

Sistemática de los helechos maratiáceos (Marattiales-Marattiaceae) (*)

Cristina H. Rolleri, M. C. Lavalle, A. Mengascini y M. Rodríguez (**)

(*)Trabajo presentado en las XXVIIIas. Jornadas Argentinas de Botánica, La Pampa, Rca. Argentina.

(**)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, Rca. Argentina.

E-mail: crolleri@museo.fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN. Aquí se propone reunir en una sola familia, Marattiaceae, cinco géneros vivientes de helechos maratiáceos: *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Christensenia*, *Danaea* y *Marattia*, todos los cuales son diversamente afines entre sí pero cuyos rasgos en común justifican la existencia de una sola familia. Esta propuesta se basa tanto en la bibliografía previa sobre el grupo como en los numerosos trabajos de las autoras, tanto de aspectos parciales como revisiones recientes. Se consideran rasgos de familia los rizomas desnudos, erectos, ascendentes o postrados, carnosos y amiláceos, políciclostélicos a dictiostélicos; las estípulas amiláceas pareadas en la base de los estípites; el tejido secretor de mucílago; la ausencia de esclerénquima en rizomas y raíces pero su presencia en la parte distal de los estípites, costas y cóstulas; los granos de almidón simples concéntricos o excéntricos en tejidos parenquimáticos de rizomas, estípulas y estípites; los pulvínulos (“nudos”) en los estípites y/o en la zona de inserción de las costas en el raquis; la capacidad de biomineralizar SiO₂ y formar ópalo A; las protuberancias intercelulares pécticas de las células del mesófilo de las frondas (PIP); los modelos epidérmicos y los estomas adultos maratiáceos cicloclíticos y/o porocicloclíticos; los eusporangios, parcialmente a totalmente fusionados por sus paredes formando sinangios o libres formando soros; las clases de ornamentación en esporas monoletes y triletes y una homogeneidad citológica basada en un $x=40$ (39). Se consideran rasgos genéricos el tamaño de los esporófitos; la localización y morfología de los granos de almidón; las frondas dimórficas o monomórficas; la división de las láminas; los tipos de márgenes; la venación libre o anastomosante; la presencia o ausencia y la extensión del venuloide; la naturaleza glandular o eglandular del indumento; el predominio de ciertos tipos de modelo epidérmico; la ausencia o presencia y distribución de idioblastos de ópalo; el estoma maratiáceo cicloclítico, porocicloclítico o ambos; la presencia o ausencia y los tipos de paráfisis; los soros o sinangios y el número de esporangios en cada uno; la apertura trilete o monolete y el predominio de una clase de macro-ornamentación (esporas pustuladas o equinadas). Se consideran caracteres específicos la arquitectura de las frondas; los patrones de venación; la extensión del

venuloide; la morfología y tamaño de los granos de almidón; los tipos de indumento glandular o eglandular; la combinación de modelos epidérmicos en epifilos e hipofilos; la densidad de estomas e idioblastos; la morfología de las paráfisis; la presencia y tipos de micro-ornamentación de los perisporios; la densidad de las bulas en los exosporios pustulados; la variación morfológica, densidad y grados de fusión basal de las espinas en esporas equinadas.

Palabras claves: Sistemática - Marattiaceae – *Angiopteris* – *Archangiopteris* – *Christensenia* – *Danaea* – *Marattia*

ABSTRACT. Marattiaceae Bertchold & J. S. Presl is proposed as to be the only family of the order Marattiales to include five genera of marattiaceous extant ferns: *Angiopteris* Hoffm., *Archangiopteris* Christ. & Giesenh., *Christensenia* Maxon, *Danaea* J. E. Smith and *Marattia* Sw., based on characters of the sporophyte selected by the authors after comparative morphological studies of their own, and also based on previous knowledge on the group. The following characters are diagnostic at the family level: suberect to erect or prostrate, naked, carnosose and amyloseous, polycyclostelic to dictiostelic rhizomes; amyloseous stipules; secretory mucilage system; absence of sclerenchymatic tissues in roots and rhizomes but presence of them in distal parts of stipes, costae and costulae; simple, excentric or concentric starch grains within parenchymatic inner cortex of the rhizomes, stipules and stipes; carnosose pulvinules (nodes) without mechanic tissues; ability to biomineralize SiO₂ and produce opal A; intercellular pectic protuberances in the mesophyll cells; epidermal patterns and marattiaceous stomata of laminae; eusporangia free (disposed in sori) or partially to completely fused (forming synangia); classes of ornamentation of monolete and trilete spores and homogenous cytology of the genera based on an $x=40(39)$. The following characters are diagnostic at the generic level: size of the sporophytes; distribution of starch in the plant body and gross morphology of the grains; dimorphism of the laminae; division of the laminae; types of margin of the pinnae and pinnulae; simple or anastomosing venation; presence or absence of venuloids; eglandular or glandular nature of the indument; predominance of certain epidermal patterns; presence or absence of opal idioblasts; marattiaceous cyclocytic and/or porocyclocytic stomata; sori or synangia and number of sporangia in each one; types of paraphyses, and spore aperture. Specific traits are as follows: architecture of laminae; venation patterns; extention of the venuloids; types, outline and size of starch grains; morphology of the indument; combinations of epidermal patterns in the epi- and hypophylls of the laminae; morphology of paraphyses; micro- and macro-ornamentation of the perisporios and exosporios, and morphology of spines of the echinate spores.

Key Words: Systematics - Marattiaceae – *Angiopteris* – *Archangiopteris* – *Christensenia* – *Danaea* – *Marattia*

Introducción

El orden Marattiales reunió originalmente en la familia Marattiaceae (Berchtold & Presl, 1820) a los helechos eusporangiados maratiáceos vivientes. Presl (1845) separó el género *Kaulfussia* Blume (más tarde *Christensenia* Maxon, 1905) en Kaulfussiaceae Presl (1845). Christensen (1938:527-528) propuso dos familias: Angiopteridaceae C. Christ., para reunir *Angiopteris* Hoffm. y *Archangiopteris* Christ & Giesenh. y Marattiaceae, para incluir *Christensenia*, *Danaea* Sm. y *Marattia* Sw., mientras que Kaulfussiaceae fue reemplazada por Christenseniaceae Ching (Ching, 1940). Copeland (1947) mencionó la existencia de “4 grupos naturales” en el orden que,

eventualmente, aunque no de manera imprescindible, podrían tratarse como familias, pero mantuvo una sola. Pichi Sermolli (1977) adoptó 4: Angiopteridaceae, Christenseniaceae, Danaeaceae Agardh. y Marattiaceae y, más recientemente, Hill & Camus (1986), luego de un estudio cladístico del orden, también adoptaron una sola familia, Marattiaceae, para todos los géneros vivientes. La familia es antigua, con un registro fósil que se remonta al Pérmico superior (Liu et al., 2001) y estaría en la base de los grupos leptosporangiados a través de tipos protoleptosporangiados como las Osmundales (Hasebe et al., 1994; Pryer et al., 1996; Kendrick & Crane, 1997).

Los géneros fueron interpretados de manera diferente por distintos autores. La monografía de Vriese & Harting (1853) incluyó solamente *Angiopteris*, *Kaulfussia* y *Marattia*. Christ & Giesenhagen (1899) describieron *Archangiopteris*, un género paleotropical originariamente monotípico, que reunió, luego de una revisión de Ching (1958), 10 especies, incrementadas a 11 por Shieh (1970). Copeland (1909) propuso el género *Macroglossum* Copel., basado en *Angiopteris smithii* (Campbell) Racib., la única especie de *Angiopteris* con frondas monopinnadas. Ese autor (Copeland, 1947), reconoció 6 géneros en Marattiaceae: *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Christensenia*, *Danaea*, *Macroglossum* y *Marattia*. *Protomarattia* Hayata (Hayata, 1919), un género monotípico del paleotrópico, fue sinonimizado con *Archangiopteris* por Christensen & Tardieu-Blot (1935), aceptado por Pichi Sermolli (1968) e incluido en *Angiopteris* por Camus (1988), juntamente con *Archangiopteris* y *Macroglossum*. Hayata (1928) había propuesto *Protangiopteris* Hayata para agrupar 3 especies de *Archangiopteris* descritas por él (Hayata, 1919), pero el género nunca se utilizó y fue igualmente incluido en *Angiopteris* por Camus (1988). Recientemente Mengascini & Rolleri (2001) y Mengascini (2002) analizaron los rasgos diagnósticos en *Archangiopteris* e incluyeron también en ese género a *Protomarattia*. Rolleri (2001; 2002) y Zhaorong He (com. pers.) consideraron a *Angiopteris* y *Archangiopteris* como buenos géneros y por ende, como entidades diferentes.

La morfología externa e interna del esporófito y del gametófito y la morfología de las esporas de los géneros fueron objeto de diversos estudios, desde los de Brebner (1896, 1902); Farmer & Hill (1902); Charles (1911); West (1915, 1917); Campbell (1910, 1911, 1914, 1921; 1940); Blomquist (1922), Bower (1926), hasta otros, más modernos, de Stokey (1942); Kondo (1962); Bienfait (1968); Bierhorst (1971); van Cotthem (1970); Lugardon (1971; 1973); Ogura (1972); Chang (1975); Tryon & Tryon (1989); Tryon & Lugardon (1991); Rolleri (1984; 1993; 2001; 2002); Rolleri et al. (1987; 1991; 1994; 1996; 1998; 1999; 2001a-c); Rolleri & Lavalley (1997; 2001); Mengascini & Rolleri (2001), Mengascini (2002) y Lavalley (2002).

También existen numerosos estudios citológicos en el orden, para todos los géneros excepto *Archangiopteris*, y son especialmente relevantes los de Manton & Sledge (1954), Mehra & Singh (1955), Ninan (1956), Brownlie (1961), Ghatak (1963), Walker (1966, 1973, 1979, 1981, 1985), Braithwaite (1977); Bir & Vasudeva (1979); Vasudeva & Bir (1977, 1982) y Takamiya (1995, 1996).

El presente ordenamiento de los helechos maratiáceos ha sido propuesto por las autoras sobre la base de la extensa bibliografía previa existente y numerosos trabajos propios ya mencionados arriba. Ese conocimiento permitió efectuar una selección y jerarquización de caracteres diagnósticos basada, igualmente, en una exhaustiva consulta de material de herbario y tipos nomenclaturales. Los herbarios consultados fueron los siguientes: BM, F, FI, HAST, L, LP, MO, MICH, NY, P, PE, PR, PRC, R, RJ, S, TI, U, UC, US, W, citados según Holmgren et al. (1990) y las fotos de material tipo pertenecen a la colección US.

Observaciones y discusión

La familia Marattiaceae, como se la considera aquí, comprende 5 géneros: *Angiopteris*, *Archangiopteris* y *Christensenia*, paleotropicales; *Danaea*, exclusivamente neotropical, y *Marattia*, pantropical y el único que vive en los trópicos del Viejo y del Nuevo Mundo.

Comprende helechos con esporófitos muy pequeños (18-20 cm en *Danaea trichomanoides*

Moore), medianos a grandes (50-60 cm en especies y subespecies de *Christensenia*; ca. 150 cm en *Danaea elliptica* Sm. o *Archangiopteris itoi* Shieh y hasta 3 m en *Danaea nodosa* Sm.), o muy grandes (hasta 5-7 m en algunas especies de *Angiopteris* y de *Marattia*).

