

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA
(NUEVA SERIE)

**EPIDERMIS Y ESTOMAS POROCICLOCITICOS
EN CHRISTENSENIA CUMINGIANA
CHRIST (Marattiaceae - Marattiales - Eusporangiopsida)**

CRISTINA ROLLERI^(*), AMELIA M. DEFERRARI^(*)
y MARIA DEL CARMEN LAVALLE^(*)

RESUMEN

Se estudia la morfología epidérmica y los peculiares pneumatodes de las frondes de *Christensenia-cumingiana* Christ (**Marattiaceae**).

La epidermis adulta se analiza en superficie y en cortes transversales, brindándose información original sobre modelos y anexos epidérmicos. El patrón epidérmico varía en haz y envés, siguiendo modelos sinuosos frecuente, poligonales a subpoligonales, respectivamente, similarmente a los hallados en especies del género *Danaea* J.E. Smith.

Los pneumatodes, considerados como un tipo especial de estoma ciclocítico, se han estudiado en superficie y en sección transversal de frondes, en áreas epidérmicas juveniles y adultas. La estomatogénesis es del tipo perígeno y se han registrado todas las probables etapas de desarrollo hasta el modelo adulto.

Se propone aquí el nombre de **estoma porociclocítico** para el pneumatode maduro. El nombre asignado hace referencia a sus caracteres esenciales: estíolos o poros siempre muy abiertos y anexas dispuestas en dos ciclos de células abrazadoras. Toda la estructura se sobreleva respecto de la epidermis adyacente.

Los estomas porociclocíticos funcionarían como estructuras dobles de intercambio gaseoso y eliminación de agua líquida (gutación). Se comportarían como estomas y, eventualmente, también como hidatodos simples, pasivos, función que se justificaría por las características del mesófilo, las necesidades hídricas de las frondes y al ambiente selvático en el cual crecen estas plantas.

(*) Cátedra de Introducción a la Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata

El estoma porociclocítico es considerado aquí una especialización (funcional) de un estoma ciclocítico, tipo generalizado en el grupo.

Epidermis foliar - Estoma porociclocítico - Estomatogénesis perígena - Christensenia - Marattiaceae.

ABSTRACT

Porocyclocytic stomata in *Christensenia cumingiana* Christ (Marattiaceae - Marattiales - Eusporangiopsida). - This paper deals with the epidermic morphology and the peculiar pneumathodes found in the fronds of *Christensenia cumingiana* Christ (Marattiaceae). The epidermic pattern has been found to differ in the abaxial and adaxial surfaces of the pinnae, with frequently sinuous and polygonal to subpolygonal models respectively. (Rolleri & Deferrari 1986). This is similar to the pattern found in species of genus *Danaea* J.E. Smith. The pneumathodes are here considered as special type of cyclocytic stomata. Surfaces and cross sections of pinnae had been studied, both in juvenile and adult epidermic areas. As results of the recording of all the probable stages of development, the genesis stomata can be considered as a perigenous one. The name porocyclocytic stomata is here proposed for the mature pneumathode. This designation alludes to its essential characters: the pores are always wide open, while the subsidiary cells are arranged in 2 concentric and superimposed crowns of encircling cells. The whole structure protrudes above the adjacent epidermis. The **porocyclocytic stomata** would function as double structures for gaseous exchange and elimination of liquid water (guttation). They would behave as stomata and, eventually, also as a simple and passive hydathodes - which would be justified by the mesophyll characteristics, the hydric needs of the fronds and the forests environment where these plants grow. The porocyclocytic stomata are here considered as a functional specialization of the common cyclocytic type of stomata, generally present in **Marattiales** sensu lato.

Leaf epidermis- Porocyclocytic stomata- Perigenous stomatogenesis- Christensenia Marattiaceae.

INTRODUCCION

Estudios de morfología epidérmica en **Marattiaceae** sensu lato (Rolleri, Deferrari & Ciciarelli, 1986; Rolleri, Deferrari & Lavallo, e.p.) mostraron que *Christensenia* Maxon presenta en sus frondes un tipo estomático incompletamente estudiado por lo peculiar e infrecuente de su aparición, lo que llevó a analizar su ontogenia, proponer un nombre para el mismo y analizar sus aspectos morfológicos y fisiológicos.

Las investigaciones respecto de las estructuras que se analizarán más adelante son escasas. De Vriese & Harting (1853) son los primeros en observarlas, mencionándolas al describir las frondes del género *Kaulfussia* Blume, (posteriormente recombinado como *Christensenia*): "Frondes sunt trifoliolate coriaceae bel membranaceae, supra glabrae, subtus poris vel stomatiis propriae structurae, irregular modo dispositis pertusae" (de Vriese & Harting páginas 13 y 14, 1853).

