

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA
(NUEVA SERIE)

TOMO XIV

1986

Botánica, N° 91

MODELOS EPIDERMICOS Y OTROS CARACTERES
FOLIARES EN LA SISTEMÁTICA Y ECOLOGÍA
DE *LYCOPodium* L., SECCIÓN *CRASSISTACHYS*
HERTER

CRISTINA ROLLERI¹ y AMELIA M. DEFERRARI¹

RESUMEN

Se ha estudiado la morfología foliar externa e interna de 56 especies de *Lycopodium* L., sección *Crassistachys* Herter. Un conjunto de caracteres de los microfilos: forma, contorno, relación largo/ancho, dirección, disposición, ápice, base, consistencia, textura, estructura de los márgenes y sección transversal, se correlacionaron con los *modelos epidérmicos* y con otros caracteres de la morfología del esporofito y aspectos ecológicos. Sobre la base del análisis efectuado se establecieron los siguientes grupos de especies afines (designados por medio del nombre del binomio de más antigua publicación): "grupo *L. saururus* Lam.", "grupo *L. reflexum* Lam.", "grupo *L. brongniartii* Spring", "grupo *L. brevifolium* Hook & Grev." y "grupo *L. densifolium* (Bk.) Und. & Lloyd". Los caracteres seleccionados muestran un alto grado de correlación y los grupos establecidos parecen ser más naturales que las series propuestas por Herter para la sección *Crassistachys*.

Lycopodium, morfología foliar, sistemática, ecología.

ABSTRACT

LEAF EPIDERMIC PATTERNS AND OTHER FOLIAR CHARACTERS IN SYSTEMATICS AND ECOLOGY OF *Lycopodium* L., SECT. *Crassistachys* HERTER. — The study of the epidermic morphology of 56 species of *Lycopodium* L., sect. *Crassistachys*

¹ Cátedra de Introducción a la Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n., 1900 La Plata, Argentina.

Herter (1909, 1950, 1953) allowed for the determination of *epidermic models*, based on the presence or absence of sinuosities of the cell walls. Such models—3 sinuous and 2 polygonal—are correlated with other leaf characters such as epidermic cutinization; texture; surface; types and structure of leaf margins; cross-section of microphylls and the structure of the mesophyll.

External leaf characters are diversely combined with the internal ones, and with the general morphology of sporophyte, as well as with the ecology of species, allowing for the establishment of 5 groups of related species: *L. saururus* Lam., *L. brongniartii* Spring, *L. reflexum* Lam., *L. brevifolium* Hook & Grev., and *L. densifolium* (Bk.) Und. & Lloyd. These groups, although including species evidently affine among them, have not been given a taxonomical hierarchy for the time being, and do not coincide with the series proposed by Herter for the section, thus attesting for the artificiality of the latter, as was formerly proposed by one of the authors (Rolleri, 1981).

Lycopodium, leaf morphology, systematics, ecology.

INTRODUCCION

Como resultado del estudio comparativo de caracteres foliares de las especies de *Lycopodium* L. de la sección *Crassistachys* Herter (1909, 1950, 1953), se han establecido tipos epidérmicos basados en las variaciones observadas en los contornos celulares, los cuales mostraron un alto grado de correlación con otros caracteres de la morfología de los microfilos, como forma, contorno, relación largo/ancho, dirección, disposición, ápice, base, consistencia, textura, estructura marginal y sección foliar.

El conjunto de caracteres citado permitió agrupar las especies de la sección en grupos de afinidades claras, a los cuales no se asignó, por el momento, categoría taxonómica infraseccional, denominándolos, en cambio, por medio de la especie que posee el nombre binomial de más antigua publicación. Los mencionados grupos, 5 en total, no coinciden con las series propuestas por Herter para la sección *Crassistachys*.

Este tipo de estudio es novedoso para el género. Chowdury (1937) analizó el posible valor diagnóstico de algunos caracteres epidérmicos (forma de las células, distribución y forma de los estomas) en el contexto de un trabajo sistemático amplio sobre especies de *Lycopodium* de la India. Chu (1974) consideró, a través de un análisis sobre la anatomía foliar de *Lycopodium* *sensu lato*, que las características de las células epidérmicas y del mesófilo eran útiles en la clasificación de las especies, aunque el autor citado no investigó en detalle la sección aquí tratada, por él englobada en un "grupo *L. selago* L.". Uno de nosotros (Rolleri, 1979) estudió la morfología foliar comparada de especies de *Lycopodium* de los bosques andino-patagónicos de Argentina y Chile, pero, aunque los resultados fueron de interés taxonómico, el número

de especies presentes en el área y el hecho de que pertenecieran a diferentes secciones del género, no permitieron una generalización amplia. Finalmente, puede decirse que, si bien hay aportes ocasionales sobre diversos aspectos de la morfología foliar, se trata, en general, de tópicos aislados, no existiendo análisis comparativos de conjunto para grupos significativos de especies afines.

MATERIALES Y METODOS

MATERIALES: Se trabajó casi exclusivamente con material de herbario, que se restauró y procesó. También se utilizó, en algunos casos, material fresco.

El material de herbario provino de: AAR (Herbarium Jutlandicum, Universidad de Aarhus, Dinamarca), LP (Herbario del Museo de La Plata, Argentina), LIL (Herbario del Instituto de Botánica de la Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina), SI (Herbario del Instituto de Botánica "Darwinion", San Isidro, Buenos Aires, Argentina) y US (United States Nat'l. Herbarium, Smithsonian Institution, Washington, D.C., Estados Unidos de Norteamérica). Las citas del mismo pueden encontrarse en otros trabajos de uno de los autores (Rolleri, 1972 a; 1972 b; 1975; 1977 a; 1977 b; 1978; 1984 y 1985). La única especie de la sección que no se ha citado previamente es *L. mooreanum* Hort. Sand., cuya procedencia se da a continuación.

Lycopodium mooreanum Hort. Sander.

BRASIL: *Bahia*, middle and upper slopes of the Pico das Almas, ca. 25 km WNW of the Vila do Rio de Contas, Harley *et al.* 19730 (K).

El material fresco fue coleccionado por el primero de los autores en viajes realizados a las áreas del NE y NO de Argentina, y a los Yungas de Cochabamba y La Paz, Bolivia, estos últimos en calidad de Botánica Invitada del Amazonian Ecosystems Program, auspiciado por el Instituto Smithsonian de Washington, D.C., Estados Unidos de Norteamérica.

MÉTODOS: El estudio de los microfílos se efectuó sobre material de herbario re-hidratado, fijado en una mezcla similar al F.A.A. en la cual el ácido acético es reemplazado por ácido propiónico y luego aclarado o "diafanizado" mediante una solución acuosa de hidrato de cloral al 25 %. El "vaciado" con hipoclorito de sodio concentrado (1:1) completa el proceso, y los microfílos quedan totalmente diáfanos y transparentes. Se colorearon con safranina al 1 % en una mezcla de partes iguales de alcohol etílico absoluto (100 %) y xilol, y se montaron en bálsamo de Canadá artificial.

MORFOLOGIA EPIDERMICA

LOS TIPOS O "MODELOS" EPIDÉRMICOS: CONSIDERACIONES GENERALES
(Lámina I)

Las células epidérmicas de los microfilos de las especies de la sección *Crassistachys* presentan, en vista superficial, contornos variables. Los contornos celulares configuran tipos epidérmicos muy característicos, que pueden ser reducidos a dos modelos básicos, establecidos sobre la base de la presencia o ausencia de sinuosidades.