Los rizomas son subterráneos o semisubterráneos, erguidos, masivos y gruesos, en *Angiopteris* y *Marattia*; y ascendentes o postrados, cortamente o largamente rastreros y en general delgados, en *Archangiopteris*, *Danaea* y *Christensenia*, aunque en estos tres últimos géneros se forman rizomas suberectos a erectos en las especies con esporófitos más grandes. Son órganos de crecimiento lento (Ogura, 1972), desnudos, y producen estípulas amiláceas pareadas que protegen la base de los estípites. Las estelas de los rizomas son policiclostelas (Ogura, 1972), es decir, dictiostelas policíclicas, con 3-5 o más ciclos de meristelas en *Angiopteris*, *Danaea* y *Marattia* o con 1-2 ciclos en *Archangiopteris* y *Christensenia*. En los rizomas de todos los géneros se encuentran meristelas medulares, llamadas haces comisurales por Bower (1926) y cordones vasculares de conexión por Chang (1975), que se forman tempranamente en la ontogenia, al fragmentarse la protostela original.

Los rizomas producen raíces cordeliformes, gruesas, fasciculadas y más o menos confinadas a un polo en *Angiopteris* y *Marattia*, o bien de posición ventral en los rizomas postrados o suberectos de los otros 3 géneros. Las epidermis radicales son papilosas y engrosadas, y las cortezas están diferenciadas en dos zonas: una externa, colenquimática cuyas células no contienen almidón y una interna, formada por un parénquima laxo, marcadamente amiláceo (Lavalle, 2002; Rolleri, 2001; 2002). Frecuentemente se encuentran surcos profundos o espinas corticales. Las estelas son actinostelas poliarcas, con 10 o más terminales protoxilemáticas (Lavalle, 2002; Rolleri, 2002).

Las frondas, dimórficas en *Danaea* y monomórficas en los demás géneros, son simples o divididas y se forman en número variable. Son próximas y numerosas en algunas especies de *Danaea* mientras que se producen en un número relativamente bajo en plantas de los demás géneros (desde 1 hasta 7-10 , raramente más), con estípites cuya longitud representa la mitad de la altura total de la fronda (Fig. 1).

Los estípites son gruesos, arqueados, rígidos, lisos, muricados, con espinas corticales (Lellinger, 2002) y con abundantes lenticelas (Rolleri, 1984; Lavalle, 2002; Rolleri, 2002) en *Angiopteris* y *Marattia*; y son delgados, flexibles y crasos, frecuentemente canaliculados, sin espinas corticales ni lenticelas en *Archangiopteris*, *Christensenia* y *Danaea*. Suele haber 1-7 (10) estípites por planta, próximos o distanciados, aunque se encuentran a veces más estípites en algunas especies de *Danaea* y hay especies de *Angiopteris* y *Marattia* que desarrollan con frecuencia uno solo (Lavalle, 2002; Rolleri, 2002).

La presencia de uno o más pulvínulos (nudos) en los estípites de algunos géneros ha sido un carácter utilizado variablemente en la sistemática de éstos. Su presencia parece tener relación con el movimiento de las frondas (Chang, 1975; Rolleri, 2002) para el mejor aprovechamiento de la luz. Se encuentran pulvínulos en los estípites de *Archangiopteris*, *Christensenia* y *Danaea* y en las zonas de inserción de las costas en el raquis en *Angiopteris* y *Marattia* (Fig. 1). Las plántulas o plantas jóvenes de *Angiopteris* pueden tener al menos un pulvínulo (Rolleri, 2002). La estructura interna de los ejes cambia en las áreas pulvinadas: la zona subepidérmica fibrosa (esclerenquima) de los estípites de *Danaea* (Rolleri, observación personal) o de las costas de *Angiopteris* y *Marattia* está reemplazada por parénquima o colénquima en los pulvínulos, mientras que la dictiostela aparece constituida por numerosas meristelas pequeñas de sección circular, en lugar de unas pocas, grandes y de sección elíptica, como en el resto de estos ejes (Lavalle, 2002; Rolleri, 2002). La presencia de tejidos de sostén elásticos y la fragmentación vascular son dos aspectos morfológicos que contribuyen a relacionar los pulvínulos con áreas de nastias. Aquí se los considera un carácter de familia desarrollado, en diverso grado, por todos los géneros.

Bower (1926) llamó a las Marattiaceae “sappy ferns”, por la ausencia de tejidos esclerosados en los ejes. Sin embargo, los estudios recientes (Lavalle, 2002; Rolleri, 2002) indican que los tejidos esclerosados faltan en raíces y rizomas, donde prevalece un tejido de sostén no fibroso (colenquimático), pero se desarrollan en los estípites de las especies de *Danaea* (Rolleri, observación

personal) y en las costas y cóstulas de las especies de *Angiopteris* y *Marattia*, tal vez como una evolución o modificación del colénquima. La zona fibrosa está formada por fibras cuya pared secundaria lignificada responde positivamente a la prueba de la floroglucina clorhídrica (Gurr, 1965). Esa zona no se encuentra presente en los pulvínulos y sí una de posición similar pero cuyas células tienen paredes engrosadas que responden positivamente a las pruebas para pectinas (Gurr, 1965).

El almidón de reserva aparece en los tejidos parenquimáticos de los rizomas y estípulas de todos los géneros y en *Danaea*, también en los estípites (Rolleri et al., 2001c; Lavallo, 2002; Rolleri, 2002). La presencia de almidón en los rizomas se registra con frecuencia y en las etiquetas de herbario de colecciones de diversas épocas se mencionan los rizomas amiláceos de *Angiopteris* y *Marattia*, así como su utilización como alimento. Czaja (1978) realizó una prospección del almidón de todas las familias de plantas vasculares y agrupó el de Marattiaceae con el de algunas Monocotiledóneas. Rolleri et al. (2001c) analizaron la morfología, localización e importancia del almidón como rasgo diagnóstico en Marattiaceae, y señalaron que la familia se caracteriza por los granos simples, con hilio excéntrico o más raramente, concéntrico. En cada género se encuentran tipos particulares de granos de almidón, pero igualmente, cada género presenta, en menor proporción, algún tipo de los otros géneros (Rolleri et al., 2001c). El grano ovoide o con forma de bala, de contorno aproximadamente elíptico está ampliamente difundido en Marattiaceae y es típico de la familia, aunque su tamaño difiere en las especies. *Danaea nodosa* subsp. *ulei* (Rolleri et al., observación personal) tiene granos con forma de bumerán, de contorno triangular, hasta ahora ausentes en otros géneros. *Christensenia* (Rolleri et al., 2001c), *Marattia laevis* Sm. (Lavallo, 2002) y algunas especies de *Danaea*, como *D. crispa* Endres, *D. humilis* T. Moore, *D. oblancoolata* Stolze (Rolleri et al., observación personal) tienen granos planos, que son reniformes y excéntricos en *Christensenia* o lenticulares y concéntricos en *Danaea* y *Marattia*, pero siempre exhiben una proporción variable, al azar, de granos del tipo ovoide no plano, generalizado en Marattiaceae. El tamaño y contorno de los granos varía en el nivel específico; los granos más pequeños parecen corresponder a *Danaea* y algunas especies paleotropicales de *Marattia* y los más grandes a especies de *Angiopteris* (*A. crassipes* Wallich ex C. Presl y *A. lygodiifolia* Rosenst., Rolleri et al., observación personal) y al menos en *Christensenia*, el tamaño también aumenta en los individuos tetraploides de una misma especie (Rolleri et al., 2001c).

En todos los géneros se encuentran células aisladas y un sistema de pasajes de origen esquizógeno y lisígeno (Ogura, 1972; Hill & Camus, 1986; Rolleri, 2002), que secreta abundante mucílago que se distribuye por todo el cuerpo de las plantas. En *Christensenia* (Rolleri, 1993) y *Danaea* el indumento es glandular y se encuentran tricomas y protoscamas mucilaginosos. En todas las especies de *Danaea* los tricomas y protoscamas tienen 1-2 células basales secretoras que están profundamente insertas entre otras células epidérmicas y que persisten aún cuando el indumento cae o se desprende. En los demás géneros, el indumento es eglandular.

Las láminas son simples o divididas (Fig. 1) y éstas pueden ser ternadas, palmadas, o 1-4-pinnadas. Las frondas simples se presentan en especies de 2 géneros: *Christensenia* y *Danaea*. En *Christensenia* las láminas pueden ser simples, ternadas y palmadas (Rolleri, 1993) y en *Danaea* son simples y 1-pinnadas, con un número variable de pares de pinnas laterales (desde 3-7 (10) en algunas especies hasta 15-18 (28) en otras). En *Archangiopteris* las frondas son 1-pinnadas con 1-5 (7) pares de pinnas (Mengascini, 2002); en *Angiopteris* son 1-pinnadas en una especie (*A. smithii*) y 2-pinnadas en las restantes (Rolleri, 2002) y en *Marattia* se encuentran las láminas más divididas y en general 2-3 (4) pinnadas (Rolleri et al., 2001a; Lavallo, 2002). En general, las láminas exhiben cierta plasticidad en la división y no es infrecuente alguna variación en la arquitectura de las frondas, como por ejemplo, ejemplares 3-pinnados en *Angiopteris lygodiifolia* (Asama, 1960) o 2-pinnados en *D. elliptica* Sm. (Rolleri, observación personal). Esta condición ya fue observada por Stidd (1974), quien la consideró un rasgo de familia. Asama (1960) relacionó las variaciones en la división de las láminas de *Angiopteris lygodiifolia* con el estrés climático y como una respuesta a las bajas temperaturas, un factor que afecta o condiciona a todos los géneros (Jones,

1997). En *Danaea* las pínulas supernumerarios son pequeñas, más bien vestigiales y su presencia no se correlaciona bien con otros caracteres específicos ni hay observaciones de campo sobre causas locales, ambientales u otras para esta división adicional. La plasticidad de las frondas mencionada por Stidd (1974) para *Angiopteris* parece común a todos los géneros. Las formas fósiles paleozoicas tienen láminas más divididas y con segmentos más pequeños, en comparación con formas posteriores del grupo (jurásicas) y el estudio de las variaciones en la división de la lámina de *A. lygodiifolia* originadas en respuesta a variabilidad climática podrían explicar también la evolución hacia láminas más simples a partir de tipos ancestrales más divididos (Taylor, 1981: 245).

Las láminas son generalmente concolores, pero en algunos géneros se encuentran láminas variegadas o de color diferente en epifilos e hipofilos. En *Angiopteris* hay láminas concolores o variegadas, al azar, en *A. crassipes* y *A. elliptica* Alderw. (Rolleri, 2002), mientras que en *Danaea* se presentan láminas variegadas en *D. moritziana* C. Presl, láminas con hipofilos amarillos sulfúreos en plantas adultas de *D. alata* Sm. y con hipofilos iridiscentes de color amarillo muy claro en juveniles de *D. nodosa*. El color no parece ser un rasgo específico constante.

