

Caracteres diagnósticos y taxonomía de 5 especies *Archangiopteris* Christ & Giesenh. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl)

Adriana Mengascini (*)

(*) Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.
e-mail: adriamen@museo.fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN. Cinco especies de *Archangiopteris* Christ & Giesenh. (Marattiaceae): *A. henryi* Christ y Giesenh., *A. itoi* Shieh, *A. somai* Hayata, *A. tamdaoensis* Hayata y *A. tonkinensis* (Hayata) Mengascini, se estudian comparativamente por primera vez, sobre la bases de rasgos morfológicos del esporófito. *Archangiopteris* comparte con los otros cuatro géneros de la familia (*Angiopteris* Hoffm., *Christensenia* Maxon, *Danaea* J. E. Smith y *Marattia* Sw.) los rizomas carnosos policiclostélicos reservantes, las estípulas geminadas amiláceas, el almidón de granos simples excéntricos, los pulvínulos, los estomas maratiáceos, la capacidad de biomineralizar sílice acumulando ópalo A en idioblastos epidérmicos, la presencia de protuberancias intercelulares pécticas en células del mesofilo y el sistema secretor de mucílago generalizado. Sin embargo, los rizomas postrados o erectos, los pulvínulos en el estípite, el indumento eglandular de los ejes, las láminas monomórficas 1-pinnadas, paripinnadas o imparipinnadas casi glabras, los contornos, textura, patrones de venación, venuloide ausente o presente, y el margen entero a repando de las pinnas, los modelos epidérmicos, la densidad más bien alta de los estomas maratiáceos y los idioblastos, éstos distribuidos en grupos o áreas, las protuberancias intercelulares pécticas predominantemente verrucosas, la diversidad de las paráfisis ramificadas y las esporas triletes con ornamentación esteliforme y muriforme (equinadas o crestadas) son rasgos típicos del género y su variación permite delimitar las especies. El género es morfológicamente uniforme, pero la combinación del número de pares de pinnas, el contorno, la venación y el venuloide es específica en las 5 especies estudiadas, además de los modelos epidérmicos, paráfisis y esporas, que se destacan notablemente por la variación específica de la ornamentación de sus exosporios. Los idioblastos y el almidón de reserva coinciden con los de *Angiopteris*. Se actualiza la descripción del género, la taxonomía de las especies y los datos acerca de la ecología y distribución geográfica, se propone una nueva combinación y se presenta una clave para determinar las especies.

Palabras claves: *Archangiopteris* - Marattiaceae - caracteres diagnósticos - taxonomía

ABSTRACT. This is a comparative morphological analysis of five species of *Archangiopteris* Christ & Giesenh. (Marattiaceae): *A. henryi* Christ y Giesenh., *A. itoi* Shieh, *A. somai* Hayata, *A. tamdaoensis* Hayata y *A. tonkinensis* (Hayata) Mengascini, based on the study of characters of the sporophyte. *Archangiopteris* shares several characters with the other four marattiaceous genera (*Angiopteris* Hoffm., *Christensenia* Maxon, *Danaea* J. E. Smith and *Marattia* Sw.): naked, carnos, polycyclostelic amyloseous rhizomes; amyloseous geminate stipules; excentric, simple starch grains; pulvinules; the ability to biomineralize silica and deposit amorphous opal A masses

within epidermal idioblasts; marattiaceous stomata; presence of intercellular pectic protuberances in the mesophyll cells; a mucilage secreting system. On the other hand, erect or prostrate rhizomes; 1-pinnate, monomorphic, imparipinnate or paripinnate laminae; eglandular indument; pinna outline; entire to repand pinna margins; venation patterns; absence or presence of a sclerosed venuloid; epidermal patterns; high density of marattiaceous stomata; intercellular pectic protuberances of the mesophyll cells occurring mostly as pectic warts and scanty short filaments; branched paraphyses; and stelform or muriform exospore ornamentation of the trilete spores (echinate and cristate spores) are considered diagnostic characters of *Archangiopteris*. Specific traits are number of pinna pairs, pinna outline, size, base and apex, venation patterns, absence or presence of venuloids, epidermal patterns, idioblasts in small groups or areas, morphology of paraphyses and exospore ornamentation of the trilete spores. For the five aforementioned species, combination of traits such pinnula outline, venation patterns, and venuloids are diagnostic at the specific level, as also are epidermal patterns of the pinnulae and exospore ornamentation. Epidermal patterns of *Archangiopteris* clearly differ from *Angiopteris*, while distribution of the epidermal idioblasts and starch grains are similar in both genera. After this study, a new description of the genus is provided, along with the revised taxonomy of the species, a new combination, and data on ecology and geographical distribution. A key to identify the species is also given.

Key words: *Archangiopteris* - Marattiaceae - diagnostic characters - taxonomy

Introducción

Archangiopteris Christ & Giesenh. es un género paleotropical de la familia Marattiaceae (Rolleri et al., 2001a) que crece en el SE de China, Hainán, Vietnam del Norte y Taiwán, en una franja situada entre los 17° y los 24° LN y los 106° y los 122° LE. Se encuentra aislado y es considerado endémico de estas regiones (Ching, 1958; Hsu et al., 2000), desarrollándose en selvas tropicales monzónicas montañas densas, a la sombra y en condiciones de humedad atmosférica alta.

Christ & Giesenhagen (1899) lo consideraron como “uno de los más hermosos descubrimientos del siglo en el dominio de los helechos” y su nombre hace referencia a una supuesta posición intermedia entre *Danaea* y *Angiopteris*, como una forma antigua y conservada (Christ & Giesenhagen, 1899). Según esos autores y en la descripción original (Christ & Giesenhagen, 1899), *Archangiopteris* difería de *Angiopteris* por sus frondas 1-pinnadas de menor tamaño, la ausencia de venuloide, los soros lineares de posición medial, los esporangios más numerosos y el “indusio” más desarrollado (un término que hace referencia a las paráfisis), mientras que difería de *Danaea* por la ausencia de pulvínulos en el estípite (“nudos”), los esporangios libres, no fusionados en sinangios y la presencia de “indusio” (paráfisis). Tardieu-Blot y Christensen (1939) ampliaron esa descripción al encontrar estípites con pulvínulos en *A. subintegra* Hayata y venuloide en *A. cadieri* Tard. & C. Christ. Posteriormente Shieh (1970) describió *A. itoi*, también con venuloides largos y muy notables a simple vista.

Aquí se trata a *Archangiopteris* incluyendo a *Protomarattia* Hayata (1919) y *Protangiopteris* Hayata (1928) pero independientemente de *Angiopteris*. Las plantas adultas de *Archangiopteris* son muy similares a las juveniles de *Angiopteris*, en ambos casos con láminas 1-pinnadas y pulvínulos en los estípites (Hill & Camus, 1986; Rolleri, 2001), y por esto Chang (1973) sugirió el origen neotónico de *Archangiopteris* a partir de *Angiopteris*. Makino & Nemoto (1925) y Camus (1988) reunieron *Angiopteris* y *Archangiopteris* en un solo género, *Angiopteris*. Ching (1958), Mengascini y Rolleri (2001), Rolleri et al. (2001a) y Zhao-rong He (comunicación personal), en cambio, los consideraron buenos géneros, claramente diferentes uno de otro, y ese criterio es compartido aquí.

Hayata (1919) segregó *Protomarattia* Hayata de *Archangiopteris* sobre la base de la aparente fusión de esporangios (sinangios); y propuso *Protangiopteris* Hayata (Hayata, 1928) para agrupar 3 especies de *Archangiopteris* descritas por ese autor (Hayata, 1919; 1928), pero el segundo géne-

ro nunca se utilizó y fue sinonimizado con *Angiopteris* por Camus (1988). Tardieu-Blot y Christensen (1939) y Ching (1958) sinonimizaron *Protomarattia* con *Archangiopteris*, mientras que Pichi Sermolli (1968) lo consideró un buen género. Hill & Camus (1986) y Camus (1988) reunieron *Archangiopteris* con *Angiopteris*, aunque no existen estudios actualizados, de morfología u otros, sobre un número suficientemente amplio de especies de *Archangiopteris* que permita fundamentar esa inclusión.

Ching (1958) reconoció 10 especies de *Archangiopteris* en su revisión, a las que Shieh (1970) agregó una más, pero no existen trabajos de conjunto posteriores dedicados al género. Algunos estudios recientes actualizan la información sobre algunos aspectos morfológicos de las especies, particularmente de *A. henryi*, *A. itoi* y *A. tonkinensis*, como las esporas (Rolleri et al., 1998), las protuberancias intercelulares pécticas del mesofilo de las frondas (Rolleri et al., 1999) o los idioblastos de sílice (Rolleri et al., 2001b). Recientemente, Rolleri et al. (2001a) y Mengascini & Rolleri (2001) consideraron rasgos genéricos propios de *Archangiopteris* los esporófitos de hasta 2 m de altura; los rizomas postrados o erectos, desnudos, reservantes, dictiostélicos a policiclostélicos; las estípulas amiláceas; las frondas monomórficas; los estípites rígidos o subcarnosos con 1 o más pulvínulos; las láminas paripinnadas o imparipinnadas, 1-pinnadas, sin yemas prolíferas; los márgenes enteros a repandos; la venación libre; la presencia o ausencia de venuloide; el indumento eglandular protoscamoso; los soros alargados con numerosos esporangios y las esporas triletes con ornametación esteliforme (equinadas).

Aquí se estudiaron cinco especies: *A. henryi* Christ y Giesenh., *A. itoi* Shieh, *A. somai* Hayata, *A. tamdaoensis* Hayata y *A. tonkinensis* (Hayata) Mengascini, sobre la base de los siguientes caracteres del esporófito: arquitectura foliar, almidón de rizomas y estípulas, morfología y distribución del indumento eglandular, venación, venuloide, modelos epidérmicos de las láminas, paráfisis y esporas. Se consideran rasgos diagnósticos específicos los siguientes: número, tamaño, contorno, ápice y base de las pinnas, patrones de venación, presencia o ausencia de venuloide esclerosado, modelos epidérmicos, densidad de los estomas maratiáceos e idioblastos epidérmicos, morfología de las paráfisis y macro-ornamentación de las esporas. Los márgenes enteros son comunes a todas las especies y se consideran un rasgo genérico. *Archangiopteris* comparte con *Angiopteris* el tipo de grano del almidón de reserva, la presencia o ausencia de venuloide, los idioblastos con ópalo y las esporas triletes. Es el único género de la familia que carece de estudios citológicos.