Los modelos epidérmicos básicos son dos: *los sinuosos*, es decir, tipos epidérmicos con contornos celulares diversamente ondulados en superficie, y *los poligonales*, cuyas células no presentan contornos ondulados sino más o menos rectos, dando como resultado epidermis de aspecto geométrico.

Para describir lo más exactamente posible las sinuosidades epidérmicas se ha recurrido, idealizándolas, a los términos utilizados en física óptica: longitud y amplitud de onda, sima y cresta de la onda, y frecuencia, todos suficientemente conocidos.

En los modelos sinuosos se pueden observar variaciones en la amplitud y longitud de las ondulaciones, además de uniformidad o irregularidades diversas en el espesor de la pared y en la morfología general de las sinuosidades.

Los modelos poligonales carecen de ondulaciones. La expresión más característica de estos tipos son las epidermis formadas por un "mosaico" de elementos celulares sub-pentagonales a sub-hexagonales, isodiamétricos o casi isodiamétricos. Los modelos poligonales muestran, también, cierta variación, pero ésta se relaciona con diferencias de espesor en las paredes celulares entre un modelo y otro, y en el hecho de que los diámetros relativos de los elementos celulares pueden variar, dando lugar a la presencia de células epidérmicas no isodiamétricas, desde 2-3 veces más largas que anchas a sub-rectangulares o sub-poligonales.

LOS MODELOS SINUOSOS (Lám. I, A-C)

Se han hallado tres modelos sinuosos diferentes.

El primer tipo tiene sinuosidades de escasa amplitud y frecuencia: la longitud de onda es tal que pueden contarse 2-3 crestas consecutivas en la longitud total de cada célula epidérmica. Las crestas y simas son generalmente regulares, suavemente curvas. El espesor de las paredes es uniforme y discreto: podría decirse que se trata de células de pare-

des delgadas. Por lo común se encuentran elementos celulares 2-3 veces más largos que anchos. Este modelo se presenta en 10 especies de la sección *Crassistachys*, a saber: *L. arthurii* (Herter) Morton, *L. attenuatum* Spring, *L. capellae* (Herter) Rolleri, *L. crassum* Humb. & Bonpld. ex Wild., *L. cruentum* Spring, *L. papillatum* Rolleri, *L. sanctae-barbarae* Rolleri, *L. saururus* Lam., *L. trachyloma* (Herter) Morton, y *L. ulixis* (Herter) Rolleri. Aquí se lo ha llamado "sinuoso distante".

En el segundo tipo se observaron sinuosidades de amplitud muy variable. La frecuencia de las mismas, aunque similar a la del tipo anterior, parece a primera vista irregular, debido a la marcada variación en crestas y simas de las ondas, las cuales se presentan curvas, angulares, cuadrangulares, etc. A la irregularidad en los recorridos de crestas y simas se agrega una marcada desigualdad en el espesamiento de las paredes, que exhiben engrosamientos diferenciales localizados en crestas y/o en simas, de las ondulaciones, acentuando el aspecto de irregularidad de ambas. Las células epidérmicas tienen tamaño variable: pueden ser casi isodiamétricas a largamente sub-rectangulares (5-7 veces más largas que anchas), aunque en general las proporciones más frecuentes se encuentran en medidas intermedias entre las señaladas. Este modelo se ha encontrado en 13 especies de la sección *Crassistachys*: *L. aristei* (Nessel) Rolleri, *L. brauseanum* Herter, *L. brongniartii* Spring, *L. caracasicum* Herter, *L. cumingii* (Nessel) Rolleri, *L. foliaceum* Maxon, *L. hartwegianum* Spring, *L. hippurideum* Christ, *L. hoffmannii* Maxon, *L. myrtillosum* Spring, *L. rubrum* Chamisso, *L. sin-tennisi* (Herter) Rolleri y *L. socratis* (Herter) Rolleri. Se lo ha designado aquí "sinuoso angular".

En el tercer tipo las células epidérmicas tienen sinuosidades que muestran un aspecto sumamente regular. Las distancias entre las crestas se mantienen casi constantes, presentándose notablemente uniformes las longitudes de onda. En este tipo de epidermis se hallaron las mayores frecuencias, habiéndose contado, por lo común, 5-6 crestas consecutivas en la longitud total de la célula. Los microfilos con este tipo epidérmico no son iguales en haz y envés: el haz presenta el modelo descrito, mientras que el envés lo presenta en la lámina a cada lado de una banda media de unas 3-7 hileras celulares, formadas por elementos no sinuosos, con paredes más engrosadas que las restantes epidérmicas y alargados longitudinalmente, alcanzando proporciones de hasta 7-8 veces más longitud que ancho y con un contorno rectangular a sub-rectangular. Esta banda de elementos no sinuosos coincide en todos los microfilos con el nervio medio, pero puede extenderse más o menos a ambos lados del mismo en distintas especies. En la sección, presentan este tipo epidérmico 7 especies: *L. bolivianum* Rosenst., *L. ecuadoricum* Herter, *L. friburgense* (Herter) Rolleri, *L. mexiae* Co-

peland, *L. pungentifolium* Alv. Silv., *L. reflexum* Lam. y *L. serpenti-forme* Herter. Aquí se ha designado con el nombre de "sinuoso frecuente".

LOS MODELOS POLIGONALES (Lám. I, D-G)

Ya se ha dicho que los modelos poligonales se caracterizan por la ausencia de sinuosidades en las células epidérmicas, las cuales presentan contornos más o menos geométricos. El tamaño celular relativo, los diámetros de las células y el espesamiento de sus paredes son caracteres que, por su variación, permiten establecer tipos de modelos poligonales.

Se han encontrado 2 modelos poligonales de pared engrosada y 1 de pared delgada:

En los modelos poligonales de pared engrosada se distinguen, por el tamaño, contorno y diámetros relativos de sus células, dos clases de epidermis: una constituida por un mosaico, notablemente regular, de células isodiamétricas con contornos sub-pentagonales a sub-hexagonales, en las cuales los espesores absolutos de pared pueden alcanzar los 25 μm , y otra, caracterizada por elementos celulares no isodiamétricos, 2-4 veces más largos que anchos, en los cuales se observa, por comparación con los anteriores, un "alargamiento" de los "polígonos" celulares en el sentido longitudinal foliar, y un espesamiento de las paredes que, aunque notable, es menor en espesores absolutos (no más de 2 μm). El modelo descrito en primer término ha sido llamado "poligonal engrosado" y el descrito en segundo término, "sub-poligonal engrosado". El poligonal engrosado se encontró en las siguientes especies de la sección *Crassistachys*: *L. brevifolium* Hook. & Grev., *L. compactum* Hook., *L. coriaceum* Rolleri, *L. eremorum* Rolleri, *L. goudotii* Herter, *L. hohenackeri* Herter, *L. lellingeri* Rolleri, *L. mooreanum* Hort. Sander, *L. ocañanum* Herter emend. Rolleri, *L. rufescens* Hook., *L. schmidtchenii* Hieron., y *L. urbanii* Herter. El sub-poligonal engrosado se halló en *L. densifolium* (Bk.) Und. & Lloyd, *L. firmum* Mett., *L. hystrix* (Herter) Rolleri, *L. nesselii* (Brause ex Nessel) Rolleri, *L. pflanzii* (Nessel) Lellinger, *L. sydowiorum* Herter y *L. trencilla* Sodiro.

Por último, se encontró un modelo epidérmico formado por elementos celulares cuyos contornos carecen de ondulaciones y de engrosamientos notables. Las paredes celulares son delgadas y se trata de elementos epidérmicos sub-rectangulares, 3-5 veces más largos que anchos, ocasionalmente más. Se lo halló en 7 especies de la sección: *L. acutum* Rolleri, *L. blepharodes* Maxon, *L. leptodon* Maxon, *L. pearcei* Bk., *L. polycladum* Sodiro, *L. rigidum* Gmel. y *L. sieberianum* Spring.