Los autores citados aluden a ellas como "poros" o "estomas", sin aclarar más aspectos vinculados con las mismas. Luerssen (1873) dedica un minucioso estudio a *C. æsculifolia* (Bl.) Maxon y describe las estructuras hipofílicas en cuestión, tanto en sus etapas juveniles como adultas. Las compara con los poros de **Marchantiales**, pero deja sin definir si se trata de tales o de estructuras sólo similares, aunque no deja de hacer notar que en sus primeras etapas se asemejan a un estoma angiospérmico común. Bitter (1900) siguiendo a Luerssen (1873), se refiere indistintamente a "poros" o "estomas". Marotti (1960), Van Cothem (1970 a, 1970 b), Probst (1971) y Ogura (1972) consideran que se trata de estomas ciclocíticos, opinión que retoma Ogura (1972), mientras que Pant, Mishra & Singh (1983) describen, someramente, los "estomas ancicíclicos" de *C. æsculifolia*.

Así, hasta el presente, la única ontogenia conocida es la propuesta por Luerssen (1873); por otra parte se verá que no existe, en la bibliografía precedente al presente trabajo, un nombre apropiado para este tipo de pneumatode - las autoras utilizan el término pneumatode en el sentido general que asigna Haverlandt (1965)-, la naturaleza del cual justifica tratar con detenimiento su desarrollo, estructura adulta y función. También se estudia por primera vez la morfología epidérmica y algunos aspectos del mesófilo.

MATERIALES Y METODOS

Materiales:

Se trabajó con material de herbario juvenil y adulto, restaurado y procesado. El material de referencia más adecuado se cita a continuación.

Christensenia cumingiana Christ.

FILIPINAS: Mindanao, Agusan Valley, Merrill 666 (SI)

Métodos

Para estudios de epidermis y mesófilo el material se restauró en estufa desparafinadora sumergido en agua con unas gotas de detergente durante 4 días. Luego de restaurado se fijó en Carnoy. Este fijador se usó también como diafanizante suave para análisis de superficie, dado que el mesófilo tiene pocas capas celulares de espesor. En casos de necesidad de mayor aclaramiento se usó NaOH al 2,5% acuoso. Se colorearon preparaciones transitorias con Azul de Toluidina para observaciones topográficas generales. Se cortó a mano alzada y con criótomo, y las secciones se colorearon con colorantes clásicos (Safranina - Fast Green) y se les aplicaron diversas pruebas. Las coloraciones de prueba efectuadas fueron las siguientes: Azul de Metileno y Azul de Anilina (Johansen, 1940), generales para celulosa y cutina; Pardo de Bismarck Y y ClZn iodurado (Johansen 1940) para celulosa en paredes celulares; Eritrosina al 1% en lactofenol (Gurr, 1965); Sudán III al 1% en partes iguales de alcohol isopropílico y glicerina (Frohne, 1985) y Sudán III y IV de alcohol 70% (Johansen, 1940) para cutina. Los tests para oxalatos se basaron en el tratamiento del material con 2 soluciones (Johansen, 1940: 196): solución acuosa saturada de acetato cúprico y sulfato férrico. La primera disuelve los cristales y el ácido oxálico difunde a los espacios intercelulares, donde forma cristales de oxalato cúprico. La segunda solución da

como resultado la formación de cristales amarillos de sulfato ferroso (probando así la presencia de oxalato disuelto).

Las ilustraciones y mediciones se efectuaron en un microscopio Wild M 20, tomándose la densidad estomática en un campo de 0,0250 mm² y el índice estomático (E) de acuerdo con Salisbury (1927).

OBSERVACIONES

MORFOLOGIA EPIDERMICA (Fig. 1)

Las células epidérmicas en vista superficial, tienen contornos sinuosos, poligonales a subpoligonales (más raro sinuoso-distantes) y paredes engrosadas.

Los contornos celulares y las células son diferentes en epifilio y en hipofilio. En el primero las células son aproximadamente isodiamétricas, y el contorno ondulado de las mismas sigue un patrón sinuoso frecuente (Rolleri & Deferrari, 1986) similar a los observado en algunas especies de *Danaea* J.E. Smith, (Rolleri, Deferrari & Ciciarelli, 1986), especialmente *D. Nodosa* (L.) J.E. Smith. En el hipofilo las células tienden a ser isodiamétricas a 2-3 veces más largas que anchas. Las ondulaciones faltan o son menos profundas que las del epifilio, siguiendo un modelo poligonal, subpoligonal o, más raro, sinuoso distante (Rolleri & Deferrari, 1986), (Fig. 1-2).

En corte transversal las paredes celulares aparecen engrosadas tanto en haz como en envés (Fig. 1,1-3). En el haz aparecen paredes externas con elevaciones irregulares. Los engrosamientos irregulares también se observaron en la pared interna, hacia el lumen celular, no así en las laterales o tangenciales internas. En el envés se presentan papilas, verrugas y tricomas diversos, variablemente distribuidas, además de las irregularidades de espesor descritas para el haz. Las verrugas o papilas son más frecuentes en las áreas de la epidermis situadas sobre y cerca de las venas, las cuales se delinean en un plan reticulado simple con aereolas subcuadrangulares o pentagonales, generalmente con una venilla libre hacia el centro del polígono areolar.