La venación es anastomosante en *Christensenia* y libre en los demás géneros. En *Angiopteris cartilagidens* Christ (Rolleri, 2002), *D. alata*, *D. oblanceolata*, *D. trichomanoides*, *M. sylvatica* Blume (Rolleri et al., 2001) y *M. weinmannifolia* Liebm. (Lavalle, 2002) las venas son simples, pero en todos los géneros predominan los patrones de venación formados por venas bifurcadas y geminadas combinadas en diversas proporciones entre sí y a veces también con venas simples. Ocasionalmente se encuentran venas bifurcadas dos veces, con la segunda ramificación en la rama acroscópica (más raramente en la basiscópica), especialmente en *Angiopteris elliptica*, *A. lygodiifolia*, *A. smithii* (Rolleri, 2002) y *M. laxa* Kunze (Lavalle, 2002). Los patrones de venación son rasgos específicos en los géneros con venación libre (Lavalle, 2002; Mengascini y Rolleri, 2001; Mengascini, 2002; Rolleri, 2002). En plantas adultas de algunas especies de *Danaea* como *D. elliptica*, *D. nodosa* y *D. moritziana* se encuentra una vena comisural marginal, formada por la curvatura y fusión de las venas secundarias en el margen.

El venuloide es un cordón de fibras cortas ahusadas o de otras formas, que se origina en el margen de las pínulas y tiene dirección recurrente. Fue descrito por Mettenius (1856), quien criticó el término de “vena recurrente” que prevaleció en la bibliografía posterior. El nombre de venuloide (Lellinger, 2002) alude a su aspecto de vena pero igualmente a su función mecánica y no conductora, y es preferible al de “vena (o venilla) recurrente”, “cordón fibroso”, “falsa vena (o falsa venilla)” utilizada previamente (Hill y Camus, 1986).

El venuloide está presente en la mayoría de las especies de *Angiopteris* (Rolleri, 2002), en *Archangiopteris itoi* y *A. cadierei* Tard. & C. Chr. (Mengascini y Rolleri, 2001; Mengascini, 2002) y en 2 especies neotropicales de *Marattia* (Lavalle, 2002); está ausente en *Christensenia*, *Danaea*, *Angiopteris microua* Copel., *A. smithii* (Rolleri, 2002), otras especies de *Archangiopteris* (Mengascini, 2002) y especies paleotropicales de *Marattia* (Hill y Camus, 1986; Rolleri et al., 2001a).

Rolleri (2002) reconoció en *Angiopteris* 3 tipos de venuloides: *intramarginal*, corto, sin exceder el área intramarginal o la línea de los soros, como en *A. annamensis* C. Chr. & Tard., *A. crassipes*, *A. elliptica* y *A. lygodiifolia*; *costular*, que llega hasta la cóstula misma o muy cerca de ella, como en *A. evecta* (Forst.) Hoffm., *A. angustifolia* C. Presl y *A. pruinosa* Kunze y *fragmentario*, formado por esclereidas ramificadas o estrelladas, dispersas o imbricadas formando un retículo que va desde una vena secundaria a otra, como en *A. elliptica* (Rolleri, 2002). El venuloide fragmentario sólo se observa en pínulas humedecidas o aclaradas, a diferencia de los otros tipos de venuloide, que se aprecian en material fresco o herborizado (Rolleri, 2002). No es exclusivo de *Angiopteris* y también se encuentra, al azar, en pinnas adultas de *D. nodosa* (Rolleri, observación personal). El venuloide de *Marattia* es siempre intramarginal y poco perceptible, mientras que en *Archangiopteris* llega hasta la costa y es muy nítido.

Los modelos epidérmicos de las frondas son rasgos de importancia sistemática. La hipótesis de que su variación es específica ha sido reiteradamente puesta a prueba (Rolleri, 1993; Rolleri et

al., 1987, 1991 y 2001a; Lavallo, 2002; Mengascini, 2002) y en la actualidad se conocen los modelos epidérmicos de cada género y su variación en la mayoría de las especies. Ese conocimiento permite señalar que los modelos epidérmicos poligonal y sinuoso (y éstos con sus variaciones en la frecuencia, profundidad y engrosamientos de las sinuosidades), aparecen similarmente en todos los géneros, aunque el patrón juvenil es siempre poligonal. En *Angiopteris* (Rolleri, 2002), *Danaea* y *Marattia* (Lavallo, 2002), el conocimiento de los modelos epidérmicos y de su ontogenia ha resultado de particular interés, porque permite reconocer las fases de desarrollo de una misma especie, a veces neoténica.

El estoma maratiáceo, descrito por Rolleri y Lavallo (1997) es elíptico a casi circular y está sobrelevado por encima de la epidermis adyacente o, más raramente, se encuentra al mismo nivel que ésta. Las células oclusivas tienen las paredes de contacto delgadas o engrosadas, largas, cortas o eventualmente ausentes y sus paredes externas carecen de capas cuticulares engrosadas en zonas locales situadas generalmente en los polos, determinando áreas polares deprimidas (ocasionalmente también laterales), en las que la pared es exclusivamente celulósica (Rolleri y Lavallo, 1997). Estas áreas no engrosadas son un rasgo distintivo del estoma maratiáceo y fueron relacionadas con el mecanismo de apertura y cierre (Rolleri, 2002). Las paredes epidérmicas de las oclusivas pueden estar engrosadas y en casi todos los estomas hay piezas polares “en T” o cuneiformes, que también lo están (Rolleri y Lavallo, 1997; Lavallo, 2002; Rolleri, 2002). Los poros externos son normales a muy grandes; son elípticos y se extienden de un polo al otro de las oclusivas en especies de *Angiopteris* y *Marattia* (Rolleri, 2002; Lavallo, 2002), o bien son casi circulares y con una apertura muy amplia (80-120 μm) en especies de *Danaea* y *Christensenia*. Estos estomas fueron llamados porociclocíticos por Rolleri et al. (1994) y descritos originalmente para *Christensenia*, pero también se encuentran en *D. alata* y *D. moritziana* (Rolleri, observación personal). Los estomas porociclocíticos abren y cierran normalmente (Rolleri et al., 1994; Rolleri, 1993; Rolleri y Lavallo, 1997) y podrían funcionar a la vez como estomas e hidatodos (Rolleri, 2002). Las células anexas (células periestomáticas diferentes de las epidérmicas adyacentes) se presentan en 1 ó 2 ciclos, regulares o irregulares, de disposición tetracítica, estaurocítica, actinocítica o ciclocítica típica. En unas pocas especies de algunos géneros como *Angiopteris microua* Copel. (Rolleri, 2002), *D. alata* (Rolleri, observación personal) y *Marattia laevis* (Lavallo, 2002) hay estomas anisocíticos, con células vecinas (células periestomáticas indiferenciadas de las epidérmicas adyacentes) en lugar de anexas.

Los ópalos son característicos de 3 géneros: *Angiopteris*, *Archangiopteris* y *Marattia* y están ausentes en *Christensenia* y *Danaea*. La familia exhibe una notable capacidad para biomineralizar sílice y almacenarla en idioblastos epidérmicos en los que se acumulan masas irregulares de ópalo A, un polimorfo de la sílice de origen biológico (Rolleri et al., en prensa). Los ópalos se distribuyen principalmente en la epidermis, pero también se encuentran, en menor cantidad, en tejidos vivos internos, especialmente el parénquima relacionado con los tejidos vasculares. Se encuentran ópalos solitarios, en grupos de 2-4 (6) o áreas extensas de numerosos idioblastos. *Angiopteris* y *Archangiopteris* presentan los 3 tipos de agrupación, mientras que *Marattia* sólo tiene ópalos aislados o en grupos pequeños (Lavallo, 2002; Rolleri et al., en prensa).

Las protuberancias intercelulares pécticas –PIP– (Fig. 2) de las células del mesofilo de las frondas se encuentran en todos los géneros (Rolleri et al., 1999). Solamente faltan en pinnas con mesofilo reducido o ausente de *Danaea* (*D. crispa* y *D. tenera* C. V. Morton, Rolleri, observación personal). Están representadas por verrugas, conexiones y filamentos pécticos, estos últimos cortos o muy largos y enmarañados (Fig. 2). Su presencia se considera un rasgo de familia y en todos los géneros se encuentran combinaciones, densas o esparcidas, de los tres tipos de PIP, aunque se destaca un predominio de uno u otro tipo: verrugas y conexiones en *Angiopteris* (Rolleri, 2002); verrugas, filamentos cortos y conexiones escasas o ausentes, en *Archangiopteris* (Mengascini, 2002); verrugas y filamentos cortos o largos en *Christensenia* (Rolleri, 1993) y *Marattia* (Rolleri et al., 1999; Lavallo, 2002) y filamentos extremadamente largos y enmarañados en *Danaea* (Rolleri, observación personal).

Todos los helechos maratiáceos son eusporangiados y los eusporangios se encuentran libres formando soros o están parcialmente o totalmente fusionados en sinangios. La apertura de estos eusporangios se produce por un poro que se abre en un área apical con células de paredes engrosadas que no constituyen un anillo típico. Los receptáculos son superficiales en todos los géneros e inmersos en el tejido foliar en *Danaea*. Son sobrelevados y más bien planos cuando llevan soros y tienen forma de domo cuando llevan sinangios y están invadidos por una vena (Rolleri, 1993; Rolleri et al., 2000). La epidermis del receptáculo tiene modelo epidérmico poligonal a diferencia del modelo generalmente sinuoso de la lámina adyacente y sus células pueden tener paredes muy engrosadas (*Christensenia* y *Marattia*) o ser papilosas (*M. alata* Sw.). En especies neotropicales de *Marattia* (*M. cicutifolia* Kaulf. y *M. laevis*) se encuentran receptáculos hiperdesarrollados y succulentos (“pedicelos”) parcialmente o totalmente vascularizados (Lavalle, 2002).

Las paráfisis (Fig. 3) fueron estudiadas en *Christensenia* (Rolleri, 1993), en especies neotropicales y paleotropicales de *Marattia* (Rolleri et al., 2000; Lavalle, 2002) y en *Angiopteris* (Rolleri, 2002). Las de *Archangiopteris* fueron estudiadas por Ching (1958) y por Mengascini (2002). Se encuentran paráfisis de 3 tipos: protoscamosas, piliformes ramificadas y piliformes uniseriadas. Las paráfisis protoscamosas aparecen solamente en especies de *Marattia*; las piliformes ramificadas son las más corrientes en la familia y aparecen en *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Christensenia* y *Marattia*; las piliformes uniseriadas están presentes en todos los géneros mencionados, combinadas con otros tipos, pero se han encontrado como único tipo en *M. sylvatica* (Rolleri et al., 2000) y como tipo predominante en *Angiopteris elliptica* (Rolleri, 2002) y *M. fraxinea* Sm. (Rolleri et al., 2000). Faltan las paráfisis en *Angiopteris lygodiifolia* (Rolleri, 2002), *M. alata*, *M. excavata* Underw., *M. laevis* (Lavalle, 2002) y en *Danaea*.