OTROS CARACTERES FOLIARES

Ciertos caracteres foliares externos e internos se combinan diversamente entre sí y con los modelos epidérmicos, permitiendo reunir grupos de especies con evidentes afinidades morfológicas.

Los caracteres foliares externos más importantes son: la cutinización epidérmica, la textura, la superficie, la consistencia y el aspecto de los márgenes de los microfilos. Los internos son: la estructura marginal y la sección transversal foliar.

1) CUTINIZACIÓN EPIDÉRMICA, TEXTURA Y SUPERFICIE FOLIARES

En general, la epidermis de los microfilos de todas las especies de la sección *Crassistachys* se encuentra cutinizada, pero varía el grado de espesamiento cuticular, el cual tiene relación directa con el aspecto de la superficie y la textura de los microfilos. Se observa mejor en secciones transversales de la epidermis, aunque las modificaciones superficiales de ésta también muestran, en muchos casos, las variaciones que la marcada cutinización imprime a la morfología celular.

En los microfilos de especies orófilas la superficie es lisa, más o menos brillante y pulida. La textura es sub-herbácea o coriácea, y la consistencia crasa a succulenta. Los elementos celulares están invariablemente cutinizados, en mayor grado en el envés que en el haz, y sus paredes externas se proyectan en forma levemente curva cuando se las observa en sección transversal.

En los microfilos de especies que viven en selvas montañas, y en los páramos (Cuatrecasas, 1968) pueden presentarse epidermis estriadas o rugosas. En sección transversal las células son sobresalientes y sus paredes externas, provistas de varias capas cuticulares y cutícula, se proyectan con contornos irregulares a ondulados. La superficie de estos microfilos, vista en superficie, aparece lineada a extremadamente rugosa. Puede estar provista, además, de una cubierta de aspecto céreo, que le confiere un aspecto opaco a pulverulento. La estriación o rugosidad abarca, en general, todo el hipofilo, y está ausente en el epifilo. Este último, si bien cutinizado, es comúnmente liso. En los hipofilos el área media suele ser carenada o aquillada, acentuándose entonces la estriación en esa zona, que se escorre sobre el eje.

En los microfilos de especies que habitan selvas de mediana altura (hasta unos 2000 m s.n.m.), selvas pedemontañas o selvas aproximadamente a la altura del nivel del mar, los hipofilos y epifilos difieren entre sí. Los epifilos están cutinizados, pero las caras externas de sus células son planas, y la superficie en general es lisa y brillante. Los hipofilos, en cambio, presentan una epidermis "combinada": es estria-

da (estriado-aciculada o estriado-surcada) en el área media, y lisa en la porción sub-marginal a marginal de la lámina. La zona media presenta, además, un color más oscuro que el resto de la lámina. La variación en cuanto a textura y superficie se correlaciona con diferentes espesamientos en la pared de las células epidérmicas de la banda media y de la lámina a los lados de la misma.

Finalmente, se han observado dos tipos de modificaciones epidérmicas, representadas, en cada caso, por una sola especie de la sección *Crassistachys*. En *L. papillatum* (Rolleri, 1975), la epidermis es uniformemente papilosa, y sus elementos celulares se proyectan como papilas cónicas unicelulares de alturas relativas variables pero siempre sobresalientes, hasta el punto de ser visibles con escaso aumento o a simple vista. En *L. crassum* (Rolleri, 1977 b) la epidermis presenta especializaciones o modificaciones localizadas, que consisten de grupos celulares de forma ahusada, integrados por 6-7 elementos, raro más, cuyas paredes están más engrosadas y sobresalen más que las epidérmicas adyacentes, también fuertemente cutinizadas y sobresalientes. Estos grupos "mecánicos" se disponen en sentido longitudinal foliar y alternan, de esta manera, áreas elevadas con áreas deprimidas, lo que da como resultado una notable estriación de la epidermis. Las estrías o surcos determinados por la alternancia de grupos especializados con epidermis menos engrosada son mucho más profundos que las irregularidades debidas a los espesamientos cuticulares descritos en primer término.

2) CONSISTENCIA Y SECCIÓN FOLIARES (Láms. II y III)

La consistencia de los microfílos es un carácter que se vincula en forma bastante clara con los aspectos epidérmicos tratados y, en particular, con un carácter de la morfología interna: la sección transversal foliar.

En especies orófilas que viven entre los 2500 y los 4500 m s.n.m. se presentan secciones foliares ancipitales, sub-trianguulares, convexo-carenadas y hasta convexo-deltaideas. Los hipofílos asociados a las tres primeras son lisos a suavemente estriados, siempre cutinizados. Las secciones convexo-carenadas o convexo-deltaideas se vinculan con hipofílos estriado-surcados, totalmente papilosos o provistos de grupos mecánicos epidérmicos especializados. Se ha podido observar, adicionalmente, que las tres primeras secciones foliares citadas se encuentran en relación con mesófilos crasos pero homogéneos, es decir, sin diferenciación histológica notable. Las secciones foliares convexo-carenadas a deltaideas se han hallado hasta el momento vinculadas con mesófilos suculentos, con una relativa diferenciación histológica, consistente no solamente en diferentes tipos de parénquima en las porciones adaxial y abaxial de la

hoja, sino, particularmente, en el desarrollo de un tejido engrosado de tipo colenquimático subepidérmico abaxial.

En especies que viven en selvas al nivel del mar o selvas pedemontanas las secciones foliares son aliformes, sub-ancipitales o bien, más raro, trapezoidales. Las dos primeras se encuentran en microfilos subherbáceos o herbáceos, con un desarrollo discreto de la lámina en ancho, característicos de especies de selvas tropicales que crecen a baja altura sobre el nivel del mar. Las secciones foliares trapezoidales se han encontrado en especies afines, pero que habitan selvas pedemontanas, hasta una altura s.n.m. aproximada de 1500-1700 m, en las cuales el desarrollo en ancho de la lámina es menor. En todos los casos, el mesófilo es relativamente simple, homogéneo, y la consistencia herbácea a sub-herbácea.

3) ESTRUCTURA DE LOS MÁRGENES FOLIARES (Lám. IV)

La especialización o modificación de los márgenes es muy común en las especies de la sección *Crassistachys*. De hecho, es más bien la condición generalizada el hallar algún tipo de modificación en la epidermis foliar correspondiente al área marginal de los microfilos.

Se encuentran *márgenes enteros*, en cierto número de casos, sin aparente modificación. Pero observados en detalle, estos márgenes enteros o lisos están formados por elementos celulares diferentes de los epidérmicos adyacentes de la lámina. Los mencionados elementos son células mecánicas engrosadas variadamente, de aspecto "traqueiforme", 4-5 veces más largas que anchas, que se disponen en un número de hileras marginales que va desde 1-2, en microfilos herbáceos, hasta 6-7 en microfilos coriáceos más o menos rígidos.

Los márgenes no enteros son los más frecuentes. Se presentan una serie de tipos morfológicos, con formas intermedias, que pueden ordenarse como sigue: irregulares engrosados a escabrados, sub-papilosos, papilosos, papiloso-denticulados y denticulados.

