



00381  
26  
Ti.

**UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO**

---

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**MONOGRAFÍA DEL GÉNERO  
NEOTROPICAL *CERATOLEPIDIUM* GEN. NOV.  
(WOODSIACEAE; POLYPODIOPSIDA)**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS**

(BIOLOGÍA)

**P R E S E N T A**

**ARMIDA LETICIA PACHECO MOTA**

DIRECTORES DE TESIS: PH.D. ROBBIN CRAIG MORAN Y DR. RAMÓN RIBA Y NAVA ESPARZA

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# CONTENIDO

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>2</b>
<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS</b>	<b>3-7</b>
GENERALIDADES SOBRE DELIMITACIÓN GENÉRICA EN LAS PTERIDOFITAS	3
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	5
OBJETIVOS	7
<b>CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>8-13</b>
HERBARIO	8
ANATOMÍA	9
PALINOLOGÍA	10
GAMETOFITOS	10
<b>CAPÍTULO 3. RESULTADOS</b>	<b>14-121</b>
<b>MORFOLOGÍA</b>	<b>14-40</b>
INDUMENTO	14
ANATOMÍA	15
PALINOLOGÍA	27
GAMETOFITOS	32
<b>ECOLOGÍA</b>	<b>41</b>
<b>ANÁLISIS CLADÍSTICO</b>	<b>42-58</b>
OBJETIVOS	42
CONCEPTOS	42
MÉTODO	45
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	50
FITOGEOGRAFÍA	55

<b>TRATAMIENTO TAXONÓMICO DE <i>CERATOLEPIDIUM</i></b>	<b>59-121</b>
TRATAMIENTO TAXONÓMICO	59
<i>Ceratolepidium</i> Pacheco, DESCRIPCIÓN GENÉRICA	59
CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DE <i>Ceratolepidium</i>	61
<i>C. aberrans</i>	63
<i>C. andinum</i>	67
<i>C. atirrense</i>	71
<i>C. ceratolepis</i>	75
<i>C. chimborazense</i>	79
<i>C. chocoense</i>	85
<i>C. godmaniii</i>	87
<i>C. lellingeri</i>	89
<i>C. macrodictyon</i>	94
<i>C. pactile</i>	97
<i>C. pinnatifidum</i>	101
<i>C. ribae</i>	108
<i>C. rivale</i>	110
<i>C. sanderi</i>	113
<i>C. stolzei</i>	118
NOMBRE DUDOSO	121
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>122</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>125</b>
<b>LISTA NUMÉRICA DE TAXA</b>	<b>129</b>
<b>INDICE DE COLECCIONES</b>	<b>129</b>
<b>INDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS</b>	<b>137</b>

## RESUMEN

Como resultado de trabajo de campo y estudios de herbario, laboratorio (anatomía, palinología, gametofitos, etc.) e invernadero en este trabajo se propone un nuevo género, *Ceratolepidium*<sup>1</sup> (Woodsiaceae), en el cual se incluyen 15 especies de helechos neotropicales; 11 de estas especies se encontraban ubicadas previamente en el género *Diplazium*, mientras que las cuatro restantes son descritas como nuevas. Un análisis cladístico reveló que los caracteres que sustentan la propuesta de *Ceratolepidium* como un nuevo género son: 1) venación reticulada; 2) escamas del rizoma y con frecuencia de los ejes bicoloras, 3) margen de las escamas con dientes bífidos. Otras características constantes en el grupo pero que comúnmente se encuentran en otras especies de *Diplazium* son: 4) lámina 1-pinnado-pinnatífida, con pinnas o segmentos amplios; 5) lámina coriácea; 6) ápice de la lámina pinnatífido; 7) pecíolo, raquis, costa, cóstulas y venas cubiertos por tricomas flexuosos, cateniformes, leonado-ferrugíneos, brillantes.

La distribución de *Ceratolepidium* abarca el área que comprende desde Guatemala hasta Perú, Bolivia, Brasil y las Antillas, dentro de la cual se pueden reconocer dos centros de diversificación: 1) la región del Chocó (Colombia occidental y noroeste de Ecuador), en donde se presentan 8 especies, de las cuales 5 son endémicas y 2) Costa Rica y Panamá en donde ocurren 6 especies, 3 de ellas endémicas. Una de las especies es endémica de Martinique, St. Vincent y Grenada (Antillas Menores). En el este de los Andes de Colombia a Bolivia viven 4 especies, todas endémicas.

Estas plantas usualmente viven en bosques de neblina primarios y bosques tropicales húmedos primarios, desde 100 hasta 2300 m.

Este trabajo incluye el tratamiento taxonómico en el cual se describe de manera tentativa al género y especies nuevas.

---

<sup>1</sup>La validez del nombre genérico está supeditado a su publicación, de acuerdo a los artículos 29-45 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (1994).

**ABSTRACT**

A new genus, *Ceratolepidium* (Woodsiaceae), is proposed. It is entirely neotropical and contains 15 species, 11 of which were previously classified in *Diplazium*. The new genus is defined by the following synapomorphies: 1) anastomosing veins; 2) rhizomes scales (and often laminar scales) with castaneous to black borders; 3) rhizomes scales with bifid teeth on the margin. Other characteristics that are constant within the group but commonly found in other species of *Diplazium* are: 4) laminae entire to 1-pinnate-pinnatifid with wide pinnae or segments; 5) thick laminae; 6) pinnatifid lamina apex, and 7) catenate, tawny to ferruginous trichomes on the axes and veins.

The genus occurs from Guatemala to Bolivia, Brasil and Antilles. There are two centers of species diversity: 1) the Chocó region, that is, the western side of the Andes in Colombia and northwestern Ecuador, with eight species, five of which are endemic, and 2) the mountains of Costa Rica and Panama with six species, of which three are endemic. One species is endemic in Martinique, St. Vincent and Grenada (Lesser Antilles). The eastern side of the Andes from Colombia to Bolivia has four species, all endemic. These plants inhabit wet forests from 100 to 2300 m.



## CAPÍTULO 1

### INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

#### GENERALIDADES SOBRE DELIMITACIÓN GENÉRICA EN LAS PTERIDOFITAS

Los estudios taxonómicos de géneros muy diversificados, frecuentemente están enfocados al estudio de grupos de especies relacionadas entre sí. Cuando se encuentra que estas especies forman un grupo natural, el taxónomo decide darles un nuevo tratamiento separándolos en un género nuevo.

Cronquist (1988) menciona que los taxa están propiamente establecidos con base en las correlaciones múltiples de caracteres. La importancia taxonómica de un carácter se establece por lo bien que se correlaciona con otros caracteres. Por su parte Stuessy (1990) señala que los miembros de un género debieran ser reconocidos fácilmente por características morfológicas que les son comunes y que a la vez los haga diferentes de los miembros de otro u otros géneros o agrupaciones similares.

Si un pequeño grupo es tan diferente de otros que no pueda ser incluido en otra parte sin excesiva dificultad se conserva como una unidad separada (Cronquist, 1988). Esto se puede aplicar a la separación de un género nuevo o a cualquier taxa.

McVaugh (1945) hizo varias sugerencias para la remodelación o delimitación de un género, entre las más importantes están:

- \*Es importante el estudio de los caracteres morfológicos, sobre todo los cualitativos.
- \*El reconocimiento de géneros nuevos, segregados de otros, no debe aceptarse cuando el reconocimiento haya estado basado en caracteres únicos y menores.
- \*La fuerza de una propuesta de segregación o delimitación genérica es proporcional al número de características usadas para establecer las diferencias entre los géneros involucrados en el problema.

El número y la delimitación genérica en las pteridofitas es muy variable, depende fundamentalmente de los diferentes puntos de vista sobre el concepto de género y del

valor taxonómico atribuido a las características distintivas (Pichi-Sermolli, 1977).

En las pteridofitas el reconocimiento de géneros puede verse en dos sentidos: en un sentido amplio en donde se reagrupan géneros previamente separados y en un sentido estricto o restringido reconociendo géneros nuevos a partir de la segregación de otros. En el primer caso puede ejemplificarse con *Trichipteris* el cual en la actualidad ha sido integrado a *Cyathea* (Moran, 1991).

La segregación de géneros a partir de uno más grande generalmente viene acompañado por la revisión taxonómica del género del cual se separan como en *Grammitis* y sus segregados (Bishop, 1978; 1988; 1989a; 1989b; Smith, Moran & Bishop, 1991; Bishop & Smith, 1992; Smith, 1992; Smith, 1993).

Cualquiera que sea la tendencia, ya sea a la segregación o a la agrupación, en la mayoría de los casos, se basa en un concepto morfológico de especie, con base en la discontinuidad de la morfología de las estructuras observadas, tratando en lo posible de correlacionar los caracteres estudiados. En contraste, los estudios basados en la capacidad de hibridación "intergenérica" son escasos, un ejemplo de ellos es el del género *Nephelea* el cual se ha propuesto incluirlo dentro de *Alsophila* (Conant, 1983).

El uso de otro tipo de caracteres como los citológicos y moleculares han aportado evidencias en la delimitación genérica como en la sección *Argyrochosma* la cual fue reconocida a nivel de género con base en varios caracteres, el más importante fue el número cromosómico base de  $x=27$  (Windham, 1987). La segregación de *Argyrochosma* de *Notholaena* fue confirmada por estudios moleculares posteriores (Gastony & Rollo, 1995).

A veces la morfología simple de algunos géneros como en la familia Vittariaceae y la probabilidad de convergencia a través de la reducción, hace que el juicio de homología sea difícil para seguir los caracteres morfológicos únicamente. En tales grupos el uso de caracteres moleculares ha proporcionado nuevos indicios para la resolución de las relaciones intergenéricas en estos helechos (Crane, 1985).

## PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El género *Diplazium* fue descrito por Swartz en 1801, quien lo caracterizó por la presencia de soros e indusios alargados sobre las venas, y por lo menos algunos de ellos son dorso con dorso en la misma vena.

*Diplazium* es un género pantropical con alrededor de 300 a 400 especies de las cuales cerca de 100 están representadas en los Neotrópicos.

Actualmente, el género se encuentra definido, además de por el tipo de soros e indusios, por los pedicelos de los esporangios con 2-3 hileras de células, y porque, el anillo regresa a su posición original tras la dehiscencia; el número de células anulares de 12-20, un número cromosómico básico de  $x=41$  y esporas con el perisporio laxamente plegado (Smith, 1976).

La circunscripción de muchas de las especies de *Diplazium* aún es dudosa, ya que, mientras características tales como el tipo de escamas, indusio y ápice foliar pueden ser diagnósticas, otras como el grado de división de la lámina es muy variable y en consecuencia de utilidad taxonómica relativa. No obstante algunas especies de *Diplazium* han sido reconocidas con base en este último carácter, lo cual hace que su validez taxonómica sea un tanto sospechosa.

Tryon & Tryon (1982), tratando de delimitar a *Diplazium* por abajo del nivel de género propusieron cuatro grupos de especies, tomando como base el grado de división de la lámina, así como el patrón de venación y la forma de la base de las pinnas. Sin embargo los grupos no son naturales y quedan varias especies que no se ubican en ellos y que deberían estar y algunas otras que no deben ser incluidas se encuentran en ellos.

Cuando se recurrió a la bibliografía para investigar si el grupo de especies que se estudian en esta tesis (algunas de las cuales Tryon & Tryon incluían en su grupo de *Diplazium pinnatifidum*), había sido previamente descrito, se encontró que Presl (1830), describió el género *Anisogonium*, distinguiéndolo de *Diplazium* por la venación reticulada. Hooker (1860), reconoce a *Asplenium* subgen. *Anisogonium* por las venas anastomosadas y en él ubica a *Asplenium (Anisogonium) kunzei* Mett. (= *Diplazium*

*pinnatifidum* Kunze). Baker (Hooker & Baker, 1874), describió varias especies nuevas a las que ubicó en *Asplenium* subgen. *Anisogonium* por los soros diplazoides y venas anastomosadas; sin embargo, la especie tipo de *Anisogonium* (*A. fraxinifolium* (Presl) Presl [= *D. fraxinifolium* Presl]) tiene escamas enteras y concoloras.

Durante los años siguientes las especies que fueron descritas y que tenían las venas anastomosadas se ubicaban en *Diplazium* subgén. *Anisogonium*. Tryon & Tryon (1982) ubicaron algunas de estas especies en el grupo *D. pinnatifidum* pero no definían al grupo por la venación reticulada y el tipo de escamas como se propone en este trabajo, sino que es una mezcla de caracteres en donde se encuentran especies muy heterogéneas.

Por otro lado, la delimitación a nivel de especie era incierta, se identificaba el material con nombres supérfluos por comparación, o bien aplicando un solo nombre para elementos diferentes; hubo nombres que permanecieron olvidados y al mismo tiempo existían ejemplares que no era posible identificar de manera adecuada; por todo lo anterior y observando que este grupo de especies carecían de un estudio monográfico se planteó la realización de este trabajo.



## OBJETIVOS

Los objetivos de este estudio son:

- a). Reconocer las características que definen a especies ubicadas con anterioridad como parte de *Diplazium* y que ahora se propone separarlas de este género.
- b). Determinar si el grupo de especies de *Diplazium* con estas características (venación reticulada; escamas del rizoma y ejes brillantes, bicoloras, el margen con dientes bífidos, lámina entera a 1-pinnado-pinnatífida, con pinnas o segmentos amplios, la superficie abaxial de la lámina con escamas y/o tricomas entre las venas) correspondían a un grupo monofilético, taxonómicamente definido y, en consecuencia, proponer los cambios nomenclaturales correspondientes, tanto a nivel genérico como específico.
- c). Hacer la revisión sistemática del grupo de especies del género *Diplazium* que en este trabajo se propone como género nuevo.
- d). Reunir la información sobre ecología, fitogeografía, morfología, anatomía y palinología de esporofitos y morfogénesis de gametofitos de los taxa incluidos para proporcionar información distintiva, si existe, a nivel de género y especie.



## CAPÍTULO 2.

### MATERIALES Y MÉTODOS

#### HERBARIO

Al iniciar este estudio, se revisaron las descripciones originales publicadas de las especies del género *Diplazium* para determinar qué especies tenían la venación reticulada y/o escamas con dientes bífidos en el margen .

Se revisaron los ejemplares de las especies asiáticas y americanas del género *Diplazium* depositados en los herbarios: US, F, MO para determinar las especies con venación reticulada y/o escamas con dientes bífidos en el margen . Se seleccionaron aquellos que tenían ambas características.

Se revisaron los ejemplares tipo de géneros con venación reticulada relacionados o que han sido segregados de *Diplazium*.

Se estudiaron alrededor de 900 ejemplares de herbario, los cuales representan 411 números en 22 herbarios (véase Agradecimientos).

Se llevó a cabo trabajo de campo en Costa Rica y Ecuador en donde se observaron y recolectaron 10 de las 15 especies en estudio.

Durante el trabajo de campo se recolectaron ejemplares de herbario de respaldo, material para estudios de anatomía, palinología y de gametofitos y rizomas vivos, los cuales se mantuvieron al menos durante seis meses en el invernadero Faustino Miranda del Jardín Botánico de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Las especies que se estudiaron son algunas ya previamente reconocidas como integrantes de *Diplazium* como: *D. aberrans*, *D. atirrense*, *D. ceratolepis*, *D. chimborazense*, *D. chocoense*, *D. godmanii*, *D. macrodictyon*, *D. pactile*, *D. pinnatifidum*, *D. rivale* y *D. sanderi*; así como otras que se describen como nuevas en este trabajo.

## ANATOMÍA

Se estudió material preservado en FAA; después de varias etapas de deshidratación con alcoholes graduales, el material se incluyó en parafina para ser cortado posteriormente con un microtomo American Optical 820 Spencer. Se realizaron cortes transversales de rizoma, raíz, pecíolo, raquis y segmentos foliares, así como cortes longitudinales de pecíolo. Otras secciones del mismo material se procesaron con un microtomo de congelación y otras se cortaron manualmente con una navaja de rasurar. Los cortes transversales y longitudinales, con un grosor de 15-30 micrómetros, se tiñeron con safranina-verde rápido (Sass, 1961) y se montaron en resina sintética. Se hicieron cortes en fresco y se tiñeron con lugol, azul de toluidina, fluoroglucina ácida y sudán III, para la detección de contenidos celulares.

Para la observación del tipo estomático, se decoloraron segmentos foliares de 1 cm<sup>2</sup> en una solución acuosa de hidróxido de potasio al 6% por varios días hasta eliminar la clorofila, con una decoloración final en una solución acuosa de hipoclorito de sodio al 6%. Para facilitar la observación, se tiñeron con safranina acuosa al 1%. Se estudiaron secciones de la lámina decolorada de las hojas para determinar diferencias entre las especies. El material usado en este estudio, se enlista en la Tabla 1.

