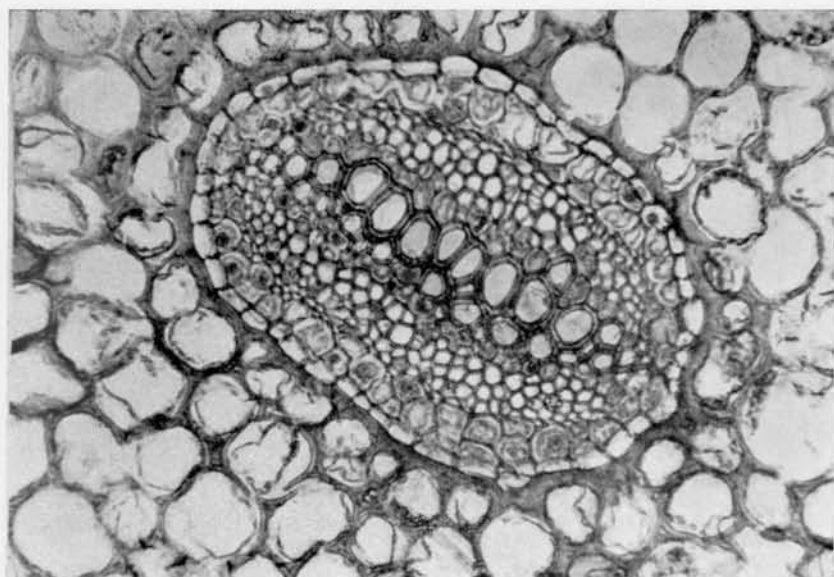
REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA (Nueva Serie), tomo X ; Botánica, 8 de mayo de 1967



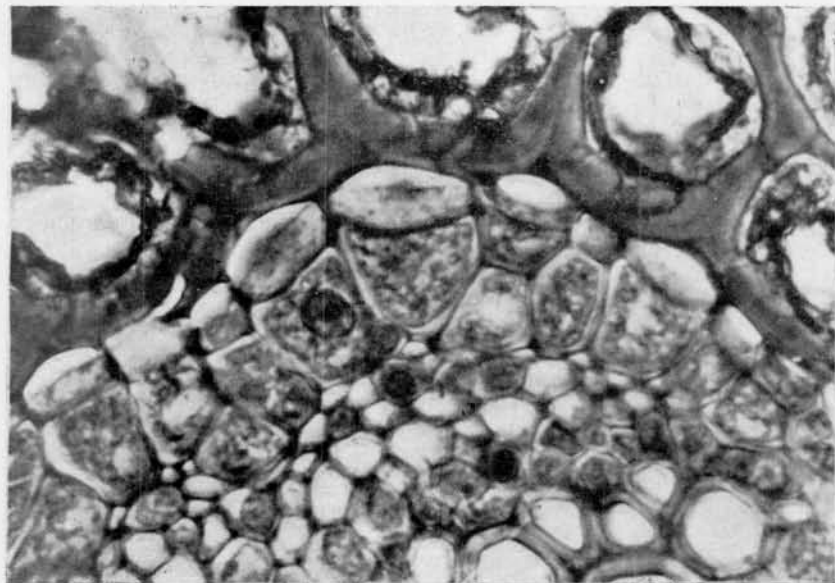
A, escama del estípite de *P. trideans* (Taylor 1214) ; B, escama del rizoma de *P. squamatum* (Maxon 853) ; C, escama del rizoma de *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504) ; D, escama del soro de *P. hirsutissimum* (ídem) ; E, escama del rizoma de *P. fimbriatum* Mexia 7420).



A, escama del raquis de *P. fimbriatum* (Mexia 7420); B, escama del hipofilo de *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504); C, escama del hipofilo de *P. lepidopteris* (cult. SI); D, escama del hipofilo de *P. bombycinum* (Killip 11640); E, escama del hipofilo de *P. fimbriatum* (Mexia 7420); F, escama del soro de *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504).

