

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA

(NUEVA SERIE)

TOMO XIV

1987

Botánica, Nº 94

EPIDERMIS Y ESTOMATOGENESIS EN MARATTIACEAE (MARATTIALES- EUSPORANGIOPSIDA)

CRISTINA ROLLERI¹, AMELIA M. DEFERRARI¹
Y MARIA DE LAS MERCEDES CICIARELLI¹

RESUMEN

El presente trabajo contribuye al conocimiento de la morfología epidérmica de helechos eusporangiados, analizando 8 especies, no estudiadas previamente, de *Angiopteris* Hoffmann, *Danaea* J. B. Smith y *Marattia* Sw.

La morfología epidérmica —tipos celulares en vista superficial, estomas adultos, tricomas, escamas e idioblastos (células silíceas)— brinda caracteres diagnósticos en el nivel específico.

El indumento se estudia aquí por primera vez. Se encuentran tricomas masivos no glandulares, tricomas glandulares de morfología diversa, escamas basifijas y peltadas.

La estomatogénesis se estudia también por primera vez en dos especies: *Marattia alata* Sw. y *M. kaulfussii* J. B. Smith. Los modos de desarrollo hallados son dos: perígenos y mesoperígenos, predominando los segundos. En las ontogenias mesoperígenas se observan, además de "tríadas en T", ya descritas para *Angiopteris evecta* (Forster) Hoffmann, "tríadas paralelas" y tríadas con tercera división oblicua, las dos últimas descritas por primera vez. Se hace una breve discusión sobre la terminología que se considera más conveniente para referirse a los aparatos estomáticos y su correspondencia con la terminología usada en lengua inglesa.

Mediante los caracteres analizados se pueden separar claramente las especies y señalar, "a priori", afinidad entre los géneros. La morfología epidérmica estaría en concordancia con la idea enunciada por Copeland en 1947 de que habría más afinidad entre *Angiopteris* y *Marattia* que entre ambas y *Danaea*, y la idea de Pant et al., de 1983, de que los géneros vivientes del orden *Marattiales* se agruparían naturalmente en una sola familia: *Marattiaceae*.

Morfología epidérmica, indumento, estomatogénesis, helechos eusporangiados, Marattiaceae.

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.

ABSTRACT

EPIDERMIS AND STOMATOGENESIS IN MARATTIACEAE (MARATTIALES-EUSPORANGIOPSIDA). — The present paper is the first analysis of the epidermic morphology and the stomatogenesis of 8 species of eusporangiate ferns, belonging to *Angiopteris* Hoffmann, *Danaea* J. B. Smith and *Marattia* Sw. In the first case we have taken into account epidermal cells as seen from the surface, mature stomata, trichomas, scales and silica cells, and have found that diagnostic traits, down to the specific level, can be discerned out of them. The indument is here studied for the first time, revealing trichomas that can be non-glandular and massive or glandular (taniferous), and scales either inserted by their bases or peltate. Stomatogenesis is also studied for the first time in 2 species: *Marattia alata* Sw. and *M. kaulfussii* J. B. Smith. Development modes are two: perigenous and mesoperigenous, with predominance of the latter. Besides triads of the "T" type, already described for *Angiopteris evecta* (Forster) Hoffmann, two other types are also found: (a) "parallel" and (b) "oblique", in which the guard cells are cut off by a second oblique division of the meristemoid. Both types are here described for the first time. A brief discussion follows, concerning the most convenient Spanish terminology for stomatal apparatuses, and its correspondence to English terms. The use of the above characters allows for a clear separation of the 8 species under study, and for an "a priori" pointing of affinities among genera. The epidermic morphology would be in agreement with Copeland's 1947 suggestion about a closer relation between *Angiopteris* and *Marattia* than between both and *Danaea*, and with the idea of Pant et al. (1983) that the extant genera of the Order Marattiales should naturally fall into only one family: *Marattiaceae*.

Epidermal morphology, indument, stomatogenesis, eusporangiate ferns, Marattiaceae.

INTRODUCCION

Los estudios pioneros en estructura y desarrollo de los aparatos estomáticos en helechos y plantas afines aparecen en la segunda mitad del siglo XIX con los trabajos de Oudemans (1865), Hildebrand (1866), Strasburger (1866-67) y Porsch (1905).

Más recientemente, Kondo & Toda (1956); Maroti (1958, 1961); Kondo (1962); Pant & Mehra (1964); Pant (1965); Maroti (1969); Thurston (1969); Van Cotthem (1970); Inamdar (1970); Inamdar et al. (1971); Probst (1971); Fryns-Claessens & Van Cotthem (1973) y Pant et al. (1980), entre otros, re-investigaron diversos aspectos de la estomatogénesis y la morfología epidérmica en numerosas familias de pteridófitas y, especialmente, en helechos leptosporangios.

Además, Maroti (1965); Pant & Khare (1969); Inamdar (1970); Pant & Khare (1971, 1974); Pant & Misra (1976, 1977) y Pant et al. (1983), estudiaron los caracteres de la epidermis y estomas en helechos eusporangios en particular, tanto en géneros vivos como extinguidos.

Este trabajo pretende ser una contribución al conocimiento de la morfología epidérmica de especies de *Angiopteris* Hoffmann, *Danaea* J. B. Smith y *Marattia* Sw. no estudiadas previamente en tal sentido, suministrando el resultado de las observaciones efectuadas sobre tipos celulares en vista superficial, estomas adultos y anexos epidérmicos (pe-

los, escamas e idioblastos), señalando su valor diagnóstico en los géneros mencionados. La estomatogénesis se estudia por primera vez en *Marattia alata* Sw. y *M. kaulfussii* J. B. Smith.

En la descripción histológica del indumento se ha considerado apropiada la propuesta por Metcalfe & Chalk (1979). En cuanto a la terminología utilizada para estomatogénesis y estomas adultos se ha seguido a Pant (obras citadas) y a Van Cotthem (obras citadas). Aunque existen otros autores que se han ocupado del tema de los estomas y su ontogenia, en forma general, (Stace, 1965; Payne, 1979; Rasmussen, 1981; Stevens & Martin, 1978; etc.), se trata, o bien de propuestas clasificatorias diversas o bien de trabajos no vinculados tan directamente como los citados con los helechos en general o con los eusporangiados en particular.

Las autoras agradecen la desinteresada colaboración de David B. Lellinger, curador del U.S. Nat'l Herbarium, Division of Ferns, y de Betty Meggers, Research Associate, Department of Anthropology, ambos en U.S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., quienes facilitaron una parte substancial de la bibliografía utilizada. Realizó las ilustraciones la Lic. Virginia Dubarbier de Natoli (CONICET).

MATERIALES Y METODOS

MÉTODOS: Para estudios de epidermis se diafanizaron frondes con hidróxido de sodio al 3%. Las coloraciones utilizadas fueron: (a) coloración de Foster (1958) combinada (cloruro férrico, ácido tánico y safranina) para áreas meristemáticas y (b) coloración con safranina-fast green (Johansen, 1940), para frondes adultas.

Para determinar la naturaleza química de la pared y contenidos celulares en tricomas, escamas e idioblastos, se aplicaron una serie de reacciones de caracterización específicas. Para detectar celulosa en paredes se usaron los tests del pardo de Bismarck y del azul de anilina; para lignina, el test del floriglucinol; para taninos, el test del sulfato ferroso y para detectar sílice en idioblastos epidérmicos, el del fenol, todos según Johansen (1940). Para cutina se efectuó la prueba del Sudán IV en etilenglicol, siguiendo el procedimiento de Gurr (1968).