El índice estomático, la frecuencia de estomas por mm<sup>2</sup>, el tamaño de las células oclusivas y subsidiarias fue determinado tomando 20 lecturas al azar de cada especie. Para obtener la frecuencia estomática se contó el número de estomas con el objetivo 16X con Optovar 2 en un microscopio Carl Zeiss. Para obtener el índice estomático se aplicó la siguiente fórmula (Bir et al., 1981):

$$\text{Índice estomático} = \frac{\text{No. de estomas por unidad de área}}{\text{No. de células epidérmicas por unidad de área}} \times 100$$

Los estomas adultos fueron descritos siguiendo la terminología de van Cotthem (1970). Los dibujos se hicieron con ayuda de una cámara clara American Optical, adaptada a un microscopio American Optical. Las preparaciones están depositadas en el Herbario Metropolitano (UAMIZ).

#### PALINOLOGÍA

Las esporas fueron tomadas de ejemplares de herbario, se montaron sobre una cinta adhesiva de aluminio y ésta en un soporte de aluminio de 1 cm de diámetro y 0.5 cm de largo, algunas de las esporas fueron fracturadas para observar la estructura de la pared, posteriormente se cubrieron con carbón y oro para ser fotografiadas en un microscopio Scanning Jeol 35CF.

Se midieron los ejes polar y ecuatorial, en agua destilada sin tomar en consideración el perisporio (Moran, 1987) se midieron 25 esporas por espécimen; las dimensiones se proporcionan en la Tabla 4 y al final de la descripción de cada especie.

#### GAMETOFITOS

Las esporas se obtuvieron de hojas desecadas dentro de sobres de papel. El contenido de éstos se tamizó a través de una malla de 0.074 mm luz, para eliminar residuos de esporangios. Las esporas de cada especie, sin recibir ningún tratamiento de esterilización, se sembraron en 4 cajas de petri de 5 cm de diámetro con medio de cultivo con agar nutritivo (Klekowski, 1969; Pérez-García, 1988), una de las cuales se cubrió con papel estaño para mantenerla en la oscuridad y probar fotoblastismo. La siembra se hizo con un pincel delgado y la densidad promedio se muestra en la Tabla 2.

Los cultivos se incubaron en condiciones de laboratorio con luz artificial (Osram 75 watts, luz de día), con un fotoperíodo de 12 horas luz-oscuridad y temperatura de 18-30° C.

Los cultivos se revisaron semanalmente para detectar el inicio de la germinación,

**Tabla 1. Material usado para el estudio de Patrón Estomático**

TAXA	COLECTOR Y NÚMERO	HERBARIO
<i>C. aberrans</i>	Pacheco 3328	UAMIZ
<i>C. andinum</i>	Ollgaard 98419	QCA
<i>C. atirrense</i>	Moran 3337	MO
<i>C. ceratolepis</i>	Pacheco 3354-5	UAMIZ
<i>C. chimborazense</i>	Pacheco 3320	UAMIZ
<i>C. chocoense</i>	Lehmann 8950	F
<i>C. godmanii</i>	Morton 6064	MO
<i>C. lellingeri</i>	Pacheco 3355-1	UAMIZ
<i>C. macrodictyon</i>	Croat 70866	MO
<i>C. pactile</i>	Benkt Sparre 14086	S
<i>C. pinnatifidum</i>	Pacheco 3323	UAMIZ
<i>C. ribae</i>	de Nevers, Herrera & González 3924	MO
<i>C. rivale</i>	Palacios & Freire 7431	MO
<i>C. sanderi</i>	Pacheco 3293	UAMIZ
<i>C. stolzei</i>	Cerón & Iguago 5317	UAMIZ

Tabla 2. Densidad de esporas sembradas

TAXA	DENSIDAD POR 0.25 CM <sup>2</sup>	COLECTOR Y No.
<i>C. aberrans</i>	297 esporas	Pacheco 3328
<i>C. ceratolepis</i>	100 esporas	Pacheco 3354-1
<i>C. ceratolepis</i>	190 esporas	Pacheco 3354-2
<i>C. ceratolepis</i>	241 esporas	Pacheco 3354-4
<i>C. ceratolepis</i>	192 esporas	Pacheco 3354-5
<i>C. chimborazense</i>	298 esporas	Pacheco 3320
<i>C. chimborazense</i>	475 esporas	Pacheco 3322
<i>C. tellingeri</i>	296 esporas	Pacheco 3355-3
<i>C. tellingeri</i>	215 esporas	Pacheco 3362-1
<i>C. tellingeri</i>	25 esporas	Pacheco 3362-2
<i>C. pactile</i>	93 esporas	Pacheco 3321
<i>C. pinnatifidum</i>	343 esporas	Pacheco 3323
<i>C. rivale</i>	26 esporas	Pacheco 3307
<i>C. sanderi</i>	205 esporas	Pacheco 3292

humedeciéndose el medio con agua destilada estéril en cada revisión. La caja mantenida en la oscuridad se abrió hasta los 100 días aproximadamente, después de la siembra.

Se elaboraron dibujos con ayuda de una cámara clara American Optical adaptada a un microscopio American Optical.

Las fotografías se tomaron con un fotomicroscopio Carl Zeiss con película Plus X de 35 mm. Tanto los dibujos como las fotografías se hicieron a partir de material vivo.

#### CLADÍSTICA

Se llevó a cabo un análisis cladístico, los detalles metodológicos se describen ampliamente en la sección correspondiente.



## CAPÍTULO 3

### RESULTADOS

#### MORFOLOGÍA

##### INDUMENTO

Durante el desarrollo de esta tesis se observó que el indumento es de gran importancia para la clasificación de las especies en estudio. A nivel genérico, las escamas del rizoma, de la base del pecíolo y de los ejes fueron importantes para definir el género: son linear-lanceoladas a lanceoladas, bicoloras, raras veces concoloras, brillantes, el margen dentado con dientes bífidos, los dientes se forman por los ápices recurvados de dos células marginales escleróticas contiguas. Aún cuando este tipo de escamas se encuentran en algunas especies de *Diplazium*, tales como *D. remotum* Fée, la venación de esta especie es abierta.

Al nivel específico existen dos tipos de indumento que son útiles para diferenciar a las especies entre sí: tricomas y escamas.

Las escamas tienen una gran variación, pueden ser desde escamas semejantes a las del rizoma y del pecíolo, otras casi circulares, elípticas, bicoloras, el margen con largas setas dorado-ferrugíneas, algunas bifurcadas en el ápice, el cuerpo de la escama más grande que las setas (Fig. 79F), pasando por escamas estrelladas, ferrugíneas, brillantes, cuyo cuerpo es muy pequeño en comparación con las setas, con 4-8 setas, las setas son dientes alargados (Fig. 76G), hasta escamas en forma de X, pardo-rojizas cuyo cuerpo y setas son diminutos (Fig. 82H). Este último tipo de escamas no ha sido observado en ninguna especie de *Diplazium*.

Los tricomas son flexuosos, cateniformes, con paredes transversas de color dorado-ferrugíneo. Este tipo de tricoma se encuentra en los ejes de la hoja de todas las especies (Fig. 71F) y en algunas especies de *Diplazium* tales como *D. immensum* Stolze.

Tricomas más cortos que los anteriores, cateniformes y hialinos se encuentran en el tejido foliar, entre las venas del lado abaxial como en *Ceratolepidium rivale* (Fig. 80H).

Se encuentran tricomas cateniformes, con septos en los que se encuentran dos dientes alargados a ambos lados lo que sugiere que son intermedios entre los tricomas y las escamas con dientes bifurcados; este tipo de tricoma se encuentra en el tejido foliar, entre las venas del lado abaxial de la lámina de *Ceratolepidium pactile* (Fig. 77E).

## ANATOMÍA

## Raíz

Se estudió la anatomía de la raíz de 7 especies (*Ceratolepidium aberrans*, *C. atirrense*, *C. chimborazense*, *C. ceratolepis*, *C. lellingeri*, *C. pinnatifidum* y *C. rivale*). En *C. pinnatifidum* la estela es ligeramente elíptica a casi circular, protostélica, monarca o diarca mientras que es diarca en las otras especies; cada polo es exarco y el protoxilema tiene de 4-9 traqueidas, el metaxilema tiene 7-35 traqueidas, rodeando las células del xilema se encuentran células de parénquima con la vacuola con contenido pardo rojizo no identificado (Fig. 2), en seguida se encuentran los elementos del floema, los cuales son diminutos, isodiamétricos y de paredes delgadas; el periciclo está representado por 1-2 hileras de células alargadas; rodeando la estela se encuentra la endodermis, cuyas células son más o menos rectangulares y con paredes engrosadas.

Por fuera de la endodermis se encuentra la corteza dividida en tres zonas en *Ceratolepidium pinnatifidum*, la zona interna la constituyen 4 capas de células de parénquima con paredes con depósitos pardos, en la zona media hay 8 capas de células de parénquima con paredes con mayor cantidad de depósitos pardos que la zona anterior, la zona externa está constituida por 1-2 capas de células de parénquima cuyas paredes tienen pocos depósitos pardos, en todas las células hay granos de almidón. En las otras especies la corteza se encuentra diferenciada en dos zonas (Fig. 1), la interna tiene 6-14 capas de células de parénquima con paredes con mayor depósitos pardos que la externa, en ésta hay 2-3 capas de células de parénquima, en las células de ambas zonas hay granos de almidón. Algunas células tienen contenidos en el protoplasto (Fig. 1, 2)

La rizodermis es una sola capa de células con paredes ligeramente engrosadas y sinuosas.

Es importante mencionar que las raíces de las especies estudiadas tienen como característica células de parénquima con la vacuola con contenido pardo rojizo no identificado rodeando las células del xilema (Fig. 2). Este tipo de células no se describen para *Diplazium plantaginifolium* (L.) Urban, *D. ternatum* Liebm. y *D. striatum* (L.) C. Presl (Pacheco et al. en prep.) y tampoco son citadas por Bir (1975) y pudiera sugerirse

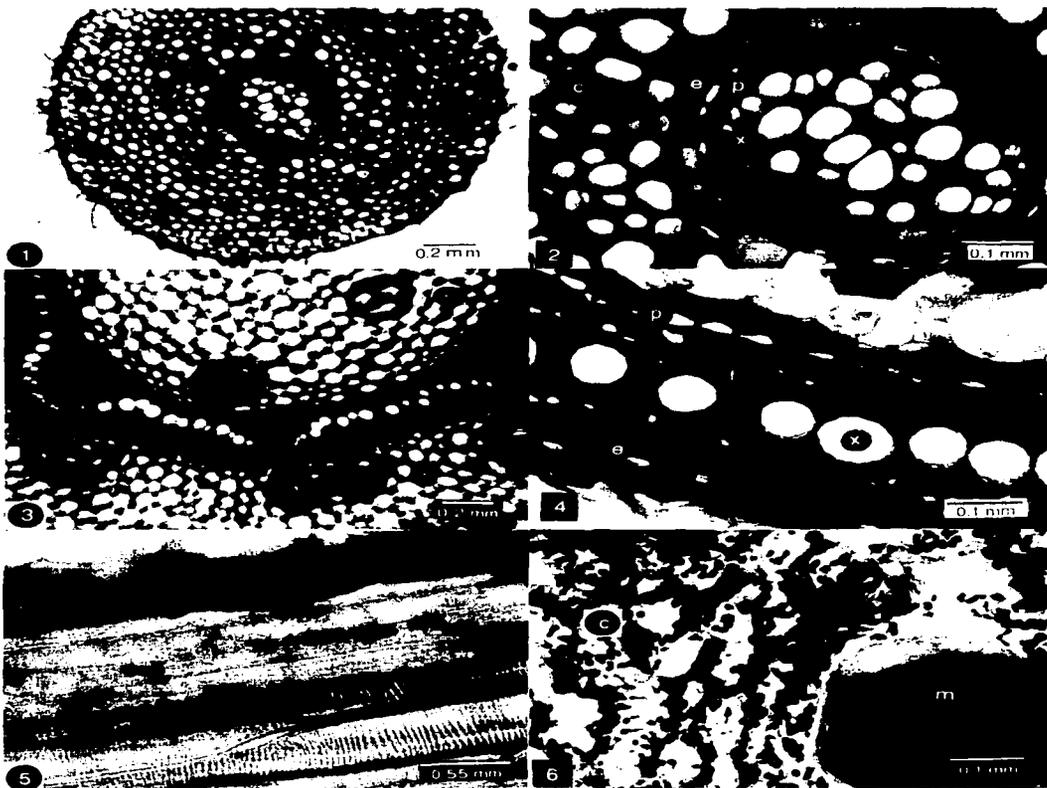


FIG. 1. *Ceratolepidium ceratolepis* (Pacheco 33342), Ruiz. FIG. 2. *Ceratolepidium ceratolepis* (Pacheco 33342), Ruiz. detalle de la estela. c, corteza; e, endodermis; p, peciolo; x, protoxilema. FIG. 3. *Ceratolepidium ceratolepis* (Pacheco 33342), Ruiz. Raquis. FIG. 4. *Ceratolepidium albertans* (Pacheco 33234), Pezuela. Traza foliar. e, endodermis; p, peciolo; x, traqueidas; t, células del floema. FIG. 5. *Ceratolepidium albertans* (Pacheco 33234), Pezuela. Traqueidas. FIG. 6. *Ceratolepidium bellingeri* (Pacheco 33750), Pezuela. c, corteza; m, canal de mucílago.

como una característica de interés para reforzar la delimitación genérica de las especies en estudio sin embargo, no podemos asegurar que sean exclusivas del género ya que la mayoría de las 100 especies que tiene *Diplazium* en América, no han sido estudiadas anatómicamente.

### Rizoma

Se estudió el rizoma de *Ceratolepidium aberrans*, *C. atirrense*, *C. chimborazense*, *C. lellingeri* y *C. pinnatifidum*. El rizoma de todas las especies estudiadas tiene una dictiostela. Se encontraron dos tipos de anatomía del rizoma; uno de ellos con canales de mucílago, en *C. atirrense*, *C. chimborazense* y *C. lellingeri* y el otro tipo carece de canales de mucílago, como en *C. aberrans* y *C. pinnatifidum*. Los cortes transversales de *C. atirrense* y *C. aberrans* se tomarán para mostrar la variabilidad del género.

En las especies de *Ceratolepidium* estudiadas, los rizomas presentan neumatóforos que se continúan en el pecíolo y consisten de células de parénquima de paredes delgadas que interrumpen la zona de la corteza con células de parénquima de pared engrosada por contenidos pardos, alcanzando la epidermis.

*Ceratolepidium atirrense* tiene a la mitad del rizoma 6 meristelas delgadas y en forma de banda, 2 trazas foliares pequeñas, una base foliar con 4 trazas foliares, dos grandes, dos pequeñas y 2 trazas radicales (Fig. 7). Cada meristela tiene traqueidas con engrosamientos helicoidales, el floema rodea al xilema, los elementos del floema son diminutos, isodiamétricos y de paredes delgadas. Alrededor del floema se encuentran varias capas de células de parénquima con contenidos celulares pardos. El periciclo está representado por 1-2 capas de células alargadas, la endodermis es una sola capa con células cuyos engrosamientos son en forma de U.

La médula y la corteza interna la forman células de parénquima con gran cantidad de granos de almidón concéntricos; dispersos en el parénquima se encuentran canales de mucílago, cada canal está limitado por células aplanadas con granos de almidón o sin contenido aparente.

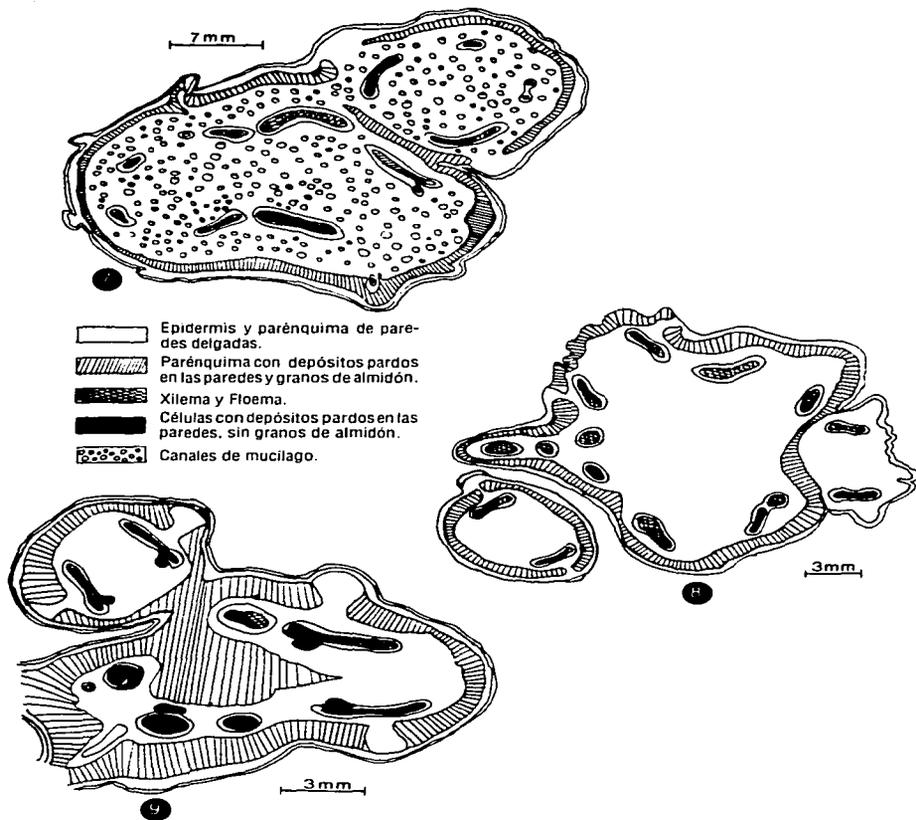


FIG. 7. *Ceratolepidium atrrense*. (Pacheco, et al. 336.2-4). Rizoma. FIG. 8. *Ceratolepidium aberrans*. (Pacheco 332.8). Rizoma.  
 FIG. 9. *Ceratolepidium pinnatifidum*. (Pacheco 332.3). Rizoma.