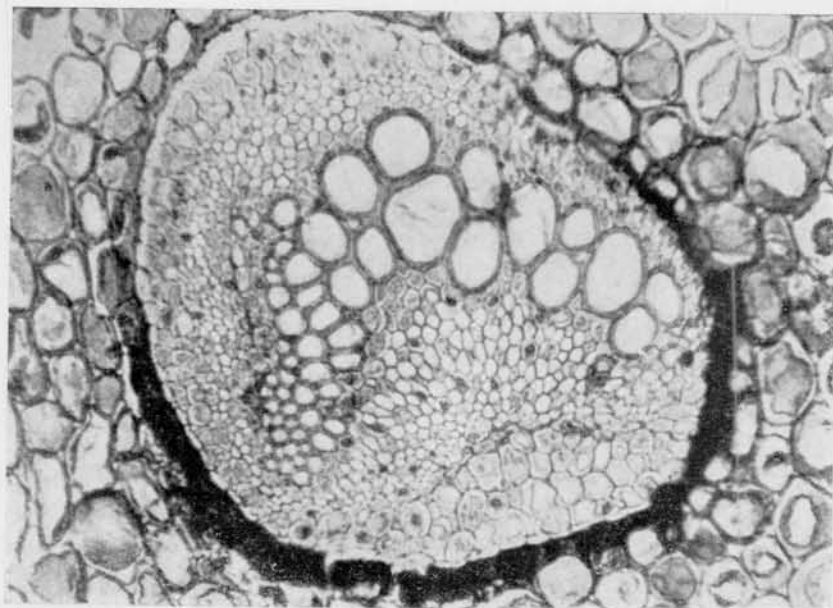


A ——— 200 μ ———



B ——— 50 μ ———

Estructura del rizoma de *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504): A, aspecto general de una meristela; B, detalles de la misma en las proximidades de la endodermis y periciclo; se observan además los elementos del floema y las traqueidas externas del metaxilema.