MATERIALES

Una lista seleccionada del material de herbario de referencia se cita a continuación.

Angiopteris lygodiifolia Ros.

JAPON: *Kyûkû*, Isl. Tokunoshima, en route from to Mt. Amagi-dake, Tokunoshima-chô, Ooshima gun, Kagoshima Prefecture, Iwatsuki y otros, 646 y 173 (ambos LP).

***Danaea cuspidata* Liebm.**

COSTA RICA: *Puntarenas*, vicinity of biological station at Finca Wilson, 5 km S of San Vito de Java, 1-4 km SW of Station, Mickel 3114 (LP); Osa Península, on ridge 9,5 km W of Rincón de Osa, Mickel 2753 (LP).

***Danaea moritziana* Presl**

COLOMBIA: Chocó, 0,3 km E of the Ciudad Bolívar, Quibdo road across the suspension bridge at ca. km 141, Lellinger & de la Sota 881 (LP); NW side of Alto del Buey, trail along ridge from the confluence of the forks of the río Mutatá, above the río Dos Bocas to the top of Alto del Buey, Lellinger & de la Sota 247 (LP); slopes and ridges of Loma del Cuchillo, ca. 15 km WSW of Chigorodó, Lellinger & de la Sota 640 (LP); Mojarras del Tadó, 8,5 km E of Istmina, Lellinger & de la Sota 386 y 421 (ambos LP); *El Valle*, Finca La Pradera, ca. 6 km SW of El Cairo, on the trail to río Blanco, between El Brillante and Boquerón, Lellinger & de la Sota 789 (LP).

***Danaea nodosa* (L) J. B. Smith**

COSTA RICA: *Heredia*, upstream from Puerto Viejo ca. 4 km at Finca La Selva, Mickel 3504 y 3578 (ambos LP); *Cartago*, 3 km W of Turrialba city limits, Mickel 2609 (LP). COLOMBIA: Chocó, río San Juan, 3,5 km SW of Andagoya, just NE of the mouth of the río Suruco, Lellinger & de la Sota 632 (LP); trail above water supply impoundment W of Puerto Mutis (Bahía Solano), Lellinger & de la Sota 10 y 14 (ambos LP); Mojarras del Tadó, 8,5 km E of Istmina, Lellinger & de la Sota 395 y 416 (ambos LP); río El Salto, tributary of the río Suruco, 9 km W of Andagoya, Lellinger & de la Sota 477 (LP); río Mutatá, ca. 3 km above its junction with río El Valle, NW of Alto del Buey, Lellinger & de la Sota 133 (LP).

***Danaea wendlandii* Reichenb.**

COLOMBIA: Chocó, trail to Miniquía, E of Puerto Mutis (Bahía Solano), Lellinger & de la Sota 29 (LP); río Mutatá, ca. 3 km above its junction with the río El Valle, NW of Alto del Buey, Lellinger & de la Sota 183 (LP); slopes and ridge of Loma del Cuchillo, ca. 15 km WSW of Chigorodó, Lellinger & de la Sota 651 (LP); upper río Truando, 2 km SSW of the confluence of the río Nercua, near the Madurex Camp, Lellinger & de la Sota 577 (LP); *Heredia*, upstream from Puerto Viejo ca. 5 km at Finca La Selva, Mickel 3526 (LP).

Marattia alata Sw.

JAMAICA: *St. Andrew Parish*, trail from Cinchona to Morce's Gap, W facing mt. slope, Evans 2475 (LP); *St Thomas Parish*, along trail between Abbey Green and Portland Gap, Evans 2633-b (dos ejemplares, ambos LP). MÉXICO: *Guerrero*, ca. 2 km al NE del Campamento El Gallo, estribaciones suroccidentales del cerro Teotepec, aprox. 17° 28' N, 100° 13' W, Rzedowski & Mac Vaugh 141 (dos ejemplares LP).

Marattia kaulfussii J. B. Smith.

BRASIL: *Río de Janeiro*, Serra dos Orgaos, Parque Nacional, Lanna 1668 (LP); Guanabara, Tijuca, Estr. Vista Chinesa, Lanna 1619 (LP); Teresópolis, Parque Nacional, Pabst y otros 6949 (LP); Serra Carioca, Reserva Forestal, camino a Gruta Geonoma, Carauta y otros 1314 (LP).

Marattia interposita Christ.

COSTA RICA: *Puntarenas*, Monte Verde, ca. 40 km. N of Interamerican Highway, Mickel 3582 (LP); *Puntarenas*, Monteverde, de la Sota 5018 (LP).

OBSERVACIONES

EPIDERMIS ADULTA (fig. 1).

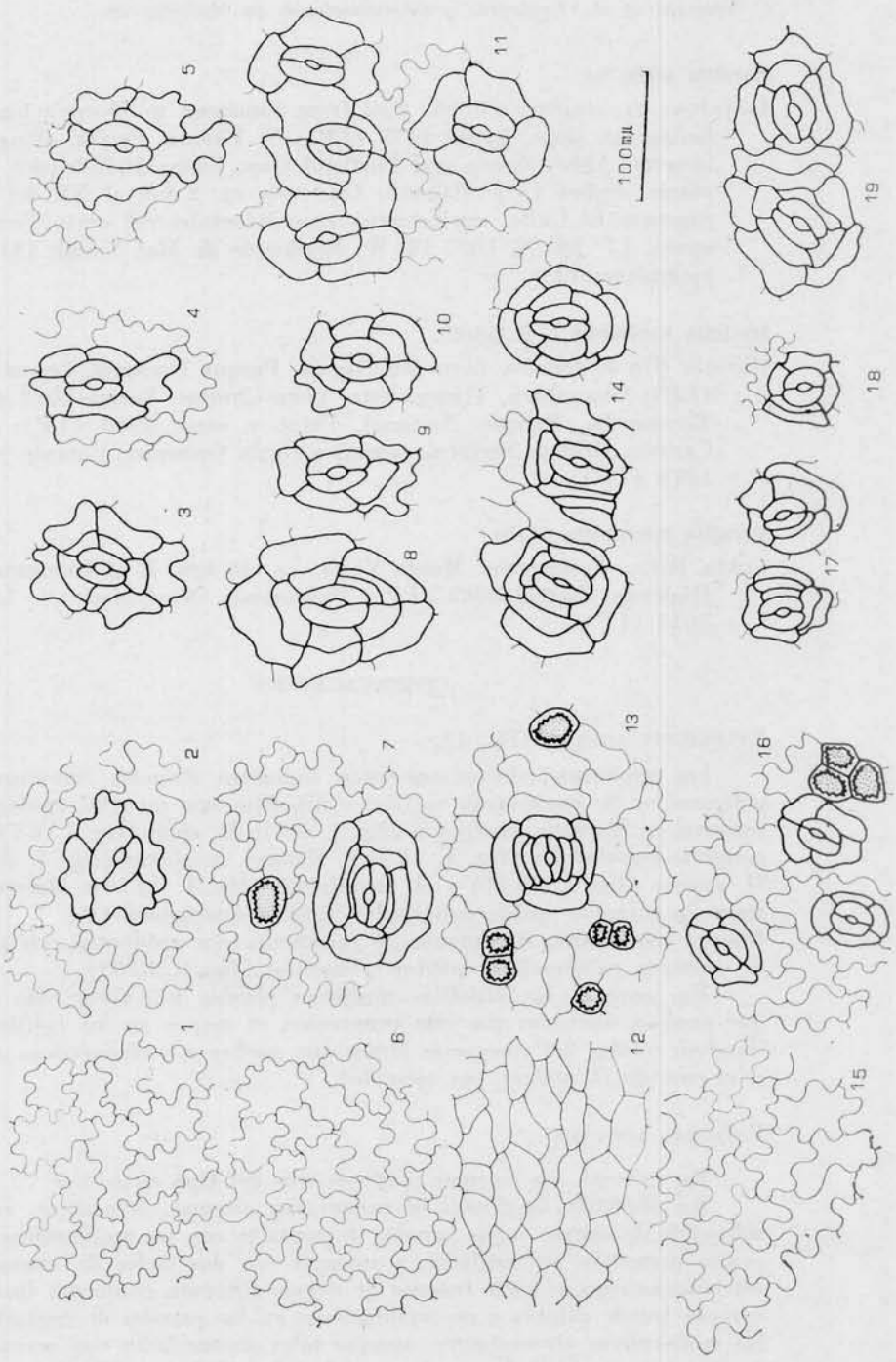
Las epidermis adultas presentan contornos sinuosos, subsinuosos o poligonales. Se encuentran epifilos e hipofilos con modelos epidérmicos sinuosos en *Marattia kaulfussii* (fig. 1, 1-2); *M. alata* (fig. 1, 6-7); *Angiopteris lygodiiifolia* (fig. 1, 15-16); *Danaea cuspidata* (fig. 1, 24-25), *D. nodosa* (fig. 1, 20-21) y *D. wendlandii* (fig. 1, 28-29). *Marattia interposita* presenta epifilo poligonal e hipofilo sub-sinuoso (fig. 1, 12-13). *Danaea moritziana*, finalmente, se caracteriza por epidermis con células de contorno poligonal en epifilos e hipofilos (fig. 1, 32-33).