A continuación, hacia afuera, se encuentran 10-12 capas de células de parénquima de paredes con gran cantidad de depósitos pardos sin contenidos celulares, le siguen 4-6 capas de células de parénquima con paredes delgadas sin granos de almidón.

La epidermis la integran células poligonales de paredes engrosadas, ésta produce numerosas escamas (descritas en la sección dedicada al indumento y en la descripción de cada especie).

En *Ceratolepidium chimborazense* y *C. lellingeri* la anatomía del rizoma es similar pero con pequeñas diferencias tales como el número de meristelas, el grosor del tejido parenquimatoso, la forma de las trazas foliares y el número de trazas radicales.

Los rizomas de *Ceratolepidium aberrans* (Fig. 8) y *C. pinnatifidum* carecen de canales de mucílago en corteza interna y médula pero sus células de parénquima presentan abundantes granos de almidón elipsoidales y contenidos celulares pardos. En *C. pinnatifidum* se encuentran depósitos pardos en la cara interna de las trazas foliares y meristelas (Fig. 9). Las células de la médula son parenquimatosas cuyas paredes tienen depósitos pardos no identificados.

La anatomía del rizoma de *Ceratolepidium pinnatifidum* es similar a la descrita para *Diplazium plantaginifolium* (L.) Urban, *D. ternatum* Liebm. y *D. striatum* (L.) C. Presl (Pacheco, et al. en prep.).

En la anatomía citada por Bir (1975) para rizomas de 16 especies de *Diplazium* de la India, las diferencias más notorias con respecto a las especies aquí estudiadas se encuentran en la ausencia de los canales de mucílago en la corteza y médula y la presencia de trazas medulares en *D. esculentum* (Retz.) Sw.

#### Mucílago

El mucílago en pteridofitas ha sido citado en *Polybotrya* (Moran, 1987) y *Diplazium* (Bir, 1975). Algunas especies de *Blechnum*, *Plagiogyria*, *Cyatheaceae*, *Marattiaceae* también presentan mucílago (Moran, com. pers.). Durante el trabajo de campo en Costa Rica y Ecuador, se encontró que las bases del pecíolo de hojas jóvenes de la mayoría de

las especies estudiadas tenían una cubierta de mucílago transparente, similar al encontrado en *Polybotrya alfredii* (Moran, 1987), y *Thelypteris decussata* (L.) Proctor (Riba, com. pers.). En ocasiones se ve sobre las escamas del rizoma y base del pecíolo. Cuando el material se seca, el mucílago desaparece completamente. Si el material es fijado en FAA el mucílago se oxida y toma un color pardo-rojizo. Se examinó el mucílago y se llegó a la conclusión que se trata de polisacáridos no solubles en agua, de acuerdo a la reacción de PAS (Krishnamurthy, 1988).

En las especies estudiadas los canales de mucílago se localizaron en la corteza y médula del rizoma, pecíolo y raquis, sin embargo las raíces también llegan a presentarlos de manera escasa y rara en *Ceratolepidium ceratolepis*. Los canales consisten de un lumen lleno de mucílago y los remanentes celulares y un borde formado por células aplanadas más pequeñas que las células de parénquima vecinas. Es muy probable que estos canales de mucílago se desarrollen en espacios lisígenos, como en el caso de *Lycopodium* (Bruce, 1976). Bir (1975) menciona cavidades mucilaginosas en el parénquima asociado al xilema de la traza foliar en *Diplazium asperum* Blume.

## Hoja

### Pecíolo y raquis

El pecíolo de las hojas de las especies estudiadas tiene dos haces vasculares con extremos curvados hacia adentro en forma de gancho (Fig. 10); los haces permanecen separados hasta el raquis en donde se unen por su extremo abaxial (Fig. 3, 11, 12, 13). En el caso de *Ceratolepidium aberrans* esta unión ocurre en la base de la lámina y forma un haz en forma de U. La presencia de dos haces vasculares es compartida con las especies de *Athyrium* y otras especies de *Diplazium* (Bir, 1975; Umikalsom, 1992).

Cada haz está rodeado por 1-2 capas de células rectangulares del periciclo y una capa de células de endodermis con engrosamientos en forma de U o en las paredes radiales (Fig. 4). Entre las células del xilema se encuentran células de parénquima cuyas vacuolas se encuentran llenas de material ergástico y entre estas células se puede encontrar un delgado

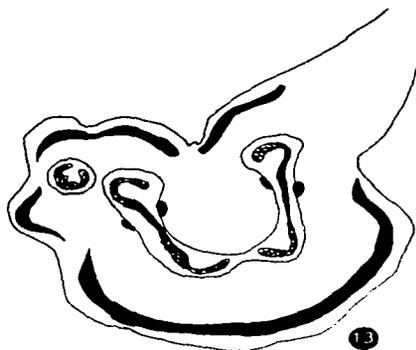
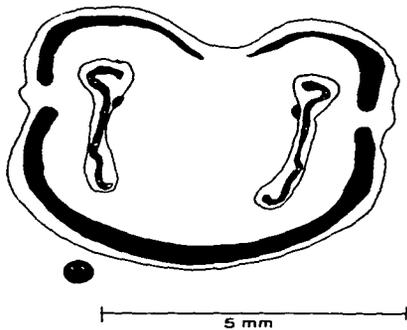
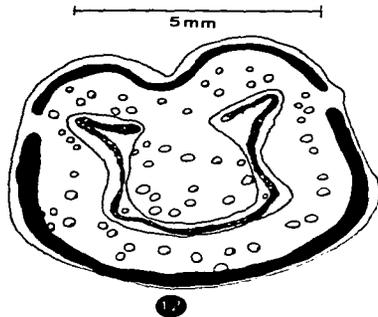
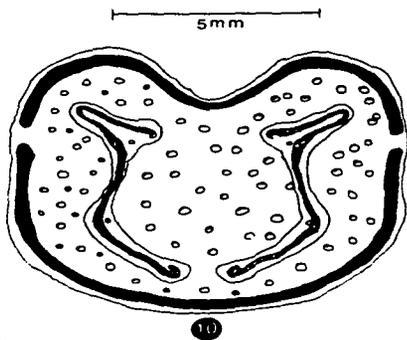


FIG. 10. *Ceratolepidium sanderi*. (Pacheco 3293). Pecíolo. FIG. 11. *Ceratolepidium pinnatifidum*. (Pacheco 3323). Pecíolo.  
 FIG. 12. *Ceratolepidium sanderi*. (Pacheco 3293). Raquis. FIG. 13. *Ceratolepidium pinnatifidum*. (Pacheco 3323). Raquis.

canal de mucílago en las especies que los presentan en corteza y médula.

La corteza externa es una capa continua de esclerenquima, mientras que la interna y la médula están formadas por células de parénquima de paredes delgadas, con abundantes granos de almidón excéntricos y concéntricos. Tanto en la corteza como en la médula se encuentran abundantes canales de mucílago (Fig. 6), excepto en *Ceratolepidium rivale*, *C. pinnatifidum* y *C. aberrans*.

Los neumatóforos se encuentran a ambos lados del pecíolo (Fig. 10, 11) como dos bandas lineares de color verde claro en material fresco.

Es difícil distinguir si la presencia de los tejidos secretores de polisacáridos es característica de las especies estudiadas debido a la carencia de datos comparativos con las especies de *Diplazium*, además de que no todas las especies estudiadas los presentan, por lo que se debe valorar la importancia de los canales de mucílago así como de los otros tejidos del pecíolo y raquis para la delimitación de *Ceratolepidium* y las especies de *Diplazium*.

#### Lámina.

En corte transversal, las epidermis abaxial y adaxial tienen una sola capa compacta de células con paredes ligeramente engrosadas. Las células epidérmicas son alargadas y con bordes sinuosos como en *Ceratolepidium rivale* (Fig. 20 y 21) o casi isodiamétricas y con bordes rectos como en *C. andinum*, *C. lellingeri* y *C. atirrense* (Fig. 19). Los estomas son del tipo polocítico, subtipo parietocítico (Fig. 16). Este tipo de estomas también se presenta en géneros de la familia Woodsiaceae y por ello no pueden considerarse como distintivos de las especies estudiadas aunque la diferencia con estos géneros es que, en una misma especie, se presentan varios subtipos distintos al mismo tiempo (Bir, et al. 1980; Pacheco, et al. en prep.; Zelaya Molina & Pacheco en prep.).

No hay estomas en la epidermis adaxial de la hoja (Fig. 17), pero son abundantes entre las venas en la superficie abaxial de todas las especies estudiadas, (Fig. 16). Las dimensiones estomáticas de las 15 especies de esta tesis se proporcionan en la Tabla 3.

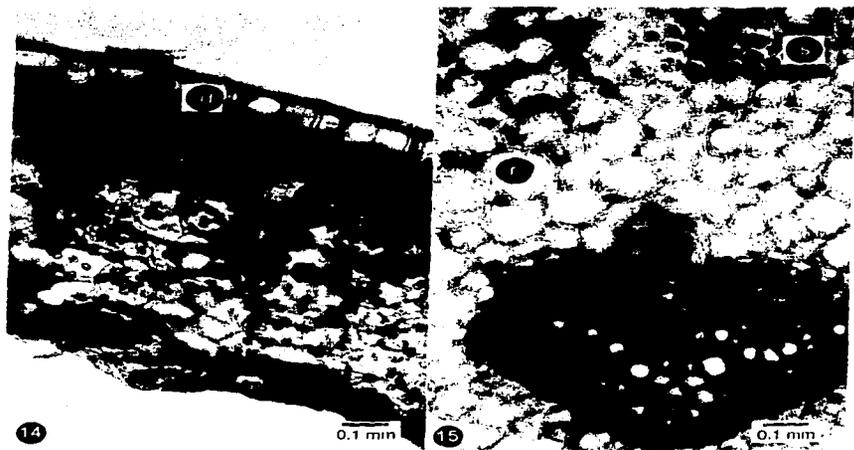


FIG. 14. *Ceratolepium lellingeri* (Pacheco 3355). Corte transversal de hoja, e. epidermis. FIG. 15. *Ceratolepium attenuense* (Pacheco 3355). Corte transversal de hoja, r. parénquima, s. ose letranguina.

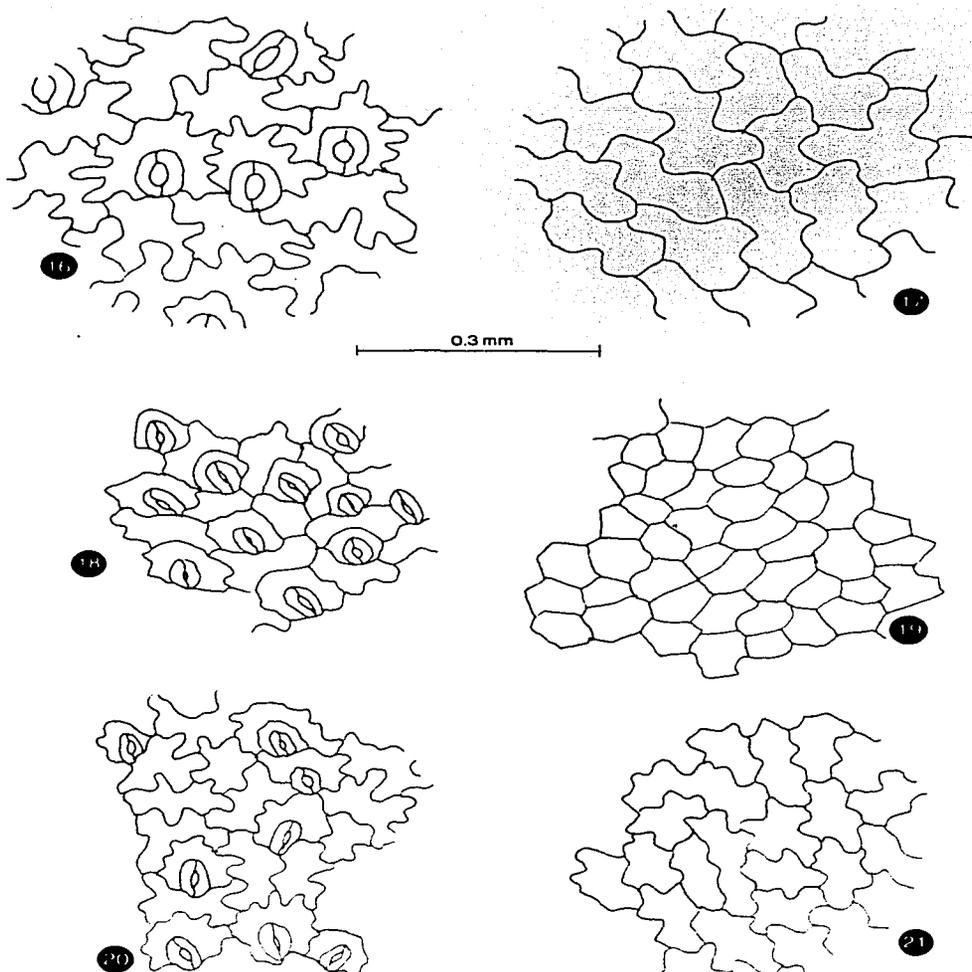
El tamaño de las células oclusivas en *Ceratolepidium pactile* y *C. aberrans* sugiere la posibilidad de poliploidía, como se ha mencionado para *Polypodium* (Barrington et al., 1986).

Las células subsidiarias rodean casi completamente a las células oclusivas. La forma de las células subsidiarias puede ser casi isodiamétrica con paredes curvas como en el caso de *Ceratolepidium atirrense* y *C. lellingeri* (Fig. 18), o células con bordes sinuosos como en la mayoría de las otras especies (Fig. 17).

El mesófilo carece de parénquima en empalizada, está formado por células de parénquima redondeadas entre las cuales hay grandes espacios intercelulares (Fig. 14). El esclerénquima únicamente está representado por 1-3 capas de células en el lado adaxial, desde la epidermis hacia la vena, seguidas por células de parénquima. El haz vascular de la costa tiene forma de "v" con ganchos hacia adentro en el ápice (Fig. 15).

La anatomía de la hoja es similar en todas las especies estudiadas.





**FIG. 16.** *Ceratolepidium godmanii*. (Morton 6064). Epidermis abaxial. **FIG. 17.** *Ceratolepidium godmanii*. (Morton 6064). Epidermis adaxial. **FIG. 18.** *Ceratolepidium lellingeri*. (Pacheco 3355-1). Epidermis abaxial. **FIG. 19.** *Ceratolepidium lellingeri*. (Pacheco 3355-1). Epidermis adaxial. **FIG. 20.** *Ceratolepidium rivale*. (Palacios & Freire 7431). Epidermis abaxial. **FIG. 21.** *Ceratolepidium rivale*. (Palacios & Freire 7431). Epidermis adaxial.

Tabla 3. Patrones estomáticos

TAXA	INDICE ESTOMÁTICO	FRECUENCIA ESTOMÁTICA MM <sup>2</sup>	DIMENSIONES DE LAS CÉLULAS OCLUSIVAS MICRÓMETROS	DIMENSIONES DE LAS CÉLULAS SUBSIDIARIAS MICRÓMETROS
<i>C. aberrans</i>	28	13.04-34.78	64-84 x 16-20	100-152 x 44-188
<i>C. andinum</i>	40	43.49-130.43	44-72 x 12-16	52-120 x 80-140
<i>C. alirrense</i>	23	52.17-117.39	40-56 x 12-16	52-104 x 44-88
<i>C. ceratolepis</i>	29	39.10-60.86	44-68 x 12-16	48-156 x 44-120
<i>C. chimborazense</i>	35	43.47-82.60	48-64 x 12-16	68-120 x 48-88
<i>C. chocoense</i>	23	13.04-30.43	30-80 x 12-20	72-200 x 72-148
<i>C. godmanii</i>	35	26.08-34.78	(40)60-80 x 12-20	108-172 x 88-208
<i>C. lellingeri</i>	44	69.56-130.43	36-60 x 12-20	56-92 x 48-98
<i>C. macrodictyon</i>	47	91.20-121.73	44-64 x 10-20	44-92 x 56-100
<i>C. pactile</i>	33	39.13-78.26	68-88 x 12-16	80-158 x 52-144
<i>C. pinnatifidum</i>	29	21.73-43.47	52-76 x 12-20	68-140 x 52-152
<i>C. ribae</i>	41	52.17-78.26	64-80 x 8-16	88-140 x 68-132
<i>D. rivale</i>	41	52.17-108.69	44-60 x 8-12	60-116 x 60-116
<i>D. sanderi</i>	30	34.78-56.52	52-68 x 12-16	64-160 x 68-144
<i>C. stolzei</i>	24	26.08-65.21	52-76 x 12-20	(52)72-116 x (56)80-190

## PALINOLOGÍA

Las esporas de las especies estudiadas son monoletes, con lesura linear y de 3/4 de la longitud del eje mayor. Las dimensiones de las esporas de las especies de *Ceratolepidium* se enlistan en la Tabla 4.