Las paredes celulares carecen de una capa cuticular definida y continua. La parte más externa de la pared no reacciona o lo hace escasamente ante las pruebas para cutina, y la pared en conjunto reacciona con preferencia ante las pruebas de celulosa y a la vez, debilmente, a los tests para cutina, lo que indicaría una mezcla de ambas sustancias en la capa de pared que comunica con el exterior. No parece existir una capa cuticular con cutina pura de un espesor apreciable.

ESTOMAS ADULTOS (Fig. 1,4-11 y Fig. 2,1-5)

Los estomas se presentan exclusivamente en el hipofilo distribuyéndose por toda la superficie de las pinnas, con una densidad de 2-4 estomas por campo (0,025 mm²) y un índice estomático E=3.

En vista superficial se pueden señalar las características siguientes:

- el estoma presenta un número variable de células oclusivas desde 2 (en áreas apicales de las pinnas) hasta 4-5, más raro hasta 7 en áreas subapicales, medias y basales (Fig. 1, 4-11)

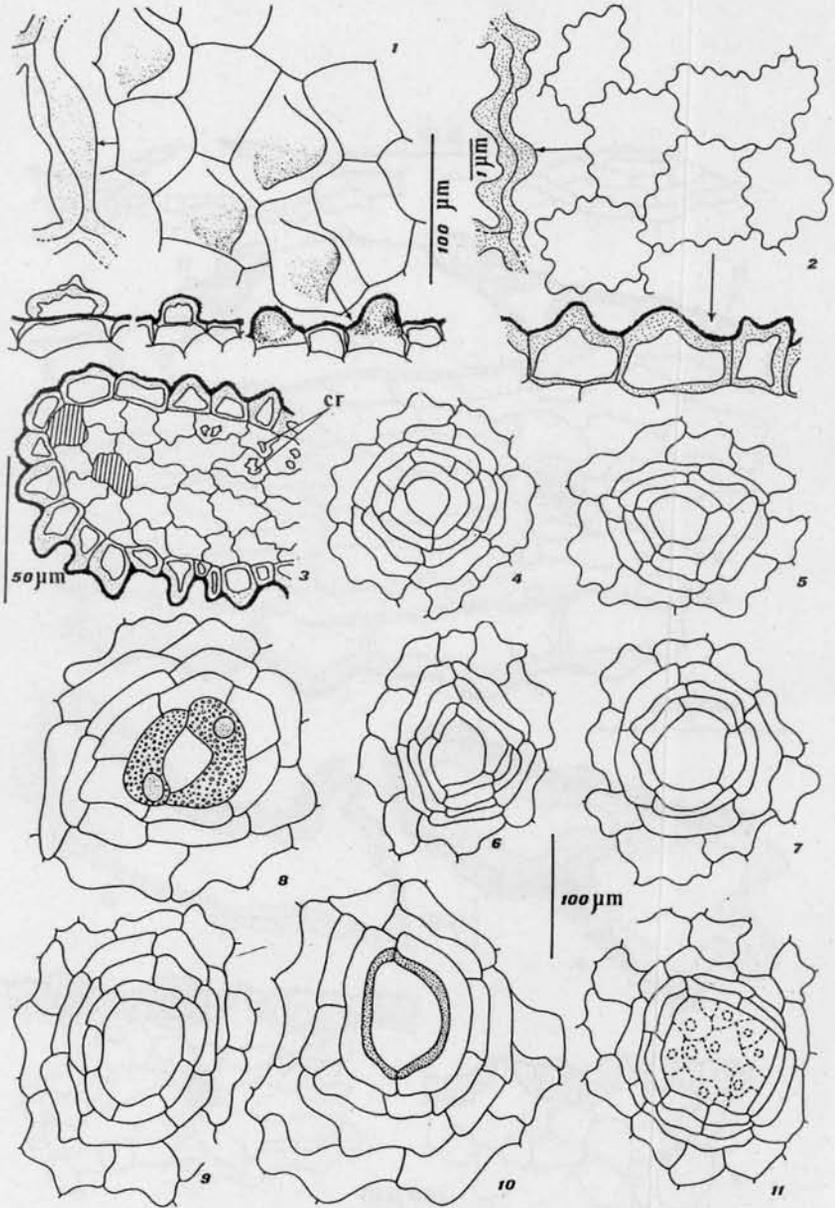


Fig. 1. - Epidermis adulta en *Christensenia cumingiana* Maxon. 1, hipofilo con papilas, detalle de papilas, verrugas y células epidérmicas en corte transversal y detalle de engrosamiento epidérmico en superficie; 2, idem para epifilo; 3, sección transversal de margen foliar con parte de mesófilo; en rayado, células con contenidos tánicos: cr, cristales de oxalato de calcio; 4-7, estomas porociclocíticos subapicales; 8, detalle de estoma apical con dos anexas; 9-11 estomas porociclocíticos adultos; 10, estoma porociclocítico adulto, en áreas maduras, en punteado, reborde cuticular de las oclusivas (se omitió en los restantes); 11, estoma porociclocítico muy desarrollado, con poro de apertura máxima; se observan por debajo las células del mesófilo.