En general, los hipofilos muestran células 6-7 veces más largas que anchas, mientras que esta proporción es menor en los epifilos, hallándose células 2-3 veces más largas que anchas a isodiamétricas (como es el caso de *D. nodosa*, por ejemplo).

ESTOMAS ADULTOS

En general, los estomas maduros son del tipo ciclocítico.

En *Marattia kaulfussii* se encuentran estomas ciclocíticos, con un solo ciclo de anexas cuyas paredes de contacto con las epidérmicas adyacentes presentan sinuosidades, y estomas con dos ciclos de anexas. En este último caso, el ciclo interno de anexas presenta contornos lisos y el externo puede exhibir o no ondulaciones en las paredes de contacto con las epidérmicas circundantes, aunque tales sinuosidades son menos profundas que las halladas en las paredes de células epidérmicas típicas.



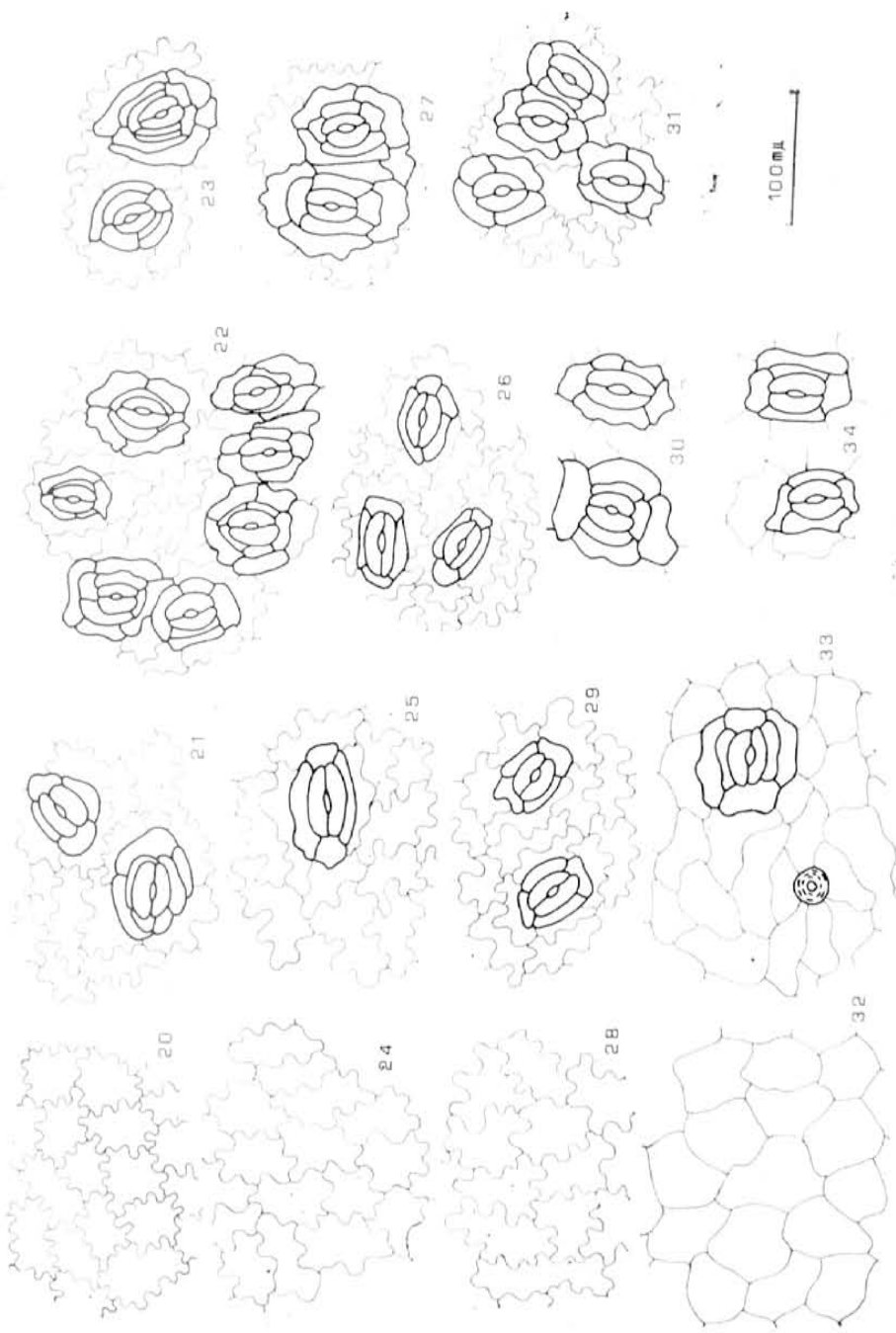


FIG. 1. — Epifios y estomas adultos en Marattiaceae (columna de la izquierda, epifios; columna central, hipofios; columna de la derecha, estomas); 21-26: *D. cuspidata*; 28-31: *D. vanderlandii*; 32-34: *D. M. inferposita*; 15-19: *Angiopteris hybridifolia*; 20-23 y 27: *D. cuspidata* (columna de la derecha); 1-5: *Marattia kauffussi*; 6-11: *M. alata*; 12-14: *M. moritziana*.