LOS MÁRGENES IRREGULARES ENGROSADOS A ESCABRADOS: Se notan a simple vista por su recorrido más o menos ondulado, no uniforme. Las células epidérmicas que los forman se han modificado notablemente con respecto a las epidérmicas de la lámina, en lo que respecta al mayor espesamiento de sus paredes y a su menor tamaño. Estos elementos marginales suelen ser más o menos isodiamétricos y hallarse dispuestos en varias hileras, la más externa de las cuales tiene, por lo común, paredes sobresalientes o proyectadas, a veces con un aspecto casi papiloso. Una mayor protrusión de los elementos marginales descritos lleva a lo que se ha designado como *márgenes sub-papilosos*.

LOS MÁRGENES PAPILOSOS: Están formados típicamente por papilas cónicas, romas, dispuestas en varias hileras. Cuando las citadas papilas se alargan marcadamente y sus extremos son agudos, ocasionalmente recurvados o retrorsos, los márgenes se han designado como *papiloso-denticulados*. Los elementos de los dos tipos descritos son siempre unicelulares.

LOS MÁRGENES DENTICULADOS: Se distinguen, en general, de todos los tipos anteriores. Los denticulos pueden ser uni- o pluricelulares, agudos, proyectados lateralmente a recurvos o retrorsos en diverso grado. El denticulado marginal presenta variaciones en el número de células que integran los denticulos, en la continuidad y en la dirección de los mismos. Se han observado dos tipos de morfología muy diferente, a saber:

- a) *El margen denticulado rígido*, formado por elementos pluricelulares (ocasionalmente grupos pluricelulares de contorno cercanamente triangular terminados en varios denticulos rígidos), proyectados lateralmente y con sus células distales retrorsas, todas marcadamente engrosadas. Los denticulos de este tipo tienden a concentrarse en las porciones medio-basales de los microfílos y a disponerse en forma muy distante o faltar en las porciones medio-apicales de los mismos.
- b) *El margen denticulado no rígido* se compone, generalmente, de elementos uni- o paucicelulares, proyectados acrópetamente o lateralmente, nunca retrorsos, discretamente engrosados y, por lo común, dispuestos en forma continua. La frecuencia de estos denticulos no rígidos, de aspecto delicado, hialinos, puede, sin embargo, variar. Se encuentran márgenes continuamente denticulados o distantemente denticulados. Las áreas interdenticulares están formadas por elementos discretamente engrosados, de aspecto "traqueiforme", en 1-2 hileras. En todos los casos, el denticulado no rígido va desde la base hasta el ápice de los microfílos, es decir, no hay zonas del margen con una concentración mayor de denticulos, como puede suceder en los márgenes con denticulos rígidos. Es necesario hacer notar, finalmente, que en estos últimos las áreas interdenticulares del margen pueden ser escabradas, irregularmente engrosadas hasta, ocasionalmente, papilosas.

CARACTERES FOLIARES Y GRUPOS DE ESPECIES AFINES EN LA SECCION CRASSISTACHYS

Aplicando los caracteres foliares analizados, y correlacionándolos con otros aspectos de la morfología general del esporofito y la ecología

de las especies, es posible segregar, en la sección *Crassistachys*, una serie de grupos cuyos miembros presentan afinidades claras entre sí y se distinguen, a la vez, de otros grupos de elementos relacionados. Por el momento se ha preferido no asignarles categoría taxonómica y se los ha descrito bajo el nombre de la especie cuyo binomio es el de más antigua publicación.

Grupo *Lycopodium saururus*

Las especies de este grupo son plantas más o menos crasas a rígidas, de color verde intenso a verde-rojizo o, con menos frecuencia, enteramente rojas. Alcanzan una altura de unos 50-60 cm y presentan ejes candelabroiformes o digitiformes ascendentes a erguidos, crasos, de hasta 10-12 cm de diámetro sin las hojas, y cubiertos totalmente por ellas. Los microfilos son falcados, trígonos o, más raro, foliáceos; tienen contornos lanceolados, consistencia suculenta a (menos comunmente) corticada, y superficie foliar lisa o no, y, en este último caso, estriado-rugosa, opaca y pulverulenta. Son erectos a incurvados, adpresos a imbricados, y la sección foliar varía desde ancipital a triangular o convexo-aquillada. Los márgenes son irregulares y engrosados, sub-papilosos o papilosos. Se incluyen en este grupo las 10 especies que presentan modelo epidérmico sinuoso distante.

Son elementos terrestres o saxícolas, de suelos húmedos y generalmente ácidos. Típicamente orófilos, crecen a media y gran altura, en páramos (en sus tres niveles: sub-páramo, páramo propiamente dicho y super-páramo), puna húmeda y vertientes orientales de los Andes tropicales de Sudamérica, desde Colombia y Venezuela hasta el NO de Argentina.

Grupo *Lycopodium brongniartii*

Las especies de este grupo son plantas flexibles, hasta casi apoyantes, de hasta 1 m de altura o más, siempre verdes a verde-amarillentas. Tienen ejes flexibles erguidos a distalmente péndulos, de hasta 6 mm de diámetro sin las hojas, sub-crasos pero resistentes, laxa o densamente foliosos. Los microfilos, por lo común foliáceos planos, tienen contornos lanceolados anchos, elípticos anchos o, menos frecuentemente, lineares. Son extendidos a sub-erectos, de superficie lisa a nítida, herbáceos a medianamente suculentos. Las secciones transversales son ancipitales a sub-trianguulares. Los márgenes son enteros, formados por unas pocas hileras de células uniformemente engrosadas. Se reúnen en este grupo todas las especies que presentan modelo epidérmico sinuoso angular.

Son elementos terrestres o epífitos, los primeros con un desa-

rrollo a veces considerable del esporofito. Los epífitos pueden ser plantas pequeñas (ca. 20 cm) y erguidas, o bien plantas robustas largamente péndulas. Crecen en áreas selváticas de altura media sobre el nivel del mar, llegando a veces hasta los límites inferiores del páramo, siempre en microambientes húmedos. Las selvas montanas húmedas de Centroamérica y Sudamérica (en especial Colombia y Venezuela) son ricas en especies de este grupo.

Grupo *Lycopodium reflexum*

Las especies reunidas en este grupo son plantas delicadas, de aspecto grácil, verdes a verde-amarillentas (los ejes son, por lo general, amarillentos, contrastando con el color verde claro de los microfilos). Los tallos, largamente dicótomos, son delgados y flexibles (ca. 2-2,5 mm de diámetro sin las hojas), erguidos a distalmente péndulos, apoyantes o caedizos. Los microfilos, muy característicos, foliáceos angostos a sublineares, de contorno triangular a triangular-lanceolado, cortos o atenuados, se disponen laxamente sobre los ejes y son extendidos en las ramas terminales y reflexos en las restantes porciones del tallo. Las secciones foliares son aliformes a triangulares o trapezoidales. Las secciones trapezoidales son poco frecuentes y parecen encontrarse, por el momento, en los elementos del grupo que viven a mayores alturas sobre el nivel del mar y que exhiben una lámina foliar contraída o reducida en ancho, pero más desarrollada en lo que respecta a la succulencia del mesófilo. Los márgenes son distante- a continuamente denticulados, y los denticulos son del tipo "no rígido". El modelo epidérmico es sinuoso frecuente. Las 7 especies de la sección que lo presentan comparten, en general, un tipo morfológico "reflexoide" muy característico.

Terrestres y de suelos húmedos, crecen en áreas selváticas desde el nivel del mar hasta los 1700-2000 m, aproximadamente. Las especies de este grupo se encuentran principalmente en los trópicos sudamericanos, pero *L. reflexum*, la especie que le da el nombre es, juntamente con *L. saururus*, la que presenta una de las áreas de distribución más extensa, en Centroamérica, Sudamérica y Antillas (Rolleri, 1981).