El perisporio tiene pliegues como alas prominentemente resaltadas, (Fig. 22-51) con bordes irregulares en la mayoría de las especies o fimbriados en *Ceratolepidium godmanii* y *C. andinum* (Fig. 25, 34). Con frecuencia la lesura está cubierta por los pliegues del perisporio. En *C. pinnatifidum* (Tryon & Tryon, 1982) el perisporio tiene uno o dos estratos (Fig. 23), el estrato inferior con pequeñas papilas y el estrato superior con papilas gruesas. En *C. stolzei* es reticulado, baculado (Fig. 50, 51), en *C. rivale* es irregularmente reticulado, *C. godmanii* con una superficie rugulada baculada y *C. atirrense* con báculas dispersas.

Las esporas tienen un color pardo-amarillento cuando son observadas en el microscopio compuesto y pardo claro a ferrugíneas cuando son observadas con luz reflejada en el microscopio estereoscópico.

Las esporas de las especies estudiadas se encuentran dentro de los límites de variación de las esporas de *Diplazium*.



**Tabla 4. Dimensiones de las esporas de *Ceratolepidium***

TAXA	DIMENSIONES (MICRÓMETROS)
<i>C. aberrans</i>	(31)35-59(74) x (20)25-39(43)
<i>C. andinum</i>	(32)40-44 x (20)28-36
<i>C. atirrense</i>	36-40 x 20-28
<i>C. ceratolepis</i>	35-55 x 24-43
<i>C. chimborazense</i>	39-51(55) x 27-35(39)
<i>C. chocoense</i>	40-48 x 28-36
<i>C. godmanii</i>	51-55 x 32-43
<i>C. lellingeri</i>	40-48 x 28-40
<i>C. macrodictyon</i>	36-48 x 28-32
<i>C. pactile</i>	47-59 x 31-39
<i>C. pinnatifidum</i>	35-43 x 23-31
<i>C. ribae</i>	36-48 x 24-40
<i>C. rivale</i>	35-39 x 27-28
<i>C. sanderi</i>	39-47 x 31-35
<i>C. stolzei</i>	39.48 x 31-35

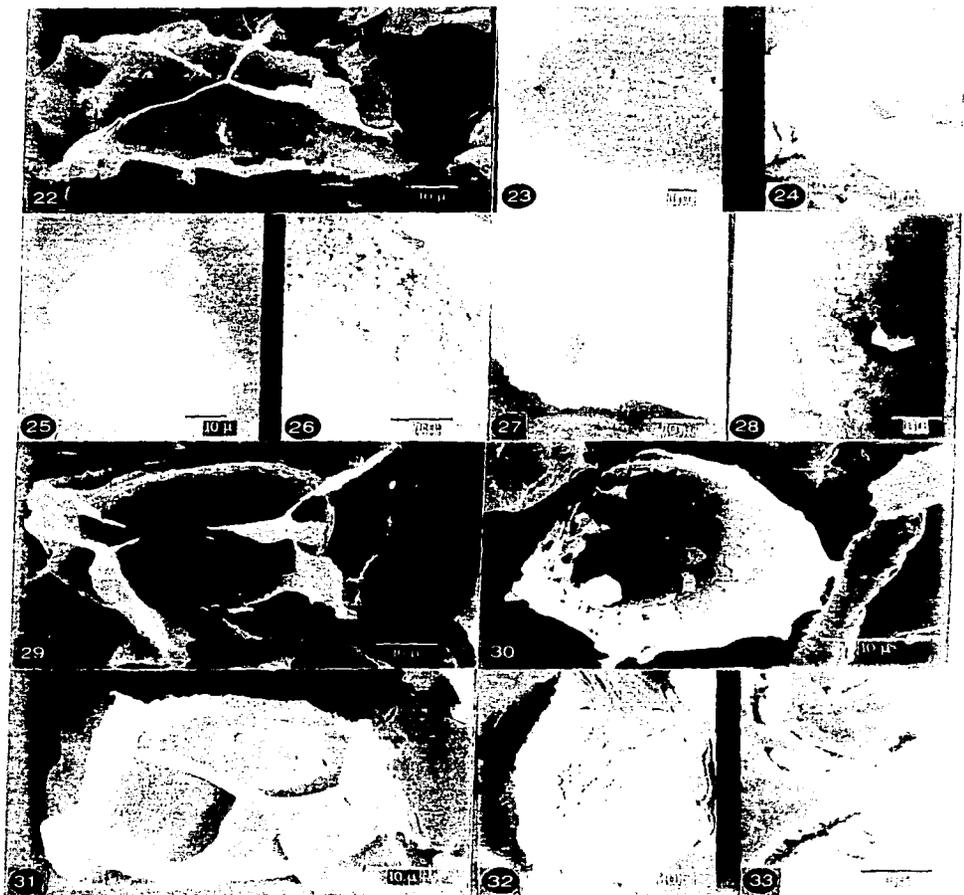


FIG. 22. *Ceratolepidium aberrans*. (Pacheco 3328). Espora. FIG. 23. *Ceratolepidium aberrans*. (Pacheco 3328). Detalle de la superficie del perisporio. FIG. 24. *Ceratolepidium aberrans*. (Pacheco 3328). Espora fracturada. FIG. 25. *Ceratolepidium andinum*. (Collgaard 98419). Espora. FIG. 26. *Ceratolepidium andinum*. (Collgaard 98419). Detalle de la superficie del perisporio. FIG. 27. *Ceratolepidium leffingeri*. (Pacheco 3362-1). Espora. FIG. 28. *Ceratolepidium leffingeri*. (Pacheco 3362-1). Detalle de la superficie del perisporio. FIG. 29. *Ceratolepidium ceratolepis*. (Pacheco 3358). Espora. FIG. 30. *Ceratolepidium ceratolepis*. (Pacheco 3358). Espora fracturada. FIG. 31. *Ceratolepidium chimboraense*. (Pacheco 3329). Espora. FIG. 32. *Ceratolepidium chimboraense*. (Ariana 136). Espora. FIG. 33. *Ceratolepidium chimboraense*. (Ariana 136). Detalle de la superficie del perisporio.

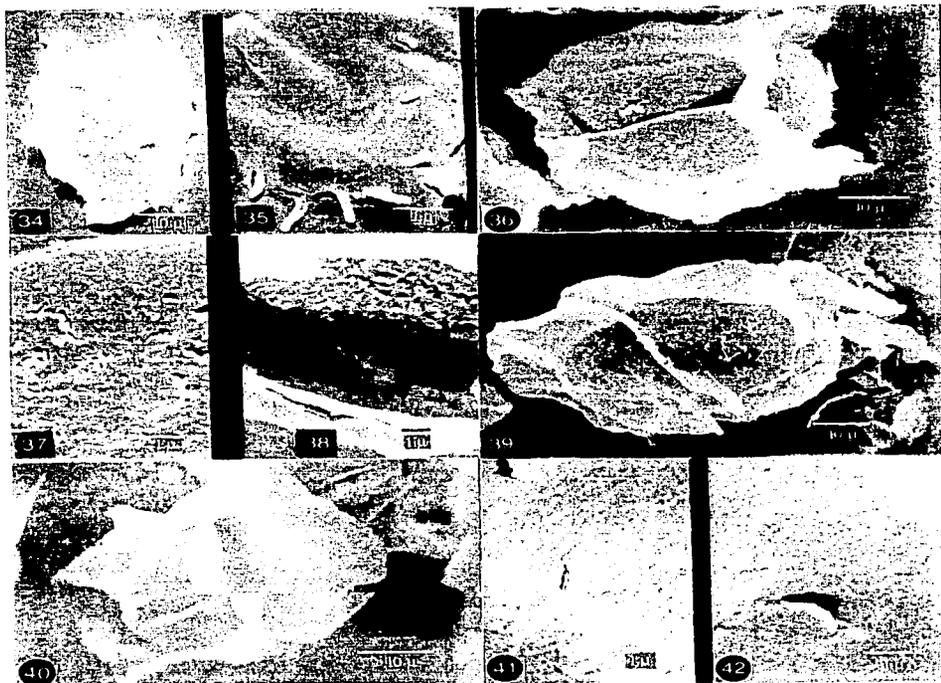


FIG. 34. *Ceratolepidium godmanii*, (Proctor 1733A). Espora. FIG. 35. *Ceratolepidium godmanii*, (Proctor 1733-B). Detalle de la superficie del perisporio. FIG. 36. *Ceratolepidium macrodictyon*, (Killip 7756). Espora. FIG. 37. *Ceratolepidium macrodictyon*, (Killip 7756). Superficie del perisporio. FIG. 38. *Ceratolepidium macrodictyon*, (Killip 7756). Superficie del perisporio. FIG. 39. *Ceratolepidium pactile*, (Pacheco 3321). Espora. FIG. 40. *Ceratolepidium pinnatifidum*, (Pacheco 332-B). Espora. FIG. 41, 42. *Ceratolepidium pinnatifidum*, (Pacheco 3323). Superficie del perisporio.

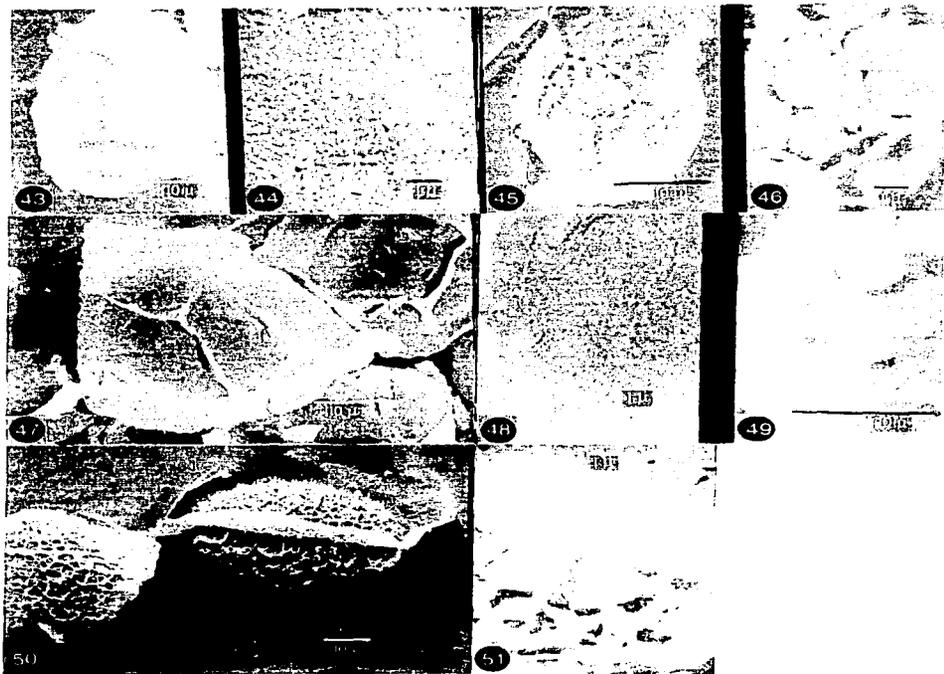


FIG. 43. *Ceratolepidium ribae*. (Nevers 3924). Espora. FIG. 44. *Ceratolepidium ribae*. (Nevers 3924). Superficie del perisporio. FIG. 45. *Ceratolepidium rivale*. (Palacios & Treire 7431). Espora. FIG. 46. *Ceratolepidium rivale*. (Palacios & Treire 7431). Superficie del perisporio. FIG. 47. *Ceratolepidium sanderi*. (Pacheco 3292). Espora. FIG. 48. *Ceratolepidium sanderi*. (Pacheco 3292). Superficie del perisporio. FIG. 49. *Ceratolepidium sanderi*. (Pacheco 3292). Espora fracturada. FIG. 50. *Ceratolepidium stolzei*. (Cerón 5317). Espora. FIG. 51. *Ceratolepidium stolzei*. (Cerón 5317). Superficie del perisporio.

## GAMETOFITOS

Se recolectaron plantas fértiles de 8 especies (Tabla 5). Los gametofitos de *Ceratolepidium atirrense* y *C. stolzei*, no se estudiaron debido a que no se encontró material fértil en el campo, mientras que las esporas de *C. andinum*, *C. stolzei*, *C. godmanii*, *C. macrodictyon* y *C. chochoense* obtenidas de ejemplares de herbario no germinaron.

Las dimensiones de las esporas de las especies estudiadas se muestran en la Tabla 6.

La germinación de las esporas de *Ceratolepidium pactile* se inicia a los 12-14 días; *C. chimborazense* (Pacheco 3322) y *C. lellingeri* germinan a los 7-14 días; *C. aberrans* (Fig. 52) y *C. rivale* germinan a los 14-16 días; *C. ceratolepis* y *C. sanderi* germina a los 20-24 días. Las esporas de *C. pinnatifidum* y *C. chimborazense* (Pacheco 3320) no germinaron por ser esporas abortadas en un alto porcentaje. En todos los casos las esporas mantenidas en la oscuridad no mostraron señales de germinación después de 100 días de sembradas, lo que indica que son fotoblásticas positivas.

El rizoide es el primero en emerger de la cubierta de la espora (Fig. 53), es hialino, pero bajo condiciones favorables de luz puede desarrollar pequeños cloroplastos, se encuentra en un plano perpendicular al filamento de las células protálicas. Las células protálicas se caracterizan por presentar gotas de grasa grandes de color amarillo brillante y numerosos cloroplastos. La germinación es del tipo *Vittaria* ya que la célula protálica inicial se divide en ángulo recto a la primera pared y una de las dos células se divide para formar el filamento (Nayar & Kaur, 1971).

La fase filamentosa se compone de 2-5 células y en *Ceratolepidium pactile* (Fig. 54) se presenta a partir de los 14 días. En *C. aberrans* se compone de 2-4 células y se presenta desde los 14-16 días; en *C. rivale* se compone hasta de 5 células y también se presenta a partir de los 16 días. En *C. chimborazense* a los 12 días se presenta la fase filamentosa hasta de 4 células.

La fase bidimensional se inicia en todas las especies entre los 16-22 días por divisiones anticlinales de la célula terminal del filamento.

**Tabla 5. Material usado en el estudio de los gametofitos**

TAXA	COLECTOR Y No.
<i>C. aberrans</i>	Pacheco 3328
<i>C. ceratolepis</i>	Pacheco 3354-2
	Pacheco 3354-3
	Pacheco 3354-5
<i>C. chimborazense</i>	Pacheco 3320
	Pacheco 3322
<i>C. tellingeri</i>	Pacheco 3355-2
	Pacheco 3355-3
	Pacheco 3362-1
	Pacheco 3362-2
<i>C. pactile</i>	Pacheco 3321
<i>C. pinnatifidum</i>	Pacheco 3323
<i>C. rivale</i>	Pacheco 3307
<i>C. sanderi</i>	Pacheco 3292

**Tabla 6. Dimensiones de las esporas usadas en el estudio de los gametofitos\***

<b>TAXA</b>	<b>COLECTOR Y No.</b>	<b>DIMENSIONES (MICRÓMETROS)</b>	<b>COLOR</b>
<b><i>C. aberrans</i></b>	Pacheco 3328A	43.2-55.0 x 31.4-39.3	pardo oscuro
<b><i>C. ceratolepis</i></b>	Pacheco 3354-1	39-51 x 27-35	pardo-rojizo oscuro
<b><i>C. ceratolepis</i></b>	Pacheco 3354-2	39-47 x 27-35	pardo-rojizo oscuro
<b><i>C. ceratolepis</i></b>	Pacheco 3354-4	39-51 x 27-35	pardo-rojizo oscuro
<b><i>C. ceratolepis</i></b>	Pacheco 3354-5	39-47 x 27-35	pardo-rojizo oscuro
<b><i>C. chimborazense</i></b>	Pacheco 3320	esporas abortadas	pardo claro
<b><i>C. chimborazense</i></b>	Pacheco 3322	39-51 x 27-35	pardo-rojizo oscuro
<b><i>C. fellingeri</i></b>	Pacheco 3355-3	40-48 x 28-36	pardo oscuro
<b><i>C. fellingeri</i></b>	Pacheco 3362-1	40-48 x 32-40	pardo oscuro
<b><i>C. fellingeri</i></b>	Pacheco 3362-2	40-48 x 28-32	pardo oscuro
<b><i>C. pactile</i></b>	Pacheco 3321	47-59 x 31-39	pardo ferrugíneo
<b><i>C. pinnatifidum</i></b>	Pacheco 3323	35-43 x 23-31	pardo oscuro
<b><i>C. rivale</i></b>	Pacheco 3307	39 x 27	pardo oscuro
<b><i>C. sanderi</i></b>	Pacheco 3292	39-47 x 31-35	pardo ferrugíneo

\*En agua destilada, sin considerar el perisporio

En todos los cultivos hay asincronía en la germinación de las esporas. En *Ceratolepidium pactile*, por ejemplo, a partir de los 22 días se pueden observar distintas fases: dos células protálicas y una rizoidal (20 %); fases filamentosas de 3-5 células protálicas con 2 células rizoidales (50 %) (Fig. 54), filamentos de 6 células protálicas y 2 rizoidales, quedando una célula meristemática inicial cuneiforme, la cual desde esta edad va formando la lámina (20 %). El 10 % restante presenta fases bidimensionales de 15-26 células. A los 26 días se diferencia la célula meristemática en forma de una cuña más o menos central, los gametofitos tienen una forma irregular, con alas más o menos isodiamétricas, carecen de derivados superficiales y marginales y conservan la cubierta de la espora a los 36 días de la siembra (Fig. 55). A los 57 días los gametofitos se caracterizan por ser espatulados y por presentar amplias alas más o menos isodiamétricas, con o sin pliegues y la zona meristemática ampliamente desarrollada por lo que corresponde al desarrollo protálico tipo *Adiantum* (Nayar & Kaur, 1971) (Fig 56, 57). Estos rasgos morfológicos son compartidos por el resto de las especies.