Cuando los estomas maduros presentan más de un ciclo de anexas, el patrón de ordenamiento de éstas es bastante irregular (fig. 1, 3-5). En menor proporción aparecen estomas anomocíticos.

En *Marattia alata* los estomas adultos son ciclocíticos (fig. 1, 7-10) y tetracíticos (fig. 1, 11). Los tetracíticos muestran anexas laterales y polares (fig. 1, 7 y 11). Los ciclocíticos, con 5 o más células periestomáticas, se presentan con un ordenamiento irregular de las anexas, y no siempre son claras las disposiciones laterales y polares de éstas (fig. 1, 8-10). El estoma tetracítico parece muy común en *M. alata*. A partir de un ciclo original de 4 células, ordenadas en laterales y polares, se forman ciclos ordenados de 8-10 células. Las laterales parecen dividirse con más frecuencia que las polares. Es común observar, en esta especie, la presencia de estomas maduros que comparten alguna o algunas de las células de los ciclos de anexas, y que aquí hemos llamado "estomas contiguos" (fig. 1, 11).

En *Marattia interposita* se encontraron estomas ciclocíticos y tetracíticos. En esta especie se mantiene con gran constancia el ciclo interno tetracítico, aún cuando haya más de un ciclo de anexas (fig. 1, 13-14). También en este caso las anexas laterales se dividen más frecuentemente que las polares. Ocasionalmente el ordenamiento en laterales y polares no es tan claro, y se encuentran disposiciones características de estomas maduros estaurocíticos (fig. 1, 14).

Angiopteris lygodiiifolia exhibe estomas adultos tetracíticos, con ordenamiento claro de anexas en laterales y polares, y estaurocíticos (fig. 1, 16). En ambos casos se encuentran 1 ó 2 ciclos y son frecuentes los estomas contiguos (fig. 1, 17-19).

En las cuatro especies de *Danaea* estudiadas se observó que el tipo más común de estoma maduro es el tetracítico, con laterales y polares definidas (fig. 1, 21, 25, 29 y 33). En estomas con más de 4 anexas y más de 1 ciclo de ellas, el modelo ciclocítico se acerca a lo que Payne (1979) y Metcalfe & Chalk (1979) llamaron paralelocítico (fig. 1, 22 y 23). En *D. nodosa* se han registrado estomas adultos tetracíticos típicos, estaurocíticos y paralelocíticos (fig. 1, 22-23 y 27); en *D. wendlandii*, tetracíticos y estaurocíticos (fig. 1, 29-31); en *D. cuspidata*, tetracíticos y paralelocíticos (fig. 1, 25 y 26), y en *D. moritziana*, finalmente, predominan los tetracíticos (fig. 1, 33-34).

INDUMENTO (fig. 2)

En *Marattia kaulfussii* se han observado tricomas masivos pluricelulares, siempre localizados en las áreas de la epidermis correspondientes a venas de cualquier orden. Tienen una base multicelular y terminan en una célula única, cónica. Se curvan ligeramente, con el aspecto de aguijones. Las paredes externas de sus células están cutinizadas (fig. 2, 18).

En *Marattia interposita* se han hallado escamas peltadas y basifijas. Las basifijas, insertas por todas las células de su base, representan el

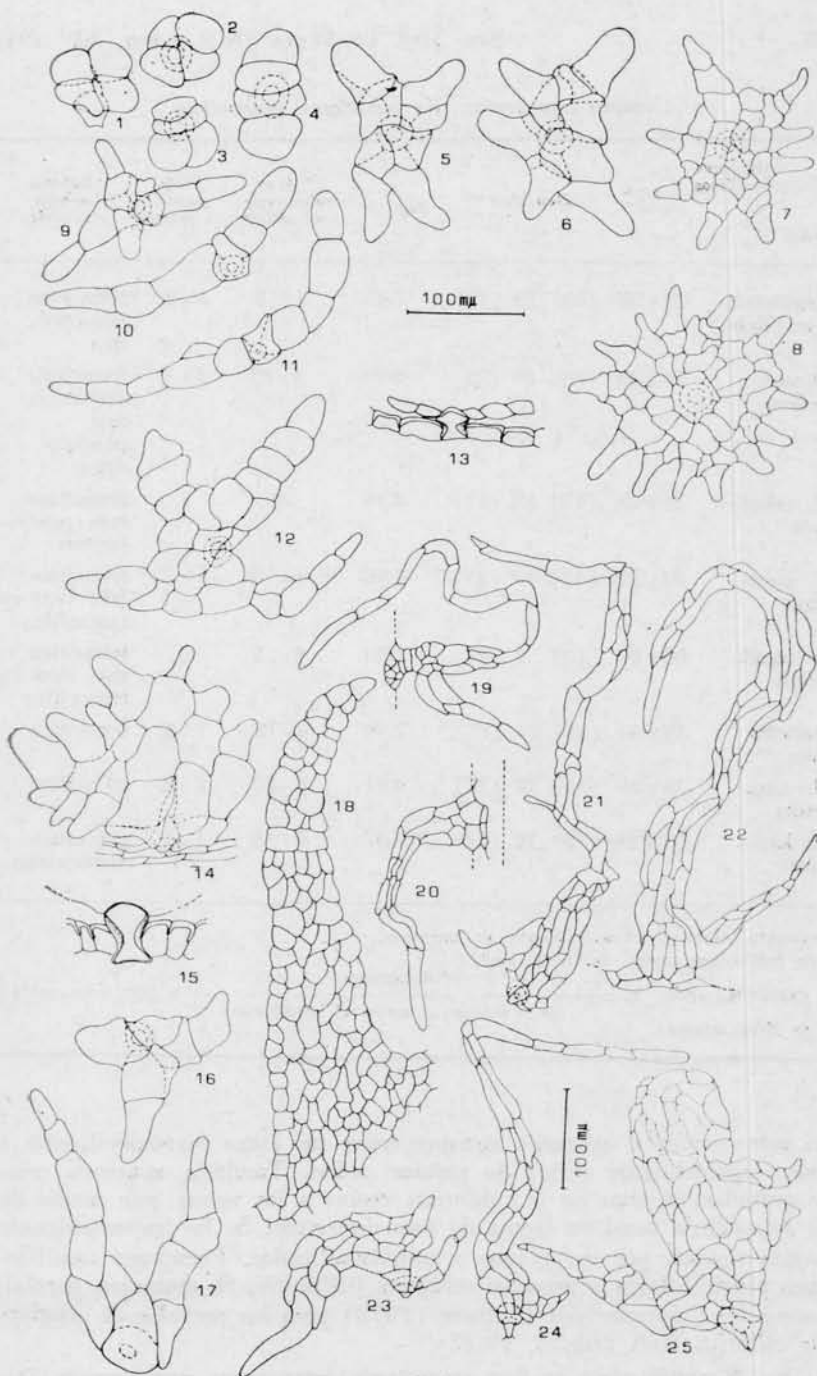


FIG. 2. — Indumento en Marattiaceae. 1-17, Tricomas glandulares en especies de *Danaea*: 1-8, probables etapas de desarrollo del tricoma estrellado; 1-6 tipos observados en *D. cuspidata*; 1-12, tipos observados en *D. nodosa*; 13, base e inserción en hipofilo de *D. nodosa*; 14-15, tipo común en *D. wendlandii* y célula basal engrosada en corte transversal de epidermis; 16-17, *D. moritziana*; 18, tricoma masivo no glandular en *Marattia kaulfussii*; 19-22, escamas peltadas y basifolias en *M. interposita*; 23-25, escamas peltadas con célula basal cónica en *M. alata*.