Los soros y los sinangios parecen ser estructuras relacionadas entre sí por su origen. Bierhorst (1971) comparó la ontogenia de los sinangios en *Danaea* y de los soros en *Angiopteris* y señaló que solamente el crecimiento de las paredes interesporangiales permite diferenciar estas estructuras. Ese autor (Bierhorst, 1971:351) sugirió que las afinidades entre *Angiopteris* y *Marattia* son más marcadas que lo que indican sus estructuras esporógenas adultas y esa afirmación parece correcta, tanto al analizar ejemplares estériles de especies de ambos géneros, como al estudiar con detalle sus caracteres morfológicos exrnos e internos. El crecimiento de las paredes interesporangiales en los aparentes sinangios de *Archangiopteris tonkinensis* (Hayata) Mengascini (Mengascini, 2002) es el único rasgo que diferencia esta entidad del resto de las especies de *Archangiopteris*, con las cuales tiene en común casi todos los rasgos de la morfología vegetativa y reproductiva del esporófito, como la división de la lámina, la venación, los modelos epidérmicos, las protuberancias intercelulares pécticas del mesofilo, el almidón de reserva, la apertura y la ornamentación de las esporas (Mengascini y Rolleri, 2001; Mengascini, 2002). *Archangiopteris* podría ser considerado un ejemplo de la estrecha relación entre sinangios y soros, siempre que las estructuras esporógenas de *Archangiopteris tonkinensis* sean sinangios y no, simplemente, esporangios parcialmente fusionados, algo que requeriría un análisis de su ontogenia. Los estudios de Bierhorst (1971) en *Angiopteris* son sugestivos en este aspecto e ilustran la ontogenia de los soros de ese género a partir de estructuras que cuando están inmaduras son semejantes a sinangios (a los que ese autor considera ancestrales y no derivados en el orden). Si las estructuras esporógenas se consideran rasgos exclusivamente genéricos, la familia aparece como extremadamente natural al analizarla sobre la base de numerosos caracteres vegetativos y reproductivos. Tanto los soros como los sinangios son antiguos en el grupo (Mamay, 1950; Millay, 1978; Kendrick y Crane, 1997), aunque los análisis más recientes parecen favorecer la idea de que los soros son posteriores en desarrollo en relación con los sinangios (Liu et al., 2001) y se habrían originado a partir de éstos.

Los sinangios pueden ser pequeños y superficiales (*Christensenia* y *Marattia*) o grandes e inmersos en el tejido de la lámina (*Danaea*). Son bilaterales, de contorno elíptico y de posición intramarginal en *Marattia*, mientras que son radiales, de contorno circular y se distribuyen por toda la superficie de la lámina en *Christensenia*. Los sinangios inmersos de *Danaea* se extienden desde el margen hasta la costa. En los sinangios de *Christensenia* y *Marattia* el número de

esporangios es de 10-12 (20) y en los de *Danaea* llega a 180-200, eventualmente más.

Los soros se encuentran en *Angiopteris* y *Archangiopteris*. En *Angiopteris* los soros son cortos (5-6 esporangios) o relativamente largos (12-16 esporangios) sobre la misma planta y la posición de los mismos puede variar desde casi marginal hasta intramarginal en el curso del crecimiento, en plantas de una misma especie (Rolleri, 2002). En *Archangiopteris* los soros son más bien largos, tienen desde 40 hasta cerca de 250 esporangios y son intramarginales o bien se extienden desde la zona intramarginal hasta la subcostal (Mengascini, 2002).

En la familia se producen 2 tipos de esporas de acuerdo con la apertura: triletes y monoletes (Fig. 4). Todas las esporas monoletes provienen de sinangios (Rolleri y Lavallo, 2001), mientras que en general, los soros producen esporas triletes. Tanto en las esporas triletes como en las monoletes, se presentan los dos tipos de ornamentación típicos de la familia: buliforme (esporas pustuladas) y esteliforme (esporas equinadas). Las esporas buliformes triletes son típicas de *Angiopteris* (Rolleri et al., 1998; Rolleri, 2002); las esteliformes triletes, de *Archangiopteris* (Mengascini, 2002) y esteliformes monoletes de *Christensenia* y *Danaea* (Rolleri et al., 1996; 1998). Las esporas de *Christensenia* y *Danaea* tienen procesos espiniformes cónicos o irregulares, pero son particularmente grandes y más largos en *Christensenia*, un género donde el tamaño y desarrollo de estos procesos varía con la poliploidía (Rolleri et al., 1996). *Marattia* tiene esporas monoletes y el género presenta todos los tipos de ornamentación conocidos para la familia, con un grado de desarrollo de las espinas en esporas equinadas similar al observado en *Danaea* y *Christensenia*, aunque la ornamentación esteliforme se presenta sólo en especies neotropicales (Rolleri y Lavallo, 2001; Lavallo, 2002). La ornamentación buliforme pustulada parece ser la más antigua en el grupo y aparece en esporas triletes de *Daneites rigida* Gu & Zhi, del Pérmico superior de China (Liu et al., 2001), más relacionado con *Marattia* que con *Danaea*.

Conclusiones y tratamiento taxonómico

Se consideran rasgos de orden y familia los siguientes: los rizomas desnudos, erectos, ascendentes o postrados, carnosos y amiláceos, con tejido de sostén colenquimático y con tejidos vasculares dispuestos en una dictiostela policíclica (2 ó más ciclos de meristelas), con haces comisurales; las raíces fibrosas, cordeliformes, de posición polar o abaxial según la dirección de crecimiento de los rizomas, con colénquima subepidérmico, espinas corticales y actinostelas de 9-10 terminales de protoxilema; las estípulas pareadas que abrazan la base de los estípites, por lo general prolíferas, grandes y obviamente vascularizadas o pequeñas y con el cuerpo mayormente sin vascularización, con o sin lenticelas; el sistema secretor de mucílago constituido por pasajes cortos o largos, grupos paucielulares o células aisladas que se distribuyen por toda la planta y en algunos géneros relacionado con tricomas o protoescamas mucilaginosos; los pulvínulos (“nudos”) o zonas ensanchadas presentes en los estípites y/o en la zona de inserción de las costas en el raquis, relacionados con el movimiento de las frondas; el almidón de reserva en rizomas, estípulas y a veces, también en estípites; las protuberancias intercelulares pécticas de las células del mesófilo de las frondas de tres tipos: verrugas, conexiones y filamentos pécticos de longitud variable; los modelos epidérmicos poligonales y sinuosos; los estomas adultos maratiáceos cicloclíticos y/o porocicloclíticos, en general originados por vía mesoperígena; la membrana cuticular pectinada escasamente cutinizada; la capacidad de biomineralizar la sílice y almacenar ópalo A en idioblastos epidérmicos; los eusporangios (parcialmente a totalmente fusionados por sus paredes formando sinangios o bien libres formando soros); la macro-ornamentación de las esporas buliforme y esteliforme (esporas pustuladas y equinadas) y la homogeneidad citológica basada en $x=40$ (39).

Se consideran rasgos genéricos los siguientes: el tamaño de los esporófitos; la cantidad de ciclos de la estela de los rizomas; la localización, tipos y tamaño de los granos de almidón de reserva; la presencia o ausencia de lenticelas en los estípites; las frondas dimórficas o monomórficas; la división de las láminas; los tipos de márgenes; la venación libre o anastomosante; la ausencia o

presencia y extensión del venuloide; la naturaleza glandular o eglandular del indumento; el predominio de ciertos tipos de modelo epidérmico; la ausencia o presencia y distribución de idioblastos epidérmicos conteniendo ópalos; el estoma maratiáceo ciclocítico, porociclocítico o ambos; la ausencia o presencia y predominio de ciertos tipos morfológicos de paráfisis; la distribución y posición (superficial o marginal, inmersa o no en la lámina) de las estructuras esporógenas de cualquier tipo; los eusporangios libres formando soros o fusionados entre sí formando sinangios; los soros intramarginales hasta casi costales, con pocos (6-12/14) o muchos (ca. 240) esporangios; los sinangios, superficiales, de contorno elíptico o circular, sésiles, cortamente o largamente pedicelados y con pocos esporangios (6-12/14), o bien inmersos en la lámina, grandes y alargados, siempre con muchos esporangios (200 ó más); las esporas de apertura trilete o monolete, buliformes o esteliformes; la longitud y los tipos de espinas en las esporas equinadas.

Se consideran caracteres específicos los siguientes: la arquitectura de las frondas; los patrones de venación; la extensión del venuloide; los tipos de indumento glandular o eglandular; la combinación de los tipos de modelos epidérmicos en epifilos e hipofilos; la densidad de los estomas; el agrupamiento y la densidad de los idioblastos; la ausencia o presencia, densidad y morfología de las paráfisis; la morfología y tamaño de los granos de almidón; la presencia y tipos de micro-ornamentación de los perisporios; la densidad de las bulas en los exosporios pustulados; la variación morfológica, densidad y grados de fusión basal de las espinas en esporas equinadas.

Tratamiento Taxonómico

Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl, Pöirozen. Rostlin 1: 272. 1820. *non* Kaulf. Enum. 31. 1824.

Danaeaceae C. A. Agardh., Aphor. 117. 1822.

Kaulfussiaceae C. Presl, Suppl. Tent. 17. 1845.

Angiopteridaceae C. Chr. *in*: F. Verdoorn (Ed.), Man. Pterid. 527. 1938.

Christenseniaceae Ching, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 10: 227-229. 1940

Plantas terrestres o anfibias (palustres), coloniales o más raramente, solitarias; con esporófitos herbáceos muy pequeños (ca. 20 cm) , medianos (50-60 y hasta ca. 150 cm) o muy grandes (hasta ca. 6-7 m). Raíces fibrosas cordeliformes, sin tejidos esclerosados pero acanaladas y con espinas corticales, protostélicas, con los tejidos vasculares dispuestos en actinostelas poliarcas. Rizomas erectos, masivos y gruesos en esporófitos grandes; ascendentes, suberectos o prostrados, cortamente o largamente rastreros, gruesos y rígidos, en esporófitos medianos, o crasos y delgados, en esporófitos pequeños, siempre desnudos, a veces acanalados o con espinas corticales, y cubiertos por estípulas carnosas amiláceas, pareadas, exógenas, con frecuencia vascularizadas, que abrazan la base de los estípites. Tejidos esclerosados ausentes en rizomas y raíces. Tejidos secretores de mucílago, en forma de conductos de origen lisígeno y esquizógeno, distribuidos por todo el cuerpo de la planta. Frondas dimórficas (*Danaea*) o monomórficas (los demás géneros), escasas y en número de 1-5 (7-10) por planta (más abundantes y próximas en algunas especies de *Danaea*), con láminas de contorno variable (deltoides en *Angiopteris* y *Marattia*, oblanceoladas, oblongas o lanceoladas, angostas o anchas, en los demás géneros), con estípites que representan la mitad o más de la altura total de las frondas. Estípites erectos o arqueados a esparcidos, escasos a numerosos en los rizomas (1-10), pero frecuentemente no más de 5-8, más bien distanciados que próximos, rígidos y casi leñosos, canaliculados, espinosos o muricados, con espinas corticales y lenticelas (*Angiopteris* y *Marattia*), o bien flexibles y carnosos (*Archangiopteris*, *Christensenia* y *Danaea*); en general sin esclerénquima o con este tejido solamente en las porciones más cercanas al raquis pero con colénquima subepidérmico. Almidón de reserva en los tejidos parenquimáticos de rizomas, estípites y estípulas; granos subsféricos excéntricos o concéntricos (más raros), subcilíndricos, cilíndricos, claviformes, reniformes o fabiformes, de contorno circular, elíptico o semilunar a casi triangular, a veces planos. Pulvínulos o nudos en la base de los estípites, en los estípites mismos (1-4) y en la