En *Ceratolepidium chimborazense*, a los 29 días se presentan gametofitos bidimensionales con la célula meristemática más o menos central apical o distal en forma de cuña, y con crecimientos vegetativos adicionales de 3-4 células. En *C. aberrans* a los 37 días se presenta un desarrollo similar (Fig. 58). A los 57 días los crecimientos vegetativos marginales alcanzan 10 células y se diferencia en ellos una célula meristemática en forma de cuña. Los crecimientos vegetativos adquieren forma espatulada como el gametofito que les dió origen. Algunos de los gametofitos tienen un crecimiento amorfo y conservan en la base la cubierta de la espora (Fig. 63). Este proceso se presenta en todas las especies.

Los anteridios tienen forma de barril, con tres células, la célula basal, la anular y una opercular (Fig. 59). En *Ceratolepidium aberrans* surgen los anteridios a los 66 días sobre el cojinete y márgenes del gametofito, en *C. pactile* a los 76 días empiezan a surgir los anteridios sobre el cojinete y cercanos a la zona meristemática en *C. rivale* de los 67-70 días, en *C. ceratolepis* a los 83 días, en *C. lellingeri* a los 119 días y en *C. chimborazense* a los 77 días.

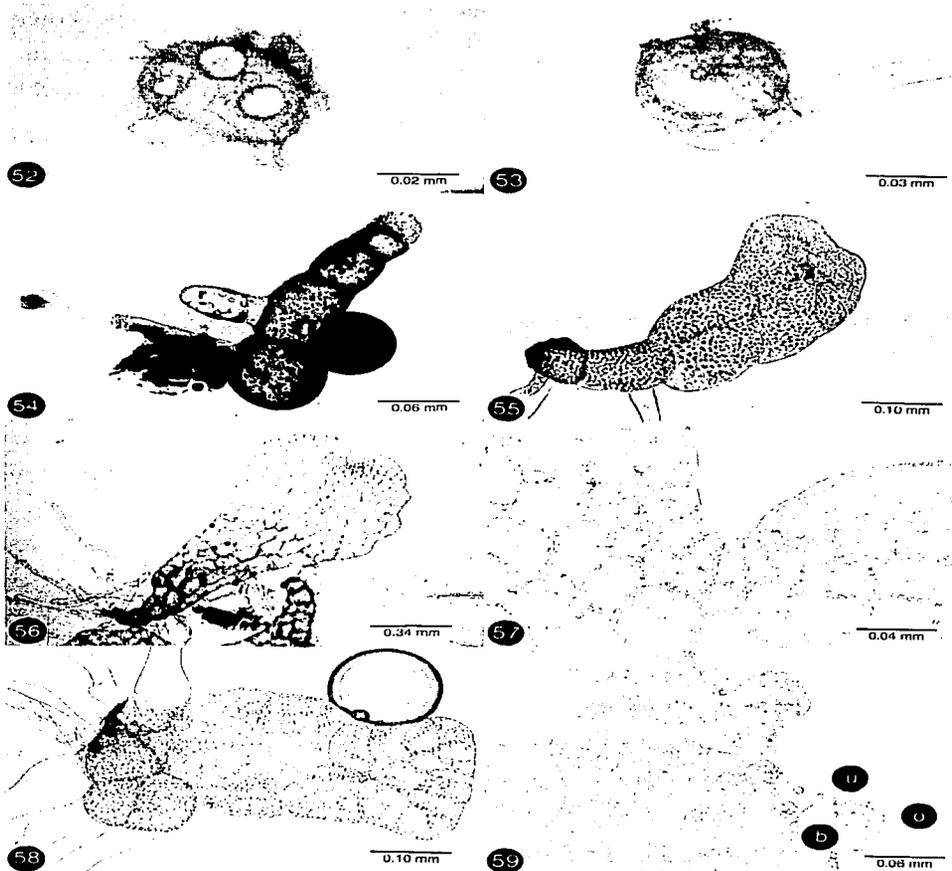


FIG. 52. *Ceratolepidium aberrans*. Esporas con gotas de aceite. FIG. 53. *Ceratolepidium pactile*. Célula protálica y un rizoido. FIG. 54. *Ceratolepidium pactile*. Gametofito filamentoso. FIG. 55. *Ceratolepidium rivale*. Gametofito bidimensional. FIG. 56. *Ceratolepidium lellingeri*. Gametofito bidimensional. FIG. 57. *Ceratolepidium lellingeri*. Meristemo pluricelular. FIG. 58. *Ceratolepidium aberrans*. gametofito bidimensional con crecimiento vegetativo. FIG. 59. *Ceratolepidium ceratolepis*. Anteridios. b, célula basal; u, célula anular; o, célula opercular.

Los arquegonios tienen cuatro células en la boca. En *Ceratolepidium chimborazense* aparecen arquegonios a los 85 días, en *C. pactile* y *C. Iellingeri* se encuentran a los 88 días, en *C. ceratolepis* a los 92 días en *C. aberrans* (Fig. 60) y *C. rivale* a los 131 días y 155 días respectivamente (Fig. 61).

En *Ceratolepidium pinnatifidum* y *C. sanderi* no se observaron arquegonios después de 2 años de cultivo.

En *Ceratolepidium chimborazense*, *C. pactile* y *C. ceratolepis* después de que surgieron arquegonios, nuevamente empezaron a desarrollarse anteridios tanto en los gametofitos viejos como en los crecimientos vegetativos, éstos haciéndose largamente espatulados, amerísticos o con sólo unas cuantas células meristemáticas diferenciadas (Fig. 62) y con anteridios en los lados dorsal y ventral y en los márgenes; las esporas que germinaron después de que surgieron los anteridios nuevamente en la misma caja de petri, formaron gametofitos espatulados muy estrechos a filiformes y desarrollaron anteridios en ambos lados y márgenes. Esto hace pensar en la posible presencia de anteridiógenos, como se cita para *Pteridium aquilinum* (Raghavan, 1989). Lo anterior se resume en la Tabla 7.

En ninguna de las especies estudiadas se observaron esporofitos después de 2 años de cultivo.

Hasta ahora no se conocen antecedentes sobre gametofitos en *Ceratolepidium*. Momose (1938) describió la morfología de los gametofitos de *Diplazium thunbergii* Nakai y *D. latifolium* Moore, las cuales no pertenecen a las especies estudiadas. Las diferencias encontradas entre las dos especies son que en la primera la fase adulta es cordiforme y con pelos glandulosos marginales a diferencia de las especies de esta tesis en que los gametofitos son glabros, en la segunda especie la fase adulta es cordiforme con márgenes ondulados y carece de pelos, como ocurre con las especies estudiadas.

En la descripción de la morfología del gametofito de *Diplazium esculentum* (Retz.) Sw., especie de la India, lo más relevante es la presencia de anteridios en fases filamentosas,

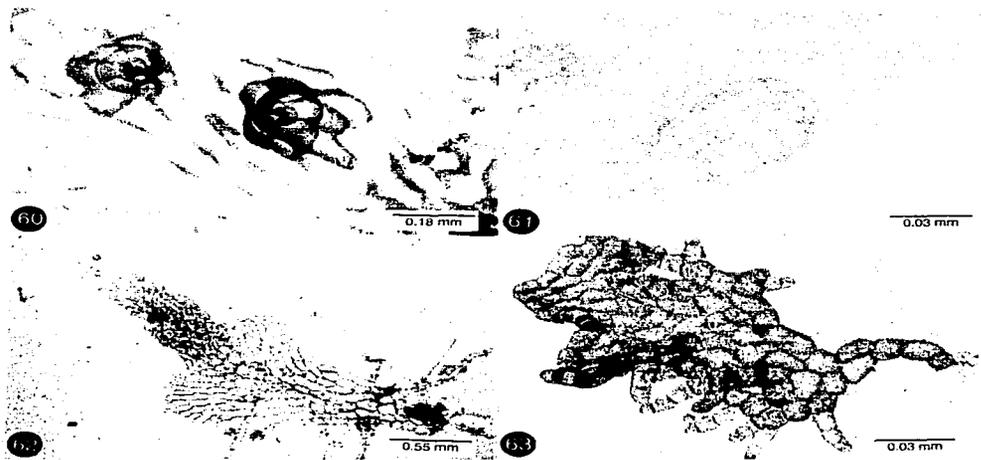


FIG. 60. *Ceratolepidium aberrans*. Arquegonios. FIG. 61. *Ceratolepidium rivale*. Arquegonio. FIG. 62. *Ceratolepidium patile*. Gametofito con crecimiento vegetativo. FIG. 63. *Ceratolepidium patile*. Gametofito anterio con crecimiento vegetativo.

**Tabla 7. Fases del desarrollo de los gametofitos**

TAXA	INICIACIÓN DE LA GERMINACIÓN	FASE FILAMENTOSA	FASE BIDIMENSIONAL	CÉLULA MERISTEMÁTICA APICAL	MERISTEMO PLUNCELULAR	ÁNTERIDOS	ARQUEGONIOS	CRECIMIENTO VEGETATIVO
<i>C. aberrans</i>	14-16 días	14-16 días	23-37 días	24-37 días	43 días	66 días	100-131 días	37-131 días
<i>C. ceratolepis</i>	20-24 días	23-28 días	33-45 días	45 días	52 días	83 días	92-106 días	90-106 días
<i>C. chimborazense</i>	7-10 días	12 días	30 días	30 días	42 días	75-77 días	85 días	29-54 días
<i>C. jellingeri</i>	7-14 días	20 días	45 días	45 días	69 días	75, 119 días	88 días	88 días
<i>C. pacife</i>	12-14 días	14 días	22-27 días	23-27 días	33-40 días	76 días	85-88 días	88 días
<i>C. pinnatifidum</i>	no germinó	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>C. rivale</i>	14-16 días	16 días	30 días	31 días	35 días	67-70 días	155 días	-----
<i>C. sanderi</i>	21, 50 días	24, 52 días	54 días	55-57 días	65 días	-----	-----	-----

cuando adultos son monoicos y proterándricos (Mehra, 1949). Esta última característica también está presente en las especies de *Ceratolepidium*.

Atkinson (1967) describió el desarrollo de los gametofitos de *Diplazium expansum* Willd., *D. simplicivenium* (Mett.) Holtt., *D. stellato-pilosum* (Brause) Holtt. y *D. japonicum* (Thunb.) Bedd., en estas especies hay similitudes en su desarrollo y las diferencias más sobresalientes son: ausencia de pelos en *D. expansum* y *D. simplicivenium*; pelos glandulosos de 1-2 células en *D. stellato-pilosum* además de que en esta especie la célula opercular se levanta pero permanece adherida al anteridio, en contraste, en las especies de *Ceratolepidium*, la célula opercular se desprende por completo.

Kramer (1990) menciona que el gametofito de *Cystopteris* y de algunas especies de *Deparia*, *Diplaziopsis*, *Gymnocarpium*, *Hypodematium*, *Onoclea* y *Woodsia* es pubescente en las alas, los pelos muy cortos y glandulosos; pelos setiformes como los encontrados en las hojas de *Hypodematium*. En todas las especies estudiadas los gametofitos son glabros.



## ECOLOGÍA

La mayoría de las especies de este trabajo viven en hábitats húmedos y sombreados de bosques de neblina y bosques tropicales perennifolios no alterados; raras veces pueden encontrarse plantas aisladas de *Ceratolepidium pactile*, *C. ceratolepis*, *C. pinnatifidum*, y *C. aberrans* en bosques secundarios derivados de este tipo de vegetación.

Todas las especies prefieren lugares muy oscuros, en pendientes a la orilla y arriba de ríos. Estas preferencias ecológicas se ven reflejadas en su distribución geográfica. Las láminas de los individuos de *Ceratolepidium pinnatifidum* observadas en el campo tenían un color azul-verde, iridiscente, lo cual aparentemente beneficia a las plantas en condiciones de stress. La iridiscencia permite que la luz roja sea absorbida mejor por las plantas que viven en lugares muy oscuros (Moran, 1995).

El intervalo altitudinal de las especies de *Ceratolepidium* es de 100-2300 m, algunas plantas tienen distribución altitudinal amplia tales como *C. pinnatifidum* que vive desde los 200 m hasta los 1600 m, otras más con intervalos restringidos como *C. atirrense* que sólo vive entre 1300 y 1800 m y *C. ribae* que crece entre los 250 y 400 m.

La densidad de las poblaciones observadas en el campo fue de pocos individuos, poblaciones escasas y dispersas relacionadas con el intervalo altitudinal, el tipo de vegetación y el grado de alteración del hábitat.

Durante el trabajo de campo en Costa Rica y Ecuador, no se observaron poblaciones de gametofitos establecidos cerca de los esporofitos, y sólo se observaron esporofitos con hojas jóvenes, sin restos del gametofito. También es importante señalar que en estas plantas no se observó propagación vegetativa por yemas como la observada en *Diplazium ternatum* Liebm., o por medio de la ramificación y fragmentación del rizoma como en *D. lonchophyllum* Kunze.

Fué importante observar la presencia de neumatóforos y de mucílago en los pecíolos, además de la variación intra e interpoblacional.

## ANÁLISIS CLADÍSTICO

### OBJETIVOS

El objetivo central de esta sección de la tesis fue llevar a cabo un análisis cladístico de las especies de *Ceratolepidium*, mediante el cual se pudieran comprobar los siguientes aspectos: 1) probar si conforman un grupo monofilético, y 2) tratar de vislumbrar sus relaciones filogenéticas.

### CONCEPTOS

La filogenia define la interrelación de los miembros de un grupo, resultante de la evolución por descendencia y transformación de caracteres heredables (Janvier, 1984). El estudio de este tipo de relaciones con fines clasificatorios corresponde a la Sistemática Filogenética o Cladística. Esta fue introducida a la biología por W. Hennig, aunque tuvo mayor difusión en los años sesenta, su objetivo fue la proposición de un método objetivo para reconstruir las filogenias o genealogías de los organismos y para establecer clasificaciones que las reflejaran (Janvier, 1984; Stuessy, 1990; Wiley, 1981).

En relación a las pteridofitas, Wagner desarrolló un manual de técnicas cladísticas muy similares a las de Hennig, el cual fue publicado con el título "Método del Plan Básico/Divergencia" (Stuessy, 1990).

En la Cladística las similitudes entre los organismos no siempre tienen el mismo significado en términos evolutivos, es decir, que las similitudes por sí mismas no son suficientes para expresar el nivel de interrelación. Los organismos o grupos de organismos pueden parecerse entre sí por compartir caracteres que pueden ser homólogos (carácter heredado por dos especies a partir de un ancestro común), o convergentes u homoplásicos, carácter obtenido por medio de dos eventos evolutivos separados o derivados de ancestros diferentes, y dentro de los primeros pueden ser caracteres primitivos o plesiomórficos, o bien avanzados o también conocidos como derivados o apomórficos.

La relación entre organismos que comparten caracteres primitivos se llama

simplesiomorfia, mientras que aquella que se establece con base en caracteres derivados se denomina sinapomorfia. La sistemática filogenética pretende generar clasificaciones que reflejen sólo las relaciones filogenéticas y su concepto central es el uso de los caracteres apomórficos para reconstruir las relaciones de ancestría común entre los taxa y las agrupaciones de estos últimos de acuerdo a tales relaciones (Wiley et al., 1991).

Aunque existen variaciones en la metodología cladística dependiendo del tipo de datos y algoritmos utilizados en los análisis, hay una serie de preceptos y procedimientos que se deben tomar en cuenta, de acuerdo con Stuessy (1990):

- a). Seleccionar los grupos por estudiar y hacer suposiciones evolutivas
- b). Seleccionar caracteres y definir sus estados.
- c). Investigar las homologías de los caracteres y sus estados  
y determinar la polaridad de los estados de los caracteres.
- d). Construir las matrices con los datos obtenidos.
- e). Generar los árboles o cladogramas.
- f). Corroborar o rechazar clasificaciones existentes o, en su caso, proponer nuevos esquemas con base en los cladogramas obtenidos.