Cuadro comparativo de caracteres estomáticos

Caracteres estomáticos Especie	Dimensiones *	Densidad **	In dice ***	Nº de células periestomáticas	Nº de ciclos de anexas	Estoma adulto cicloclítico
Angiopteris lygodifolia	39 x 28	(15) 16 (17)	7.43	4 - 8	1 - 2	tetracítico estaurocítico
Danaea nodosa	57 x 29	(16) 19 (22)	6.79	4 - 10	2 - 3	tetracítico estaurocítico paralelocítico
D. cuspidata	51 x 23	(13) 12 (11)	2.16	4	1	tetracítico raro paralelocítico
D. moritziana	60 x 35	(12) 19 (24)	7.98	4 - 6	1 - 2	tetracítico más raro estaurocítico
D. wendlandii	60 x 29	(3) 1 (2)	1.63	4 - 5	1	tetracítico más raro estaurocítico
Marattia alata	55 x 34	(11) 13 (17)	7.38	4 - 12	1 - 3	tetracítico
M. interposita	49 x 28	(11) 12 (17)	4.61	8 - 10	2 - 3	tetracítico
M. kaulfussii	54 x 28	(10) 12 (24)	6.07	4 - 9	1 - 2	cicloclítico anomocítico

* Diámetro mayor x diámetro menor, en micrones.

** Se midió por campo de 0,025 mm².

*** Calculado según: $E = \frac{\text{nº de estomas}}{\text{nº de estomas} + \text{nº de cel. epidérmicas}} \times 100$ (por unidad de área elegida).

tipo más común y aparecen siempre sobre las áreas correspondientes a venas, especialmente venas de primer orden. También aparecen escamas peltadas, insertas en la epidermis vecina a las venas, por medio de una sola célula basal en forma de cono invertido. Se las ha considerado escamas típicas, por ser planas y uniestratificadas. Presentan ramificaciones pluricelulares y procesos celulares filiformes. Se asemejan parcialmente a las ilustradas por Holttum (1978) para los pecíolos de *Angiopteris elliptica* Holt (fig. 2, 19-22).

En *Marattia alata* se han encontrado estructuras que parecen formas intermedias entre pelos y escamas. La inserción tiene lugar por medio de una célula cónica (en forma de cono invertido), las partes

proximales son masivas paucielulares y presentan importantes procesos distales aplanados (fig. 2, 23-25).

En las especies de *Danaea* se han encontrado tricomas y escamas. De acuerdo con la caracterización propuesta por Metcalfe & Chalk (1979), se trata de estructuras glandulares, multicelulares, con un cuerpo central masivo que se inserta en la epidermis por medio de una célula basal en forma de clepsidra, cuyas paredes, vistas en corte longitudinal, están engrosadas desigualmente. El cuerpo de estas estructuras está formado por células de paredes delgadas, celulósicas e impregnadas de taninos. Las formas observadas varían desde el tricoma glandular globoso paucielular más o menos típico hasta tricomas o escamas estrelladas, incluyendo una serie de formas intermedias con ramificaciones uniseriadas o más complejas, pero no aplanadas. Estas ramificaciones o procesos uniseriados culminan siempre en una célula apical cónica.

Los tipos estrellados son característicos de *D. nodosa* (fig. 2, 7-8), mientras que los tricomas glandulares típicos y las formas intermedias se encuentran también en la especie mencionada y en las restantes, en las cuales no se registró el modelo estrellado típico (fig. 2, 1-17). Es probable que un estudio de más cantidad de ejemplares aclare, en este sentido, si el tipo estrellado es el extremo de una serie de desarrollo que sólo se alcanza en *D. nodosa*, o se encuentra también en las especies relacionadas, las cuales, por otra parte, exhiben formas intermedias que podrían llevar al tricoma estrellado.

La célula basal o célula de inserción de los tricomas glandulares de cualquier tipo es siempre un elemento epidérmico muy bien desarrollado que, en sección longitudinal tiene forma de clepsidra. Un corte transversal del hipofilo muestra siempre a esta célula basal como un elemento de mayor tamaño que las células epidérmicas adjuntas. Las paredes anticlinales están fuertemente engrosadas, y el espesamiento es menor en las paredes periclinales (fig. 2, 13 y 15). El engrosamiento de las paredes es de cutina. Cuando se procesa la epidermis con medios diafanizantes concentrados, las escamas pueden, eventualmente, desprenderse, pero dejan en la epidermis la célula basal, que es muy conspicua en vista superficial (obsérvese la epidermis del hipofilo de *Danaea moritziana*, fig. 1, 33). El indumento se preserva perfectamente en material herborizado.

A diferencia de las especies de *Marattia*, con indumento sobre nervaduras, las especies de *Danaea* lo presentan tanto sobre nervaduras, de cualquier orden, como en la epidermis entre nervaduras, áreas donde son muy frecuentes los tipos glandulares taníferos globulares y estrellados, hallándose las formas ramificadas, con más frecuencia, sobre o cerca de nervaduras.

Todos los tipos de indumento descritos se encuentran en el hipofilo. Los epifilos son glabros.

INCLUSIONES

En la epidermis del hipofilo de *M. alata*, *M. interposita* y *A. lygodii-folia* (fig. 1, 7, 13 y 16) se observan claramente cuerpos silíceos de gran tamaño. Los cristales de sílice ocupan todo el lumen de idioblastos epidérmicos, que se encuentran dispersos, aislados o en pequeños agregados (grupos de hasta 5-6 en *A. lygodii-folia*). Estas "células silíceas" no se observaron en *M. kaulfussii* ni en las especies de *Danaea*.

Aunque aquí se consigna por primera vez la presencia de células silíceas en dos especies de *Marattia* y una de *Angiopteris*, cabe hacer notar que ya otros autores clásicos llamaron la atención sobre su presencia en *Marattiaceae* sensu lato (incluyendo *Angiopteris*), así como su ausencia en *Danaea* *.

ONTOGENIA DE ESTOMAS (fig. 3)

La estomatogénesis se estudió en dos especies de *Marattia*: *M. kaulfussii* y *M. alata*. Se utiliza la terminología ontogenética de Pant (1965), en un todo de acuerdo con la idea de Rasmussen (1981), de que ésta debe separarse de la terminología morfológica que se usa en estomas adultos. En general, podría decirse que es prácticamente imposible, observando un estoma adulto, deducir el modelo ontogenético que le dio origen. De ahí la escasa practicidad de las terminologías mixtas.

En *Marattia kaulfussii* las áreas meristemáticas se encuentran en las zonas apicales y marginales de los segmentos de último orden. Los meristemoides se comportan de dos maneras: algunos experimentan una sola división, por medio de la cual dan origen a las 2 células oclusivas, y otros se dividen 1-2 veces, antes de dar origen a las mismas.