Grupo *Lycopodium brevifolium*

Se agrupan aquí formas rígidas, erguidas, robustas, de color verde, verde-rojizo, definitivamente rojo o pardo-rojizo, con ejes candelabriformes crasos en las porciones terminales y leñosos en las porciones basales maduras, en las cuales alcanzan hasta 20 mm de diámetro (sin las hojas). Los microfilos, reducidos, son deltoideos, cordiformes o linguifor-

mes, de contornos ovados anchos a subcordados, dispuestos en espirales densas (hasta 12 hileras), y totalmente deflexos excepto en el extremo apical de las ramas. La consistencia es coriácea a corticada y la superficie lisa u opaca. Las secciones foliares son generalmente sub-triangu-lares a triangulares. Los márgenes son irregulares, siempre engrosados, con tendencia a escabrados o sub-papilosos. El modelo epidérmico es poligonal engrosado, y las especies que se reúnen en este grupo fueron listadas al describirlo.

Terrestres o saxícolas, viven por lo común en suelos someros pero con provisión de agua abundante, ácidos o turbosos. Son exclusivamente orófilos: rara vez se los encuentra por debajo de los 3000 m s.n.m., y las áreas de mayor concentración de especies de este grupo son los páramos en sus tres niveles.

Grupo *Lycopodium densifolium*

En este grupo se reúnen elementos cercanamente vinculados, por su tipo morfológico, con los del grupo anterior. Se trata de plantas erguidas, rígidas, con dicotomías cortas divergentes semejantes en longitud, de una altura aproximada de 30-40 cm y ejes candelabriformes robustos. Los microfilos son trígonos, falcados o triangulares, no reducidos sino con láminas discretas de contorno lanceolado corto, consistencia coriácea, superficie más o menos lisa y dirección recurvada a reflexa. Las secciones foliares son triangulares a triangular-aquilladas y los márgenes denticulados, formados por denticulos rígidos pluricelulares que tienden a concentrarse en las porciones medio-basales de los microfilos. Se reúnen en este tipo morfológico las especies que presentan modelo epidérmico sub-poligonal engrosado.

Las afinidades de este grupo con el anterior son muy marcadas y se extienden a los aspectos ecológicos y a una similar distribución geográfica, aunque, en general, no se encuentran en el súper-páramo, sino que son más frecuentes en el páramo propiamente dicho o, fuera del páramo, en áreas montañosas de alturas semejantes.

El modelo sub-poligonal no engrosado aparece en 6 especies que no pueden reunirse en un solo grupo o tipo morfológico. El modelo así descrito se presenta en *L. acutum* y *L. polycladum*, ambos con afinidades "saururoides" más o menos evidentes; en *L. rigidum* y *L. sieberianum*, más cercanos por el tipo general a *L. densifolium* y en *L. blepharodes* y *L. pearcei* que se relacionan, en muchos aspectos de su morfología, con los tipos "saururoides", y en otros, con los tipos "re-flexoides".

RESUMEN Y PRECISIONES

Se han analizado una serie de caracteres foliares externos e internos en 56 especies de *Lycopodium* de la sección *Crassistachys*. La correlación de tales caracteres con un estudio detallado de los tipos o modelos epidérmicos presentes en los microfilos y con otros aspectos de la morfología del esporofito, permitió establecer 5 grupos de especies afines, designados con el nombre del binomio específico de más antigua publicación en cada caso, a saber: *L. saururus*, *L. reflexum*, *L. brongniartii*, *L. brevifolium* y *L. densifolium*. Los tres primeros constituyen agrupaciones muy claras, de acuerdo con el tipo morfológico de las especies que incluyen. Los dos últimos podrían ser considerados, en realidad, como un grupo único, en el cual hay una tendencia gradual hacia la reducción foliar, la posición totalmente deflexa de los microfilos y las formas candelabriformes rígidas adaptadas a condiciones de vida en alta montaña, especialmente los páramos, en todos sus niveles.

La correlación efectuada permitió separar con precisión aquellas formas laxas de hoja reflexa de las rígidas con similar disposición foliar (grupos *L. reflexum* y *L. densifolium* respectivamente, que se agrupaban en la serie *Reflexa* Herter sobre la base del mencionado carácter). La dirección foliar, por sí sola, no permite la separación correcta de las especies de hoja reflexa, y es necesario correlacionarla con otros caracteres de la morfología foliar, como los aquí seleccionados, para que resulte sistemáticamente efectivo.

Seis especies presentan un modelo epidérmico diferente de los 5 descritos, pero sus afinidades mutuas no son tan claras como para reunir las en un grupo. Parecen más bien formas intermedias, "saururoides" o "reflexoides" en mayor o menos grado, y se requieren más datos para precisar sus vinculaciones estrictas. Sin embargo, como las 56 especies estudiadas no constituyen la totalidad de las que integran la sección establecida por Herter (1909, 1950, 1953), un estudio de las restantes podría arrojar información adicional sobre los grupos ya existentes o sobre nuevas vinculaciones interespecíficas en la sección "in toto".

BIBLIOGRAFIA

- CHOWDURY, N., 1937. Notes on some Indian species of *Lycopodium*, with remarks on the distribution of the genus in India. *Trans. Nat. Inst. Sc. India* 1 (9): 187-226.
- CHU, M. CH. Y., 1974. A comparative study of the foliar anatomy of *Lycopodium* species. *Am. J. Bot.* 61 (7): 681-692.
- CUATRECASAS, J., 1968. Paramo vegetation and its like forms. En Troll C. et al. (ed.) *Proc. UNESCO Mexico Symp.* 1966, *Coll. Geograph.* 9: 163-186.