Se han actualizado la taxonomía y aspectos nomenclaturales, y se da a conocer una nueva combinación, completando, además, la información sobre la ecología y distribución geográfica de todas las especies estudiadas. El número real de especies de *Archangiopteris* es impreciso y las colecciones de referencia son escasas pero es posible que existan, además de las tratadas aquí, unas 4-5 especies más, que se estudiarán en un trabajo próximo. El género se encuentra en severo peligro de extinción, tanto por la degradación de su hábitat como por su bajo polimorfismo y su aislamiento genético (Hsu et al., 2000).

Material y métodos

Materiales

El material proviene de los herbarios BM, HAST, TI y US, citados de acuerdo con Holmgren et al. (1990).

Métodos

El almidón se obtuvo raspando rizomas, estípulas y estípites con un bisturí y los granos se colocaron en una mezcla 1:1 de glicerina y solución de lugol. Se midieron y analizaron muestras mínimas de 500 granos de almidón por cada ejemplar y la observación de los hilios se efectuó con

luz polarizada. Se hicieron cortes de tejido amilífero para constatar el aspecto y distribución de los granos completos. Los granos, tomados directamente de los rizomas o estípulas, y sin tratamiento previo, se fotografiaron con MEB. El tratamiento estadístico se realizó con los programas Excell y SPSS. Se realizaron gráficos de dispersión, se trazaron las rectas de regresión y se calcularon los coeficientes de determinación (r^2).

El indumento se estudió en pequeños trozos de estípites ablandados con éter monobutílico del etilenglicol. Los segmentos fueron raspados con un bisturí para separar las protoscamas, que se montaron sin colorear.

La venación se estudió en trozos de pinnas diafanizadas con hidróxido de sodio 3% acuoso y blanqueadas con hipoclorito de sodio comercial (40%) diluido 1:1 con agua destilada; se colorearon con safranina-fast green 2% en éter monometílico del etilenglicol (Gurr, 1965). Se ilustró con un microscopio estereoscópico Leica MS5 equipado con cámara de dibujo. Se estudiaron todos los ejemplares, pero las ilustraciones corresponden a partes medias de pinnas medianas.

Los modelos epidérmicos se estudiaron en el material aclarado y coloreado para estudios de venación. La terminología para células epidérmicas sigue a Roller et al. (1986), y la referente a estomas adultos, a Wilkinson (1979). Se ilustraron con un microscopio Wild M20 equipado con cámara de dibujo. Se estudiaron todos los ejemplares, pero las ilustraciones provienen de partes medias de pinnas medianas. Las paráfisis se estudiaron en material aclarado y coloreado con rojo de rutenio 1 % acuoso.

Las protuberancias intercelulares pécticas (PIP) y las esporas se observaron con microscopía electrónica de barrido (MEB). Para estudiar las PIP se tomaron pequeños trozos de pinnas, se montaron en portamuestras de metal (Cu-Zn) con cinta adhesiva doble faz, se metalizaron con oro bajo vacío con un metalizador Jeol JFC 1100 (*fine coat ion sputter*) y se fotografiaron en zonas de fractura natural de las pinnas. Las esporas se extrajeron de los esporangios con una aguja esterilizada, se colocaron, sin tratamiento, sobre portamuestras de metal y se metalizaron de igual manera que las PIP. Todos los estudios con MEB se llevaron a cabo con un microscopio Jeol JSM T100 en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. La terminología aplicada a la descripción de las PIP sigue a Roller et al. (1999) y la utilizada para la descripción de la ornamentación de las esporas sigue a Lellinger & Taylor (1997).

Resultados y discusión

Rizomas

Los rizomas son ascendentes a suberectos en *Archangiopteris itoi* y rastreros en las demás especies. Son carnosos, amiláceos, desnudos, policiclostélicos (Ogura, 1972) o dictiostélicos, con estípulas igualmente carnosas y reservantes. El sistema de canales secretores de mucílago recorre toda la planta y también las estípulas, que Chang (1973) describió como vascularizadas. Las raíces son abundantes, gruesas y fibrosas, y nacen abaxialmente, aunque en los rizomas erectos de *A. itoi* hay raíces laterales además de abaxiales, una condición frecuente en otros géneros de Marattiaceae, como *Danaea* (Rolleri, ms), también con rizomas postrados y erguidos.

Almidón (Fig. 1, 4 y Tabla 1)

El almidón presente en órganos vegetales ha sido analizado tanto con el fin de determinar material fragmentario o carbonizado (Cortella y Pochetino, 1994) como con propósitos taxonómicos, aunque estos estudios son más bien escasos. Czaja (1978) efectuó una prospección del almidón en plantas vasculares y agrupó los granos de tres géneros de Marattiaceae (*Angiopteris*, *Christensenia* y *Danaea*) con los de Monocotiledóneas, sobre la base de su forma. Roller et al. (2001c) compararon el almidón de especies de todos los géneros de Marattiaceae con fines

taxonómicos y Lavallo (2002) analizó el de las especies neotropicales de *Marattia*. Esas autoras encontraron que la morfología y tamaño de los granos de almidón puede tener valor diagnóstico, al menos en algunos géneros, como *Christensenia* y *Marattia* y que el almidón de las estípulas y de los rizomas puede ser igualmente diagnóstico.

En *Archangiopteris* el almidón se encuentra en rizomas, estípulas y, en menor cantidad, en estípites. El presente estudio incluyó solamente el almidón de *Archangiopteris itoi*, *A. somai* y *A. tonkinensis*, debido a que las restantes especies están herborizadas fragmentariamente.

El almidón de las estípulas de *A. itoi*, *A. somai* y *A. tonkinensis* se presenta en forma de granos simples de contorno elíptico, ovado u ovado de base recta a casi rectangular y con hilio excéntrico (Fig. 1, B, D, F y Fig. 4 A-D). El tamaño es poco variable intraespecíficamente y los granos de *A. tonkinensis* son los más grandes (Tabla 1). En todas las especies estudiadas el largo muestra una variación mayor que el ancho (Tabla 1) lo que sugiere que el alargamiento de los granos no siempre está acompañado por un crecimiento en grosor. El contorno de los granos observados con microscopio de luz y electrónico se refleja en los gráficos de dispersión (Fig. 1, A, C, E), que sugieren una relación lineal entre las variables ancho y largo, y en las rectas de regresión de pendientes menores a 0.5 que indican granos más largos que anchos (Tabla 1). De acuerdo con los análisis estadísticos efectuados (coeficientes de determinación) el contorno es relativamente constante, con un 50-60 % de la variación del ancho atribuible a la variación del largo.

Tabla 1

Especie	Promedio (largo x ancho, en mm, ± desvío standard)	Pendiente (recta de regresión)	r² (coeficiente de determinación)
<i>A. itoi</i>	54 ± 18 24 ± 7	0,43	0,53
<i>A. somai</i>	61 ± 20 31 ± 9	0,49	0,61
<i>A. tonkinensis</i>	75 ± 20 34 ± 8	0,44	0,57

No se observa una variación específica significativa en el almidón de *Archangiopteris*, y el tipo de grano hallado es muy similar al de *Angiopteris* (Rolleri et al., 2001c) y al de algunas especies de *Marattia*, aunque en este género el tamaño y el contorno de los granos tiene una variación específica notable, al menos en especies neotropicales (Lavallo, 2002).

Fronδας (Fig. 2)

Las frondas de *Archangiopteris* alcanzan los 2 m de altura. Los estípites son flexibles o rígidos, más suculentos en etapas juveniles, de 30-120 cm, tan largos como la lámina o mucho más largos que ella. Están cubiertos, particularmente en su tercio inferior, por un indumento abundante de protoscamas eglandulares grandes, lanceoladas, basifijas a subpeltadas, con márgenes subenteros, erosos o irregularmente laciniados. En la mitad del estípite hay 1 o más pulvínulos, poco sobresalientes en plantas adultas. Las láminas son monomórficas, pinnadas, de 30-90 cm de largo.

Indumento (Fig. 2)

Se encuentra localizado principalmente en el tercio inferior del estípite y, en menor proporción, en algunas especies, sobre las costas. Las láminas son glabras o casi glabras. Está constituido por protoscamas basifijas o subpeltadas, lanceoladas (Fig. 2, M), lanceadas anchas (Fig. 2, L) o angostas (Fig. 2, K), con base redondeada o recta, ápice agudo o atenuado y márgenes fimbriados, dentados con dentículos irregulares o con procesos marginales piliformes irregulares (Fig. 2, K-

M). Las protoscamas de los estípites y las costas son similares, aunque en las costas tienen menor tamaño y predominan formas con cuerpos reducidos o contraídos, eventualmente paucicelulares (Fig. 2, N). Las formas más simples de estas protoscamas son la que se encuentran, muy esporádicamente, como indumento superficial.

Angiopteris, *Archangiopteris* y *Marattia* tienen indumento eglandular, aunque *Archangiopteris* presenta las protoscamas más típicamente escumiformes y con cuerpo pluricelular más desarrollado de los tres géneros.

Lámina (Fig. 2)

Las láminas son monomórficas, 1-pinnadas, imparipinnadas o paripinnadas, y de 30-90 cm de largo. Son imparipinnadas, con una pinna terminal bien desarrollada, más grande que las laterales en *Archangiopteris henryi* (Fig. 2, A) y *A. somai* (Fig. 2, C); igual a las laterales en *A. itoi*, o bien de menor tamaño que las laterales o ausente en *A. tamdaoensis* (Fig. 2, G) y *A. tonkinensis* (Fig. 2, I). Las pinnas terminales pueden faltar pero no se han observado yemas prolíferas, como en *Angiopteris* (Rolleri, 2001) o *Danaea* (Rolleri, ms). El contorno de la lámina es lanceolado elíptico a elíptico en *Archangiopteris itoi* y *A. tonkinensis* y ovado a casi subcordado en *A. henryi*, *A. somai* y *A. tamdaoensis*, con ápices subagudos a casi obtusos y bases redondeadas anchas. El número de pares de pinnas laterales varía: hay 1-2 pares en *A. tamdaoensis*, 2-3 en *A. somai*, 2-4 en *A. henryi* y *A. tonkinensis* y 4-7 en *A. itoi*.