A

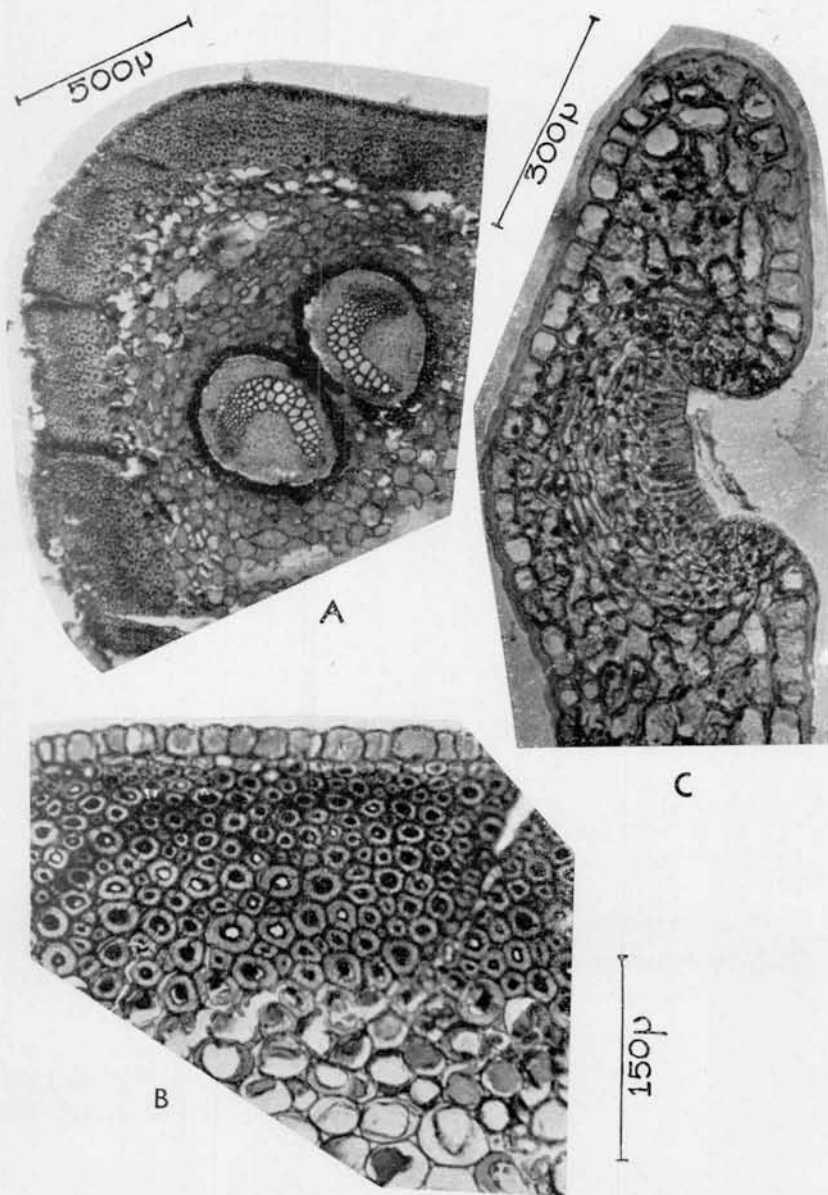
150 μ



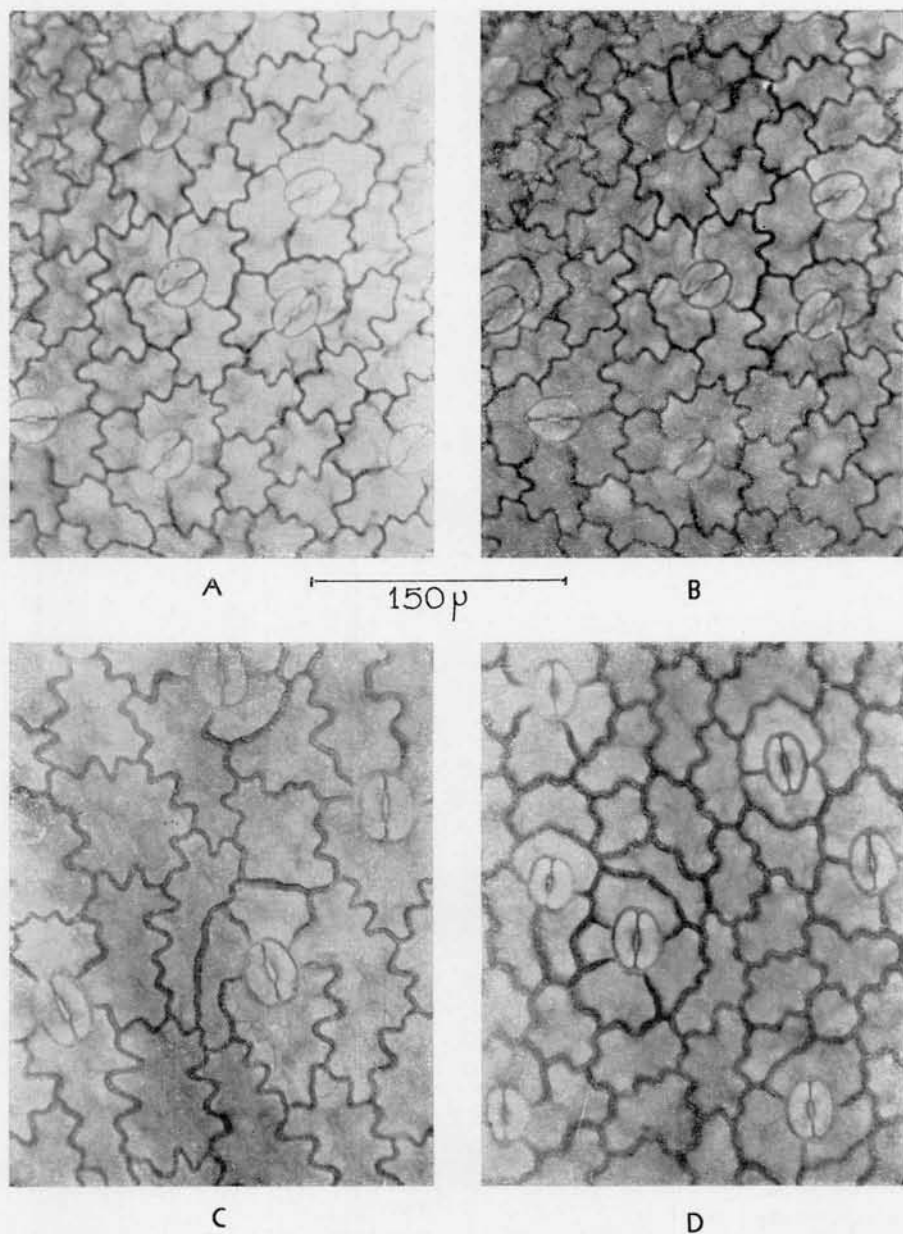
B

250 μ

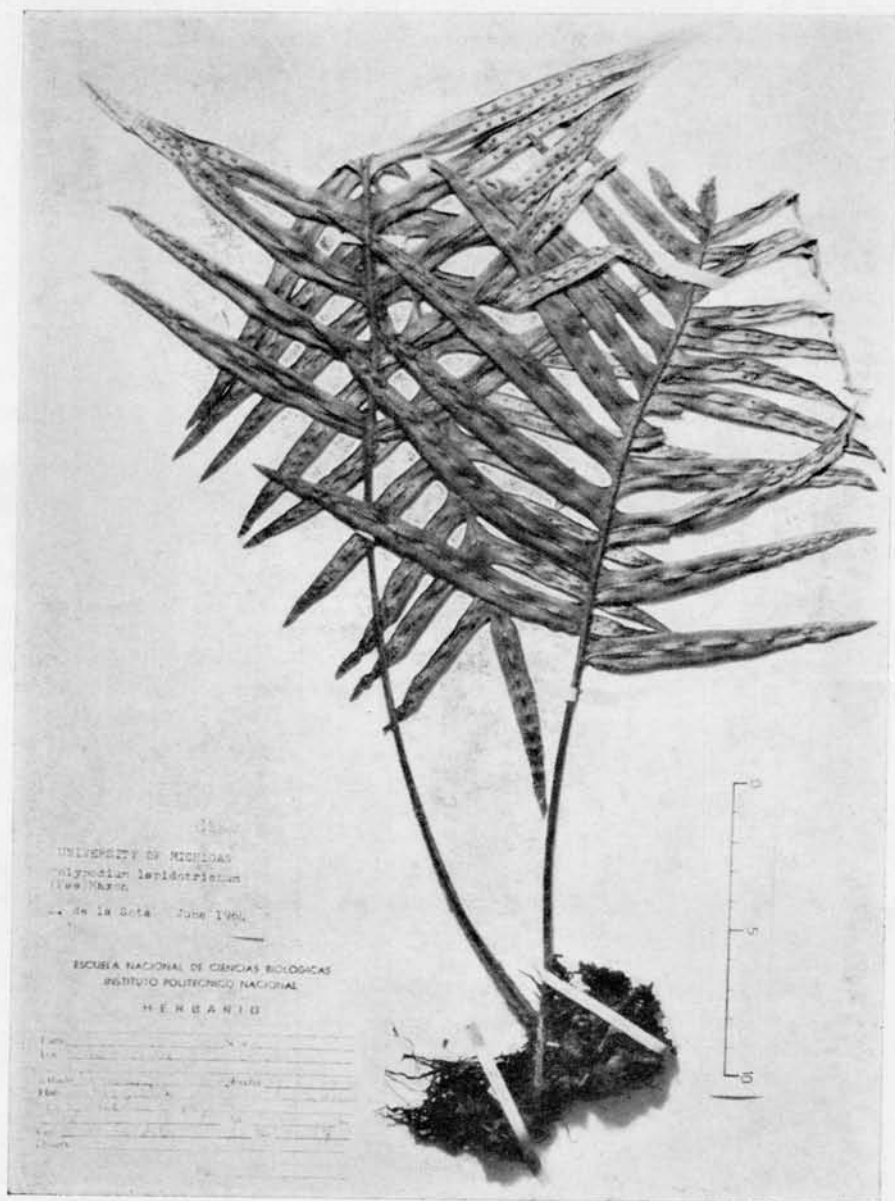
Estructura de la fronde de *P. minarum* (de la Sota 2641): A, detalle de un haz vascular del estípite maduro; B, corte de la pinna a la altura del hidatodo; se puede observar la foseta, el epitelio integrado por células columnares y las últimas traqueidas de la venilla que termina en esa estructura.