Por consiguiente, la reconstrucción de la filogenia de los organismos no está basada en las semejanzas de un gran número de caracteres, sino sólo de los apomórficos, es decir aquellos que representan una evidencia de cambio evolutivo reflejada en el fenotipo (Villaseñor & Dávila, 1992). En consecuencia, para llevar a cabo estudios de reconstrucción de la filogenia de un grupo determinado, es la búsqueda de los caracteres apomórficos que son compartidos (sinapomorfias) por los organismos que lo constituyen y que reflejan un origen común para todos ellos, constituyéndolos como un grupo monofilético. Los grupos monofiléticos son reconocidos por las semejanzas en los estados de los caracteres que se consideran como novedades evolutivas, es decir, en los cambios o modificaciones en los caracteres o en las condiciones preexistentes en un

grupo de organismos (Janvier, 1984; Villaseñor & Dávila, 1992).

Un grupo monofilético es definido como aquel que incluye al ancestro común y a todos sus descendientes, es decir que sus miembros comparten un serie de relaciones de ancestría que no son compartidas con los miembros de otros grupos similares. Al igual que una especie, en el contexto del concepto de especie filogenética, un grupo monofilético es un taxon natural, en virtud de que ambos son resultado de la evolución (Wiley et al., 1991). Por otro lado, los grupos parafiléticos y polifiléticos están definidos con base en las semejanzas en caracteres primitivos y convergentes respectivamente, y por consiguiente, no cumplen con todas las condiciones que definen a un grupo monofilético, en el primer caso puede ser definido como un grupo que incluye un ancestro común y sólo a algunos de sus descendientes, mientras que en el segundo como un grupo cuyo ancestro común más reciente está ubicado en otro grupo diferente.

El objetivo principal de la cladística es la construcción de árboles o cladogramas que representen hipótesis de la filogenia (Wiley et al, 1991). En los análisis cladísticos los taxa son agrupados jerárquicamente en cladogramas de acuerdo con algún criterio de optimización, el cual usualmente es la parsimonia. En los análisis de parsimonia, los cladogramas se construyen minimizando el número de cambios en los estados de carácter a lo largo de sus ramas, así como también maximizando la información de la matriz de datos que es retenida en el cladograma. Así pues, los cladograms pueden ser definidos como resúmenes de la información sobre los caracteres que se halla reunida en la matriz de datos. En ellos las homoplasias son interpretadas como paralelismos o convergencias y la estimación de dichas homoplasias está dada por los índices de consistencia (IC) y de retención (IR). El IC puede ser interpretado como la fracción del total de la información de los datos que es consistente con el cladograma, mientras que el IR como la fracción del total de información de los datos que es retenida como información en el cladograma.

En un contexto evolutivo, los cladogramas pueden ser considerados como árboles filogenéticos o como hipótesis filogenéticas. Los árboles filogenéticos agrupan a los taxa

de acuerdo a la ancestría común asumida, la cual es inferida a partir de los caracteres derivados compartidos (sinapomorfias) que fueron heredados de un ancestro común. Los cambios en los estados de carácter a lo largo de las ramas del cladograma, pueden entonces interpretarse como ganancias o pérdidas de características particulares ocurridas en el curso de la evolución (Lira, 1995).

Los árboles de consenso, sintetizan de manera jerárquica la información topológica de los cladogramas o árboles, pero no la información referente a los caracteres. Los árboles de consenso estricto muestran sólo aquellos grupos presentes en todos los cladogramas, de tal forma que contiene la menor cantidad de información topológica.

Finalmente en la metodología cladística se ponen a prueba las clasificaciones existentes para el grupo en estudio, o se proponen nuevos esquemas a partir de los cladogramas obtenidos .

#### MÉTODO

**SELECCIÓN DE CARACTERES Y TAXA.** Para el análisis, se evaluó un total de 15 caracteres (Tabla 8). La información acerca de estos caracteres se obtuvo de materiales de herbario rehidratados, de observaciones de campo y, en algunos casos, de la literatura disponible. Los caracteres se seleccionaron de acuerdo con los criterios siguientes: 1) aquellos caracteres que pudieran ser codificados como dos o más estados discretos en todos los taxa incluidos en el estudio; 2) aquellos cuyos estados pudieran ser observados en cualquiera de los individuos reconocidos como parte de los taxa terminales.

Como taxa terminales se emplearon las 15 especies de *Ceratolepidium*. Como grupo externo se empleó al género *Athyrium*, además de dos especies de *Diplazium* (*D. immensum* y *D. urticifolium*), las cuales fueron elegidas debido a que existen datos confiables para todas ellas, además de que *D. immensum* comparte el mismo hábitat y distribución del grupo interno, mientras que *D. urticifolium* es una especie ampliamente distribuida aunque con límites bien definidos.

**Tabla 8. Caracteres y estados de carácter usados en el análisis cladístico de *Ceratolepidium*, empleando como grupo externo al género *Athyrium*, *Diplazium immensum* y *D. urticifolium*.**

1. Venación  
0= libre; 1= reticulada
2. Tricomas del tejido laminar  
0= sin tricomas; 1= cateniformes
3. Dientes en pelos  
0= ausentes; 1= presentes
4. Dientes en escamas  
0= sin dientes; 1= con dientes bifurcados
5. Escamas en tejido laminar  
0= sin escamas; 1= con escamas
6. No. de pinnas libres  
0= más de 4 pares; 1= 2-3 pares; 2= 1 par; 3= sin pares
7. Mucílago en pecíolo  
0= sin mucílago; 1= con mucílago
8. Base de la costa adaxial  
0= no alada; 1= alada
9. Arreglo de las pinnas  
0= alternas; 1= opuestas o subopuestas
10. Número de células del anillo  
0= 13-16; 1= 17-19
11. Color de las escamas  
0= concoloras; 1= bicoloras
12. Tamaño de la lámina  
0= mayor a 1 m; 1= menor a 1 m.
13. Tamaño del soro  
0= 0.1-1.5 cm de largo; 1= mayores de 1.6 cm de largo
14. Células epidérmicas  
0= sinuadas; 1= isodiamétricas
15. División de la lámina  
0= 1-pinnado-pinnatífida o más; 1= 1-pinnado; 2= pinnatífida o con un par basal de pinnas; 3= entera a lobada

**Tabla 9. Matriz de datos empleado en el análisis cladístico de *Ceratolepidium*. Los números de los caracteres son los de la tabla. Los primeros tres taxa son el grupo externo.**

<i>D. immensum</i>	0000000000?001?0
<i>D. urticifolium</i>	000?000000?00001
<i>Athyrium</i>	000?000001?0?000
<i>C. aberrans</i>	011010300?011103
<i>C. andinum</i>	0110101?11011111
<i>C. atirrense</i>	0110110100010111
<i>C. ceratolepis</i>	0110110100010100
<i>C. chimborazense</i>	0100110100010101
<i>C. chocoense</i>	0110?00?000?0101
<i>C. godmanii</i>	0100110?00110101
<i>C. kellingeri</i>	0110100100010111
<i>C. macrodictyon</i>	0100111?00010101
<i>C. pactile</i>	0111111100010101
<i>C. pinnatifidum</i>	0110102001011102
<i>C. ribae</i>	0100111?00010111
<i>C. rivale</i>	0110100000010001
<i>C. sanderi</i>	0100110100010100
<i>C. stolzei</i>	011011?00110111

**MATRIZ DE DATOS.** La Tabla 9 presenta la matriz de datos empleada en el análisis. La polarización de los caracteres en estados plesiomórficos y apomórficos fué hecha usando el procedimiento usual de comparación con los grupos externos (Watrous & Wheeler, 1981).

En algunos casos, los estados de carácter fueron codificados con signo de interrogación para algunos de los taxa. Este tipo de codificación fue usada tanto cuando no existía información para el taxon o cuando no fuera aplicable.

La Tabla 9 muestra la matriz de datos usada en el análisis y en ella puede verse que los caracteres utilizados fueron tanto binarios como multiestado y que aquellos caracteres que fueron polimórficos para un taxon se registraron como 0 & 1, mientras que aquellos cuyos estados fueran desconocidos o no aplicables para un determinado taxon se codificaron con un signo de interrogación.

Para la elaboración de los dibujos de los cladogramas que incluyen la distribución de los caracteres se utilizó la versión 1.0 para PC-IBM del programa ClaDOS (Nixon, 1992).

A continuación se discute y analiza la variación observada en los caracteres empleados en el análisis cladístico.

**VENACIÓN. CARÁCTER 1.** Todas las especies del grupo interno tienen venación reticulada, la cual puede ser areolada desde la costa de la pinna o lámina hacia el margen o bien anastomosándose hacia el último tercio de la pinna. En contraste, tres de los taxa del grupo externo tienen venación abierta.

**INDUMENTO. CARACTERES 2-5, 11.** El tejido laminar entre las venas de los taxa del grupo interno puede presentar solamente tricomas, escamas o ambos tipos de indumento. En el caso de las especies que presentan tricomas, éstos siempre son de tipo cateniforme, siendo *Ceratolepidium pactile* la excepción, la cual presenta dientes en los pelos (Fig. 77E). Las escamas son variables en las especies (véase la sección de Indumento).

En el grupo externo el tejido laminar es glabro o cuando llega a presentar algún tipo de indumento en alguna otra especie de *Diplazium* éste es de tricomas unicelulares o pluricelulares pero no cateniformes.

Las escamas del rizoma, son bicoloras en el grupo interno, con el margen dentado y los dientes bifurcados (Fig. 81C, D), mientras en el grupo externo son concoloras y con el margen entero.

NÚMERO DE PINNAS LIBRES. CARÁCTER 6. La lámina en el grupo interno varía desde entera y por consiguiente no pinnada hasta lámina con numerosos pares de pinnas libres. En el grupo externo las hojas tienen varios pares de pinnas libres.

MUCÍLAGO EN EL PECÍOLO. CARÁCTER 7. La gran mayoría de las especies del grupo interno presentan canales de mucílago en corteza y médula de rizoma, pecíolo y raquis (Fig. 6). Los grupos externos carecen de canales de mucílago, en corteza y médula de rizoma, pecíolo y raquis.

BASE DE LA COSTA LADO ADAXIAL. CARÁCTER 8. El estado base de la costa adaxial no alada es lo común en el grupo interno y externo, excepto para *Ceratolepidium andinum* en donde la base de la costa adaxial es alada (Fig. 69C).

ARREGLO DE LAS PINNAS. CARÁCTER 9. La mayoría de las especies de los grupos interno y externo presentan hojas alternas. Hojas opuestas o subopuestas sólo se presentan en *Ceratolepidium pinnatifidum* (Fig. 78A) y *C. andinum*, del este de los Andes.

NÚMERO DE CÉLULAS DEL ANILLO. CARÁCTER 10. La mayoría de las especies del grupo interno tienen esporangios con anillos de 13-16 células, excepto *C. godmanii* y *C. stolzei*, en el grupo externo no se conoce este carácter para la mayoría de las especies.

TAMAÑO DE LA LÁMINA. CARÁCTER 12. La lámina del grupo externo y la mayoría de las especies del grupo interno es mayor a 1 m, mientras que en *Ceratolepidium andinum*, *C. pinnatifidum* y *C. aberrans* su tamaño es menor a 1m. Este carácter aún cuando es numérico es constante.

TAMAÑO DEL SORO. CARÁCTER 13. Se observó que los soros relativamente grandes se presentan consistentemente en la mayoría de las especies del grupo interno y en *Diplazium immensum*, mientras que en *Ceratolepidium rivale* y los otros taxa del grupo externo son pequeños.

**CÉLULAS EPIDÉRMICAS DE LA HOJA. CARÁCTER 14.** Las células epidérmicas sinuadas se presentan en los grupos externos y en la mayoría de las especies del grupo interno. Las células isodiamétricas se presentan en cinco de los taxa del grupo interno (Fig. 19).

**DIVISIÓN DE LA LÁMINA. CARÁCTER 15.** Las hojas 1-pinnado-pinnatífidas o más divididas, es el estado presente en los grupos externos y en dos de las especies en estudio (*Ceratolepidium ceratolepis* y *C. sanderi*). El estado 1-pinnado es el más común en el grupo interno, aunque también se observa en una especie del grupo externo (*Diplazium urticifolium*). Los estados lámina pinnatífida o con un par basal de pinnas, lobada o lámina entera se encuentran solamente en el grupo interno.

**CÁLCULO DE LOS CLADOGRAMAS.** El análisis se llevó a cabo utilizando la versión 3.1.1 del programa PAUP (Swofford, 1991). En el análisis todos los caracteres fueron considerados como desordenados y sin peso. La secuencia de adición al azar fue implementada con las opciones secuencia de optimización ACCTRAN, intercambio de ramas por el método TBR (Tree Bisection Reconnection) y MULPARS.

#### RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Como resultado del análisis se obtuvieron un total de 60 cladogramas igualmente parsimoniosos, con un índice de consistencia de 0.656, un índice de homoplasia de 0.406, un índice de retención de 0.750. Dos de los cladogramas, y el cladograma de consenso estricto son ilustrados en las Figs. 64-66.

En todos los cladogramas, incluso el de consenso, se observa consistencia cuando menos en los siguientes puntos:

a). Las quince especies del grupo interno forman un grupo monofilético sustentado por estados apomórficos para los caracteres: 1(venación reticulada), 4(las escamas del rizoma con el margen con dientes bifurcados) y 11(escamas del rizoma bicoloras). Este resultado es con toda seguridad, el más trascendente que se deriva del análisis pues apoya claramente la hipótesis de que este grupo de especies debe ser segregado de

*Diplazium* de acuerdo a su concepción taxonómica actual.

b). El taxón basal de este grupo es *Ceratolepidium rivale*, el cual se separa del resto de las especies por el tamaño del soro (carácter13).

c). La posición de *Ceratolepidium chocoense*, fue variable en todos los cladogramas y esto se reflejó en su ubicación indefinida en el cladograma de consenso. En ocasiones este taxón se ubicó muy cerca de la base del grupo en estudio, aislado o en otros casos formó una politomía con todos los taxa no basales. Esta ubicación variable es resultado de la falta de información sobre este taxón

d). La topología del cladograma sugiere que el grupo interno pudiera ser dividido en tres secciones. En una de estas secciones se ubicaría a *Ceratolepidium rivale*, en otra de ellas se encontrarían *C. aberrans*, *C. pinnatifidum* y *C. andinum*, las cuales conforman un grupo monofilético, sustentado por una sinapomorfia en el carácter 12 (lámina menor a 1 m). Cabe mencionar que estas tres especies sólo son conocidas de la vertiente este de los Andes. En la otra sección quedarían ubicadas 9 especies, todas ellas conformando un grupo monofilético sustentado en la presencia de mucílago en el pecíolo (carácter 7). A su vez se separa en dos politomías, en uno de los árboles la politomía superior formada por *C. stolzei*, *C. lellingeri* y *C. atirrense* sustentada por las células epidérmicas del tejido foliar isodiamétricas (carácter14). Cabe señalar que *C. stolzei*, especie que vive del lado este de los Andes, probablemente, se haya originado por dispersión a larga distancia. *C. atirrense* y *C. lellingeri*, especies endémicas de Costa Rica y Panamá, es probable que se hayan originado a partir de un ancestro común. No obstante la monofilia de estos subgrupos, el reconocerlos formalmente, por ejemplo, a nivel de sección del género aún requiere de mayor información.

En otro de los árboles *Ceratolepidium pactile* se observa como una rama independiente de las dos politomías por la presencia de dientes en los pelos del tejido laminar del lado abaxial de la lámina y más de 4 pares de pinnas libres.