inserción de las costas en el raquis, constituidos por áreas ensanchadas, suculentas y flexibles, relacionadas con el movimiento de las frondas. Láminas, concolores o variegadas, enteras o divididas (ternadas, palmadas, 1-pinnadas y 2-3(4)-pinnadas, con gran plasticidad morfológica y ocasionalmente con divisiones extra; las enteras más bien pequeñas, ca. 20-30 cm de largo, las divididas con láminas de tamaño variable: las ternadas o palmadas ca. 20-30 cm, las 1-pinnadas, ca. 60-70 (150) cm, las 2-3 (4)-pinnadas, hasta 2-3 m; de contorno lanceolado, lanceado, elíptico, oblanceolado o deltoide, de textura variable, membranácea, herbácea o casi coriácea, y más raramente crasa (*Angiopteris* y láminas fértiles de *Danaea*). Pinnas lanceoladas, lanceadas, oblanceoladas o elípticas, de tamaños variables: pequeñas (3 cm en especies de *Danaea*); medianas (15-35 cm en especies de *Archangiopteris* y *Christensenia* y hasta 1,20-1,50 m en *Danaea*) o muy grandes (2,00-3,50 m en *Angiopteris* y *Marattia*). Pínnulas lanceoladas, lanceadas, oblanceoladas, elípticas o falcadas, pequeñas (8-12 cm en *Marattia*) a grandes (15-25 cm en *Angiopteris*), a veces fragantes (*Angiopteris*). Pinnúlulas o segmentos de orden mayor pequeños (0,5-4,5 cm) y elípticos, oblanceolados o lanceolados, sólo en *Marattia*. Indumento eglandular o glandular; el eglandular formado por protoscamas piliformes, paucicelulares o pluricelulares, fimbriadas, laciniadas o acintadas, con cuerpos prolongados en procesos piliformes o paucicelulares; el glandular, mucilagínifero, formado por papilas y tricomas en *Christensenia*, y por tricomas estrellados y protoscamas campanuladas o estrelladas en *Danaea*. Venación anastomosante, con aréolas poligonales amplias y venillas libres en *Christensenia* y libre en los demás géneros. Venas simples o combinaciones de éstas con venas bifurcadas y geminadas en todos los géneros. Venuloide presente y frecuente (en *Angiopteris*), infrecuente o raro (en *Archangiopteris* y *Marattia*) o bien ausente (*Christensenia* y *Danaea*). Modelos epidérmicos poligonales y sinuosos, con ondas curvas o angulosas, engrosadas o no, con variación específica del patrón en todos los géneros. Idioblastos de ópalo en los epifilos y, más comúnmente, en los hipofilos, solitarios o en grupos pequeños de 2-6 idioblastos en *Marattia*, o numerosos (áreas de idioblastos) en *Angiopteris* y *Archangiopteris*, la combinación del modelo epidérmico y el tipo de idioblastos un rasgo específico en los géneros. Protuberancias intercelulares pécticas en todos los géneros (ausentes sólo en pinnas sin mesofilo de *Danaea*), de tipo verruga, conexión (ambos predominantes en *Angiopteris* y *Archangiopteris*) o filamento, (predominante en *Christensenia* y *Danaea*), y todos los tipos presentes en *Marattia*. Estructuras esporógenas en forma de sinangios o soros. Receptáculos planos o algo sobrelevados respecto de la epidermis, lisos o, más raramente, papilosos, parenquimáticos, ocasionalmente esclerosados (*Christensenia*), hiperdesarrollados y suculentos (*M. cicutifolia* y *M. laevis*), o bien inmersos en el tejido foliar (*Danaea*). Paráfisis protoscamosas y piliformes, éstas ramificadas o uniseriadas; los 3 tipos solamente en *Marattia*; ausencia de paráfisis protoescamosas en *Angiopteris* y en *Archangiopteris*, y predominio de los tipos ramificados en todos los géneros menos *Danaea*. Paráfisis ausentes en *Danaea* (sinangios inmersos), *Angiopteris lygodiiifolia*, *M. Alata*, *M. excavata* y *M. laevis*. Sinangios sobre receptáculos parequimáticos o, más raro, esclerosados, de posición intramarginal, en *Marattia*, o superficial, en *Christensenia*, en ambos casos con pocos esporangios (raro más de 14); o bien inmersos en el tejido de la lámina, y con ca. 200-250 esporangios (*Danaea*). Soros en *Angiopteris* con 6-12 (14) eusporangios libres y en *Archangiopteris*, con 40-240 eusporangios, libres o, más raro, parcialmente fusionados. Esporas triletes o monoletes, con ornamentación buliforme o esteliforme; ambos tipos de ornamentación presente en esporas con diferentes lesuras. Micro-ornamentación frecuente en el perisporio, especialmente en esporas con ornamentación buliforme. Esporas equinadas en todos los géneros excepto *Angiopteris*; procesos equinados (espinas) cónicos cortos en *Marattia*, y largos en *Christensenia*; irregulares y medianos, en *Archangiopteris* y *Danaea*.

Distribución geográfica y hábitat. Los trópicos del Viejo y del Nuevo Mundo (*Marattia*), el paleotrópico (*Angiopteris*, *Archangiopteris* y *Christensenia*) o solamente el neotrópico (*Danaea*), en selvas lluviosas bajas, ribereñas (en galería), de neblina o pedemontanas,

siempreverdes, lluviosas o monzónicas, en suelos húmedos y a la sombra, a la orilla de arroyos o corrientes de agua o en el agua misma como palustres (*Angiopteris*); como plantas solitarias (*Angiopteris*) o coloniales (el resto de los géneros) y desde el nivel del mar hasta 2.800 m de altura. Los rizomas de *Angiopteris* y *Marattia* son comestibles, aunque el almidón es de baja calidad para la nutrición humana. Las frondas fragantes de *Angiopteris* se utilizan en rituales étnicos y en medicina popular.

Se reconocen los siguientes 5 géneros:

1- ***Angiopteris*** Hoffm., Comm. Soc. Reg. Sci. Gott. 12 (Cl. Phys.): 29. 1796, *nom. cons.* Tipo: *Angiopteris evecta* (Forst.) Hoffm.

Angiopteris Adans., Fam. Pl. 2:21. 1763, *nom. rejic.*

Clementea Cav., Desc. Pl. 553. 1802. Tipo: *Clementea palmiformis* Cav.

Macroglossum Copel., Philipp. J. Sci. 3: 343. 1909. Tipo: *Macroglossum alidae* Copel.

Psilodochea Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 27 (postpr. 287). 1845.

Es un género exclusivamente paleotropical, con unas 20-30 especies, unas pocas con áreas extensas (*A. angustifolia*, *A. crassipes*, *A. evecta*, *A. lygodiifolia*, Rolleri 2002) y las restantes con áreas más bien reducidas o endémicas (*A. annamensis*, *A. cartilagidens*, *A. elliptica*, *A. microura*). Se distribuye desde Madagascar, India y SE de China, Indonesia, Micronesia, Melanesia y Polinesia, en áreas insulares y continentales, con un centro de diversificación en China (Yunán).

2- ***Archangiopteris*** Christ & Giesenh. Flora 86: 72. 1899. Tipo: *Archangiopteris henryii* Christ & Giesenh.

Protomarattia Hayata, Bot. Gaz. 67: 88.1919. Tipo: *Protomarattia tonkinensis* Hayata.

Protangiopteris Hayata, Bot. Mag. Tokyo 42: 305. 1928.

Es un género exclusivamente paleotropical, con unas 8-10 especies, todas con áreas más bien reducidas o endémicas. Vive en SE de China, Vietnán del Norte y Taiwán.

3- ***Christensenia*** Maxon, Proc. Biol. Soc. Wash. 18: 239.1905. Tipo: una red denominación de *Kaulfussia* Blume, y por eso basada en el tipo de ese nombre.

Kaulfussia Blume, Enum. Pl. Javae 2: 260. 1828, *nec* Dennst. Schlüssel Hort. Malab.: 30. 1818, *nec* Nees, Horae Phys. Berol. 53, f. 11. 1820. Tipo: *Aspidium aesculifolium* Blume [= *Kaulfussia aesculifolia* (Blume) Blume].

Macrostoma Griff., Asiat. Res. 19: 108. 1836, *non* Hedwig (1806) que es *Macrostema* Pers. (1805).

Es un género paleotropical con 2 especies y 2 subespecies (Rolleri, 1993; Rolleri et al., 1996). Vive en India, Myanmar, Indonesia, Is. Filipinas y Archipiélago de las Is. Salomón.

4- ***Danaea*** Sm. Mém. Acad. Roy. Sci. (Turin) 5: 420. 1793, *nom. cons.* Tipo: *Acrostichum nodosum* L. [(*Danaea nodosa* (L.) Sm.)].

Danaea sect. *Arthrodanaea* C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 37 (postpr. 297). 1845. Typus: *Danaea leprieurii* Kunze [= *Danaea elliptica* Sm. in Rees subsp. *elliptica*].

Danaea sect. *Holodanaea* C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 37 (postpr. 297). 1845. Tipo: *Danaea alata* Sm.

Heterodanaea C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 38 (postpr. 298). 1845. Tipo: *Danaea stenophylla* Kunze [*Heterodanaea stenophylla* (Kunze) C. Presl].

Danaeopsis C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 39 (postpr. 299). 1845. Tipo: *Danaea paleacea* Raddi, Pl. Bras. Nov. Gen. 76, t. 5, f. 2. 1825 [= *Lomagramma guianensis* (Aubl.) Ching, Lomariopsidaceae!, según D. B. Lellinger, 1989].

Es un género exclusivamente neotropical, con 17 especies, que vive en el S de México, Centroamérica y Sudamérica (hasta S de Brasil y Paraguay).

5- ***Marattia*** Sw. , Prod. Fl. Ind. Occ.: 128. 1788. Tipo: *Marattia alata* Sw.

Myriotheca Juss. Gen. Pl. 15. 1789. Tipo: *Myriotheca fraxinea* (Sm.) Poir. in Lam. Encycl. 403. 1797 [= *Marattia fraxinea* Sm.].

Eupodium Hook. Gen. Fil. 118. 1842. Tipo: *Eupodium kaulfussii* (Hook.) Hook. (*Marattia kaulfussii* Hook.) [= *Marattia laevis* Sm.].

Discostegia C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 11 (postpr. 281). 1845. Tipo: *Discostegia alata* (Sw.) Presl [= *Marattia alata* Sw.].

Gymnotheca C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 12 (postpr. 282). 1845. Tipo: *Gymnotheca cicutifolia* (Kaulf.) Presl [= *Marattia cicutifolia* Kaulf.].

Stibasias C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 15 (postpr. 285). 1845. Tipo: *Stibasias douglasii* Presl [= *Marattia douglasii* (Presl) Hook. & Baker].

Es el único género pantropical de la familia, con unas 10-12 especies en el paleotrópico Rolleri et al. 2001a) y 7 especies en el neotrópico (Lavallo, 2002). En el paleotrópico se distribuye por Africa, Madagascar, el Archipiélago de las Mascareñas, el S de India, Sri-Lanka, Vietnán, Is. Filipinas, Micronesia, Melanesia y Polinesia. En el neotrópico vive en el S de México, Antillas, Centroamérica y Sudamérica hasta el NE de Argentina (provincia de Misiones).

Agradecimientos

Las autoras agradecen especialmente a los curadores de los herbarios consultados por el préstamo de numerosas colecciones y material tipo; al Dr. David B. Lellinger, del U. S. National Herbarium, Washington, D. C. por el préstamo de la colección US de fotografías de material tipo de todos los géneros de Marattiaceae. Al Dr. Jefferson Prado (Universidad de Saõ Paulo, Brasil) y al Dr. David B. Lellinger, del Instituto Smithsonian de Washington, D. C., por sus opiniones críticas y por las numerosas observaciones que contribuyeron a mejorar el ms original. A la Lic. Mónica Rodríguez, por la confección y diagramación de las ilustraciones.