Las pinnas son siempre asimétricas; tienen contorno lanceolado u oblanceolado, levemente falcado, con lados más o menos paralelos, bases redondeadas a casi rectas, ápices atenuados o agudos submucronados, 23-30 cm de largo por 3-4 cm de ancho y textura herbácea, en *Archangiopteris itoi* (Fig. 2, E); contorno oblanceolado, bases cuneadas, ápices agudos cortos, 18-22 cm de largo por 4-5 cm de ancho y textura herbácea delicada, en *A. tonkinensis* (Fig. 2, I); contorno oblanceolado, bases cuneadas, ápices redondeado-acuminados a agudos, 17-21 cm de largo por 4-4.5 cm de ancho y textura membranácea, en *A. somai* (Fig. 2, C); contorno más bien elíptico, bases redondeadas anchas marcadamente asimétricas, ápices agudos prolongados a submucronulados, 24-27 por 5-6 cm y textura herbácea firme, en *A. henryi* (Fig. 2, A) y, finalmente, contorno elíptico, bases redondeadas anchas y ápices redondeados submucronados, 23-25 por 5.5-6 cm y textura herbácea delicada, en *A. tamdaoensis* (Fig. 2, G). Los márgenes son siempre enteros a levemente repandos en todas las especies y ocasionalmente serrulados en *A. henryi*.

Venación y venuloide (Fig. 2)

Las venas son libres. Son subhorizontales y se curvan algo en el margen, pero no se forma vena marginal. Los patrones de venación están formados por combinaciones de venas simples, geminadas y bifurcadas a distancias variables de la costa. Se encontraron los siguientes tipos:

- venas simples predominantes, esporádicas geminadas y bifurcadas, en *Archangiopteris somai* (Fig. 2, D).
- venas bifurcadas predominantes, divididas a distancias irregulares de la costa, geminadas y simples esporádicas, en *A. henryi* (Fig. 2, B).
- venas bifurcadas predominantes, divididas a distancias muy irregulares de la costa, simples frecuentes y geminadas esporádicas, en *A. tamdaoensis* (Fig. 2, H).
- venas simples, geminadas y bifurcadas cerca de la costa, todas en proporciones semejantes, en *A. itoi* (Fig. 2, F) y en *A. tonkinensis* (Fig. 2, J).

La venación de *Archangiopteris henryi* y *A. tamdaoensis* es similar, pero en la segunda hay una mayor proporción de venas simples; en *A. itoi* y *A. tonkinensis* también hay un patrón muy semejante, pero *A. itoi* presenta un venuloide esclerosado de dirección recurrente, intercalado entre la venas secundarias (Rolleri et al., 2001a; Rolleri, 2001). Es muy nítido, del color de la lámina, visible a ojo desnudo y largo, de una longitud equivalente a $\frac{3}{4}$ de la distancia del margen a la costa.

Angiopteris y *Marattia* también presentan venuloide (Rolleri et al., 2001a), aunque la longitud y visibilidad del mismo son más variables en especies de *Angiopteris* (Rolleri, 2001), mientras que es corto y se presenta sólo en especies neotropicales en *Marattia* (Lavalley, 2002).

Epidermis (Fig. 3)

Los modelos epidérmicos de las pinnas son poligonales o sinuosos. En los poligonales las paredes celulares son rectas en vista superficial, mientras que los sinuosos presentan ondulaciones variables. Las ondulaciones tienen paredes uniformes o con engrosamientos localizados. Las células son isodiamétricas (radio celular 1:1) o más largas que anchas (otros radios). La combinación de los modelos epidérmicos en epifilos e hipofilos en relación con las especies es la siguiente:

- epifilos con modelo poligonal e hipofilos con modelo sinuoso de pared uniforme; epifilos con células de paredes más bien rectas y radio celular aproximadamente 1:1; hipofilos con ondas curvas de amplitud irregular, someras y profundas al azar, y radio celular 2-3:1, se encuentran en *Archangiopteris henryi* (Fig. 3, A-B).

- epifilos e hipofilos con modelo sinuoso de pared uniforme, ambos con el mayor tamaño celular de todas las especies; epifilos con ondas amplias y poco profundas y radio celular 1-1.5:1; hipofilos con ondas más frecuentes que en epifilos, de amplitud irregular, someras o profundas y radio celular 3-4:1, en *Archangiopteris tamdaoensis* (Fig. 3, C-D).

- epifilos e hipofilos con modelo sinuoso, sinuosidades con o sin engrosamientos leves en las curvas, al azar; epifilos con células como piezas de rompecabezas, con ondas curvas de contorno irregular y radio celular 1-2:1; hipofilos con ondas de amplitud muy irregular, someras o profundas y radio celular 2-4:1, en *Archangiopteris itoi* (Fig. 3, E-F).

- epifilos e hipofilos con modelo sinuoso, sinuosidades con o sin engrosamientos leves en las curvas; epifilos con ondas amplias y poco profundas y radio celular 1-1.5:1; hipofilos con ondas más frecuentes que en epifilos y células con radio celular 3-4:1, en *Archangiopteris somai* (Fig. 3, G-H).

- epifilos e hipofilos sinuosos, con los engrosamientos de las curvas o ángulos más notables de todas las especies; epifilos con ondas poco profundas de amplitud irregular y radio celular 1.5-2:1; hipofilos con ondas más bien profundas, de amplitud regular, radio celular 2:1, iguales o de menor tamaño que en epifilo, en *Archangiopteris tonkinensis* (Fig. 3, I-J).

Los estomas adultos son maratiáceos. Tienen contorno elíptico angosto o ancho, células oclusivas sobrelevadas, con pared epidérmica engrosada, poros externos elípticos, áreas polares deprimidas por reducción de la membrana cuticular pectinada y piezas polares engrosadas (Rolleri y Lavalley, 1997). Se encuentran estomas cicloclíticos, con uno o más ciclos de anexas, aunque el ciclo externo puede estar alterado por la presencia de algunas células anexas con paredes sinuosas. Como en otros géneros de Marattiaceae (Rolleri et al., 1986; Rolleri et al., 1991), los tipos cicloclíticos más frecuentes son los tetracíticos y estaurocíticos, y en menor proporción los actinocíticos. Las dimensiones y la densidad estomática varían de una especie a otra (Tabla 2). La mayor densidad estomática se encuentra en *Archangiopteris itoi*, y es equivalente al doble de la densidad presente en las demás especies. Las dimensiones de los estomas son poco variables y *A. somai* tiene los estomas de mayor tamaño (Tabla 2).

Las dimensiones de los estomas son las comunes en la familia, con excepción de unas pocas especies de *Angiopteris* (Rolleri, 2001) y los estomas porocicloclíticos de *Danaea* y *Christensenia* (Rolleri, ms y Rolleri, 1993, respectivamente), que tienen tamaños mayores de 80-100 µm. Las densidades más altas registradas para *Archangiopteris* tienen valores similares a los más altos de *Danaea* (Rolleri, ms) y *Marattia* (Lavalley, 2002) y a las más bajas de *Angiopteris* (Rolleri, 2001). Lavalley (2002) encontró similitudes en las dimensiones pero diferencias en la densidad de los estomas en especies neotropicales y paleotropicales de *Marattia*, sugiriendo que la causa podría ser de tipo microambiental. En este sentido, el género con más variaciones en las densidades parece ser *Angiopteris* (Rolleri, 2001).

Tabla 2

Especie	Dimensiones estomas (largo x ancho, mm)	Densidad estomas (promedio/mm ²)	Densidad idioblastos (promedio/mm ²)
A. henryi	(47) 56 (62) (25) 29 (34)	38	7
A. itoi	(44) 51 (59) (25) 29 (34)	60	166
A. somai	(50) 62 (69) (25) 30 (36)	33	90
A. tamdaoensis	(53) 57 (62) (23) 27 (31)	27	35
A. tonkinensis	(47) 54 (61) (25) 31 (36)	32	11

Los idioblastos epidérmicos conteniendo ópalos (Rolleri et al., 2001b) están presentes en el hipofilo de todas las especies analizadas y también en el epifilo de *Archangiopteris itoi*, *A. somai* y *A. tonkinensis* (Fig. 3). La densidad de los idioblastos es baja en *A. henryi* y muy alta, comparativamente, en *A. somai* y en *A. itoi* (Tabla 2). En todas las especies los idioblastos se agrupan generalmente de a dos, aunque en *A. itoi* y *A. somai* pueden encontrarse grupos de 10-20 idioblastos, llamados áreas por Rolleri et al. (2001a), una distribución y agrupamiento similar al que presenta *Angiopteris* (Rolleri, 2001).

Protuberancias intercelulares pécticas (Fig. 4)

Las protuberancias intercelulares pécticas (PIP) de las células del mesofilo de las frondas se encuentran en todos los géneros de Marattiaceae y se presentan como verrugas, filamentos y conexiones pécticas (Rolleri et al., 1999; 2001a), aunque en cada género suele predominar uno u otro y las verrugas pécticas representan el tipo más común en la familia.

En *Archangiopteris* se presentan verrugas, conexiones y filamentos cortos.

Verrugas globosas desiguales, dispersas, a veces tenues, se encuentran en *Archangiopteris tonkinensis* y *A. tamdaoensis* (Fig. 4, E-F, ilustradas en *A. tonkinensis*); verrugas globosas bajas, sésiles o pediceladas sobre bases cónicas anchas (casi como filamentos cortos capitados) y filamentos cónicos cortos, se encuentran en *A. itoi* y *A. somai* (Fig. 4, G, J, ilustradas en *A. itoi*); y verrugas globosas sésiles, filamentos cortos cilíndricos y conexiones, se hallan en *A. henryi* (Fig. 4, H-I).

Aunque en especies de todos los géneros se observan diferencias en las protuberancias intercelulares pécticas, este rasgo tiene más importancia diagnóstica a nivel genérico y familiar (Rolleri et al., 2001 a). Las verrugas y conexiones cortas y gruesas son típicas de *Angiopteris*; las verrugas y filamentos cortos y largos, de *Christensenia* (Rolleri, 1993) y *Marattia* (Lavalle, 2002), mientras que en *Danaea* se encuentran unas pocas especies con verrugas pécticas aisladas, como las ilustradas aquí para *A. tonkinensis* y predomina los filamentos muy densos, largos y enmarañados (Rolleri, ms).