*Ceratolepidium ceratolepis* como una rama independiente, en otros árboles forma

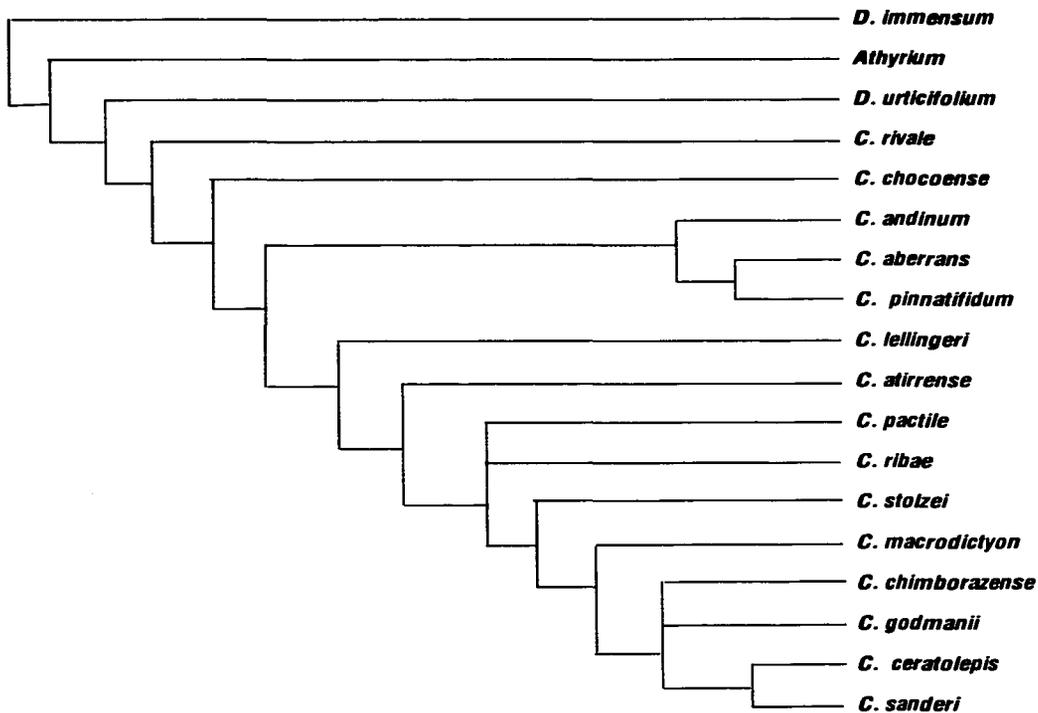


FIG. 64. Cladograma No. 1.

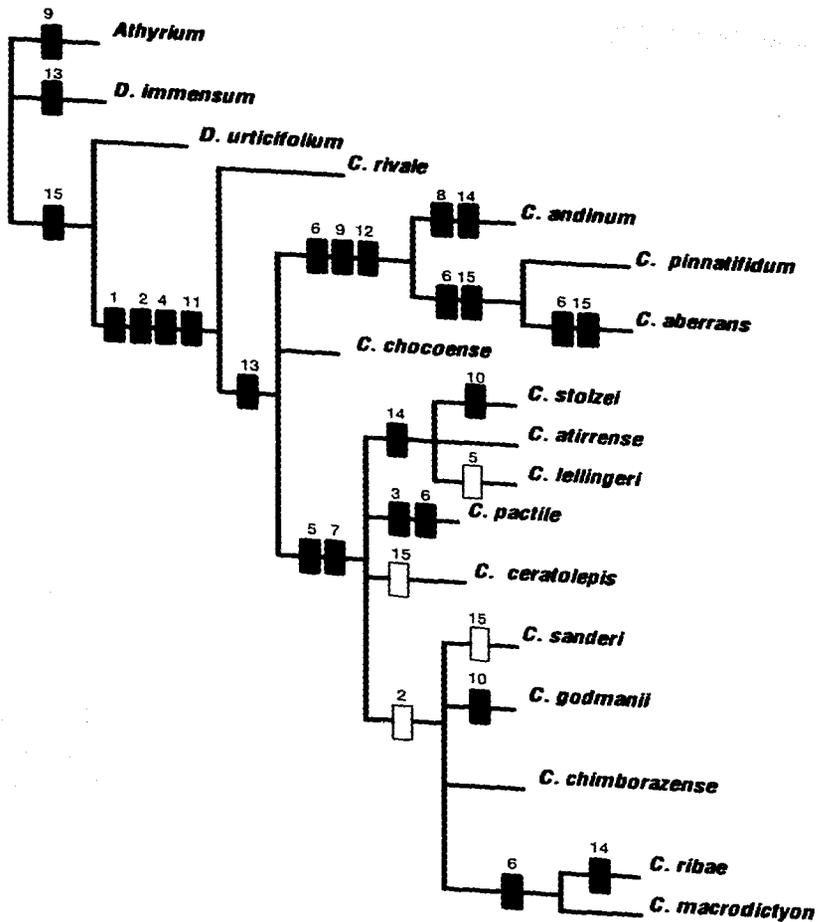


Fig. 65. Cladograma No. 30

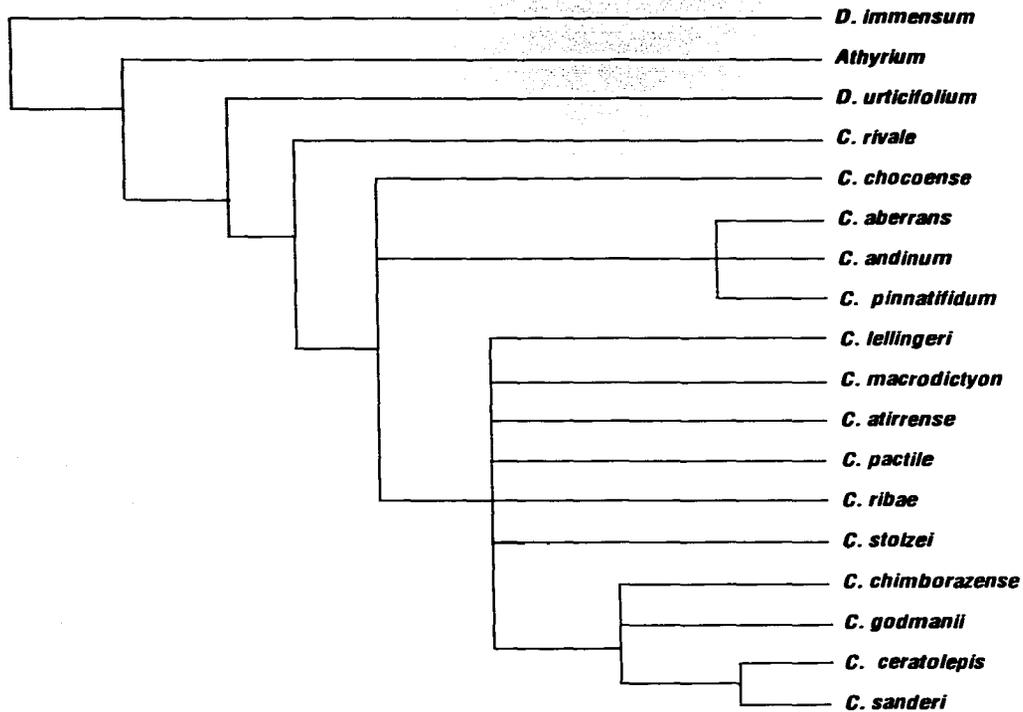


Fig. 66. Cladograma de Consenso Estricto

parte de la politomía inferior o bien se agrupa con *C. sanderi* por la división de la lámina.

La politomía inferior está formada por una reversión: la ausencia de tricomas en el tejido laminar (2). *Ceratolepidium sanderi* se separa de las otras especies por el carácter plesiomórfico de la lámina 1-pinnado-pinnatifida. *C. godmanii* se diferencia por el carácter homoplásico de células en el anillo de 17-19. *C. chimborazense* como una rama independiente. *C. ribae* y *C. macrodictyon* forman un pequeño grupo separado de las especies anteriores por la presencia de pinnas libres 2-3, carácter homoplásico. Se diferencian entre ellas por las células epidérmicas del tejido foliar isodiamétricas en *C. ribae*.

En el árbol de consenso y el árbol No. 1 *Ceratolepidium chimborazense* y *C. godmanii* se encuentran relacionadas, la primera especie vive en el lado oeste de los Andes y la segunda especie es endémica a las Antillas Menores lo cual pudiera sugerir un posible origen común y que posteriormente ambos taxones sufrieron especiación de manera independiente y ya separadas geográficamente.

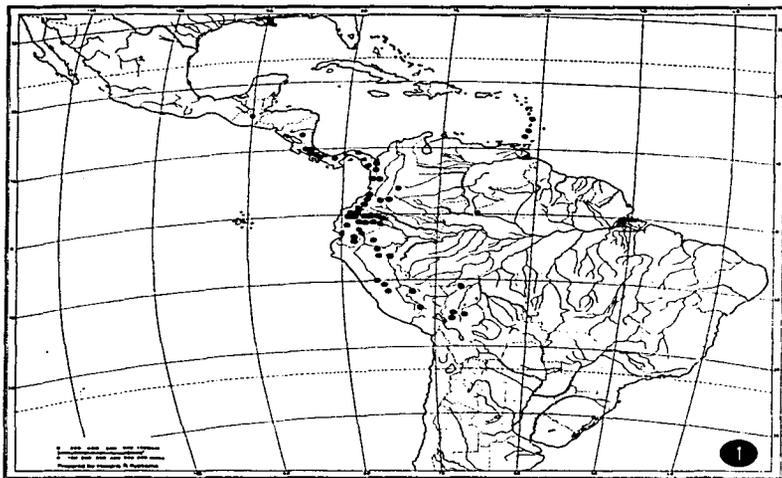
#### FITOGEOGRAFÍA

Las especies en estudio se encuentran distribuidas desde Guatemala hasta Bolivia y Brasil, en América del Sur y una especie en las Antillas Menores (Mapa 1).

Los centros de diversidad son la región del Chocó (Colombia Occidental y Noroeste de Ecuador) (Gentry, 1981), en donde se presentan 8 especies, de las cuales 5 son endémicas; el otro centro de diversidad se presenta en Costa Rica y Panamá en donde ocurren 6 especies, 3 especies endémicas (Mapa 2). La especie restante es endémica de las Antillas Menores (Martinique [Antillas Francesas], St. Vincent y Grenada) (Tabla 10). En el lado Este de los Andes de Colombia a Bolivia crecen 4 especies, todas ellas endémicas.

Las especies de amplia distribución son *Ceratolepidium pactile* y *C. pinnatifidum*, lo que tal vez esté relacionado con la capacidad adaptativa de estas plantas a la alteración de su hábitat.

Las especies continentales con distribución más restringida son: *Ceratolepidium stolzei*, es



Mapa 1. Distribución general de *Ceratolepidium*.  
 Mapa 2. Distribución fitogeográfica de *Ceratolepidium*.

endémica del lado Este de los Andes ecuatorianos y *C. ribae*, restringida a Panamá.

Moran (1995) menciona que las montañas influyen sobre las pteridofitas neotropicales impidiendo la migración, promoviendo la riqueza de especies y el endemismo, lo cual concuerda con lo que ocurre con las especies estudiadas y restringidas a los Andes occidentales de Colombia y Ecuador, al endemismo en los Andes orientales y las montañas de Costa Rica y Panamá. Las razones para explicar la alta riqueza de especies y endemismo en estas montañas están pobremente documentadas pero Moran (1995) menciona la variedad de pendientes, suelos, rocas, microambientes y elevaciones presentes en esas regiones.

El posible centro de origen de las especies aquí estudiadas probablemente se encuentre en la región Chocó, por el cladograma se infiere que el taxón basal es *Ceratolepidium rivale* las características posiblemente más primitivas del grupo sean algunas de las presentes en esta especie, tales como la venación pinnada, cóstulas prominentes con una vena media distinta en cada grupo y 6-8 venillas laterales, uniéndose todas ellas con las del siguiente grupo, llegando libres al margen; tricomas hialinos en la superficie abaxial de la lámina entre las venas.

Las barreras geográficas separaron a las especies distribuyendo del lado este a *Ceratolepidium aberrans*, *C. pinnatifidum* y *C. andinum*.

Es probable que el resto de las especies representen al grupo de especies más derivado con caracteres tales como escamas en la superficie abaxial de la lámina entre las venas y presencia de mucílago en el pecíolo.

Las barreras geográficas favorecieron la especiación y esto puede verse entre *Ceratolepidium chimborazense* que se distribuye del lado Oeste de los Andes y *C. stolzei* del lado este de los Andes, ambas especies son parecidas en la división de la lámina y el tipo de venación pero con distinto tipo de indumento en el lado abaxial de la lámina y en la cantidad de escamas en los ejes.

Los Andes y las montañas de Costa Rica y Panamá son relativamente jóvenes, por lo que se sugiere que las especies de *Ceratolepidium* son jóvenes también (Moran, *com. pers.*).

**Tabla 10. Distribución de *Ceratolepidium* por región (las especies endémicas están en negritas).**

REGIÓN	ESPECIES
Guatemala y Nicaragua	<i>C. pactile</i>
Costa Rica y Panamá	<i>C. atirrense</i> , <i>C. ceratolepis</i> , <i>C. tellingeri</i> , <i>C. pactile</i> , <i>C. ribae</i> , <i>C. sanderi</i>
Grenada, Martinique y St. Vincent	<i>C. godmanii</i>
Colombia y Ecuador	<i>C. aberrans</i> , <i>C. andinum</i> , <i>C. ceratolepis</i> , <i>C. chimborazense</i> , <i>C. chocoense</i> , <i>C. macrodictyon</i> , <i>C. pactile</i> , <i>C. pinnatifidum</i> , <i>C. rivale</i> , <i>C. sanderi</i> , <i>C. stolzei</i>
Perú y Bolivia	<i>C. andinum</i> , <i>C. pinnatifidum</i>
Brasil	<i>C. aberrans</i>

## TRATAMIENTO TAXONÓMICO

De acuerdo con los resultados de los diferentes estudios realizados y sobre todo a su evaluación por métodos cladísticos, se concluye que las quince especies estudiadas y propuestas para ser segregadas de *Diplazium* son aquí reconocidas como un género nuevo cuyo tratamiento taxonómico se presenta a continuación.

En este estudio se ordenaron las especies alfabéticamente. La sinonimia dada para cada especie es completa. El formato seguido en las descripciones es el sugerido por la Organización para Flora Neotrópica por el Herbarium of the University of Utrecht, The Netherlands (1992). Los mapas de distribución fueron compilados de los ejemplares revisados. El concepto de especie que se sigue en este trabajo es el morfológico.

**CERATOLEPIDIUM** Pacheco, **gen. nov.**<sup>1</sup>- Tipo: *Asplenium ceratolepis* H. Christ, Bull. Herb. Boissier sér. 2, 4: 658. 1896. [*Ceratolepidium ceratolepis* (H. Christ) Pacheco].

*Rhizoma erectum vel decumbens, mucosum, squamosum; squamis lanceolato-linearibus, acuminatis, basi subcordatis, apice bidentatis bicoloribus, ad marginem dentibus furcatis nigris vel brunneis. Folia fasciculata ad 250 cm longa, partim dimorpha, fertilem stipitibus quam sterilem longioribus, lamina et pinnis quam sterilem angustioribus elevatioribusque; stipites sulcati, pneumatophoris provisi, stipes, rhachis, costa, costulae et venae omnino trichomatibus cateniformibus, flexuosis vestita; rhachis in 1/3 parte distali alatus, sine gemmis; lamina juvenilis integra ad 1-pinnato-lobata, matura integra ad 1-pinnato-pinnatifida, supra nitens, subtus inter venas squamis lanceolatis vel ellipticis, margine dentatis, dentibus furcatis, interdum squamis stellatis et vel trichomatibus cateniformibus; venatio reticulata; sori lineari, diplaziodei sucus venis per 3/4 partes; indusium lineare, membranaceum; sporangium glabrum, annulo verticali e 12-18 cellulis composito.*

---

<sup>1</sup>La validez de las descripciones en latín del género y de las especies nuevas así como las combinaciones nuevas están supeditadas a su publicación, de acuerdo a los artículos 29-45 y 61 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (1994).

*Plantas terrestres. Rizoma* erecto o decumbente, dictiostélico, generalmente con mucílago, rizoma y por lo menos en la base del pecíolo abundantemente escamosos, las escamas lanceoladas, brillantes, generalmente bicoloras, el margen con dientes bífidos, negros o pardos, basifijas, la base cordiforme, el ápice terminando en dos dientes. *Hojas* fasciculadas, hasta 250 cm de largo, parcialmente dimorfas, la fértil con pecíolo más largo, la lámina y pinnas más estrechas y erectas que las estériles; *pecíolo* con una banda de neumatóforos a cada lado, dos surcos en el lado adaxial que se continúan en el raquis, pecíolo, raquis, costa, cóstulas y venas, cubiertos por tricomas flexuosos, cateniformes, con las paredes transversas ferrugíneas; *raquis* alado en el 1/3 distal, sin yemas; *lámina* entera a 1-pinnado-lobada cuando joven, entera a 1-pinnado-pinnatífida cuando adulta, ápice pinnatífido, brillante en el lado adaxial, la superficie abaxial de la lámina con escamas lanceoladas o elípticas con dientes bífidos en el margen, a veces con escamas estrelladas y/o tricomas cateniformes entre las venas; *venación* reticulada o cuando menos formando aréolas costales o cercanas al margen de la pinna. *Soros* diplazioides, lineares, siguiendo las venas 3/4 partes de la costa hacia el margen; *indusio* linear, membranáceo; *esporangios* glabros con anillo vertical, de 12-18 células, el pedicelo con dos capas de células; *esporas* monoletes, con perisporio.  $\underline{x}$ = desconocido.

*Ceratolepidium* se distingue de *Diplazium* por las escamas del rizoma brillantes, bicoloras, el margen con dientes bífidos, negros o pardos, basifijas, la base cordiforme, el ápice terminando en dos dientes, venación reticulada, superficie abaxial de la lámina con escamas y/o tricomas entre las venas, lámina entera a 1-pinnada-pinnatífida, los segmentos amplios.