Bibliografía

- ASAMA, K. 1960. Evolution of the leaf forms through the ages explained by the sucesive retardation and neoteny. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2, Geol., Spec.*, 4: 252-280.
- BERCHTOLD, F. VON, PRESL, J. S. 1820. O Pøiroz. Rosl. aneb rostlin 1. J. Krarse. Praga.
- BIENFAIT, A. 1968. La présence de poils indusiaux et le problème taxonomique dans le genre *Marattia* Sw. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 38: 393—395.
- BIERHORST, D. W. 1971. Morphology of vascular plants. Macmillan, New York.
- BIR, S. S. & S. M. VASUDEVA 1979. Cytological studies on ferns of Kodaicanal (South India). En: S. S. Bir (Ed.): Recent Researches in Plant Sciences, Punjabi University. Patiala.
- BLOMQUIST, H. 1922. Vascular anatomy of *Angiopteris evecta*. *Bot. Gaz.* 73 (3): 181-199.
- BOWER, F. O. 1926. The ferns, vol. 2: The Eusporangiatae. Cambridge University Press, New York.
- BRAITHWAITE, A. F. 1977. A chromosome count and range extension for *Christensenia* (Marattiaceae). *Amer. Fern J.* 67: 49-50.
- BREBNER, G. 1896. On the prothallus and embryo of *Danaea simplicifolia* Rudge. *Ann. Bot.* 10: 109-121.
- 1902. On the anatomy of *Danaea* and other Marattiaceae. *Ann. Bot.* 16: 517-552.
- BROWNLIE, G. 1961. Additional chromosome numbers in New Zealand ferns. *Trans. Royal Soc. New Zealand, Bot.* 1: 1-4.
- CAMPBELL, D. H. 1910. The embryo and the young sporophyte of *Angiopteris* and *Kaulfussia*. *Ann. Jard. Bot.*

- Buitenz.* 3: 69-82.
- 1911. The Eusporangiatae: The comparative morphology of the Ophioglossaceae and the Marattiaceae. Carnegie Inst. Wash. Publ. 140: i-vi, 1-229, t.1-13.
- 1914. The structure and affinities of *Macroglossum alidae* Copel. *Ann. Bot.* 28: 651-669, t. 46-48.
- 1921. The eusporangiate ferns and the stelar theory. *Amer. J. Bot.* 8: 303-315.
- 1940. The evolution of land plants (Embryophyta). Stanford Univ., Stanford.
- CAMUS, J. 1988. The limits and affinities of marattealean fern genera in China and the West Pacific. *Proc. Int. Symp. Systematic Pteridology*: 35.
- CHANG, C. 1975. The morfology of *Archangiopteris* Christ & Giesenh. and its relationship with *Angiopteris* Hoffm. *Acta Botanica Sinica* 15 (2): 269-270.
- CHARLES, G. M. 1911. The anatomy of the sporeling of *Marattia alata*. *Bot. Gaz.* 51: 81-101.
- CHING, R. C. 1940. Christenseniaceae, a new fern family in tropical Asia. *Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot.* 10: 227-229.
- 1958. A revision of the fern genus *Archangiopteris* Christ & Giesenh. *Acta Phytot. Sin.* 7: 212-224, t. XLIX-LII.
- CHRIST, H. & K. GIESENHAGEN 1899. Pteridographische Notizen. *Flora* 86: 72-85.
- CHRISTENSEN, C. 1938. Filicinae. En: F. Verdorn (Ed.). *Manual of Pteridology* 552. Martinius Nijhoff, La Haya.
- & TARDIEU-BLOT, M. L. 1935. Les Fougères d'Indochine. IV : Marattiaceae. *Notul. Syst. (Paris)* 5: 2-13, t. 1-2.
- COPELAND, E. B. 1909. Ferns of the Malay-Asiatic Region, I, *Philipp. J. Sci. C, Bot.* 4: 1-15.
- 1947. *Genera Filicum*. Chronica Botanica, Waltham. Massachussets.
- COTTHEM, W. Van 1970. Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida. *Bull. Jard. Bot.Natn. Belg.* 40: 81-239.
- CZAJA, A. T. 1978. Structure of starch grains and the classification of vascular plants families. *Taxon* 27 (5-6): 463-470.
- FARMER, J. B. & T. G. Hill 1902. On the arrangements and structure of the vascular strands in *Angiopteris evecta* and some other Marattiaceae. *Ann. Bot.* 16: 371-402.
- GHATAK, J. 1963. Observations on the cytology and taxonomy of some ferns from India. *Proc. Indian Sci. Congr. Assoc. 50th. Session 371*, part III. Dehli.
- GURR, E. 1965. *The Rational Use of Dyes in Biology*. Leonard Hill. London.
- HASEBE, M., T. OMORI, M. NAKAZAWA, T. SANO, M. KATO & K. IWATSUKI 1994. *rbcl* gene sequences provide evidence for the evolutionary lineages of leptosporangiate ferns. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 91: 5730-5734.
- HAYATA, B. 1919. *Protomarattia*, a new genus of Marattiaceae, and *Archangiopteris*. *Bot. Gaz.* 67: 84-92.
- 1928. On the systematic importance of the stelar system in the Filicales. II. *Bot. Mag. Tokyo* 42: 301-311.
- HILL, C. R. & J. M. CAMUS 1986. Evolutionary cladistics in Marattialean ferns. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 14: 219—300.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN & L. BARNETT 1990. *Index Herbariorum*, Part I, Herbaria of the World, ed. 8. New York Botanical Garden. Bronx, New York.
- JONES, D. L. 1997. *Encyclopaedia of Ferns*. Timber Press. Portland, Oregon.
- KENDRICK, P. & P. R. CRANE 1997. The origin and early diversification of land plants. Smithsonian Institution

- Press, Washington, D. C.
- KONDO, T. 1962. A contribution of the study of the ferns stomata. *Bull. Fac. Educ. Sizuoka Univ.* 13: 239-257.
- LAVALLE, M. C. 2002. Revisión de las especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 122 pag., La Plata.
- LELLINGER, D. B. 1989. The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panamá and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae). *Pteridologia* 2A: 1-364.
- 2002. A Modern Multilingual Glossary of Taxonomic Pteridology. *Pteridologia* 3 :1-263.
- LIU, Z-H., C. LI & J. HILTON 2001. Fertile pinnules of *Daneites rigida* Gu & Zhi (Marattiales) from the Upper Permian of South China. *Bot. J. Linn. Soc.* 136: 107-117.
- LUGARDON, B. 1971. Contribution a la connaissance de la morphogenese et de la structure des parois sporales chez les filicineés isosporées. Tesis Doctoral, L'Université Paul Sabatier, Toulouse.
- 1973. La structure fine de l'exospore et de la périspore des filicinées isosporées. *Pollen et Spores* 14: 227-261.
- MAMAY, S. H. 1950. Some American Carboniferous fern fructifications. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 37: 409-476.
- MANTON, I. & W. A. SLEDGE 1954. Observations on the cytology and taxonomy of the pteridophyte flora of Ceylan. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 238: 127-185.
- MAXON, W. R. 1905. A new name for *Kaulfussia* Blume, a genus of marattiaceous ferns. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 18: 239-240.
- MEHRA, P. N. & H. P. SINGH 1955. Cytology of the Cyatheaceae, Woodsiaceae and Marattiaceae. *Curr. Sci.* 24: 425.
- MENGASCINI, A. S. & C. H. ROLLERI 2001. Caracteres diagnósticos y taxonomía del género *Archangiopteris* Christ & Giesenh. (Marattiaceae). XXVIIIas. Jornadas Arg. Bot., *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36, Supl. 2001: 147. La Pampa.
- MENGASCINI, A. S. 2002. Caracteres diagnósticos y taxonomía de cinco especies del género *Archangiopteris* Christ & Giesenh. (Marattiaceae). *Rev. Museo La Plata, Bot.* 15 (115): 3 – 22. Pag. web. [http:// www.fcnym.unlp.edu.ar](http://www.fcnym.unlp.edu.ar)
- METTENIUS, G. 1856. *Filices Horti Botanici Lipsiensis*. Voss, Leipzig.
- MILLAY, M. A. 1978. Studies of Paleozoic marattialeans : The mophology and phylogenetic position of *Eoangiopteris goodii* sp. n. *Amer. J. Bot.* 65: 577-583.
- NINAN, C. A. 1956. Studies on the cytology and philogeny of the Pteridophyta. I, Observations on the Marattiaceae. *J. Indian Bot. Soc.* 35: 248-251.
- OGURA, Y. 1972. Comparative Anatomy of the Vegetative Organs of the Pteridophyta, en: W. Zimmerman, S. Carlquist, P. Ozenda & H. D. Wulff (Eds.), *Encyclopedia of Plant Anatomy* vol. 7. Berlín.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. 1968. The fern genus *Protomarattia* Hayata. *Webbia* 23: 153-158.
- 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31 (2): 313-512.
- PRESL, C. B. 1845. *Supplementum Tentaminis Pteridographiae*. Haase, Praga.
- PRYER, K. M., A. R. SMITH & J. SKOG 1996. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcL* frequences. *Amer. Fern J.* 65: 205-282.
- ROLLERI, C. H. 1984. Ontogenia y semofilesis de las lenticelas de algunas Filicophyta con especial referencia a las de *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett., Blechnaceae. *Rev. Mus. La Plata, n. s., Bot.* 13 (77): 165-187.
- 1993. Revision of genus *Christensenia*. *Amer. Fern J.* 83(1): 3-19.
- 2001. Caracteres diagnósticos y taxonomía del género *Angiopteris* Hoffm. XXVIIIas. Jornadas Arg. Bot., *Bol.*