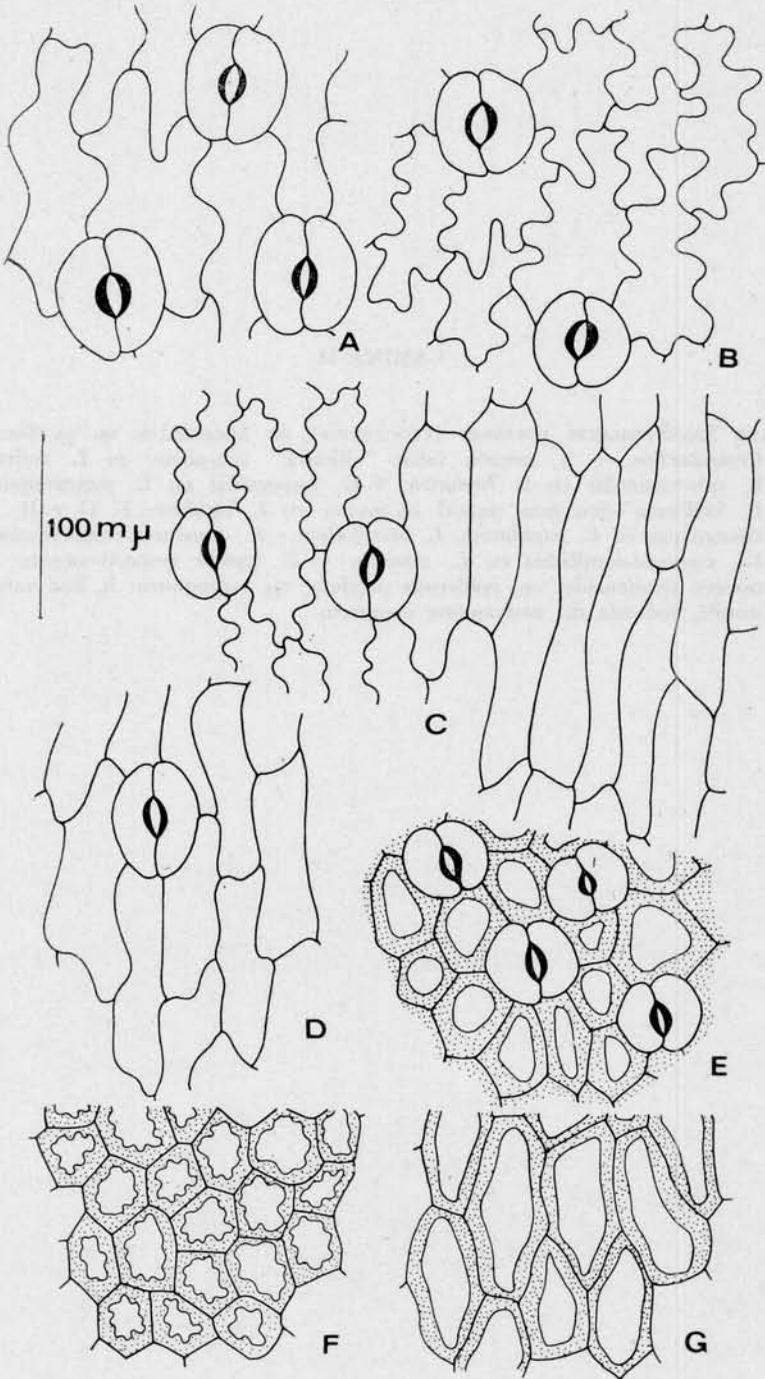
- HERTER, W., 1909. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lycopodium*. Studien über die Untergattung *Urostachys*. *Engl. Bot. Jahrb.* 43 (1-2), 98: 1-56.
- 1950. Systema *Lycopodiorum*. *Rev. Sudamericana Bot.* 8 (3): 67-86.
- 1953. Neue und Kritische Hochandine *Urostachys*arten (*Lycopodiaceae*). *Rev. Sudamericana Bot.* 10 (4-5): 110-132.
- ROLLERI, C., 1972a. Dos nuevas especies de *Lycopodium* para el NO de Argentina. *Darwiniana* 16 (1-2): 133-139.
- 1972b. Morfología comparada de las especies de *Lycopodium* (*Lycopodiaceae-Pteridophyta*) del noroeste argentino. *Rev. Mus. La Plata (N.S.) Bot.* 12 (68): 223-317.
- 1975. A new species of *Lycopodium* from the Peruvian Andes. *Am. Fern. J.* 65 (1): 3-6.
- 1977a. The correlation of morphology and geographical distribution in *Lycopodium saururus* Lam. *Am. Fern. J.* 67 (4): 109-120.
- 1977b. Estudios morfológicos y sistemáticos en la sección *Crassistachys* Herter del género *Lycopodium* L.: *L. brevifolium* Hook. & Grev. y *saururus* Lam. *Obra del Centen. Mus. La Plata* 3: 97-110.
- 1978. Dos nuevas especies de *Lycopodium* para los Andes tropicales. *Hickenia* 1 (26): 143-149.
- 1979. Análisis morfológico y revisión sistemática de las especies andino-patagónicas del género *Lycopodium*. *Physis* 38 (95): 39-62.
- 1980. Estudios morfológicos y sistemáticos en la sección *Crassistachys* Herter del género *Lycopodium* L.: *L. brevifolium* Hook. & Grev. y *L. rufescens* Hook. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 243-254.
- 1981. Sinopsis de las especies de *Lycopodium* L. (*Lycopodiaceae-Pteridophyta*) de la sección *Crassistachys* Herter. *Rev. Mus. La Plata (N.S.) Bot.* 13 (71): 61-114.
- 1984. Notas nomenclaturales y taxonómicas en la sección *Crassistachys* Herter del género *Lycopodium* L. I. *Rev. Mus. La Plata (N.S.) Bot.* 13 (78): 189-196.
- 1985. Estudios morfológicos y sistemáticos en la sección *Crassistachys* Herter del género *Lycopodium* L.: *L. cruentum* Spring. *Rev. Mus. La Plata (N.S.) Bot.* 14 (90): 45-63.

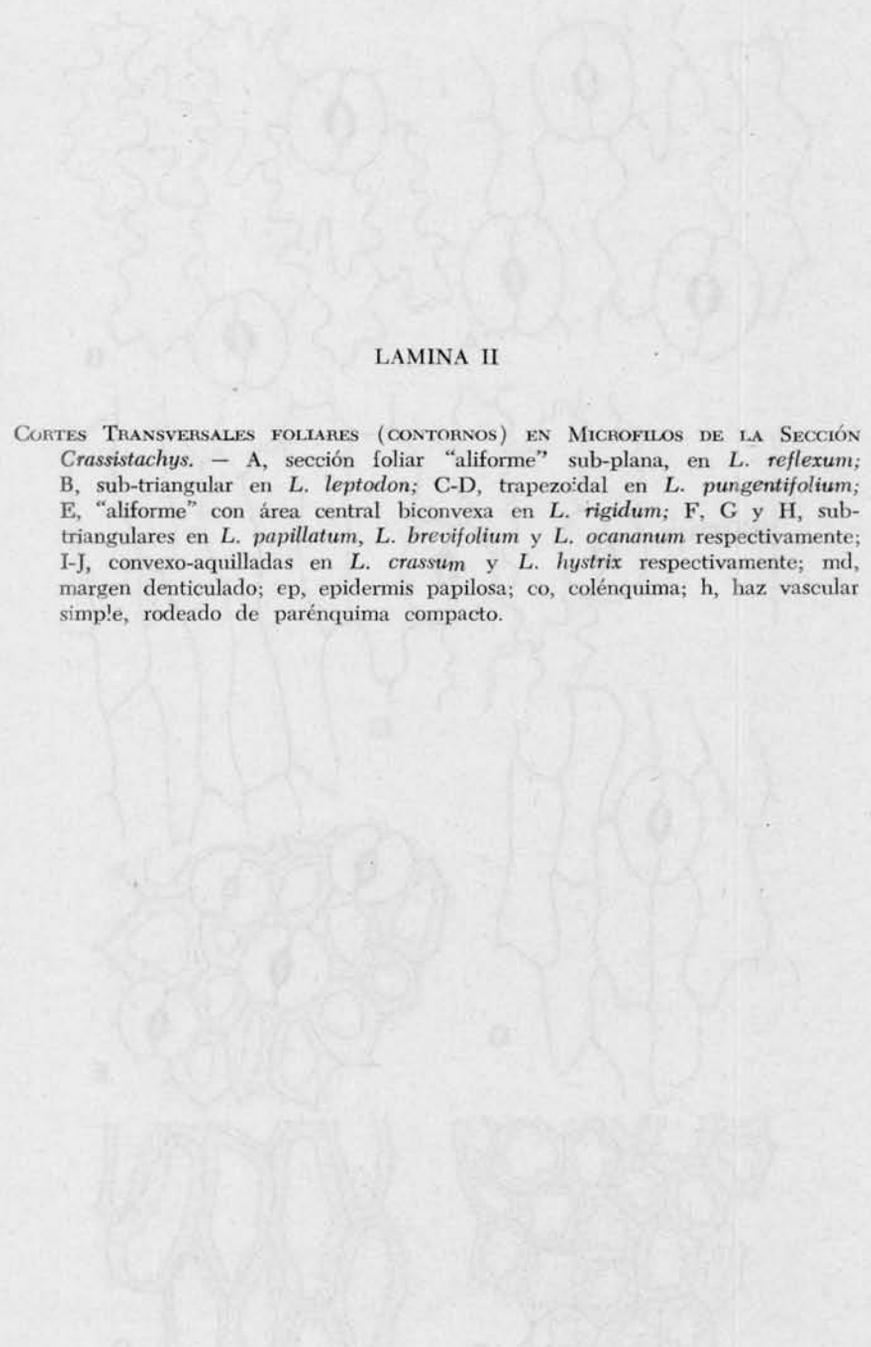
Manuscrito recibido el 30 de agosto de 1984.