En el primer caso, 4-5 células protodérmicas se disponen tempranamente —a veces antes de que se divida el meristemoide— en torno de él. Este ciclo periestomático de protodérmicas tiene una capacidad meristemática importante, y tienen lugar en ellas varias divisiones subsiguientes. Por medio de tales divisiones se forman 2 ciclos de anexas perígenas. El ciclo interno, cuando se distingue claramente, tiene en general células de contornos lisos.

El caso descrito corresponde a un tipo de ontogenia perígeno.

En el segundo caso, el modelo de desarrollo es mesoperígeno, y una (o dos) células del ciclo o ciclos tiene origen mesógeno, es decir, proviene de una división desigual del meristemoide y es producida por éste previamente a la célula madre de las oclusivas, de la que es "hermana". Se han observado 1-2 divisiones del meristemoide, previas a la que da lugar a las oclusivas:

a) en una primera división, el meristemoide produce dos células desiguales, la menor de las cuales será la célula madre de las oclusivas y la mayor, la anexa mesógena, que puede dividirse posteriormente, una vez

* Ya Ogura, en 1938, alude al hallazgo, por Christ & Giesenhagen (1899), de células especiales de la epidermis de *Marattiaceae* en general, con excepción de *Christensenia* y *Danaea*, conteniendo cristales de sílice (Ogura, 1972: 121).

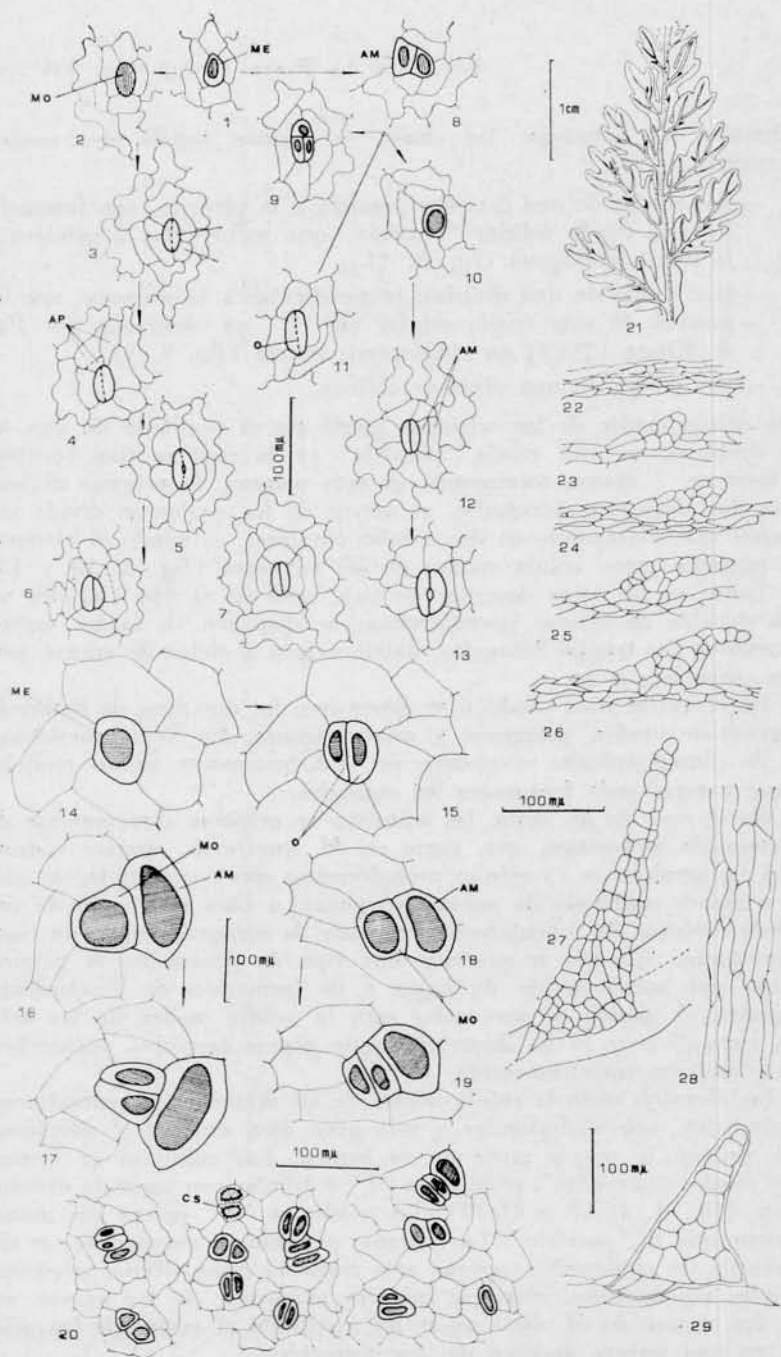


FIG. 3. — Ontogenia de estomas y tricomas en Marattiaceae. 1-13, Estomatogénesis en *Marattia kaulfussii*; 14-19, estomatogénesis en *M. alata*; 20, áreas meristemáticas en *M. alata*, mostrando diversos modos de desarrollo de los estomas; 21, porción de fronde de *M. kaulfussii* vista desde el hipófilo, con tricomas masivos sobre nervaduras; 22-27, ontogenia de tricomas masivos en *M. kaulfussii*; 28, epidermis del área sobre nervadura, donde se insertan tricomas; 29, detalle de tricoma juvenil mostrando espesor de pared. ME, meristemoide; MO, célula madre de las oclusivas; AP, anexa perigena; AM, anexa mesógena; O, oclusivas; CS, células silíceas.

producidas las oclusivas, las cuales se forman según tres modelos diferentes:

- por medio de una división paralela a la primera, con formación de una tríada celular "paralela" que incluye las 2 oclusivas y la anexa mesógena (fig. 3, 11);
- por medio de una división perpendicular a la primera, con formación de una tríada celular en "T", ya observada por Pant & Khare (1969) en *Angiopteris evecta* (fig. 3, 9).
- por medio de una división oblicua.

b) la célula madre de las oclusivas puede ser el resultado de una tercera división, en una tríada "paralela" en la cual se han formado, previamente, 2 anexas mesógenas; de esta manera, la primera división forma dos elementos desiguales, el mayor de los cuales se divide más o menos inmediatamente en dos células similares, actuando el elemento más pequeño como célula madre de las oclusivas (fig. 3, 10 y 12).

Tanto en los casos descritos en (a) como en el tipo (b), un número variable de células protodérmicas se disponen en forma variada en torno de las tríadas formadas, dando origen a ciclos de anexas perígenas, regulares o no.

En *Marattia alata* también se observaron los dos tipos de desarrollo ontogenético citados, perígenos y mesoperígenos. En áreas meristemáticas de pinnas apicales se pueden ver indistintamente ambos modelos, aunque parecen más frecuentes los segundos.

En el caso de *M. alata*, las oclusivas se originan directamente del meristemoide estomático, que, como en *M. kaulfussii*, aparece rodeado de 4-5 (generalmente 5) células protodérmicas que constituirán un ciclo más o menos ordenado de anexas perígenas, o bien provienen de una segunda división del meristemoide, es decir, la ontogenia sigue un curso mesoperígeno. Cuando se produce este tipo de desarrollo, la primera división del meristemoide da lugar a la formación de 2 elementos desiguales, el menor de los cuales será la célula madre de las oclusivas, cuya división se ha observado según planos paralelos, perpendiculares y oblicuos indistintamente.