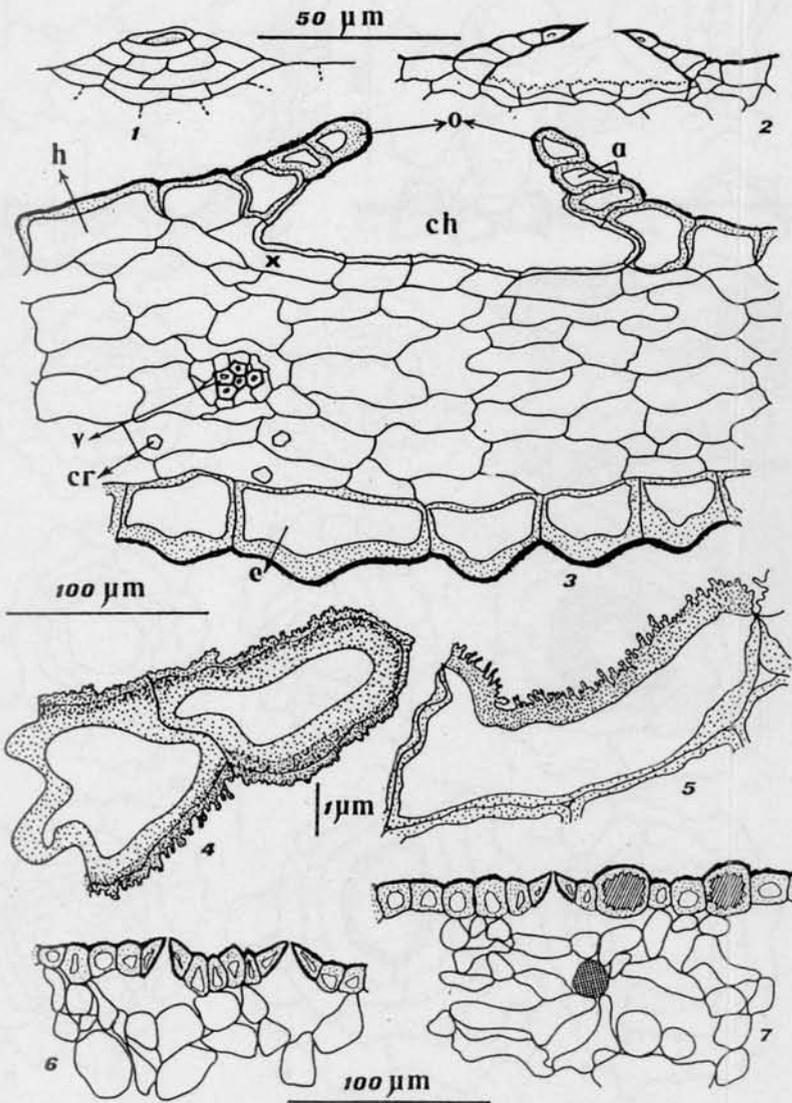


Fig. 2. - Estomas en Marattiaceæ s. lato. 1-5, *Christensenia cumingiana*; 6, *Angiopteris cartilaginea*; 7, *A. pruinosa*. 1, estoma porocidocítico en superficie; 2, el mismo, en corte transversal; 3, estoma y mesófilo en corte transversal de fronde; 4, detalle de célula oclusiva y célula de la primera corona de anexas en corte transversal con microvellosidades en la pared; 5, idem en célula del mesófilo (x) que da hacia la cámara hipostomática; 6, sección transversal de hipófilo y mesófilo en *A. cartilaginea*; 7, idem en *A. pruinosa*.