Manuscrito revisado recibido el 13 de noviembre de 1984.

LAMINA I

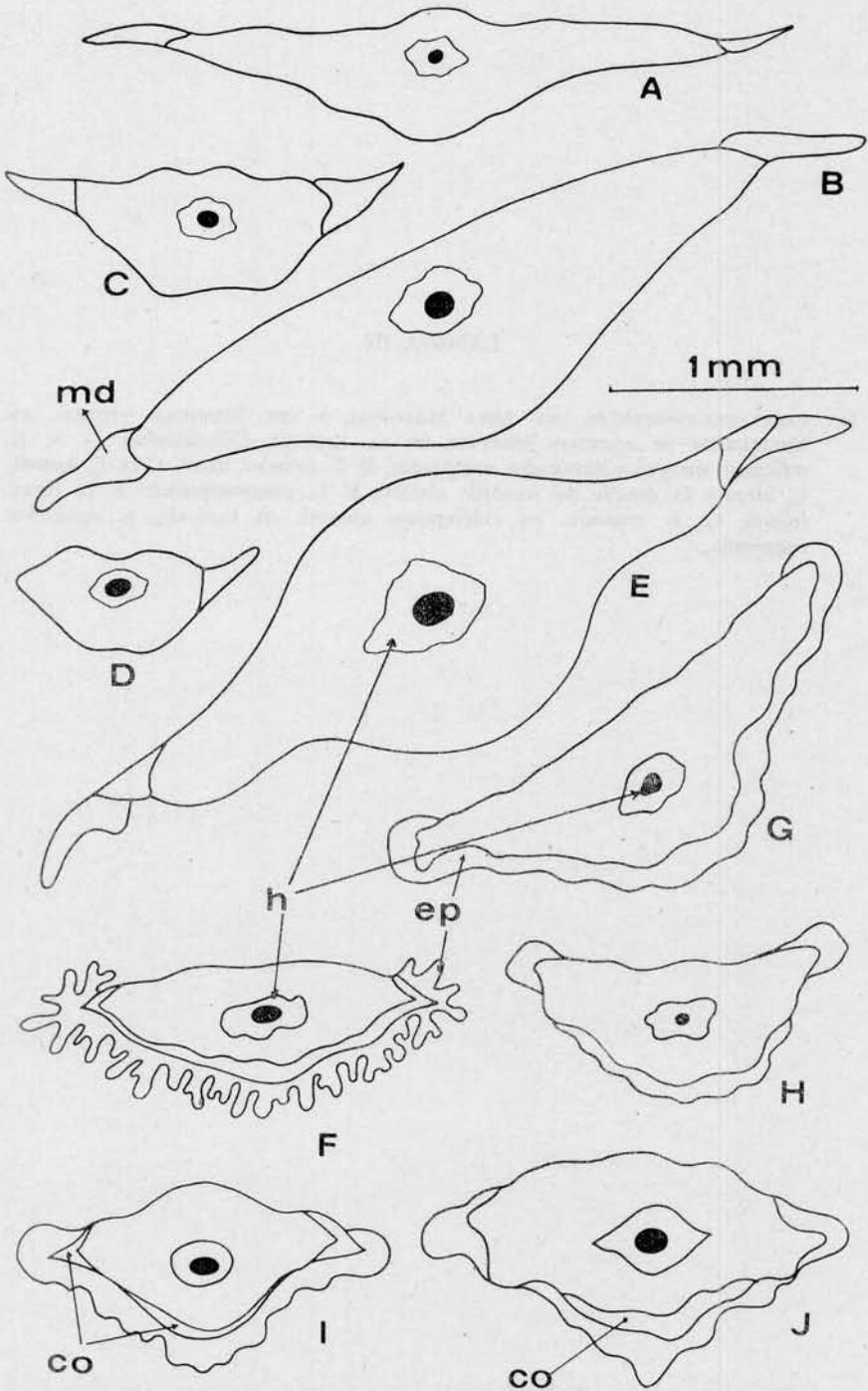
MODELOS EPIDÉRMICOS FOLIARES EN LA SECCIÓN *Crassistachys*. — A, sinuoso distante (en *L. saururus*); B, sinuoso angular (en *L. brongniartii*); C, sinuoso frecuente "combinado", con área media subpoligonal (en *L. reflexum*); D, sub-poligonal no engrosado (en *L. rigidum*); E-F, poligonal engrosado (E, en *L. brevifolium* y F, en *L. rufescens*); G, sub-poligonal engrosado (en *L. densifolium*).