- Soc. Arg. Bot.*, 36, Supl. 2001: 146. La Pampa.
- 2002. Caracteres diagnósticos y taxonomía del género *Angiopteris* Hoffm. (Marattiaceae) I, Los caracteres. *Rev. Museo La Plata, Bot.* 15 (115): 39-47. Pag. web. [http:// www.fcnym.unlp.edu.ar](http://www.fcnym.unlp.edu.ar)
- & M. C. Lavalle 1997. Análisis con MEB y MO de caracteres epidérmicos foliares en Marattiaceae. *Rev. Mus. La Plata, n.s., Bot.* 14 (108): 433-456.
- & M. C. Lavalle 2001. Morfología de las esporas en especies paleotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae). *Rev. Mus. La Plata, n. s., Bot.* 14 (114): 695-705.
- ROLLERI, C. H., A. M. Deferrari & M. Ciccirelli 1987. Epidermis y estomatogénesis en Marattiaceae (Marattiales). *Rev. Mus. La Plata, n. s., Bot.* 14: 124-147.
- , —— & M. C. Lavalle 1991. Epidermal morphology of the pinnae of *Angiopteris*, *Danaea* and *Marattia*. *Amer. Fern J.* 181 (2): 44-62.
- , ——, —— 1994. Epidermis y estomas porociclocíticos en *Christensenia cumingiana* Christ (Marattiaceae). *Rev. Mus. La Plata, n. s., Bot.* 14: 149-156.
- , M. C. Lavalle, A. Mengascini & M. Rodríguez 1996. Spore morphology and systematics in genus *Christensenia* Maxon (Marattiaceae). *Amer. Fern J.* 86 (3): 80-88.
- , ——, ——, —— 1998. Morfología de las esporas en *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis (Buenos Aires) sec. C*, 55 (128-129): 17-26.
- , ——, ——, —— 1999. Protuberancias intercelulares pécticas en mesofilos de *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis (Buenos Aires) sec. C*, 57 (132-133): 1-11.
- , ——, ——, —— 2000 (2001). Paráfisis en especies neotropicales y paleotropicales de *Marattia* Sw. *Physis (Buenos Aires) sec. C*, 58 (135-136): 39-46.
- , ——, ——, —— 2001a. Las especies de *Marattia* en el Paleotrópico. *Candollea* 56:1-17.
- , ——, ——, —— 2001b. Sistemática de los helechos maratiáceos. XXVIIas. Jornadas Arg. Bot., *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36, Supl. 2001: 146. La Pampa
- , ——, ——, —— 2001c. Almidón de reserva en helechos maratiáceos. XXVIIIas J. Arg. Bot., *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36, Supl. 2001: 147. La Pampa
- , ——, ——, —— . Idioblastos de ópalo en helechos maratiáceos. *Physis (Buenos Aires) sec. C* (en prensa).
- SHIEH, W-C. 1970. Two new species of ferns from Taiwan. *J. Jap. Bot.* 45: 161-165.
- STIDD, B. M. 1974. Evolutionary trends in the Marattiales. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61: 388-407.
- STOKEY, A. G. 1942. Gametophytes of *Marattia sambucina* and *Macroglossum smithii*. *Bot. Gaz.* 103: 559-569.
- TAKAMIYA, M. 1995. Chromosomal studies of ferns and fern-allies in the Republics of Fiji and Vanuatu, South Pacific I, Psilotaceae, Ophioglossaceae, Marattiaceae and Schizaeaceae. *Acta Phyt. Geobot.* 46(2): 137-145.
- 1996. Index to chromosomes of Japanese Pteridophyta. Marattiaceae: 51. En: M. Takamiya (Ed.). Japan Pterid. Society. Nippon Print Center, Tokyo.
- TAYLOR, T. N. 1981. Paleobotany (An Introduction to Fossil Plant Biology). Mc-Graw Hill Book Co., New York.
- TRYON, R. & A. F. TRYON 1989. Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. Springer-Verlag, New York-Berlin.
- & B. LUGARDON 1991. Spores of the Pteridophyta. Springer Verlag, New York.
- VASUDEVA, S. M. & S. S. BIR 1977. Cytological studies on ferns of Kodaicanal (South India), Abstract of papers:

- 16-17. En: Symposium on Recent Researches in Plant Sciences, Punjabi Univ., Patiala.
- , ——— 1982. Chromosome number and evolutionary status of ferns and fern allies of Pachnarhi Hills (Central India). *Aspects of Plant Sciences* 6: 119-181.
- VRIESE W. H. DE & P. HARTING 1853. Monographie des Marattiacées. Arnz, Leiden, Düsseldorf.
- WALKER, T. G. 1966. A cytotaxonomic survey of the pteridophytes of Jamaica. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 66: 166-237.0
- 1973. Evidence from cytology in the classification of the ferns. En: Jermy, C., A. Crabbe & B. A. Thomas (Ed.): *The phylogeny and the Classification of Ferns. Bot. J. Linn. Soc.* 67, Suppl. 1: 91-110.
- 1979. A further chromosome count for *Christensenia* (Marattiales). *Fern Gaz.* 12: 51.
- 1981. A chromosome count for *Macroglossum* (Marattiales). *Fern Gaz.* 12: 161-163.
- 1985. Cytotaxonomic studies on ferns of Trinidad. 2. The cytological and taxonomical implications. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Bot.)* 13 (2): 149-249.
- WEST, C. 1915. On the structure and development of the secretory tissues of the Marattiaceae. *Ann. Bot.* 29: 409-422.
- 1917. A contributions to the study of the Marattiaceae. *Ann. Bot.* 31: 361- 414.

Recibido: 01 / 06 / 02
Aceptado: 01/ 06/ 03

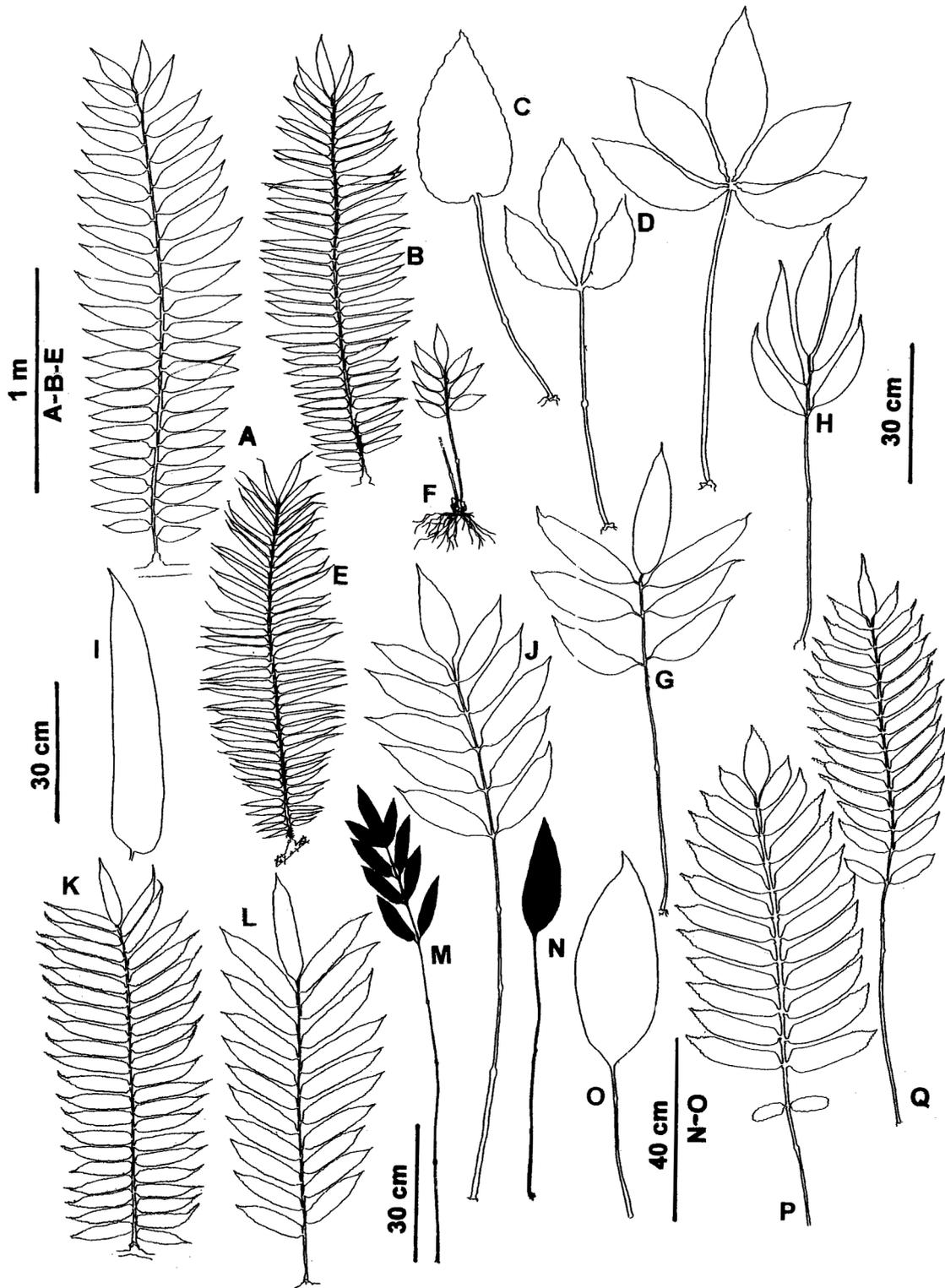


Fig. 1. División de la lámina en Marattiaceae. A: Pinna mediana de *Angiopteris elliptica* Alderw.; B: Pinna mediana de *Angiopteris evecta* (Forst.) Hoffm.; C: Fronda completa de *Christensenia lobbiana* (de Vriese) Rolleri; D: Frondas completas de *Christensenia aesculifolia* (Blume) Maxon subsp. *aesculifolia*, palmada y *C. aesculifolia* subsp. *korthalsii* (de Vriese) Rolleri, ternada; E: Pinna mediana de *A. angustifolia* C. Presl; F: Plántula de *A. elliptica* Alderw.; G: Fronda completa de *Archangiopteris henryii* Christ & Giesenh.; H: Fronda completa de *Archangiopteris somae* (Hayata) Mengascini; I: Pinna mediana de *Angiopteris smithii* (Campbell) Rac.; J: Fronda estéril completa de *D. elliptica* Sm. subsp. *elliptica*; K: Pinna mediana de *Marattia fraxinea* Sm.; L: Pinna mediana de *M. smithii* (Mett.) Kunze.; M: Fronda fértil completa de *D. elliptica* subsp. *elliptica*; N: Fronda fértil completa de *D. elliptica* subsp. *simplicifolia* (Rudge) Rolleri; O: Fronda estéril completa de *D. elliptica* subsp. *simplicifolia*; P: Fronda estéril completa de *D. alata* Sm.; Q: Fronda estéril completa de *D. moritziana* C. Presl subsp. *moritziana*. En todas, p: pulvinulo.