Estructuras esporógenas (Fig. 2) y paráfisis (Fig. 5)

Las estructuras esporógenas de *Archangiopteris* son soros. Los eusporangios están libres, aunque en *A. tonkinensis* pueden fusionarse parcialmente por sus paredes. Los soros son intramarginales en *A. itoi* (Fig. 2, F), *A. tamdaoensis* (Fig. 2, H) y *A. tonkinensis* (Fig. 2, J) y mediales en *A. henryi* (Fig. 2, B), mientras que en *A. somai* se inician en el área medial y llegan hasta la costa (Fig. 2, D). Tienen una longitud de 9 a 15 mm en *A. somai* y *A. henryi*; 6 a 12 mm

en *A. itoi* y 3 a 5 mm en *A. tonkinensis* y *A. tamdaoensis*.

Todas las especies estudiadas presentan paráfisis. Fueron consideradas un rasgo genérico por Christ y Giesenhagen (1899), y Hayata (1919) señaló la presencia de un “indusio” formado por numerosas escamas caedizas en la descripción original de *Protomarattia*. Tardieu-Blot y Christensen (1939) describieron las paráfisis de *Archangiopteris* como escamas laciniadas, a menudo caducas a la madurez. Ching (1958) las consideró pelos, no escamas, señaló que su presencia sería constante en el género y las consideró un carácter diagnóstico en el nivel específico. Ese autor (Ching, 1958) las describió como pelos articulados, pluricelulares, ramificados desde la base o cerca de ella, a veces glandulares en el ápice, de longitud variable según la especie y señaló que pueden quedar cubiertas por el soro o ser más largas que los esporangios y sobresalir a los lados de éstos. Rolleri (1993) y Rolleri et al. (2000) analizaron las paráfisis en los géneros de Marattiaceae excluyendo a *Archangiopteris* y encontraron que la ausencia o presencia, el tipo morfológico, la ramificación y la densidad de las mismas son caracteres diagnósticos a nivel específico en los demás géneros.

En todas las especies estudiadas, las paráfisis son densas y enmarañadas y cubren parcialmente los esporangios inmaduros; a la madurez, son también más largas que los esporangios y densas, con excepción de *Archangiopteris itoi*, que tiene paráfisis algo ralas. Son piliformes, con bases unicelulares y cuerpos 1-2-seriados, simples o, más comúnmente, ramificadas cerca de la base. No se observaron células glandulares en ninguna de las especies estudiadas.

En *Archangiopteris somai* las paráfisis son simples (Fig. 5, A) o, más comúnmente, varias veces ramificadas (Fig. 5, B-C), con cuerpo 1-seriado (Fig. 5, B) o 2-seriado (Fig. 5, A, C). Algunas están más desarrolladas y tienen un aspecto casi protoscamoso, con cuerpo paucicelular (Fig. 5, C). En *A. itoi* las paráfisis son simples (Fig. 5, D) o, más comúnmente, ramificadas con 2 o 3 ramas que nacen cerca de la base (Fig. 5, E) o varias ramas en “Y” que nacen de una misma zona o célula (Fig. 5, F). En *A. henryi* las paráfisis son ramificadas, con 2-3 brazos en “Y” a veces superpuestos (Fig. 5, G-H) y cuerpo 1-seriado (Fig. 5, H) o, más raramente, 2-seriado (Fig. 5, I). La ramificación en “Y” de estas paráfisis se produce como una evaginación que no siempre se tabica y tiene aspecto muy distintivo (Fig. 5, H). En *A. tonkinensis* las paráfisis tienen cuerpo uniseriado, y se bifurcan en “Y” por encima de la base (2-3 células más arriba) con brazos 1-seriados de 2-7 células, a veces más (Fig. 5, J).

Si bien hay paráfisis ramificadas en otros géneros, particularmente en algunas especies paleotropicales de *Marattia* (Rolleri et al. 2000), la morfología de los tipos ramificados de *Archangiopteris* es característica del género y poco frecuente en la familia.

Esporas (Fig. 6)

Las esporas son globosas a subesféricas y la apertura es siempre trilete, con lesura visible aunque a veces algo oscurecida por la ornamentación y con brazos que tienen una longitud equivalente a $\frac{3}{4}$ del radio de la espora. La forma y el tamaño son constantes y no se encontraron esporas deformadas o colapsadas, ni esporas monoletes o aletes. Los tamaños registrados son los siguientes: 28 x 26 μm en *Archangiopteris henryi*, 30 x 29 μm en *A. itoi*, 28 x 27 μm en *A. somai* y 33 x 31 μm en *A. tonkinensis*. Todo el material visto de *A. tamdaoensis* es estéril.

La ornamentación es esteliforme y, más raramente, muriforme. El perisporio se presenta como una capa delgada que recubre al exosporio y repite la ornamentación pero se desprende fácilmente. El exosporio es equinado (esteliforme), con procesos espiniformes que varían en cada especie, o crestado (muriforme).

Se encuentran esporas con exosporio crestado, con muros planos afilados que no forman areolas en *Archangiopteris tonkinensis* (Fig. 6, A-C), sin micro-ornamentación o con ésta más bien escasa y poco nítida (Fig. 6, C).

En las demás especies se encuentran exosporios equinados. En *Archangiopteris itoi* las espinas son cortas, cónicas y discretas (Fig. 6, D-F), y con micro-ornamentación granular gruesa y nítida (Fig. 6, F). En *A. somai* las espinas son largas, cónicas a subcilíndricas, rectas, discretas

(Fig. 6, J), aunque puede haber ocasionales fusiones laterales (Fig. 6, K-L). En *A. henryi* las espinas son heterogéneas y ramificadas o fusionadas irregularmente en el plano lateral, determinando un patrón más bien areolar (Fig. 6, G-I); la ornamentación de estas esporas es la menos densa de todas las observadas. La variación específica observada en las esporas de *Archangiopteris* es llamativa, si se la compara con la uniformidad que presentan otros géneros de Marattiaceae como *Angiopteris* (Rolleri et al., 1997).

Clave de las especies

1. Plantas grandes, hasta 200 cm de altura; 4-7 pares de pinnas laterales; venuloide presente; soros intramarginales largos (hasta 12 mm)

2. *A. itoi*

1'. Plantas pequeñas a medianas, hasta 100 cm de altura; 1-4 pares de pinnas laterales; venuloide ausente; soros intramarginales cortos (3-5 mm) o mediales largos (9 a 15 mm) (2-2')

2. Venas simples predominantes, separadas, horizontales, en ángulo recto con la costa; soros siempre mediales largos, extendidos hasta la costa.

3. *A. somai*

2'. Venas bifurcadas predominantes o en igual proporción que las simples, próximas y oblicuas; soros intramarginales o mediales largos, nunca extendidos hasta la costa (3-3').

3. Soros mediales largos (9 a 15 mm); plantas hasta 100 cm de altura; láminas siempre imparipinnadas con pinna terminal más grande que las laterales.

1. *A. henryi*

3'. Soros intramarginales cortos (3 a 5 mm); plantas hasta 80 cm de altura; láminas paripinnadas o, si imparipinnadas, con pinna terminal de menor tamaño que las laterales (4-4').

4. Lámina ovada a subcordada; 1-2 pares de pinnas laterales; venas bifurcadas a distancias irregulares y variables de la costa y simples, geminadas raras; esporangios libres.

4. *A. tamdaoensis*

4'. Láminas elípticas; 2-4 pares de pinnas laterales; venas bifurcadas cerca de la costa, simples y geminadas; esporangios fusionados.

5. *A. tonkinensis*

Taxonomía

Archangiopteris Christ & Giesenhagen, *Flora Jena* 86: 77. 1899.

Protomarattia Hayata, *Bot. Gaz.* 67: 88. 1919

Protangiopteris Hayata, *Bot. Mag. Tokio* 42: 305. 1928.

Plantas terrestres, con esporófitos de 0.7-2 m de altura. **Rizomas** cortamente o largamente rastreros, suberectos o erectos, carnosos, desnudos, amiláceos, disctiostélicos o policiclostélicos, con estípulas pareadas carnosas, reservantes y raíces abaxiales cordeliformes gruesas y abundantes. **Fronadas** monomórficas escasas a numerosas, con estípites y láminas de longitud semejante o con los estípites más largos que las láminas. **Estípites** rígidos; abaxialmente más o menos curvos, adaxialmente canaliculados; con 1 o más pulvínulos; con indumento abundante de protoscamas

lanceadas a lanceoladas grandes, con los márgenes dentados, laciniados o irregulares. **Indumento** abundante en ejes y escaso en lámina; protoscamas basifijas o subpeltadas, lanceoladas a lanceadas anchas, con base redondeada, ápice atenuado y márgenes fimbriados, denticulados irregulares o prolongados en procesos piliformes irregulares. **Láminas** 1-pinnadas, de 30-90 cm de largo, lanceolado-elípticas, ovadas a casi subcordadas, imparipinnadas y con una pinna terminal igual, más grande o menor que las laterales, o paripinnadas, sin yemas prolíferas en lugar de pinna terminal; herbáceas a translúcidas. **Pinnas** casi opuestas, 1-5 (7) pares; lanceoladas a subfalcadas, de lados paralelos, oblanceoladas o elípticas; siempre algo asimétricas e incurvadas; con bases asimétricas subcuneadas a redondeadas o casi rectas, ápices atenuados o agudos, a veces prolongados en un mucrón ancho serrulado o aserrado y márgenes enteros a repandos, excepcionalmente subaserrulados uniformes. **Venación** libre, vena marginal ausente; venas simples, geminadas y bifurcadas cerca, lejos o a distancias irregulares de la costa, a veces las simples predominantes; venuloide esclerosado presente o ausente. **Epidermis** con modelos poligonales y sinuosos, éstos con paredes uniformes o con engrosamientos localizados; estomas maratiáceos típicos con poros normales. **Protuberancias intercelulares pécticas** verrucosas o, excepcionalmente, filamentosas cortas y conexiones cortas y delgadas. **Paráfisis** piliformes generalmente muy ramificadas, densas y abundantes. **Receptáculos** planos poco desarrollados y angostos. **Soros** alargados cortos (3-5 mm) o largos (6-15 mm); intramarginales, mediales o extendidos desde el área medial hasta la costa misma; eusporangios numerosos (40-250 por soro), libres o, más raramente, con las paredes tangenciales parcialmente fusionadas. **Esporas** triletas globosas de 26-33 mm, con perisporios lisos caducos y exosporios equinados o crestados, los equinados con espinas largas o cortas, discretas o fusionadas; los crestados con muros afilados lateralmente fusionados; micro-ornamentación granular presente, nítida o difusa, o bien ausente.

1.- *Archangiopteris henryi* Christ & Giesenhagen, *Flora Jena* 86: 77.1899.