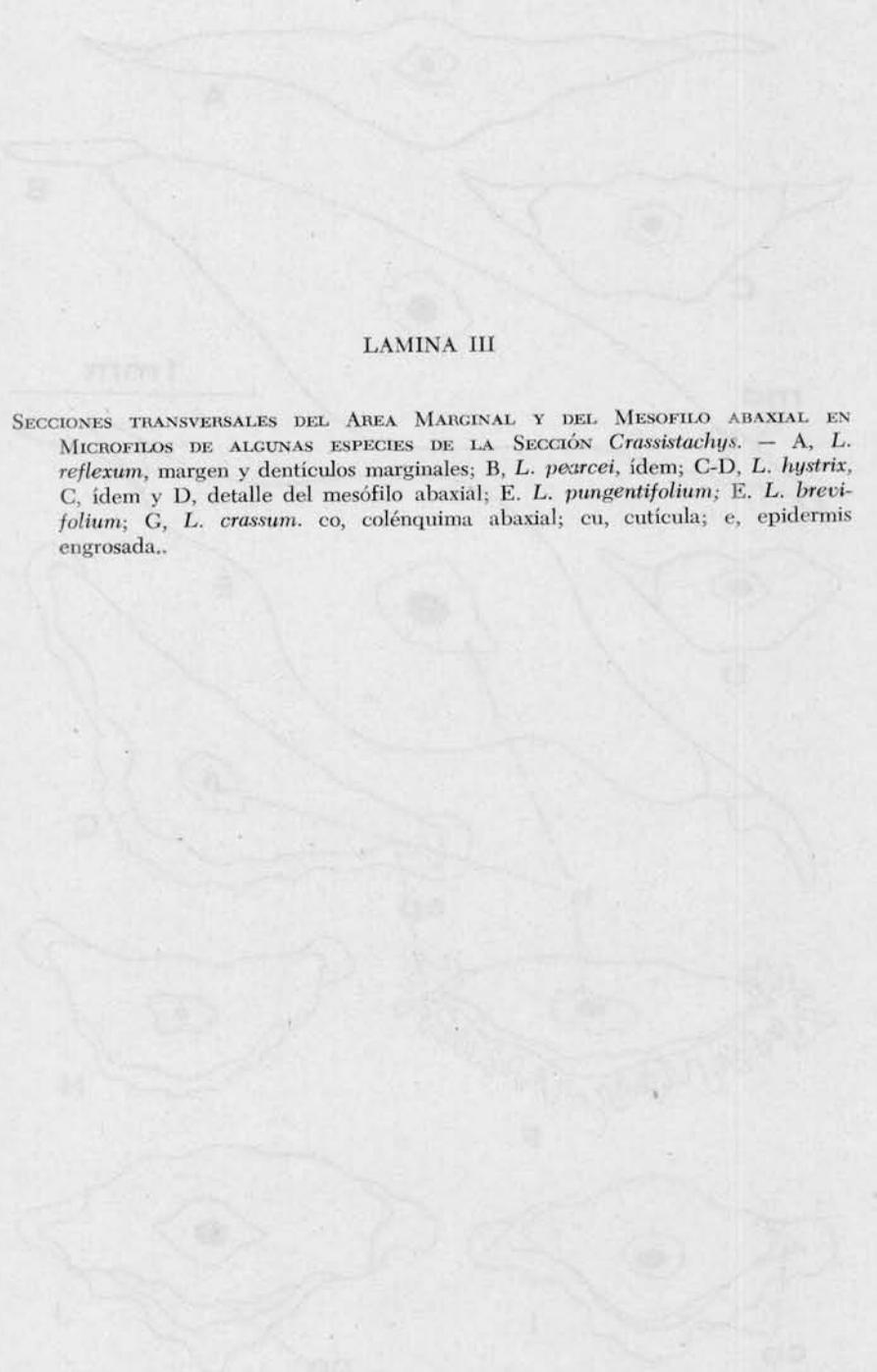




LAMINA II

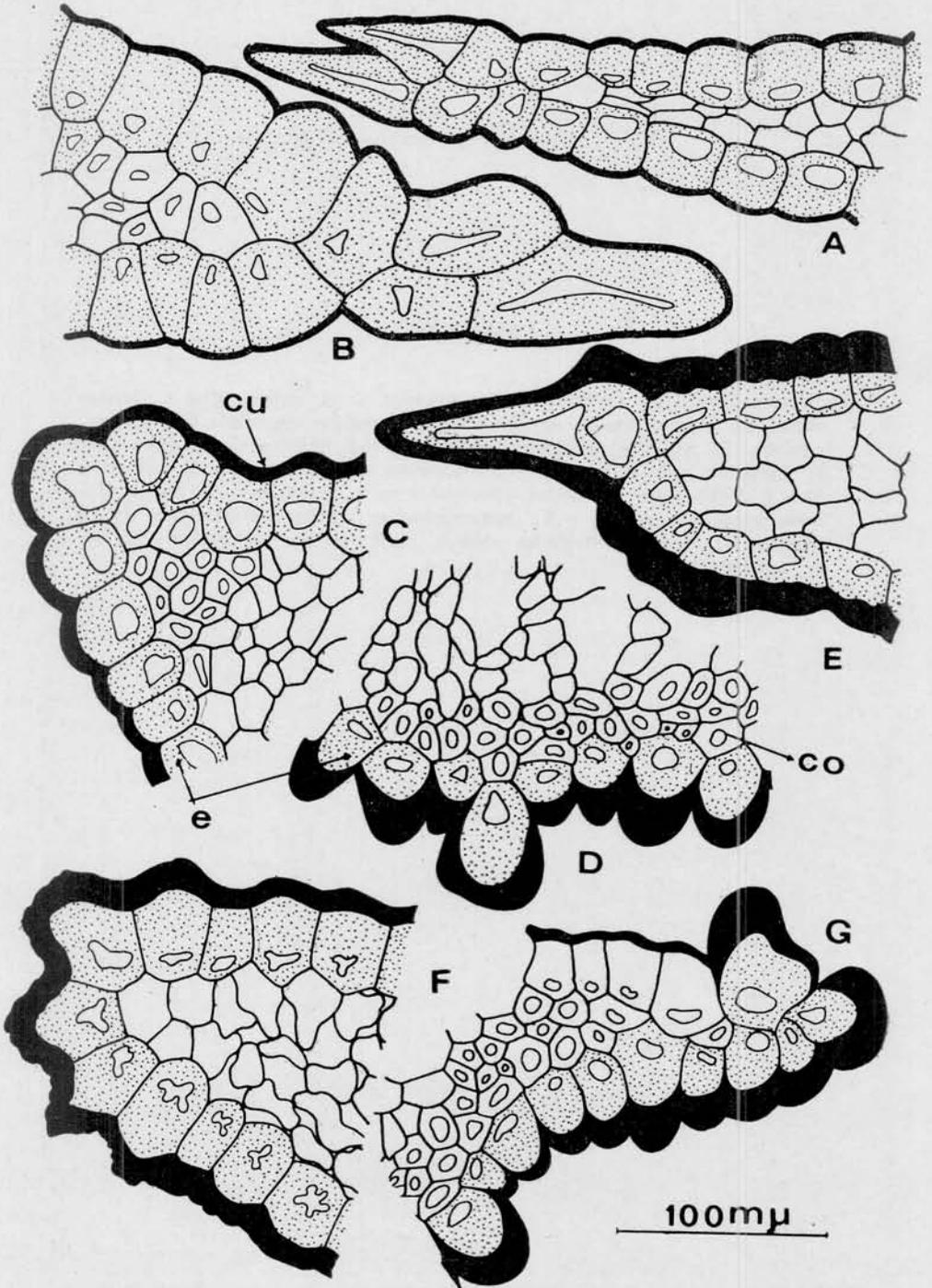
CORTES TRANSVERSALES FOLIARES (CONTORNOS) EN MICROFILOS DE LA SECCIÓN *Crassistachys*. — A, sección foliar "aliforme" sub-plana, en *L. reflexum*; B, sub-triangular en *L. leptodon*; C-D, trapezoidal en *L. pungentifolium*; E, "aliforme" con área central biconvexa en *L. rigidum*; F, G y H, sub-triangu-lares en *L. papillatum*, *L. brevifolium* y *L. ocananum* respectivamente; I-J, convexo-aquilladas en *L. crassum* y *L. hystrix* respectivamente; md, margen denticulado; ep, epidermis papilosa; co, colénquima; h, haz vascular simple, rodeado de parénquima compacto.



The image contains several faint botanical line drawings of leaf cross-sections. At the top, there are two drawings labeled 'A' and 'B'. Below them are two more labeled 'C' and 'D'. In the middle, there are two labeled 'E' and 'F'. At the bottom, there are two labeled 'G' and 'H'. Each drawing shows the internal structure of a leaf, including the epidermis, cuticle, and various layers of mesophyll and vascular bundles. The drawings are arranged in a roughly vertical sequence, with some overlapping. The labels are small and placed near the corresponding drawings.

LAMINA III

SECCIONES TRANSVERSALES DEL AREA MARGINAL Y DEL MESOFILO ABAXIAL EN MICROFILOS DE ALGUNAS ESPECIES DE LA SECCION *Crassistachys*. — A, *L. reflexum*, margen y denticulos marginales; B, *L. pearcei*, ídem; C-D, *L. hystrix*, C, ídem y D, detalle del mesófilo abaxial; E, *L. pungentifolium*; F, *L. brevifolium*; G, *L. crassum*. co, colénquima abaxial; cu, cutícula; e, epidermis engrosada.



LAMINA IV

MÁRGENES FOLIARES EN LA SECCIÓN *Crassistachys*. — A, enteros tipo *L. brongniartii*; B, enteros tipo *L. sanctae-barbarae*; irregular engrosado tipo *L. brevifolium*; D, sub-papiloso tipo *L. ocananum*; E-F, papiloso-denticulados tipo *L. eremorum* y *L. coriaceum* respectivamente; G, papiloso tipo *L. rufescens*; H e I, denticulados no rígidos unicelulares en *L. reflexum* y *L. pungentifolium* respectivamente; J y K, denticulados no rígidos paucicelulares en *L. blepharodes*; L-O, denticulados rígidos (L-N, en *L. densifolium*; O, en *L. rigidum*).