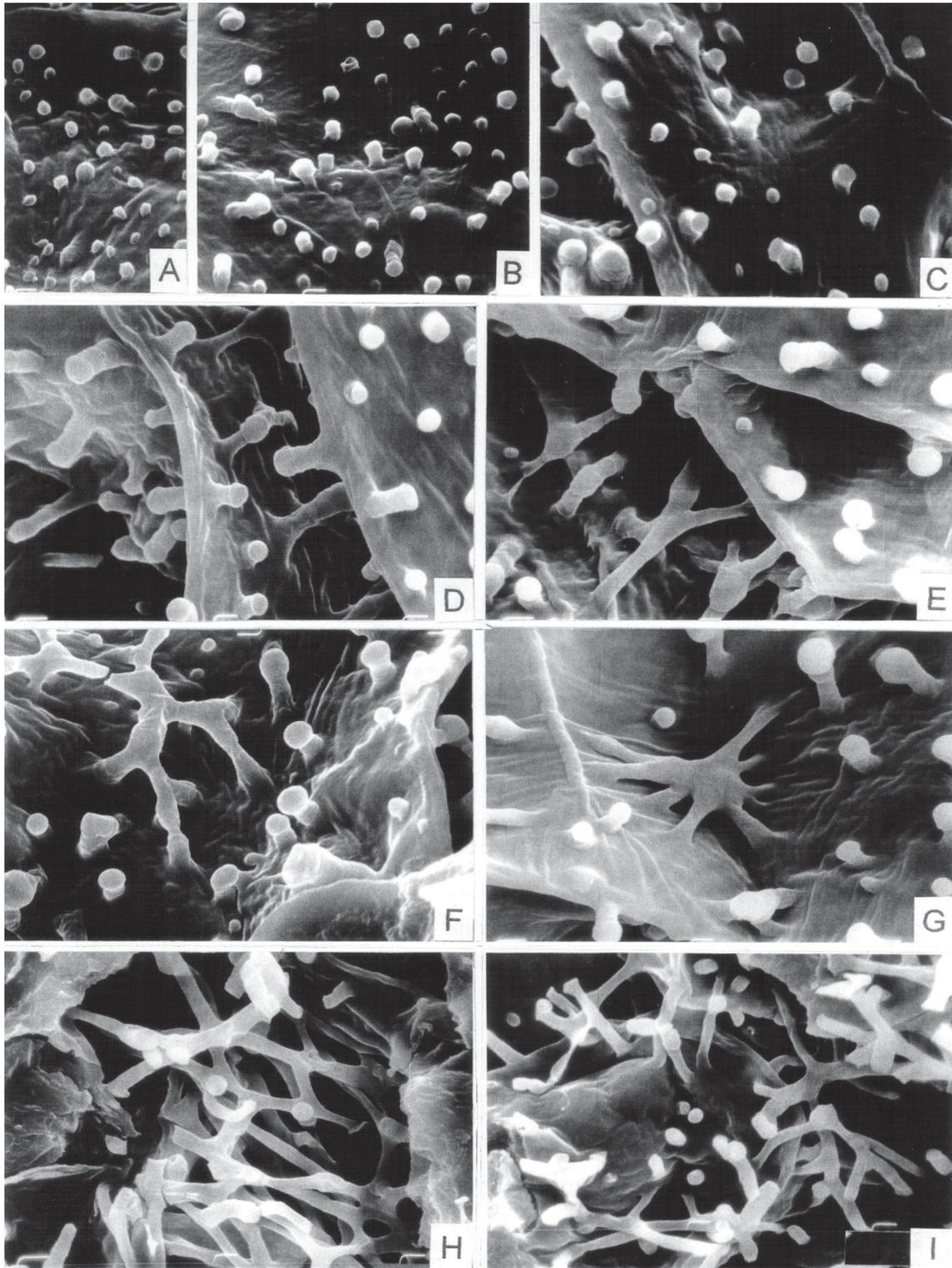


Fig. 2. Tipos de protuberancias intercelulares pécticas (verrugas, conexiones y filamentos) en Marattiaceae. A: Verrugas, en *Angiopteris lygodiifolia* Rosenst.; B: Verrugas en *Angiopteris pruinosa* Kunze.; C: Verrugas en *Angiopteris angustifolia* C. Presl; D: Filamentos cortos y verrugas en *Christensenia aesculifolia* (Blume) Maxon subsp. *aesculifolia*; E-G: Conexiones y verrugas en *Angiopteris evecta* (Forst.) Hoffm.; H: Filamentos en *Danaea humilis* T. Moore; I: Filamentos en *Marattia cicutifolia* Kaulf.

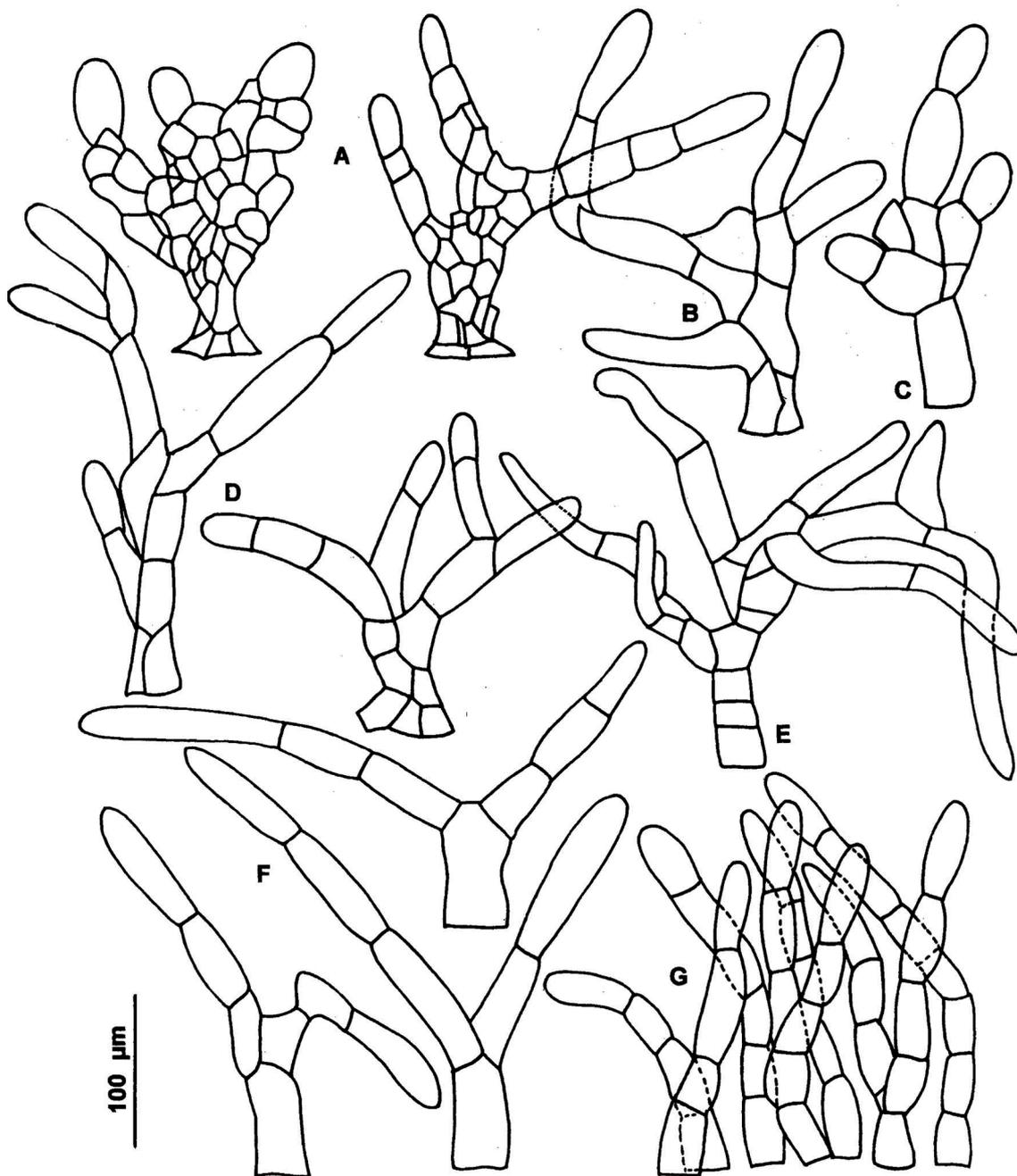


Fig. 3. Diversidad morfológica de las paráfisis en Marattiaceae. A: Paráfisis protoscamosas, en *Marattia wernerii* Rosenst.; B: Paráfisis protoscamosas en *M. obesa* Christ; C: Paráfisis protoscamosas paucicelulares en *Christensenia*; D: Paráfisis piliformes ramificadas en *Angiopteris pruinoso* Kunze.; E: Paráfisis piliformes ramificadas en *Archangiopteris itoi* Shieh; F: Paráfisis piliformes ramificadas en *Angiopteris evecta* (Forst.) Hoffm.; G: Paráfisis uniseriadas en *Marattia sylvatica* Blume.

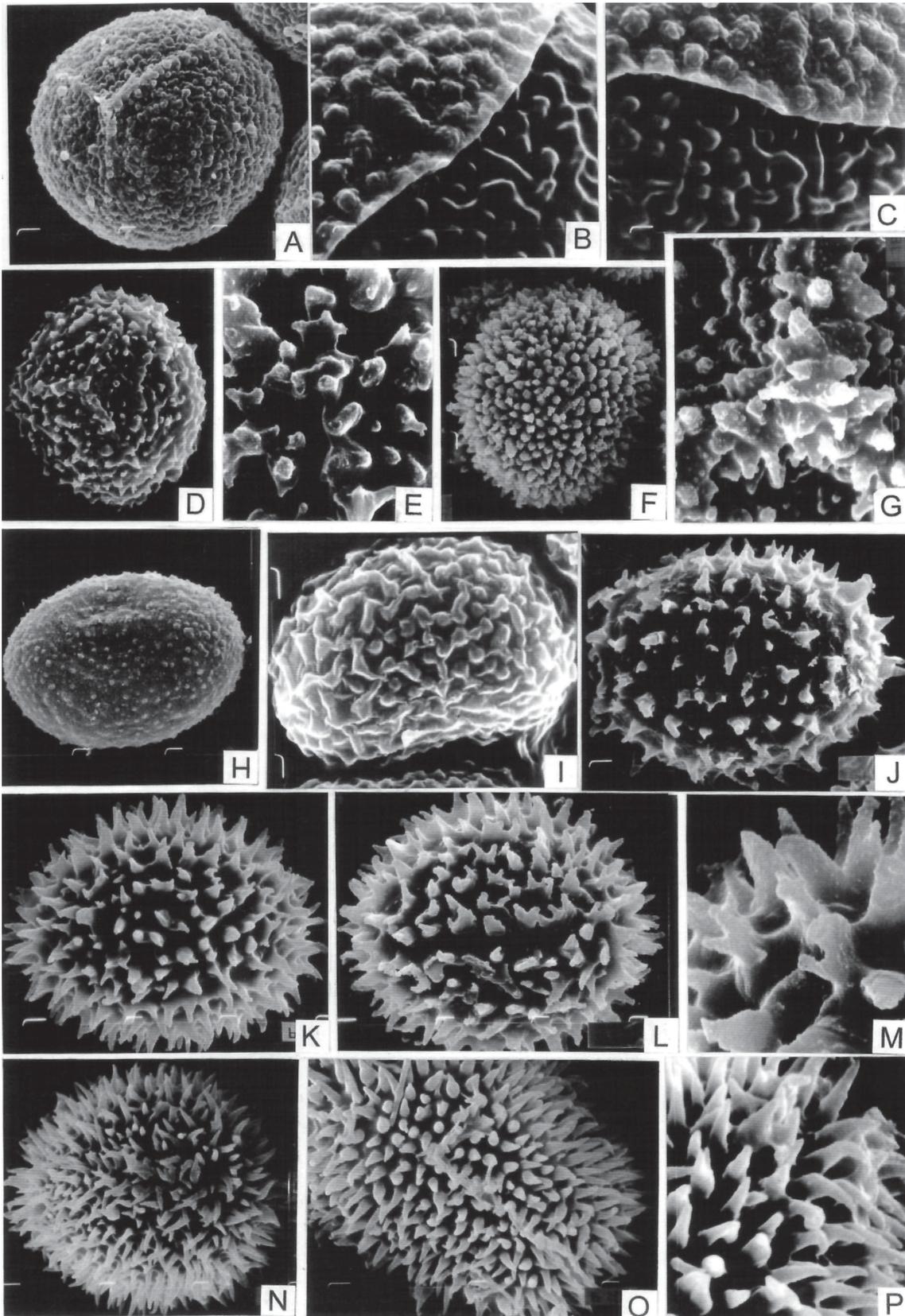


Fig. 4.- Esporas de Marattiaceae. A-C: Esporas triletes pustuladas en *A. crassipes* Wall. ex de Vriese; D-F: Esporas triletes equinadas en *Archangiopteris tonkinensis* Hayata; G-I: Esporas monoletes pustuladas en *Marattia obesa* Christ; J-L: Esporas monoletes equinadas en *Danaea wendlandii* Reich.; M-O: Esporas monoletes equinadas en *Christensenia lobbiana* (de Vriese) Rolleri.