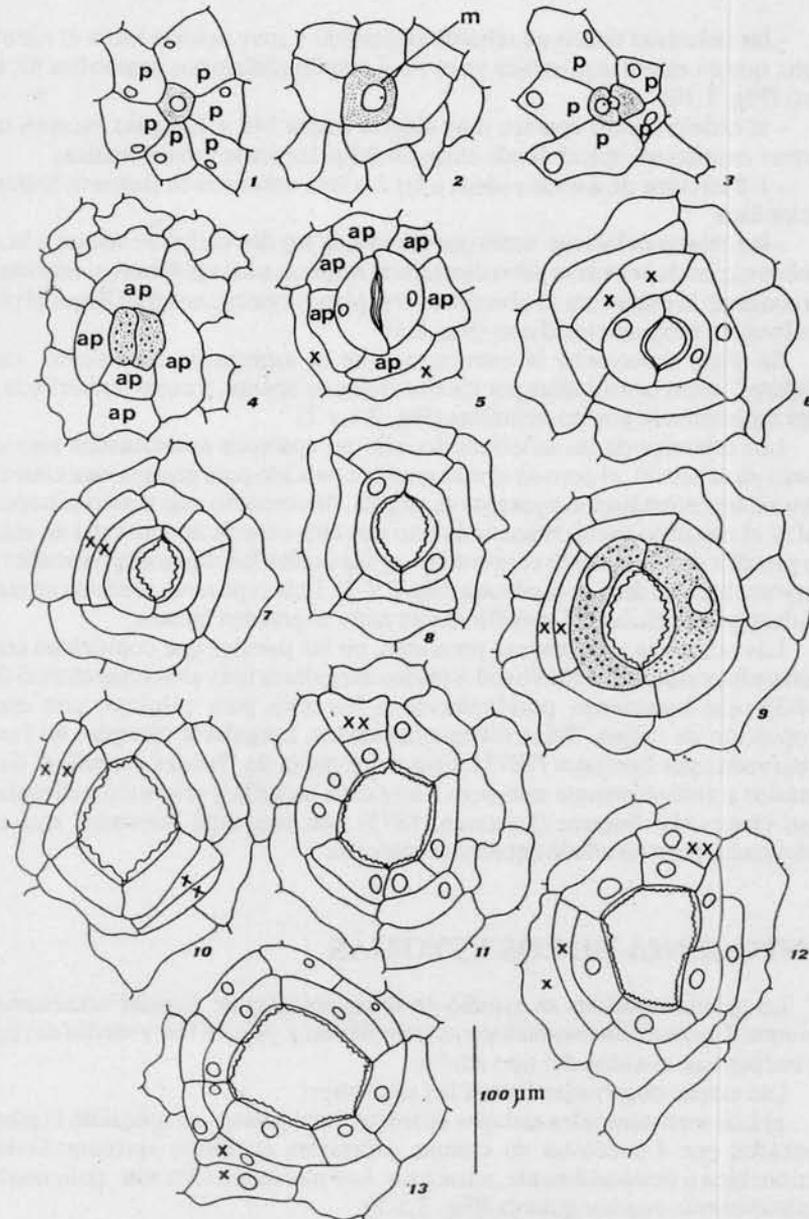


Fig. 3. - Ontogenia de estomas porociclíticos en *Christensenia cumingiana*. 1-2, meristemoide; 3, meristemoide en división; 4, occlusivas juveniles; 5, occlusivas en maduración, formación del estílo o poro; 6-8, arqueamiento, distensión y agrandamiento de occlusivas, apertura creciente del estílo y divisiones en las anexas perígenas; 9, detalle de contenidos en occlusivas, primer corona de anexas con divisiones recientes (paralela a las occlusivas); 10, estoma porociclítico adulto; 11-13, divisiones producidas en estomas de tipo 8-9, para llegar al tipo 10. m, meristemoide; p, protodérmicas periestomáticas; ap, anexas perígenas; x, divisiones periclinales recientes en las anexas perígenas; xx, divisiones observadas ocasionalmente en occlusivas de estomas adultos con poros totalmente abiertos.

- las oclusivas tienen un reborde engrosado y muy notorio hacia el estíolo o poro, que en estomas juveniles ya es muy amplio (diámetros promedios $88 \times 74 \mu\text{m}$) (Fig. 1,10)

- el estíolo o poro aparece muy abierto (hasta $148 \times 128 \mu\text{m}$) excepto en el primer centímetro apical donde están situados las áreas meristemáticas

- 1-2 círculos de anexas rodean a las 2 o más oclusivas en forma típicamente ciclocítica

- las células oclusivas están por encima de los dos ciclos de anexa; a la vez, ambos ciclos de anexas se sobreelevan con respecto a las epidérmicas adyacentes en conjunto la estructura se observa en tres planos ópticos antes de llegar al plano epidérmico propiamente dicho (Fig. 2,1)

En corte transversal la estructura tiene el aspecto de un volcán, cuyas "laderas" están constituidas por los dos ciclos de anexas, y cuyo "cráter" o borde está representado por las oclusivas (Fig. 2,1 y 2).

Los rebordes de las oclusivas no sólo no aparecen aproximados sino que, como ya se señaló, el poro es el más grande conocido para plantas vasculares. La cámara hipostomática subyacente es amplia, de contorno más o menos trapezoidal, y el mesófilo toma contacto directo con ella a través de una capa de células de paredes desigualmente engrosadas, en las cuales los espesores parietales son mayores hacia el área de la cámara (Fig. 2,2-3). Esta capa no es continua en etapas adultas, y las células del mesófilo dejan entre sí grandes meatos.

Las oclusivas y las anexas presentan, en las paredes que comunican con la cámara hipostomática, microvellosidades irregulares muy próximas entre sí (Fig. 2,4-5), que reaccionan positivamente a los tests para celulosa, con escasa proporción de cutina. Tales microvellosidades, irregulares siempre, no fueron observadas por Luerksen (1873). Este autor habla de "bordes crenados" de los ostíolos y probablemente se refiera a esta capa plegada y con microvellosidades aquí observada. Sugiere (Luerksen, 1873) que esta capa "crenada" está algo cutinizada, pero no añade detalles al respecto.

ONTOGENIA DE LOS ESTOMAS

La estomatogénesis se estudió en áreas apicales de frondes relativamente jóvenes. El desarrollo estomático es muy rápido y ya a un cm y medio del ápice se encuentran estomas del tipo adulto.