En *Marattia alata* la célula madre de las oclusivas es generalmente isodiamétrica, sub-cuadrangular y una gran área nuclear y citoplasma denso ocupan la mayor parte de su lumen. Las oclusivas se forman según tríadas "paralelas", tríadas en "T" y tríadas con segunda división oblicua (fig. 3, 16-17 y 18-19). La tríada en "T" parece ser menos frecuente que la "paralela". Las anexas, perígenas o mesógenas, se distinguen de las epidérmicas porque a la madurez estas últimas presentan marcadas sinuosidades, mientras que los contornos de las anexas son lisos. En el caso de *M. alata* no se ha registrado el origen de las oclusivas en una tercera división del meristemoide.

Comentarios sobre aspectos terminológicos

Se cree oportuno señalar aquí que, en general, en la bibliografía escrita en español existe una cierta confusión en cuanto a la denomi-

nación que reciben las células acompañantes del estoma. En la bibliografía, más abundante sobre el tema, en lengua inglesa, se distinguen, en el aparato estomático, tres categorías celulares:

- “guard cells” o células oclusivas, de cierre o de guarda, término este último de más reciente acepción;
- “subsidiary cells” o células periestomáticas de morfología diferente de las epidérmicas adyacentes, de las cuales se distinguen claramente;
- “neighbouring cells” o células periestomáticas semejantes en su morfología a las epidérmicas adyacentes.

En nuestra lengua, los términos *anexa*, *acompañante* o *adjunta* son sinónimos, y con ellos se definen las células epidérmicas que circundan al estoma, disponiéndose diversamente en torno de las oclusivas, y que *se diferencian* de las epidérmicas (Font Quer, 1982: 435). En este sentido, nuestro término *anexa* sería equivalente de “subsidiary cell” en su acepción inglesa.

No tenemos un término que señale las características que están implícitas en el inglés “neighbouring cell”, aunque la traducción literal podría ser útil para definir las células periestomáticas indiferenciadas de las epidérmicas. Efectivamente, “vecinas”, del latín “vicinus” indica “similar, parecido”.

De acuerdo con la terminología morfológica indicada, se dispondría de tres vocablos castellanos claros para definir los elementos que pueden hallarse en un aparato estomático: *células oclusivas*, de cierre o de guarda, *células anexas* y *células vecinas*, es decir, aquéllas diferentes o similares, respectivamente, de las restantes epidérmicas, que se disponen en torno del estoma, rodeando las oclusivas. Se trata, obviamente, de términos descriptivos, que, como los similares ingleses, no indican nada con respecto a la forma en que cada uno de los elementos definidos se ha originado. Resulta conveniente separar las terminologías ontogenéticas de las morfológicas, como señala Rasmussen (1981).

ONTOGENIA DE TRICOMAS (fig. 3)

Se pudo estudiar el desarrollo de los tricomas masivos pluricelulares no glandulares de *Marattia kaulfussii*.

El área epidérmica sobre las nervaduras presenta células poligonales a sub-rectangulares, 10-12 veces más largas que anchas, diferentes del modelo sinuoso que presenta la epidermis de la lámina. En esa área se encuentran los tricomas mencionados, cuyo origen, hasta donde se ha podido observar, se produce por dos divisiones sucesivas de un meristemoide epidérmico. Este, sólo se distingue del resto de la epidermis cuando ha experimentado la primera división, por medio de la cual da origen a dos células desiguales: una pequeña que luego se proyecta ligeramente, sobresaliendo, y una mayor, subrectangular o poligonal. La segunda división es perpendicular a la anterior y produce dos células poligonales similares, también algo sobresalientes. De las

divisiones sucesivas de estas tres células se origina todo el cuerpo del tricoma. La célula apical parece dar derivadas hacia la base con cierta frecuencia, y conserva siempre su forma típicamente cónica, aún en tricomas muy desarrollados. También son claramente visibles en tricomas adultos de este tipo las dos células (a veces sub-trianguulares en vista superficial), que se originaron en la segunda división durante la ontogenia temprana (fig. 3, 22-27).

CONSIDERACIONES FINALES

Del estudio epidérmico efectuado en *Angiopteris lygodiiifolia*, *Danaea cuspidata*, *D. moritziana*, *D. nodosa*, *D. wendlandii*, *Marattia alata*, *M. kaulfussii* y *M. interposita* pueden extraerse las siguientes consideraciones:

— La naturaleza hipofílica de las frondes (todos los anexos epidérmicos, idioblastos y estomas se presentan en el envés) parece ser un carácter constante en *Marattiaceae* actuales. Pant & Khare (1969) y Van Cotthem (1970) hicieron observaciones similares en especies de *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Christensenia*, *Danaea*, *Macroglossum* y *Marattia*.

— Los modelos epidérmicos hallados son tres: sinuosos, sub-sinuosos y poligonales. *Angiopteris lygodiiifolia*, *Danaea cuspidata*, *D. nodosa*, *D. wendlandii*, *Marattia alata* y *M. kaulfussii* presentan modelos sinuosos; *M. interposita* tiene un patrón epidérmico poligonal a subsinuoso y *D. moritziana*, poligonal. Parece más común una mayor ondulación de los contornos celulares en los epifilos que en los hipofilos, en los patrones sinuosos. En los sub-sinuosos o poligonales parece darse el caso opuesto.

— Los estomas adultos son predominantemente cicloclíticos. En menor proporción (v. "Estomas Adultos") se hallan tipos tetracíticos, estauroclíticos y paralelocíticos.

— La ontogenia de los estomas se estudia en dos especies de *Marattia*: *M. alata* y *M. kaulfussii*, especies estudiadas en este sentido por primera vez. Se encuentran desarrollos de tipo perígeno y mesoperígeno, aunque el segundo modelo parece ser el más frecuente. Las primeras divisiones del meristemoide tienen lugar según tríadas en "T", ya descritas por Pant & Khare (1969) para *Angiopteris evecta*, o bien según tríadas "paralelas" y tríadas con segunda división oblicua, es decir, se observa un cierto comportamiento errático de la célula madre de las oclusivas en cuanto al establecimiento del plano de división que les dará origen. Las anexas, perígenas o mesógenas, experimentan divisiones subsiguientes, dando lugar a la presencia de 1-2 ciclos de acompañantes. Es imposible deducir el modelo ontogenético a partir de la observación de un estoma adulto. De ahí que se considere oportuno separar las terminologías ontogenéticas de las morfológicas. En el primer caso se ha seguido la propuesta por Pant (1965) y en el segundo resulta útil

Van Cotthem (1970) y Metcalfe & Chalk (1979). Se efectuó una breve revisión crítica de los términos descriptivos usados en español para los aparatos estomáticos y se sugiere adoptar: células oclusivas (de cierre o de guarda), células anexas y células vecinas como equivalentes, respectivamente, de los términos ingleses "guard cells", "subsidiary cells" y "neighbouring cells". Se considera que en el vocablo español "célula anexa" está implícita la diferencia morfológica de las células periestomáticas con la epidermis adyacente, como lo está en el correspondiente inglés, "subsidiary cell".