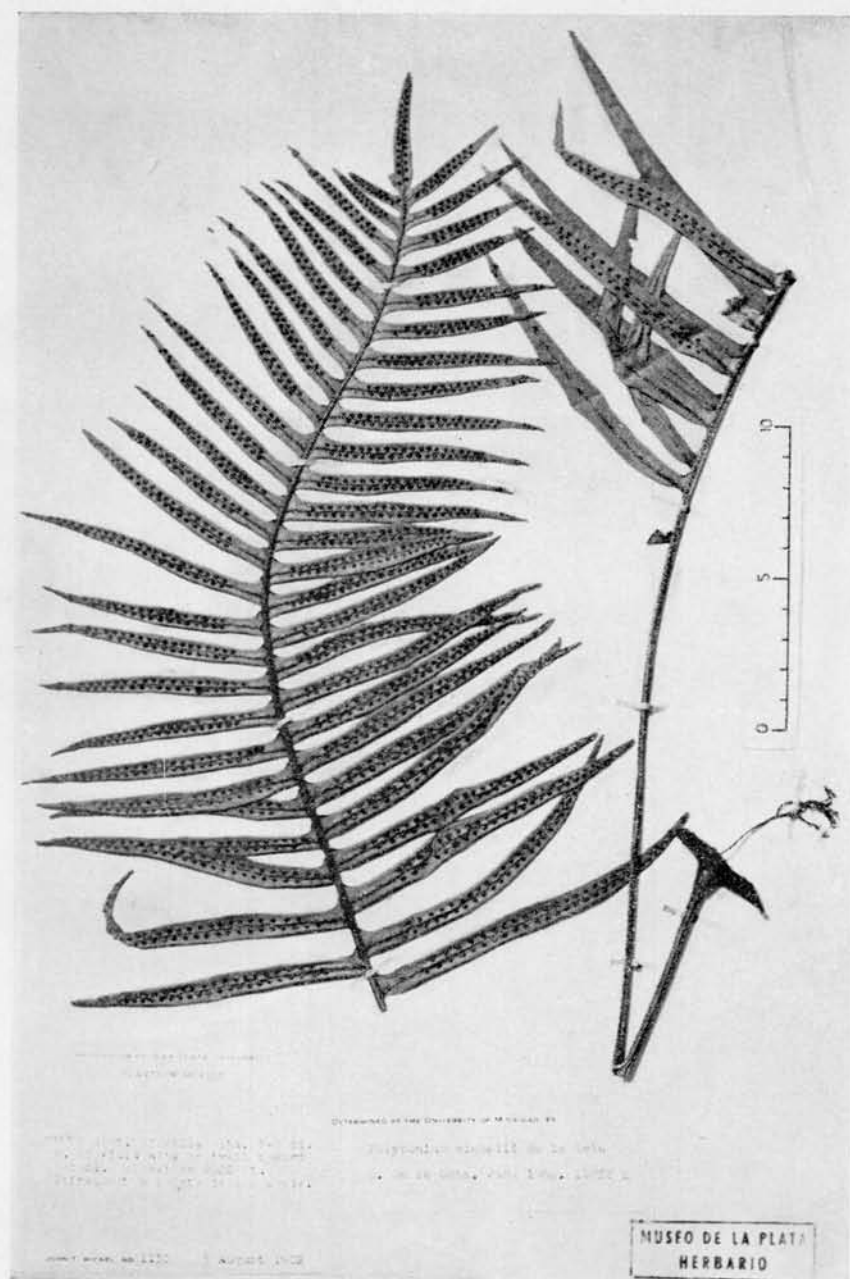
A, estructura de un estípite maduro de *P. lepidopteris* (cult. SI), con dos hacesillos vasculares; B, detalle de la epidermis y tejido mecánico infrayacote en el estípite adulto de *P. minarum* (de la Sota 2611); C, corte de la pinna a la altura de un hidatodo en *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504).



Detalles de la epidermis inferior de la lámina : A y B, *P. hirsutissimum* (de la Sota & Cuezco 1504) ; C, *P. squamatum* (Underwood 3312) ; D, *P. lepidotrichum* (Pringle 5586).



Polypodium lepidotrichum (Fée) Maxon (de la Sota 4057)



Polypodium mickelii nov. spec. (Mickel 1130, LP, *Isolypus*)