Las etapas observadas fueron las siguientes:

a) Los meristemoides aislados aparecen en el primer cm apical de la pinna, rodeados por 4-5 células en corona, ordenadas en forma aproximadamente actinocítica u ocasionalmente, tetracítica. Los meristemoides son poligonales a definitivamente cuadrangulares (Fig. 3,1-2).

b) La formación de dos oclusivas tiene lugar por una única división del meristemoide (Fig. 3,3). Una vez que la célula madre de las oclusivas se divide, estas últimas aumentan algo de tamaño, pero conservando aún el aspecto cuadrangular del meristemoide original (Fig. 3,4).

c) El estíolo o poro se forma centrifugamente y, al principio es, simplemente, una hendidura observable en el centro del dúo de oclusivas (Fig. 3,5).

d) Las oclusivas aumentan de tamaño inmediatamente luego de formarse el estíolo. Este último se abre notablemente al tiempo que las oclusivas se separan

y "arquean" en forma semilunar (Fig. 3,6-9). Conjuntamente con este proceso, se observan divisiones en las protodérmicas de la corona (anexas perígenas) y la estructura completa se eleva por encima del nivel epidérmico (Fig. 3,6-10).

e) En los esquemas 6-9 de la Fig. 3 se pueden observar estructuras estomáticas juveniles subapicales (a 1,5-2 cm del ápice de las pinnas). Luego (Fig. 3,11-13) las oclusivas se dividen anticlinalmente y sus derivadas en "corona" presentan grandes núcleos y contenido granular, así como pequeños gránulos de contenidos lipídicos. Como resultado de este proceso los estomas que comienzan su desarrollo como un estoma típicamente angiospérmico (o como cualquier estoma perígeno), terminan por aparecer como grandes "poros" que, en vista superficial, están bordeados por una corona de células de cierre, sobreelevadas por encima de dos ciclos de células anexas perígenas que se disponen en forma abrazadora y se hallan, también, sobreelevadas respecto de las epidérmicas circundantes (Fig. 3,10)

f) El desarrollo completo del estoma se verifica en el primer cm y medio del ápice como ya se señaló. A esa distancia del ápice se observan, indistintamente, estomas con dos oclusivas (Fig. 3, 9) y estomas con 4-5 oclusivas jóvenes (Fig. 3,10). Aproximadamente 1 de cada 4-5 estomas tiene 2 oclusivas. Después de los 2 cm de distancia del ápice predominan los estomas con poros muy abiertos (de hasta 148 x 120 μm de diámetro) y un número de células de guarda que va de 4-5, raro 7. El ostiolo o poro muestra siempre un reborde ondulado-crenado. En el corte transversal la cámara subestomática se abre rápidamente por debajo y conecta con el mesófilo (Fig. 2,3). Ocasionalmente se observan divisiones de las células oclusivas en planos periclinales (Fig. 3, 11 y 12), como si, tardíamente, contribuyeran a la formación del ciclo. Pero es apresurado señalar -y fortuito- el hallazgo de anexas mesógenas, ya que las escasas divisiones de este tipo tienen lugar cuando el estoma es adulto, está sobreelevado y cuenta con 1-2 ciclos más o menos juveniles de anexas perígenas.

ESTOMAS POROCICLOCITICOS

El tipo de estructura estomática observada no es común en plantas superiores, aunque Haberlandt (1965) ilustra estomas parecidos en *Cucurbitaceae*.

Aquí se propone el nombre de estoma **porociclocítico**, basado en los principales caracteres adultos, esencialmente:

- su poro o estíolo muy abierto
- su tipo morfológico definitivamente ciclocítico (Stace, 1965; Wilkinson, 1979)

Previamente (Rolleri, Deferrari & Ciciarelli, 1986) se ha hecho hincapié en la necesidad de separar las terminologías "ontogenéticas" de aquellas que hacen referencia al estoma maduro. Como Rasmussen (1981), se cree que el nombre que señala la ontogenia y el que describe el tipo adulto deben ser diferentes y mantenerse aparte como caracteres también diferentes entre sí. La diversidad de tipos adultos hace que sean caracteres útiles en la sistemática, mientras que con las terminologías "ontogenéticas" parece suceder exactamente a la inversa con pocas excepciones.

Por todo lo que antecede, y luego de un estudio tanto ontogenético como de

la estructura madura, se propone para ella el término porociclocítico. En este caso, el estoma porociclocítico tiene un desarrollo perígeno.

CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LA ONTOGENIA, MORFOLOGIA Y FUNCIONES DEL ESTOMA POROCICLOCITICO EN CHRISTENSENIA CUMINGIANA

- Ontogénicamente, la estructura estudiada es perígena. Las anexas en dos ciclos sobre elevados provienen de la diferenciación, división y superposición de protodérmicas

- El estoma maduro es ciclocítico. Se distingue del tipo ciclocítico de otras **Marattiales** y de otros estomas ciclocíticos, por la poco usual división de células oclusivas (y la consecuente formación de hasta 7 de estas). Este aspecto, aunque poco común, tiene ejemplos en algunas angiospermas (Pant, 1965). En el caso **Christensenia** la formación de oclusivas supernumerarias y la consiguiente y correlativa ampliación del poro u estíolo podría relacionarse, como se comentará más adelante con la fisiología de esta estructura.