Tipo: CHINA: Yunnan, Mengtze, *Henry 11544* (holótipo BM no visto, isótipo P no visto, isótipo US!).

Distribución geográfica. - China (SE de Yunnan) y Vietnam del Norte (Tonkin).

Habitat y rango altitudinal. - Selvas montanas lluviosas y húmedas; en hondonadas y valles boscosos densos húmedos; a 1100-1500 m s.n.m.

Observaciones. Makino y Nemoto (1925) reunieron *Archangiopteris somai* Hayata, *Archangiopteris tamdaoensis* Hayata y *Archangiopteris subintegra* Hayata en *Angiopteris somae* Makino & Nemoto. Camus (1988) incluyó a *Archangiopteris henryi* en *Angiopteris somae*, pese a que esa autora en un trabajo previo (Hill y Camus, 1986) ilustra esporas muy diferentes para ambas entidades. Aquí se considera que *Archangiopteris tamdaoensis*, *A. somai* y *A. henryi* son buenas especies que se distinguen bien una de otra. *Archangiopteris henryi* es una especie característica, con láminas siempre imparipinnadas, con la pinna terminal más grande que las laterales, soros intramarginales largos y esporas muy típicas con espinas ramificadas o fusionadas lateralmente dispuestas en un patrón areolar. Al igual que otras especies del género, *A. henryi* se encuentra en peligro de extinción (Walter & Gillet, 1997).

2.- *Archangiopteris itoi* Shieh, *Journ. Jap. Bot.* 45 (6): 165. 1970.

Angiopteris itoi (Shieh) J. Camus, *Proc. Int. Symp. Syst. Pteridol.*: 35. 1988.

Tipo: TAIWAN, Lienhwachi, W. C. Shieh 1128 (holótipo Herb. Chung-hsing University, Taichung, Taiwan, no visto)

Distribución geográfica. - Taiwán.

Habitat y rango altitudinal. - Selva montana; a 700 m s.n.m.

Observaciones. Es la especie que presenta los esporófitos de mayor tamaño (hasta 2 m). Se distingue por los rizomas subrectos con estelas policíclicas, las pinnas lanceoladas angostas con márgenes más bien paralelos y los venuloides largos. Es endémica de Taiwán y se encuentra en peligro de extinción (Walter & Gillet, 1997). La población de Lienhwachi, de donde proviene el

material tipo de la especie, fue destruida totalmente por la construcción de caminos para la explotación de maderas. En la actualidad existe una única población de 18 plantas, con características genéticas muy uniformes, en la localidad de Wulai (Hsu et al., 2000).

Material adicional. -TAIWÁN: Taipei Co., Wulai, *Kuo 6998* (BM), *Hsu 1313*, *Wang 7022*, *7030*, *7034*, *7036*, *7038*, *7039*, *7043* (todos HAST).

3.-*Archangiopteris somai* Hayata, *Ic. Pl. Formosarum* 5: 256. 1915; 6: 154. 1916.

Protangiopteris somai (Hayata) Hayata, *Bot. Mag.* 42: 308. 1928.

Archangiopteris henryi var. *somai* (Hayata) Tagawa, *J. Jap. Bot.* 27 (10): 319. 1952.

Tipo: TAIWAN, Uraisha, *T. Soma s/n* (holótipo PE, no visto; isótipo TI, no visto; foto Tsiang s/n de un probable isótipo TAI en TAIF! y US!)

Distribución geográfica. - Taiwán.

Habitat y rango altitudinal. - Selvas lluviosas montanas; a media sombra y hasta en el borde de caminos; a 600-925 m s.n.m.

Observaciones. Esta especie es endémica de la isla de Taiwán. Fue descrita por Hayata (1916) y ubicada por este mismo autor (Hayata, 1928) en un nuevo género, *Protangiopteris*, por la presencia de pulvínulos en el estípite, carácter ausente, según el autor, en *Archangiopteris*. El género *Protangiopteris* no fue reconocido posteriormente y Tagawa (1952) la consideró una subespecie de *A. henryi*. De acuerdo con los estudios realizados aquí, *A. somai* y *A. henryi* difieren significativamente en los patrones epidérmicos, las dimensiones de los estomas adultos, las densidades de estomas e idioblastos epidérmicos y la ornamentación de las esporas, y se justifica su rango específico. Se encuentra en peligro crítico de extinción (Walter & Gillet, 1997).

Material adicional. - TAIWÁN: s/loc., *Kuo 952* (HAST); Taipei, *Wang 7046* (HAST), *Wang 7053* (HAST), *Kuo 14888* (HAST); Taihoku, *Sasaki 390002* (US); Nantou, *Wilson 9943* (US), *Shimizu 22373* (HAST), *Wu 60* (HAST); Rengeti, *Nakazawa s/n* (TI M78 48-1).

4.- *Archangiopteris tamdaoensis* Hayata *Bot. Gaz.* 67: 91. 1919

Protangiopteris tamdaoensis (Hayata) Hayata, *Bot. Mag.* 42: 309. 1928.

Tipo. - VIETNAM, Tonkin, *Hayata s/n* (holótipo TI no visto; isótipo P no visto; foto del isótipo 3608 US!)

Distribución geográfica. - China (Hainan) y Vietnam del Norte (Tonkin).

Habitat y rango altitudinal. - Selvas montanas; hondonadas boscosas, a 900-1000 m s.n.m.

Observaciones. *Archangiopteris tamdaoensis* fue incluida por Hayata (1928) en *Protangiopteris*, un género que nunca se utilizó. Makino y Nemoto (1925) la reunieron con *A. somai* y *A. subintegra* en *Angiopteris somae*. Ching (1958) incluyó *A. tamdaoensis* y *Protomarattia tonkinensis* en *Archangiopteris tonkinensis* (Hayata) Ching. El ejemplar ilustrado por ese autor (Ching, 1958) no sería uno de *A. tamdaoensis* o de *A. tonkinensis*, a juzgar por el contorno de las pinnas y los soros largos de posición medial. Los resultados de este estudio realizado permiten reconocer a *A. tamdaoensis* y *A. tonkinensis* como especies diferentes.

Material adicional. - VIETNAM: Monte Tam Dao, *s/col.*, *s/n* (TI 400-8)

5.- *Archangiopteris tonkinensis* (Hayata) Mengascini, nov. comb.

Protomarattia tonkinensis Hayata, *Bot. Gaz.* 67: 88. 1919.

Tipo: VIETNAM, Tonkin, *Hayata s/n*, (holótipo P no visto, isótipo TI no visto)

Distribución geográfica. - Tonkin, Vietnam del Norte.

Habitat y rango altitudinal. - Selva montana; a 900 m s.n.m.

Observaciones. - Hayata (1919) agrupó el material que consideró provisto de sinangios en el género *Protomarattia*. Tardieu-Blot y Christensen (1938) sinonimizaron *Protomarattia* con *Archangiopteris tamdaoensis*. Ching (1958) interpretó los aparentes sinangios como soros aplastados por efecto de la herborización, mientras que Pichi Sermolli (1968) los interpretó como sinangios típicos. Hill y Camus (1986) sugirieron que la fusión de los esporangios era parcial o

incompleta y, por interpretar el carácter como inestable, los consideraron soros. Bierhorst (1971) analizó la relación entre soros y sinangios en el grupo y consideró que ambos tipos están muy relacionados entre sí y que los soros derivarían de sinangios en los que no se desarrollan paredes interesporangiales completas. Aquí se reúne *Protomarattia* con *Archangiopteris* sobre la base de los caracteres vegetativos y las características de las esporas (Rolleri et al., 2001a; Mengascini y Rolleri, 2001), secundarizando el valor diagnóstico de la fusión o no de las paredes en las estructuras esporógenas. Los rasgos analizados permiten considerar a *A. tonkinensis* como una buena especie.

Material adicional. - VIETNAM: Tonkin, Massif du Tam Dao, *Pételot 3956* (BM, US). El material citado es uno de los pocos ejemplares que existen de esta especie. Hay un duplicado en BM! y otro en US! también mencionados por Ching (1958).

Agradecimientos

La autora agradece a los Curadores de los herbarios consultados por el préstamo del material estudiado; a la Dra. Cristina H. Rolleri, por su guía en el análisis de los resultados y la lectura crítica de este manuscrito; al Dr. David B. Lellinger (US Natl. Herbarium, Washington, D.C) y al Dr. Jefferson Prado (Instituto de Botânica, São Paulo) por la lectura crítica y las valiosas sugerencias efectuadas al trabajo y a la Licenciada Mónica Rodríguez por la diagramación de las fotografías.

Bibliografía

- Bierhorst, D. W. 1971. *Morphology of Vascular Plants*. Macmillan, New York.
- Camus, J. M. 1988. The limits and affinities of Marattealean fern genera in China and the West Pacific. *Proceedings of the International Symposium on Systematic Pteridophyta*: 31-37.
- Chang, C. Y. 1973. The morphology of *Archangiopteris* Christ et Giesenh. and its relationship with *Angiopteris* Hoffm. *Acta Bot. Sin.* 15: 269-270.
- Ching, R. C. 1958. A revision of the fern genus *Archangiopteris* Christ & Giesenh. *Acta Phytotax. Sin.* 7: 212-224.
- Christ, H., Giesenhagen, K. 1899. Pteridographische Notizen. *Flora Jena* 86: 72-85.
- Cortella, A. R., Pochettino, M. L. 1994. Starch grain as a microscopic diagnostic feature in the identification of plant material. *Econ. Bot.* 48 (2): 171-181.
- Czaja, A. Th. 1978. Structure of starch grains and the classification of vascular plant families. *Taxon* 27 (5/6): 463-470.
- Gurr, E. 1965. *The Rational Use of Dyes in Biology*. Leonard Hill, Londres.
- Hayata, B. 1919. *Protomarattia*, a new genus of Marattiaceae, and *Archangiopteris*. *Bot. Gaz.* 67: 84-92.
- Hayata, B. 1928. On the systematic importance of the stelar system in the Filicales. II. *Bot. Mag. Tokio* 42:301-311.
- Hill, C. R., Camus, J. M. 1986. Evolutionary cladistics of marattealean ferns. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)* 14 (4): 219-300.
- Holmgren, P. K., Holmgren, N. H., Barnett, L. C. (Eds.) 1990. *Index Herbariorum*. Part 1: The Herbaria of the World, 8th Ed., Regnum Vegetabile 120. Int. Ass. for Plant Taxonomy, New York.
- Hsu, T. W, Moore, S. J., Chiang, T. Y. 2000. Low RAPD polymorphism in *Archangiopteris itoi*, a rare endemic fern in Taiwan. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 41: 15-18
- Lavalle, M. 2002. Revisión de las especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Lellinger, D.B., Taylor, W. C. 1997. A classification of spore ornamentation in the Pteridophyta, pp 33-42. En: Johns,