— Se da a conocer por primera vez un estudio morfológico del indumento de las pinnas en *Marattia* y *Danaea*. Este carácter varía en el nivel específico. La naturaleza del indumento es glandular y no glandular. Los tricomas glandulares se presentan con formas variadas, desde los típicos elementos glandulares globosos hasta formas estrelladas glandulares peltadas, con tipos intermedios diversamente ramificados, todos conteniendo taninos en citoplasma y como impregnación en las paredes celulósicas. Las escamas no glandulares, basifijas o peltadas, y los tricomas masivos no glandulares parecen vincularse con especies de *Marattia*, mientras que el indumento glandular se encuentra en especies de *Danaea*. La localización de ambos tipos de indumento también varía: el glandular se presenta tanto en la epidermis de las pinnas como sobre las nervaduras de cualquier orden, mientras que el no glandular parece restringido a las áreas sobre nervaduras o inmediatamente cerca de ellas.

— En tres especies, *Angiopteris lygodiiifolia*, *Marattia alata* y *M. interposita* se encontraron células silíceas en el hipofilo.

— Si se combinan los patrones epidérmicos con otros caracteres epidérmicos, como el tipo de indumento y la ocurrencia de idioblastos, es posible separar claramente las especies entre sí. Pant et al. (1983) hallaron también modelos epidérmicos sinuosos, sub-sinuosos y poligonales en especies de *Archangiopteris*, *Macroglossum*, *Christensenia*, *Danaea* y *Marattia*. Un estudio de conjunto de un número más alto de especies podría arrojar resultados interesantes sobre el valor diagnóstico de la combinación de caracteres epidérmicos entre sí y con otros (epidermis de sinangios, esporas, etc.). *Angiopteris* parece, por su morfología epidérmica, más cercana a *Marattia* que a *Danaea*. La idea actual de los estudiosos del grupo, compartida por este análisis, tiende a apoyar la propuesta de Copeland (1947) y de Pant et al. (1983) de que los géneros vivientes del orden *Marattiales* se agrupan adecuadamente en una sola familia, *Marattiaceae*.

BIBLIOGRAFIA

- CHRIST, A. y GIESENHAGEN, K., 1899. Pteridographische Notizen I: *Archangiopteris* nov. gen. marattiacearum. *Flora* 86: 72-79.
COPELAND, E. B., 1947. Genera Filicum. The Genera of Ferns. En: *Ann. Crypt. et Phytopath.* 16, F. Verdoorn Ed., Mass., Waltham.

- FOSTER, A., 1958. *Practical Plant Anatomy*. D. van Nostrand Co. Inc., New York-London.
- FRYNS-CLAESSENS, E. y VAN COTTHEM, W., 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.* 39 (1-2): 71-138.
- GURR, E., 1968. *The rational uses of dyes in biology*. The Williams and Wilkins Co., London.
- HILDEBRAND, F. E., 1866. Ueber die Entwicklung der Farnkraut-Spaltöffnungen. *Bot. Ztg.* 24: 245-251.
- HOLLTUM, R. E., 1978. The morphology and taxonomy of *Angiopteris* (*Marattiaceae*) with a description of a new species. *Kew Bull.* 32 (3): 587-594.
- INAMDAR, J. A., 1970. Development of stomata in some *Ophioglossum* species. *Ann. Bot.* 34: 975-982.
- INAMDAR, J. A., BHATT, D. C. y PATEL, R. C., 1971. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some leptosporangiate ferns. *Isr. J. Bot.* 20: 111-123.
- JOHANSEN, D. A., 1940. *Plant Microtechnique*. MacGraw Hill, New York.
- KONDO, T., 1962. A contribution to the study of the fern stomata. *Res. Bull. Fac. Educ. Shizuoka Univ.* 13: 239-267.
- KONDO, T. y TODA, H., 1956. A contribution to the study of the fern stomata, with special reference to their development and structure. I. *Res. Bull. Fac. Educ. Shizuoka Univ.* 5: 60-80.
- MAROTI, I., 1958. Untersuchung der Epidermis von *Pteropsida* —Blatt mit besonderer Rücksicht auf die einheimischen Arten—. *Annl. Biol. Univ. Szeged.* 4: 157-163.
- 1961. Untersuchung der Entwicklung der Epidermis des *Psilotinae* und des *Filicinae* —Blattes und des Entwicklung des Stomas—. *Annl. Biol. Univ. Szeged.* 7: 43-67.
- 1965. Vergleichende anatomische Untersuchungen an der *Ophioglossaceae*. *Acta Biol. (Szeged.)* 11 (1-2): 55-71.
- METCALFE, C. R. y CHALK, L., 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- OUDEMANS, C. A., 1865. Sur l'origine des stomates de quelques espèces d'*Aneimida*. *Bull. du Congrès de Bot. et d'Horticulture à Amsterdam*, 85-7.
- PANT, D. D., 1965. On the ontogeny of stomata and other homologous structures. *Plant Sci.* 1: 1-24.
- PANT, D. D. y KHARE, P. K., 1969. Epidermal structure and stomatal ontogeny in some eusporangiate ferns. *Ann. Bot.* 33: 795-805.
- 1971. Notes on the spore morphology of *Ophioglossaceae* and the occurrence of *Ophioglossum* and its gametophytes in the Gangetic Valley. *Geophytology* 1: 48-53.
- 1974. *Damudopteris* gen. nov., a new genus of ferns from the Lower Gondwanas of the Raniganj Coalfield, India. *Proc. R. Soc.* 186b: 102-121.
- PANT, D. D. y MEHRA, B., 1964. Development of stomata in some fern allies. *Proc. Natl. Inst. Sci. India* 30b: 92-98.
- PANT, D. D. y MISRA, L., 1976. Compressions of a new type of pteridophyll, *Asansolia* gen. nov., from the Lower Gondwanas of the Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica* 155B: 129-139.
- 1977. On two genera of pteridophylls, *Damudosorus* gen. nov. and *Trithopteris* gen. nov. from the Lower Gondwanas of the Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica* 164B: 76-86.
- PANT, D. D., MISRA, L. y SINGH, R., 1983. Surface characters of leaves, synangia and spores of some living and fossil *Marattiaceae*. *Phytomorphology* 32 (2, 3): 126-137.
- PANT, D. D., NAUTIYAL, D. D. y KHARE, P. K., 1980. Cuticular and epidermal structure and ontogeny of stomata in some leptosporangiate ferns. *Phyta* 2, 3: 33-50.

- PAYNE, W. W., 1979. Stomatal patterns in *Embryophytes*: their evolution, ontogeny and interpretation. *Taxon* 38 (1, 2/3): 117-132.
- PORSCH, O., 1905. *Der Spaltöffnungs-apparat im Lichte der Phylogenie*. Jena, Germany.
- PROBST, W., 1971. *Vergleichende Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen bei Farnen*. Stuttgart, Germany.
- RASMUSSEN, H., 1981. Terminology and classification of stomata and stomatal development - a critical survey. *Bot. J. Linn. Soc.* 83: 199-212.
- STACE, C. A., 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 4: 1-78.
- STEVENS, R. A. y MARTIN, E. S., 1978. A new ontogenetical classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 77: 53-64.
- STRASBURGER, E., 1866-67. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 5: 297-342.
- THURSTON, E. L., 1969. Taxonomic significance of stomatal patterns in ferns. *Am. Fern J.* 59: 68-79.
- VAN COTTHEM, W., 1970. A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc. (London)* 63 (3): 235-246.

Manuscrito recibido el 11 de noviembre de 1985.

Manuscrito revisado recibido el 9 de abril de 1986.