- El estoma ciclocítico es considerado por Stace (1965) como derivado del tipo anomocítico por Metcalfe & Chalk (1950), término este último algo inadecuado y general como ya lo señalara Baranova (1987:59), Los tipos laterocíticos (Den Hartog, 1978) y estefanocíticos (Baranova, 1987) son también ciclocíticos, así como los estaurocíticos y actinocíticos (Wilkinson, 1979). Como lo sugiere Baranova (1987), es conveniente pensar en todos los tipos citados como derivados probables de un tipo anomocítico, pero es más difícil decidir si se trata de una "evolución real" (modificación evolutiva). En **Marattiales** el tipo anomocítico se observó, hasta ahora solamente en **Marattia kaulfussii** J.E. Smith, (=M. laevis J.E. Smith) en tanto que **Angiopteris** Hoffm. y **Danaea** muestran variaciones de tipos ciclocíticos (Rolleri, Deferrari & Ciciarelli, 1986).

- La semejanza con un poro de **Marchantiales** (Luerssen, 1873) es sólo aparente. Pant (1965) describe detalladamente la ontogenia y fisiología de aquel, y su desarrollo es obviamente diferente.

- El mecanismo de cierre y apertura no se comprobó, es decir, quedan dudas sobre la capacidad de movimientos de la corona de oclusivas. Las pruebas microquímicas, empero, indican que la cutinización general es sumamente débil y la cutina estaría mezclada con abundante celulosa, tanto en las paredes de la oclusivas como en la pared de las células anexas y las epidérmicas adyacentes. Este aspecto, más la presencia de un borde ondulado-crenado en la pared, en el área del poro adulto y en las paredes externas de las oclusivas podría indicar capacidad de movimiento (en "fuelle") de las mismas. De todas maneras esa capacidad de cierre y apertura no tendría necesariamente que ser muy importante. Visto en corte, el estoma aparece como una acentuación del "tipo acuático" de Haberlandt (1965), autor que lo ilustra y describe para **Alsophila** y otros géneros (tanto de **Filicales** como de familias de angiospermas, especialmente Monocotiledóneas). El "estoma acuático" responde a la necesidad de intercambio gaseoso en plantas y ambientes, cuya atmósfera está casi saturada de vapor de agua y el agua líquida puede eventualmente obturar el polo u estíolo. Los "tipos terrestres"

de Haberlandt (1965) son inadecuados en estas condiciones ya que la apertura epistial y la opistial del poro están en línea y se forma un canal del poro que permite el mantenimiento de agua capilar que obturaría el estoma. Los estomas acuáticos conservan sólo la apertura epistial y las oclusivas conectan apenas por sus rebordes cuticulares. Estomas como el de *Alsophila* se han observado en *Angiopteris augustifolia* Presl y *Angiopteris pruinosa* Kze (Fig. 2,7 y 6 respectivamente). En esas especies de *Angiopteris* se observa un solo ciclo de anexas, más raro 2, y las que se encuentran realmente sobreelevadas son las oclusivas que se aproximan por sus rebordes cuticulares, los que en un corte transversal se presentan como picos afilados. Los poros, sin embargo, nunca se amplían, y si lo hacen, nunca aparecen diferentes de un estoma más o menos común, algo abierto. El estoma de *Christensenia* sería un tipo de "estoma acuático" (Haberlandt, 1965). Fisiológicamente, probablemente sea una estructura intermedia o doble; un pneumatode que sirve para el intercambio gaseoso y, tal vez, también para gutación, considerando el ambiente en el que viven estas plantas: una especie de estoma-hidatodo, apropiado para efectuar intercambio gaseoso y, a la vez, eliminar, en caso necesario, agua líquida. Por debajo de muchos estomas, porociclocíticos de *Christensenia* suele observarse en corte transversal del mesófilo, una venilla formada por traqueidas (Fig. 2,3). Las células del mesófilo son parenquimáticas y tienen paredes delgadas, forma de Y y se interconectan dejando amplios meatos. El movimiento de vapor de agua y aún de agua, no debería ser difícil en un mesófilo como este, de 7-8 capas de espesor en sus partes más desarrolladas.

ADDENDUM

Estudios microquímicos recientes permitieron comprobar que, aunque con espesores de menos de 0,5 μm , la cutícula sí es una capa continua y reacciona positivamente ante soluciones saturadas de Sudán IV en alcohol isopropílico (Rolleri 1991, m.s.)

Las pruebas para pectinas y otros componentes de pared (Rolleri 1991, m.s.) indican que la pared celular está formada por tres capas: una delgada lámina de celulosa pura hacia el lumen, una capa intermedia de celulosa y pectinas (área engrosada) y, esternamente, una capa cuticular muy delgada pero continua y a veces finamente filigranada (vista con M.E.B.).

Análisis de material del género proveniente de toda su área de distribución permitieron comprobar que la presencia de células oclusivas supernumerarias es un fenómeno más bien restringido (Rolleri 1991, m.s.).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a las siguientes instituciones y personas: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituto de Botánica Darwinion (IBODA), Dr. David Lellinger, curador del herbario de la "Division of Ferns", Smithsonian Institution, Washington, DC, por el suministro de bibliografía importante; Lic. Virginia Dubarbier de Natoli, Técnica Profesional (CONICET) por la cuidadosa realización de las ilustraciones.