- R. J. (Ed.): *Holttum Memorial Volume*, Royal Botanical Gardens, Kew.
- Makino, T., Nemoto, S. 1925. *Flora of Japan*. Sunshodo Shoten, Tokyo.
- Mengascini, A., Rolleri, C. 2001. Caracteres diagnósticos en *Archangiopteris* Christ & Giesenh. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36, supl. 2001: 146.
- Ogura, Y. 1972. Comparative anatomy of the vegetative organs of the Pteridophytes. En: Zimmerman, W., Carlquist, S., Ozenda, P., Wulff, H. D.(Eds.): *Encyclopedia of Plant Anatomy*, Vol. 7 (3), Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Pichi Sermoli, R. E. G. 1968. The fern-genus *Protomarattia* Hayata. *Webbia* 23 (1): 153-158.
- Rolleri, C. 1993. Revision of genus *Christensenia*. *Amer. Fern J.* 83 (1): 3-19.
- Rolleri, C. 2001. Caracteres diagnósticos en *Angiopteris* Hoffm. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36, supl. 2001: 146.
- Rolleri, C., Deferrari, A. 1986. Modelos epidérmicos y otros caracteres foliares en la sistemática y ecología de *Lycopodium* L., sección *Crassistachys* Herter. *Rev. Museo La Plata, n. s., Bot.* 14 (91): 65-87.
- Rolleri, C., Deferrari A., Lavalle, M. 1991. Epidermal morphology of the pinnae of *Angiopteris*, *Danaea* and *Marattia*. *Amer. Fern J.* 81 (2): 44-62.
- Rolleri, C., Lavalle, M. 1997. Análisis con MEB y MO de caracteres epidérmicos foliares en Marattiaceae sensu lato. *Rev. Museo La Plata, n. s., Bot.* 14: 433-456.
- Rolleri, C., Lavalle, M., Mengascini, A., Rodríguez, M. 1997 [1998]. Morfología de las esporas en *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis, Buenos Aires, Secc. C* 55 (128-129): 17-26.
- Rolleri, C., Lavalle, M., Mengascini, A., Rodríguez, M. 1999. Protuberancias intercelulares pécticas en mesofilos de *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis, Buenos Aires, Secc. C* 55 (132-133): 1-11.
- Rolleri, C., Lavalle, M., Mengascini, A., Rodríguez, M. 2000 [2001]. Paráfisis en especies neotropicales y paleotropicales de *Marattia* Sw. *Physis, Buenos Aires, sección C* 58 (134-135): 39-46.
- Rolleri, C., Lavalle, M., Mengascini, A., Rodríguez, M. 2001a. Sistemática de los helechos maratiáceos (Marattiales-Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl). *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36, supl. 2001: 147.
- Rolleri, C., Lavalle, M., Mengascini, A., Rodríguez, M. 2001b. Idioblastos de ópalo en helechos maratiáceos. *Physis, Buenos Aires, Sec. C*, e.p.
- Rolleri, C., Lavalle, M., Mengascini, A., Rodríguez, M. 2001c. Almidón de reserva en Marattiaceae (Marattiales). *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36, supl. 2001: 147.
- Shieh, W.C. 1970. Two new species of ferns from Taiwan. *Journ. Jap. Bot.* 45 (6): 161-165.
- Tardieu-Blot, M. L., Christensen, C. 1939. Cryptogames vasculaires. En: Lecomte, H.: *Flore Générale de l'Indochine*, Vol. 7 (2). Masson et Cie, Paris.
- Walter, K. S., Gillet, H. J.(Eds.) 1997. *Red List of Threatened Plants*. World Conservation Monitoring Centre, IUCN Species Survival Commission, United Kingdom.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf), pp 95-165. En: C. R. Metcalfe & L. Chalk, *The Anatomy of the Dicotyledons*, V. I, Clarendon Press, Oxford.

Recibido: 13 / 06 / 02
Aceptado: 29 / 08 / 02

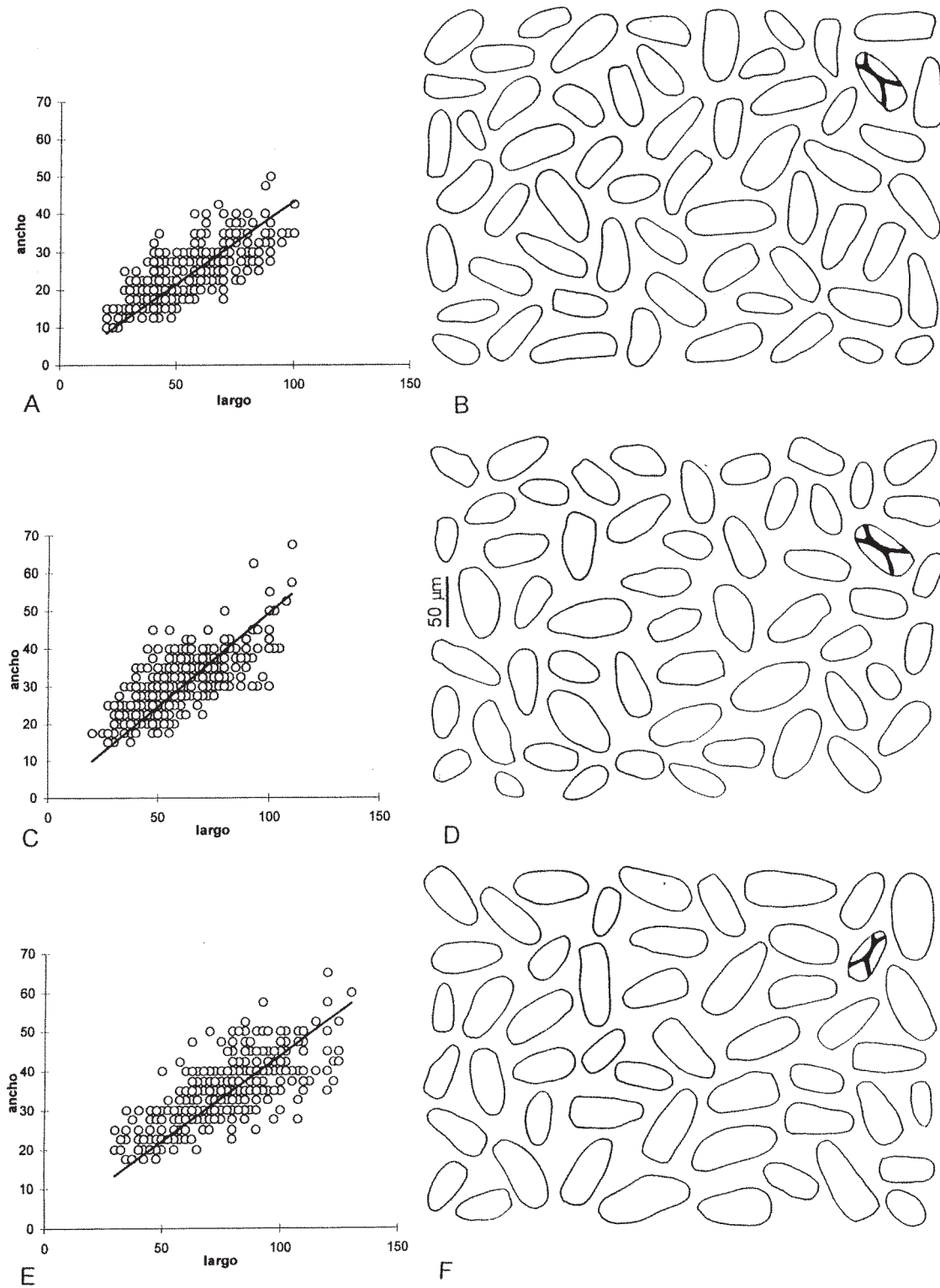


Figura 1. Almidón en estípulas de *Archangiopteris*. A-B: *A. itoi* de Taiwán (Wang 7022, HAST). A, gráfico de dispersión y recta de regresión; B, granos de almidón. C-D: *A. somai* de Taiwán (Wilson 9943, US). C, gráfico de dispersión y recta de regresión; D, granos de almidón. E-F: *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, US). E, gráfico de dispersión y recta de regresión; F, granos de almidón.