BIBLIOGRAFIA

- BARANOVA, M., 1987, Historical Development of the Present Classification of Morphological Types of Stomates. *Bot. Rev.* 53(1):53-70.
- BITTER, G., 1900. *Marattiales, Marattiaceæ*: 422-449. En A. Engl & K. Prantl, Die Natur Pflanzenfam. I.T., 4 Abt.
- CHRISTENSEN, C., 1938. *Filicinae, Marattiaceæ*: 528. En: F. Verdorn, Ed., Manual of Pteridology. La Haya.
- COPELAND, E. B., 1947. Genera Filicum. The Genera of Ferns. En: *An. Crypt. et Phytograph.* 16, F. Verdorn Ed., Mass., Waltham.
- DE VRIESE, N. R. & P. Harting, 1853. Monographie des *Marattiacees*. Leiden und Düsseldorf.
- DEN HARTOG, R. M. & P. Bas. 1978. Epidermal Characters of the *Celastraceæ* sensu lato. *Acta Bot. Neer.* 27:355-388.
- FROHNE, D. 1985, Anatomisch-mikrochemisch Drogenanalyse. En: *Leinfades*, 3 überarbeitete und einverterte Auflage. Stuttgart, N.Y., Thieme VIII.
- GURR, E., 1965. The rational use of dyes in biology. Leonard Hill, Londres.
- HABERLANDT, H., 1955. *Physiological Plant Anatomy*, Reprint Ed., Today and Tomorrow's Book Agency, New Delhi 5, India.
- JOHANSEN, D. A., 1940 *Plant Microtechnique*. Mc. Graw Hill Book Co., N. York. & Londres.
- LUERSEN, C., 1853. Über die Spaltöffnungen von *Kaulfussia* Bl., *Bot. Ztg.* Jahrg. 40.
- MAROTI, I., 1960., Histologische Untersuchungen der *Marattiaceæ*-Blätter, mit Besonderen Hinblick auf die Epidermis. *Akt. Biol. (Szeged.)* 6: 71-89, pl. 1-7.
- METCALFE, C. R. & L. Chalk, 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. 2 vols. Oxford Univ. Press, Londres.
- OGURA, Y., 1972. Comparative Morphology of the vegetative organs of the Pteridophytes, Gebrüder Borntraeger, Berlin- Stuttgart.
- PANT, D. D., 1965, On the ontogeny of stomata and other homologous structures. *Plant Sci. Series, Allahabad* 1: 1-24, India.
- PANT, D. D., L. MISHRA & R. SINGH, 1983. Surface Characters of leaves, sporangia, synangia and spores of some living and fossil *Marattiaceæ*. *Phytomorph.* 32(2,3): 126-137.
- PICHI SERMOLLI, R., 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31(2):313-512.
- RASSMUSEN, H., 1981. Terminology and classification of stomata and stomatal development. A critical review. *Bot. J. Linn. Soc.* 83: 199-212.
- ROLLERI, C. m. s. 1991. Revision of genus *Christensenia*.
- ROLLERI, C., A. M. DEFERRARI & M.M. CICIARELLI, 1986. Epidermis y estomatogénesis en *Marattiaceæ* (*Marattiales-Eusporangiopsida*). *Rev. Museo La Plata, n. s., Bot.*, 14(94): 127-147.
- ROLLERI, C. & A. M. DEFERRARI, 1986. Modelos epidérmicos y otros caracteres foliares en la sistemática y ecología de especies de *Lycopodium* L., Sección *Crassistachys* Herter, *Rev. Museo de La Plata, n.s., Bot.* 14(91): 63-79, 4 láminas.
- ROLLERI, C. & M.C. LAVALLE, 1991. Epidermal morphology of the Pinnæ of *Angiopteris*, *Danaea* and *Marattia*. *Amer. Fern J.*, 81 (2):44-62.
- SALISBURY, E. J., 1927. On the causes an ecological significance of stomatal frequency with special reference to the woodland flora. *Phil. Trans. R. Soc.* 216 B: 1-65.
- STACE, C. A., 1965, Cuticular Studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Bot.* 4: 1-78.
- STROMBERG, A., 1956. On the question of classification of stomatal types in leaves of dicotyledons plants. *Tbilisi. Sci. Stud. Chemical- Pharmaceutical Inst.* 8: 56-67 (en ruso).
- VAN COTTHEM, W., 1970 a. Comparative morphological study of stomata in the Filicopsida. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 40: 81-239.
- _____, 1970 b. A classification of stomatal types, *Bot. J. Linn. Soc.* (London) 63 (3): 235-246.
- WILKINSON, H.P., 1979. The plant surfaces (mainly leaf): 97-165. En: C.R. Metcalfe & L. Chalk, *Anatomy of the dicotyledons*, 2da. ed., vol. 1, Oxford Univ. Press, Londres.