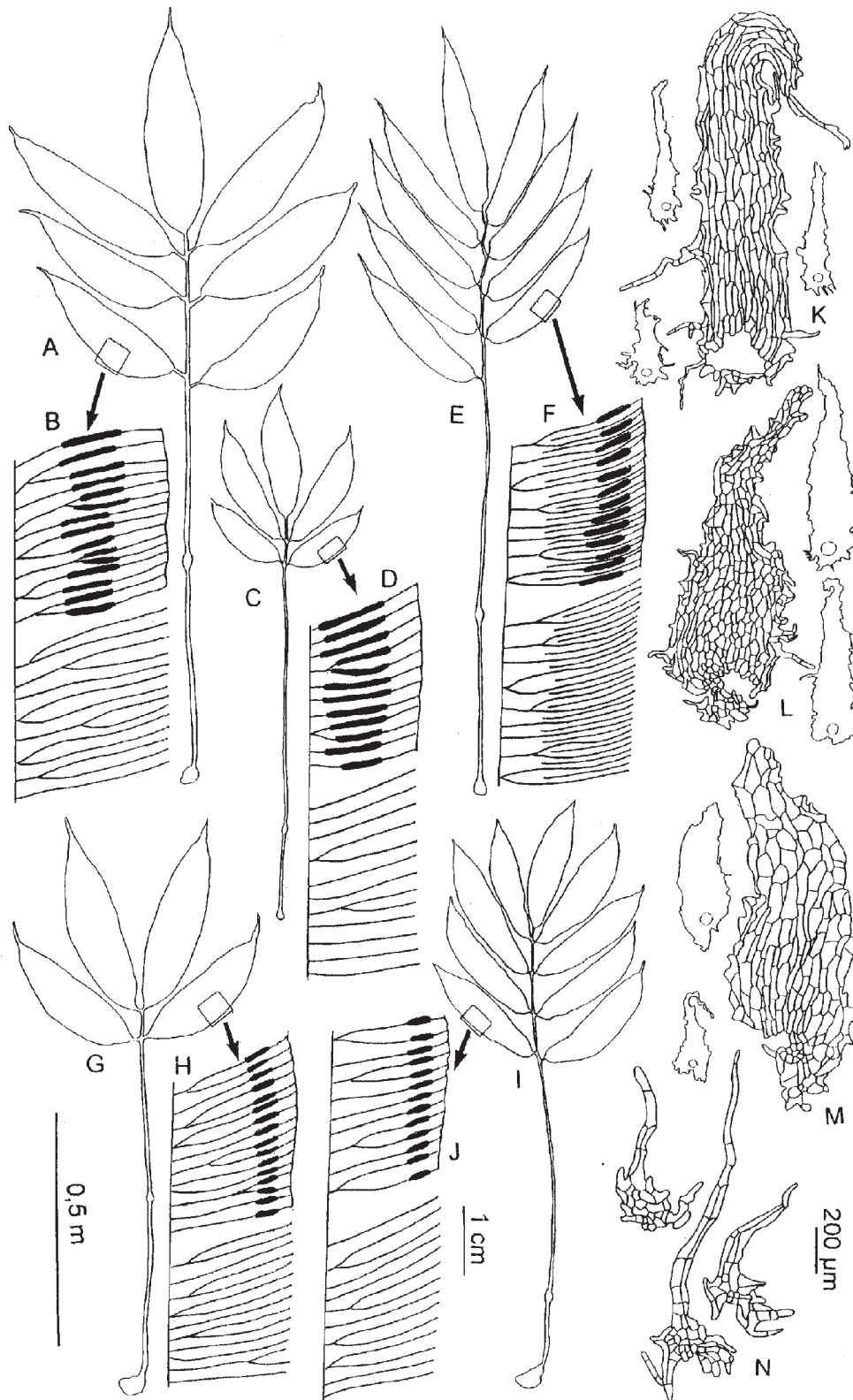


Figura 2. Arquitectura foliar, venación e indumento de *Archangiopteris*. A-J: arquitectura foliar y venación. A-B: *A. henryi* de China (Henry 11544, US); C-D: *A. somai* de Taiwán (Wu 60, HAST); E-F: *A. itoi* de Taiwán (Hsu 1313, HAST); G-H: *A. tamdaoensis* de Vietnam (TI 400-8); I-J: *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, US). K-N: indumento. K-M: protostomas de estípites; K: *A. itoi* de Taiwán (Hsu 1313, HAST); L: *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, US); M: *A. somai* de Taiwán (Shimizu 22737, HAST); N: protostomas de costas en *A. somai* de Taiwán (Shimizu 22737, HAST).

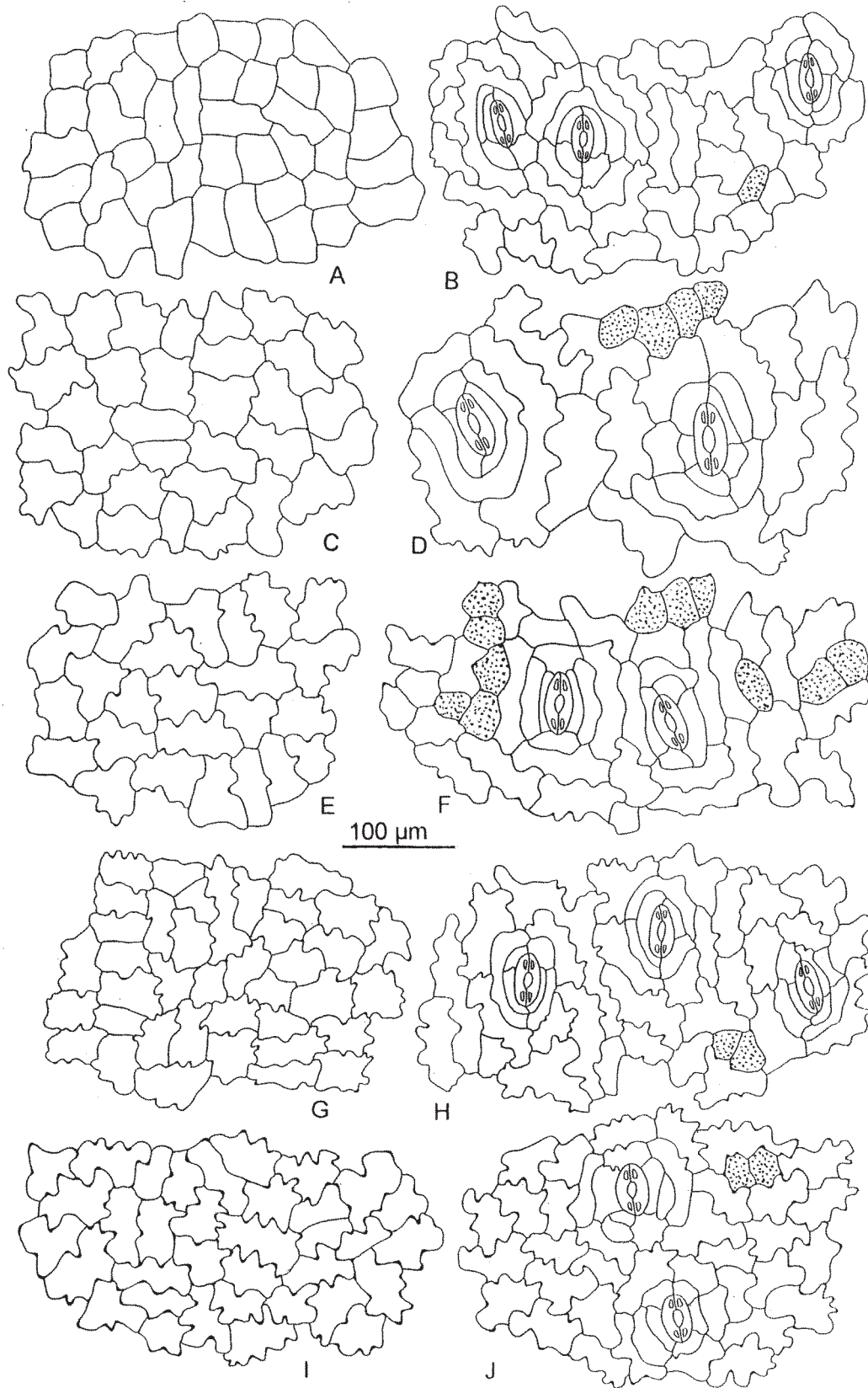


Figura 3. Epidermis de *Archangiopteris*. A-B: *A. henryi* de China (Henry 11544, US). A, epifilo; b, hipofilo. B-C: *A. tamdaoensis* de Vietnam (TI 400-8). C, epifilo; D, hipofilo. E-F: *A. itoi* de Taiwán (Wang 7043, HAST); E, epifilo; F, hipofilo. G-H: *A. somai* de Taiwán (Kuo 14888, HAST) G, epifilo; H, hipofilo. I-J: *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, US). I, epifilo; J, hipofilo. En punteado: idioblastos epidérmicos.

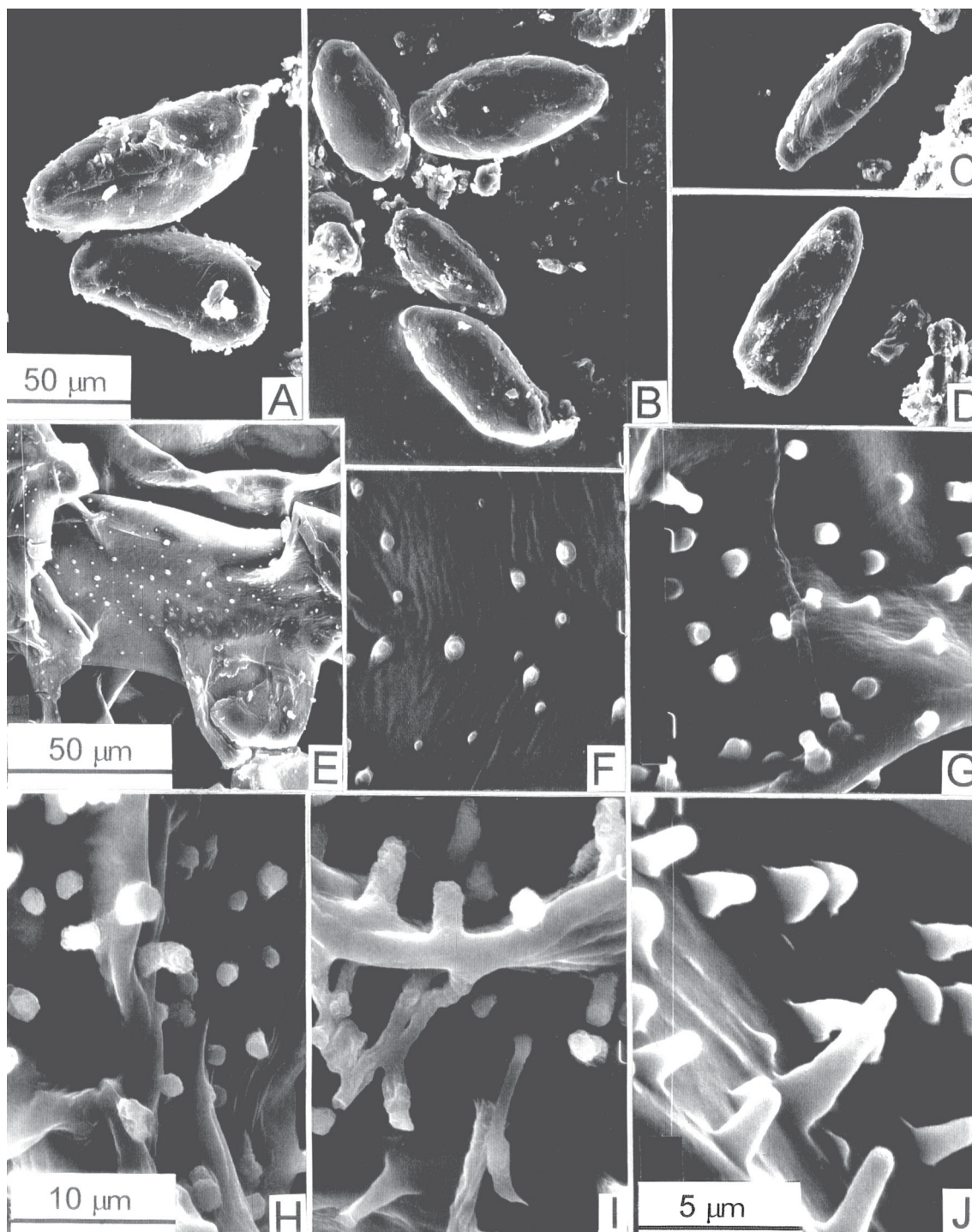


Figura 4. Protuberancias intercelulares pécticas y granos de almidón de *Archangiopteris*. A-D: Granos de almidón. A: *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, US); B: *A. somai* (Wilson 9943, US); C-D: *A. itoi* de Taiwán (Wang 7022, HAST). E-J: Protuberancias intercelulares pécticas. E: verrugas en *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, US); F: detalle de E; G: verrugas en *A. itoi* de Taiwán (Kuo 6998, BM); H: filamentos cortos en *A. henryi* de China (Henry 11544, US); I: conexiones pécticas en *A. henryi* de China (Henry 11544, US); J: filamentos cortos en *A. itoi* de Taiwán (Kuo 6998, BM). A-D: x 750; E: x 1000; F-I: x 5000; J: x 10000.

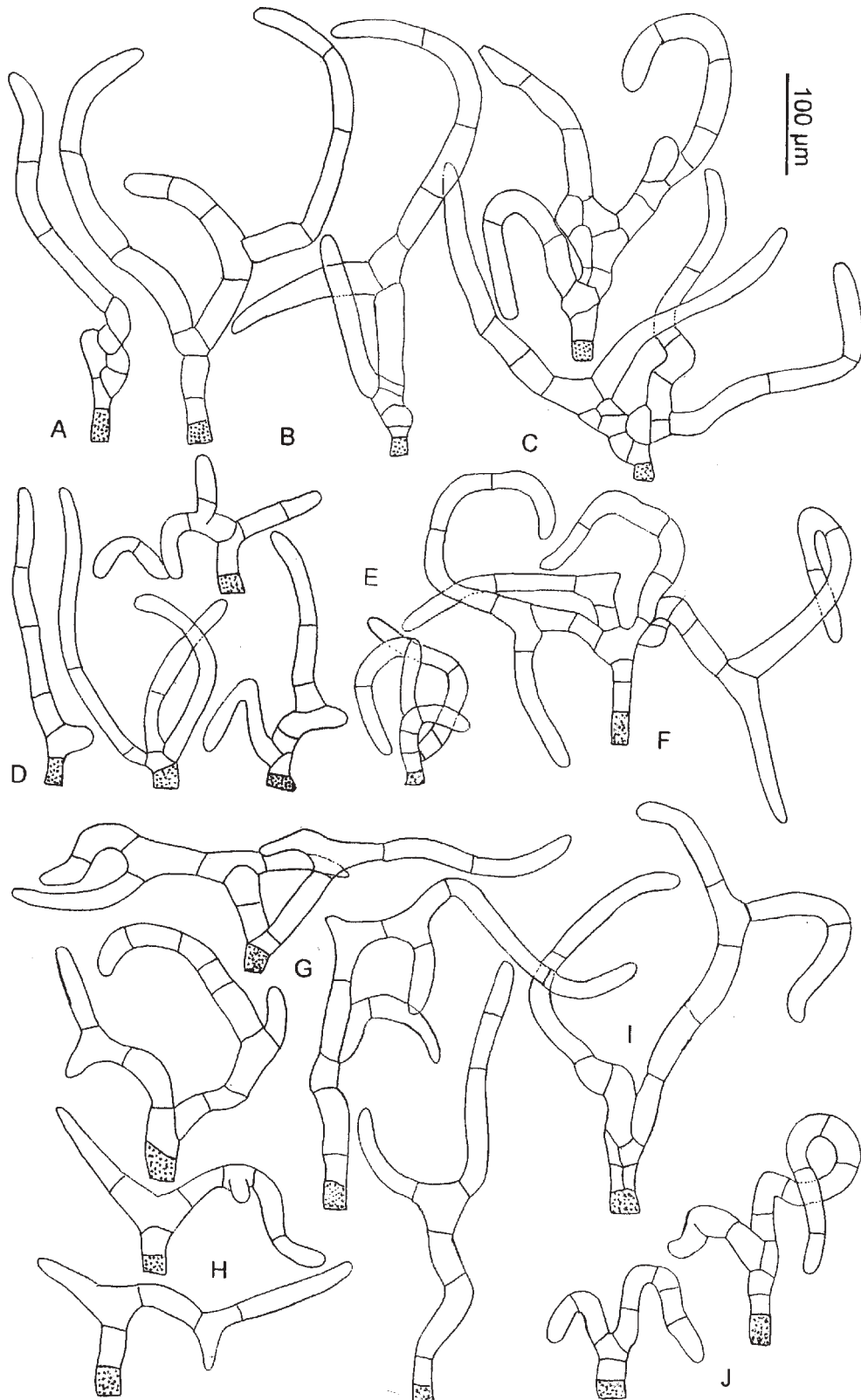


Figura 5. Paráfisis de *Archangiopteris*. A-C: *A. somai* de Taiwán (Kuo 14888, HAST). A: paráfisis simple; B: paráfisis ramificada, cuerpo uniseriado; C: paráfisis ramificadas, cuerpo paucicelular. D-F: *A. itoi* de Taiwán (Kuo 6998, BM). D: paráfisis simple; E: paráfisis ramificadas; F: paráfisis con varias ramificaciones en "Y". G-I: *A. henryi* de China (Henry 11544, US). G: paráfisis con ramificaciones en "Y" y cuerpo uniseriado; H: paráfisis ramificadas, cuerpos uniseriados; I: paráfisis ramificada, cuerpo biseriado. J: *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, BM); paráfisis ramificadas, cuerpos uniseriados. En punteado: células basales.

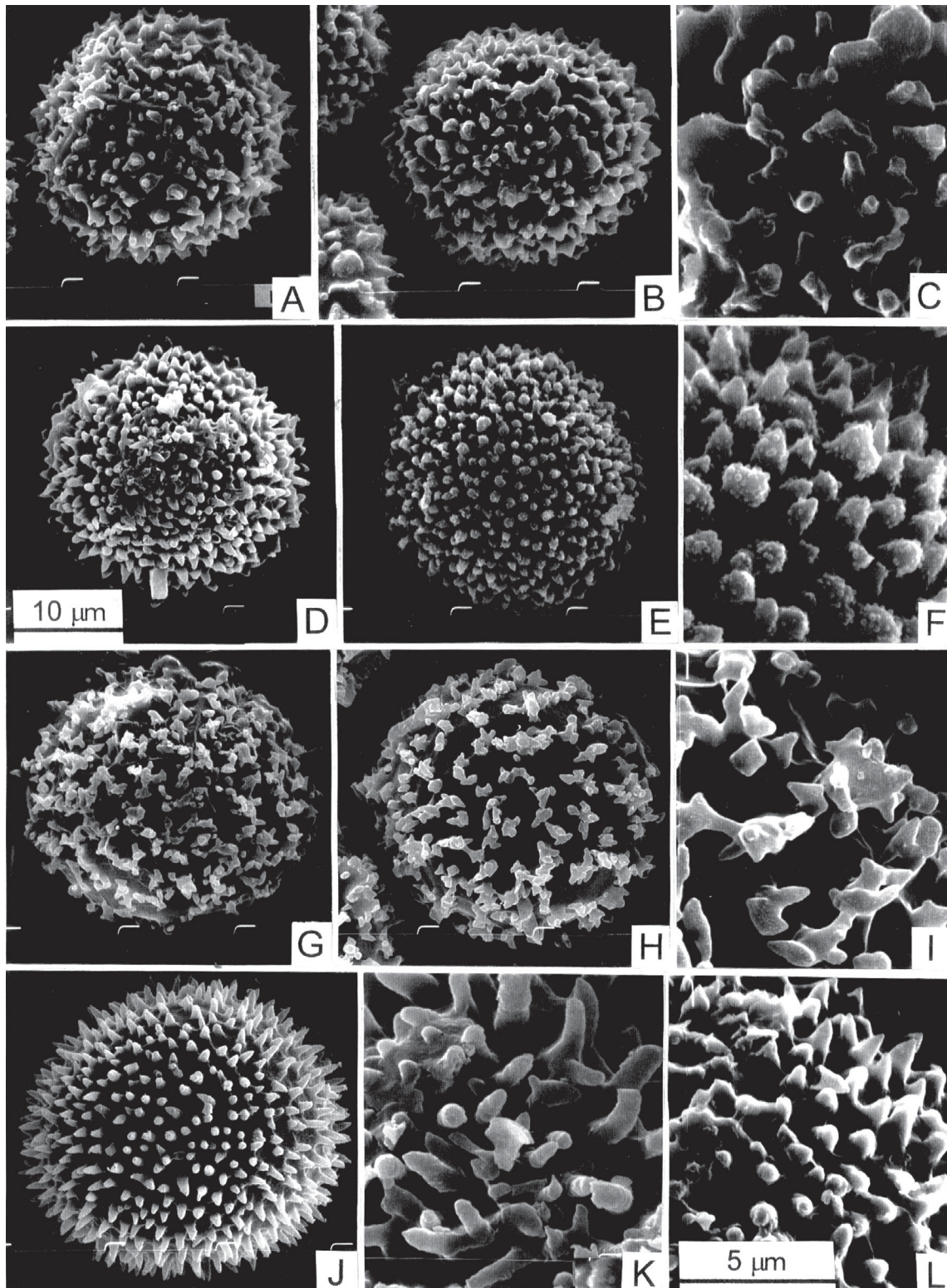


Figura 6. Esporas de *Archangiopteris*. A-C: *A. tonkinensis* de Vietnam (Pételot 3956, BM); A: vista proximal; B: vista polar; C: detalle de ornamentación, perisporio granular. D-F: *A. itoi* de Taiwán (Wang 7022, HAST): D: vista proximal; E: vista polar; F: detalle de ornamentación, perisporio granular grueso. G-I: *A. henryi* de China (Henry 11544, US). G: vista proximal; H: vista polar; I: detalle de ornamentación. J-L: *A. somai* de Taiwán (Wilson 9943, US). J: vista polar; K-L: detalle de ornamentación, perisporio y exosporio. A-B, D-E, G-H, J: x 3500. C, F, I, K-L: x 10000.