El nombre *Ceratolepidium* proviene del griego **cerato** = con cuernos, relacionado con el ápice bífido del margen de las escamas del rizoma y ejes y **lepido** = escama.

Clave para la identificación de las especies de *Ceratolepidium*

1. Lámina entera o lobada; costa abaxialmente con escamas ovado-lanceoladas, pardo rojizas, el margen ligeramente más oscuro, ovado-lanceoladas..... 1. *C. aberrans*
1. Lámina pinnatífida a 1-pinnado-pinnatífida; costa abaxialmente con escamas linear-lanceoladas, usualmente bicoloras, ..... 2
2. Lámina 1-pinnado-pinnatífida..... 3
3. Venas conspicuamente anastomosadas desde la aréola costal hasta el margen de la pinna; superficie abaxial de la lámina con escamas estrelladas ferrugíneas entre las venas..... 14. *C. sanderi*
3. Venas libres desde la aréola costal hasta el margen de la pinna; superficie abaxial de la lámina con tricomas cateniformes, flexuosos, leonados entre las venas ..... 4. *C. ceratolepis*
2. Lámina pinnatífida a 1-pinnada..... 4
4. Cóstulas evidentes casi hasta el margen de la lámina; venación pinnada, con una vena distinta en el centro de cada grupo y 6-8 venillas laterales, que se unen con las del siguiente grupo; soros cortos, 0.1-1.5 cm, no continuos desde la costa al margen..... 13. *C. rivale*
4. Cóstulas esencialmente ausentes; venación pinnada, sin una vena distinta en el centro de cada grupo; soros alargados continuos en los 2/3 basales de las venas..... 5
5. Pinnas con una serie regular de aréolas costales..... 6
6. Escamas de ejes y venas sin dientes bífidos..... 7
7. Lámina pinnatífida, o sólo el par basal de pinnas libres..... 11. *C. pinnatifidum*
7. Lámina pinnada, con varios pares de pinnas libres..... 6. *C. chocoense*
6. Escamas de los ejes y venas con dientes bífidos..... 8
8. Superficie abaxial de la lámina con escamas concoloras estrelladas, elípticas o circulares entre las venas ..... 9
9. Escamas escasas en todos los ejes; venas profusamente anastomosadas

- desde la costa hasta el margen; superficie abaxial de la lámina con escamas estrelladas entre las venas, el cuerpo de la escama más pequeño que las setas.....8. *C. macrodictyon*
9. Escamas abundantes en todos los ejes; venas formando una serie de aréolas costales, de las que surgen venas que corren paralelas hacia el margen, uniéndose entre sí en el último tercio de la costa hacia el margen; superficie abaxial de la lámina con escamas casi circulares, a elípticas entre las venas, el cuerpo de la escama más grande que las setas.....12. *C. ribae*
8. Superficie abaxial de la lámina con tricomas cateniformes, leonados y escamas bicoloras, lanceoladas, con dientes marginales bífidos, castaños entre las venas.....10
10. Venas principales evidentes; base de las costas no aladas adaxialmente; pinnas libres 2-12 pares, alternas..... 10. *C. pactile*
10. Venas principales ausentes; base de la costa alada adaxialmente en las pinnas basales; pinnas libres 3-4 pares, opuestas a subopuestas ..... 2. *C. andinum*
5. Pinnas sin una serie regular de aréolas costales, usualmente con venas en grupos de 3-6, éstas anastomosándose más allá de la mitad de la costa hacia el margen, las venas del mismo grupo y de grupos adyacentes anastomosándose distalmente.....11
11. Lámina abaxialmente con escamas en forma de X, 0.01-0.02 cm de diámetro, sin tricomas..... 15. *C. stolzei*
11. Lámina abaxialmente con escamas estrelladas de 0.02-0.05 cm de diámetro, con 4-5 setas, con tricomas cateniformes o con escamas lanceoladas dentadas, los dientes bífidos en el ápice, a veces muy largos... ..12
12. Lámina abaxialmente con escamas estrelladas, con 5 setas.....

- ..... 5. *C. chimborazense*
12. Lámina abaxialmente con tricomas cateniformes o con escamas lanceoladas, dentadas, los dientes bífidos en el ápice.....13
13. Lámina abaxialmente con tricomas cateniformes.....3. *C. lellingeri*
13. Lámina abaxialmente con escamas lanceoladas, dentadas, los dientes bífidos, a veces muy largos.....14
14. Pinnas 18.5-20 x 3.7-4.5 cm, esporas 36-40 micrómetros ..... 9. *C. atirrense*
14. Pinnas 20.5-32.3 x 4.8-11 cm, esporas 51-55 micrómetros ..... 7. *C. godmanii*

**1. *Ceratolepidium aberrans*** (Maxon & C. V. Morton) Pacheco, *comb. nov.*

Fig. 67.

*Diplazium aberrans* Maxon & C. V. Morton, Amer. Fern J. **36**: 93-94. 1946. Tipo.

Colombia. Caquetá: At Sucre, *Woronow & Juzepczuk 5877* (holotipo LE, foto F!; isotipo US!, foto UAMIZ!).

*Rizoma* erecto, densamente escamoso, las escamas 1.0-1.5 x 0.03-0.10 cm, lanceoladas, pardas, pajizas, bicoloras, el margen negruzco con 1-4 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos. *Hojas* 43.5-109 cm, erectas, arqueadas, las hojas adultas y juveniles enteras, casi sésiles a pecioladas; *pecíolo*, cuando presente, 0.3-23.5 x 0.2-0.7 cm, verde, negruzco en la base cuando fresco, pardo al secar, cubierto de escamas 0.7-1.4 x 0.02 cm, ampliamente ovadas, pajizas, pardas, bicoloras con el margen castaño a pardo oscuro con 1-4 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos; *lámina* 35.5-80 x 7.0-15.5 cm, papirácea cuando seca, subcoriácea cuando fresca, oblanceolada, base atenuada, decurrente, ápice agudo a acuminado, margen entero, revoluto, membranáceo, en ocasiones undulado y lobado hacia la base, cuando fresca verde olivo en el lado adaxial, verde seco en el abaxial, la costa

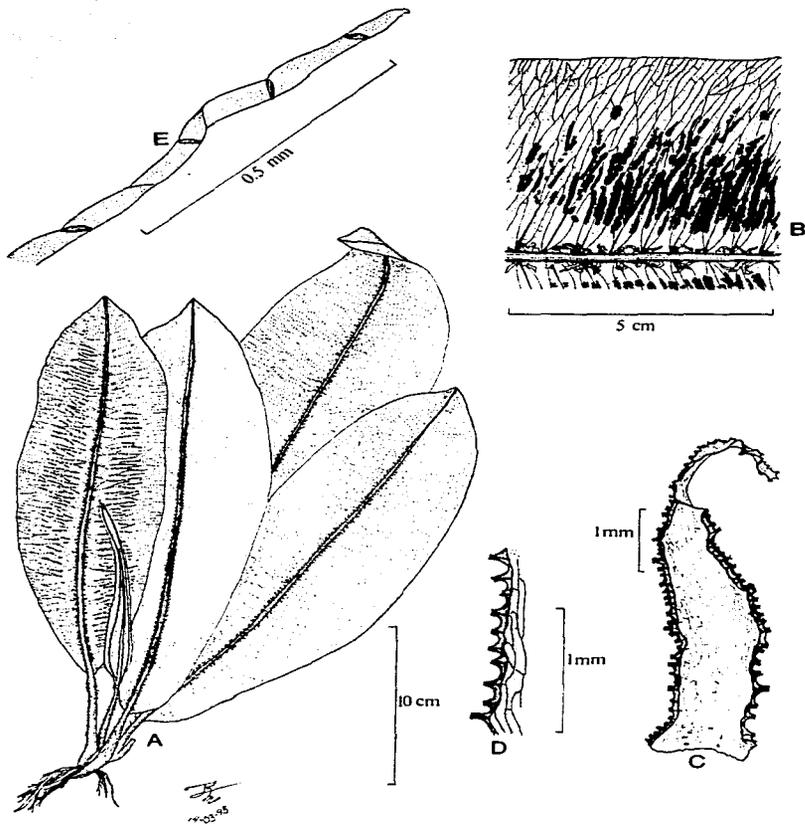


FIG. 67. *Ceratolepidium aberrans*. (Skutch 4532). A, hábito; B detalle de la lámina; C, escama de la costa; D, detalle del margen de la escama; E, tricoma, lado abaxial de la lámina, entre las venas.

adaxialmente sin alas, abaxialmente con escamas 0.6-1.0 x 0.2 cm, ovado-lanceoladas, el margen ligeramente más oscuro, con dientes bífidos, la superficie abaxial entre las venas con tricomas cateniformes, hialinos o ferrugíneos; *venas* abundantemente anastomosadas desde la costa hacia el margen, llegando libres al margen, venas principales ligeramente conspicuas, al menos 30 pares, las aréolas costales estrechamente triangulares. *Soros* 0.8-3.2 cm, alcanzando 2/3 desde la costa al margen; *indusio* membranáceo, pardo-ferrugíneo, brillante; *esporangios* con anillo de 13-16 células; *esporas* (31)35-59(74) x (20)25-39(43) micrómetros, pardo oscuras.

**Distribución** (Mapa 3). Colombia, Ecuador y Brasil.

**Ejemplares revisados. COLOMBIA.** CAQUETÁ: At Sucre, *Woronow & Juzepczuk 5877* (US).

**ECUADOR.** MORONA-SANTIAGO: Cordillera Cutucu, 900-1300 m, *Camp E-1104* (NY, S, US); Cordillera del Cutucu. Carretera Patuca-Santiago, 20 km al S. de Patuca, 400 m, *Navarrete 571* (AAU); Cordillera de Cutucu, road Méndez-Morona, 800 m, *van der Werff & Palacios 10359, 10390* (AAU, F, MO, UC); Along new road Méndez-Morona, 650 m, *van der Werff & Gudiño 11118* (AAU, MO, UC); Along new road Méndez-Morona, km 55-62, 800 m, *van der Werff & Gudiño 11374* (AAU). NAPO: Entre el Río Pucuno y el Río Guamaní, carretera Hollín Loreto-Coca, 1100-1200 m, *Cerón 2903* (MO, QCA, QCNE, UC); Along road from Tena, past Muyunato end of road, where bridge over Río Tena is under construction, ca. 2 km W of Muyuna, ca. 5.7 km W of Tena, 500 m, *Croat 58847* (HUA, MO); Cerro Antisana, 3 miles SW of Tena, 2000 ft, *Grubb et al. 1486* (BM); Archidona, *Jameson s.n.* (K); Baeza-Tena por camino, 5 km al sur de Cosanga, 1100 m, *Moran 3506A* (MO); Road Cotundo-Loreto, ca. 38 km from junction with road Baeza-Tena, 1250 m, *Ollgaard 98041* (AAU, QCA); Km 32, Carretera Hollín-Loreto, 1160 m, *Pacheco 3328A* (AAU, F, MEXU, MO, QCNE, UAMIZ, US); Cantón Archidona, faldas al sur del Volcán Sumaco, carretera Hollín-Loreto, km 31, 1200 m, *Palacios 4076* (AAU, MO, UC); Cantón El Chaco, Río Granadillo, Campamento de INECEL, "Codo Alto", 1300 m, *Palacios 5490* (MO, QCNE, UAMIZ); Cantón El Chaco, Codo Sinclair, 650 m, *Palacios 5752* (AAU, MO, QCNE, UAMIZ, UC). PASTAZA: Mera, on tree trunk in rastrojo



towards Río Tigre, 1100 m, *Asplund 18570* (S); Puyo, forest about 2 km E of the village, 850 m, *Asplund 19297* (S); 2 km al NE de Mera, 1100 m, *Baker et al. 5621* (NY); Puyo-Arajuno road, 1-5 km SW Diez de Agosto, 900 m, *Harling & Andersson 16858* (AAU); About 0.5 km SE of El Puyo, *Hudson 883* (MO, UC); El Porvenir, ca 5 km N of Puyopungu, *Lugo 4884* (AAU); Road Puyo-Macas, 31 km from Puyo, 1100 m, *Ollgaard & Balslev 9057* (AAU, F, GH, UC); Environs of Mera, 3900 ft., *Plowman & Davis 4483* (F); Vicinity of Puyo, Eastern foot hills of the Andes, *Skutch 4532* (A, F, K, MO, NY, US). **SUCUMBIO:** Gonzalo Pizarro Cantón, Bosque Protector Los Cedros, Cuenca del Río Tigre, 1000 m, *Tipaz et al. 751* (AAU). **TUNGURAGUA:** Excursion to Canelos, Río Topo near Pintuc, 1000 m, *Stübel 910* (B). **ZAMORA-CHINCHIPE:** 4 km W of Panguintza on road to Panguintza Alto, 1110-1200 m, *Harling & Andersson 24123* (QCA).

**BRASIL. AMAZONAS:** Between Missao Salesiana and Serra Pirapucú, 800-1000 m, *Silva & Brazao 60853* (UC).

*Ceratolepidium aberrans* es una de las tres especies que se encuentran en el lado este de los Andes. Crece a menudo con *C. pinnatifidum* y hay evidencias de que hibridizan, tales como la existencia de ejemplares intermedios, variación en la lámina (Fig. 68), por ejemplo, *Palacios 5752* que presenta escamas de la costa concoloras entremezcladas con escamas bicoloras, hojas muy grandes y anchas, lámina entera y sin pecíolo, algunos esporangios colapsados y esporas de dos tamaños distintos. *Plowman & Davies 4483* (S, US) presenta lámina pinnatifida, escamas en la costa ovado-lanceoladas, concoloras, el margen entero, entremezcladas con escamas bicoloras, el margen con dientes apicalmente bífidos y esporas abortadas. Se requieren más estudios para comprobar tal hipótesis.

**2. *Ceratolepidium andinum* Pacheco *sp. nov.*** Tipo. Ecuador. Zamora-Chinchipe:

Cordillera del Cóndor, Chinapintza, trail leading to Destacamento Mayaycu Alto, 1350-1480 m, *Ollgaard 98419* (holotipo QCA!, isotipo AAU!).

Fig. 69.

*Ceratolepidium pinnatifidum* (Kunze) Pacheco *affine*, a quo differt 2-3 paribus pinnis liberis; costa ala adaxiali tantum basi.



FIG. 68. *Ceratolepidium aberrans*. Diagramas de las sombras de las hojas mostrando su variabilidad.

*Rizoma* erecto, escamoso, las escamas 1.2 x 0.2 cm, ovado-lanceoladas, pardas, bicoloras, el margen negruzco, con 2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos en el ápice. *Hojas* 43-92 cm, erectas, arqueadas, las hojas adultas 1-pinnadas, las jóvenes pinnatífidas; *pecíolo* 21.7-46.5 x 0.6-1.0 cm, pardo oscuro al secar, con escasas escamas 0.5 x 0.2 cm, semejantes a las del rizoma con el margen negruzco con 1-4 hileras de células escleróticas; *lámina* 21-45.5 x 15-30 cm, coriácea, ovado-lanceolada, base ligeramente reducida a truncada, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 3-4 pares de segmentos enteros, separados por un seno redondeado, no traslapados, pardo negruzca al secar; *raquis* recto, con escamas 0.2 x 0.02-0.05 cm, linear-lanceoladas, ovado-lanceoladas semejantes a las del pecíolo; *pinnas* libres 2-3 pares basales, 1 par adnato, 7-14 x 2.2-5.0 cm, subequiláteras, opuestas a subopuestas, oblongas, patentes, base truncada a ligeramente reducida, peciólulo 0.1-0.2 x 0.1-0.2 cm, ápice agudo a acuminado, margen entero, revoluto, membranáceo, la costa con un ala en la base que proviene del raquis, el resto de la costa sin alas adaxialmente, con escamas 0.05-0.1 x 0.02 cm abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con tricomas cateniformes, la superficie adaxial glabra; *venas* abundantemente anastomosadas desde la costa hacia el margen, venas principales no evidentes, las aréolas estrechas, la aréola costal triangular, las venas con el ápice claviforme. *Soros* 0.6-1.0 cm, ramificándose siguiendo las venas hasta casi alcanzar el margen de la pinna; *indusio* membranáceo, pardo, brillante, estrecho, eroso; *esporangios* con anillo de 13-15 células; *esporas* (32)40-44 x (20)28-36 micrómetros, pardo- ferrugíneas.

**Distribución.** (Mapa 4). Ecuador, Perú, Bolivia.

**Ejemplares revisados. ECUADOR. MORONA-SANTIAGO:** Dense forest between Campanas and Arenillas, along Río Tintas, ca. 45 km SE El Pan, 2195 m, *Steyermark 53574* (F, US). **ZAMORA-CHINCHIPE:** Cordillera del Cóndor; Chinapintza, trail leading to Destacamento Mayaycu Alto, 1350-1480 m, *Ollgaard 98419* (QCA).

**PERU. AMAZONAS:** Prov. Bagua. Ca. 20 km (by trail) E of La Peca, 6560 ft, *Barbour 2858* (MO).

**BOLIVIA. COCHABAMBA:** road to San Onofre, 3.3 +ó- N of road to Villa Tunari at point

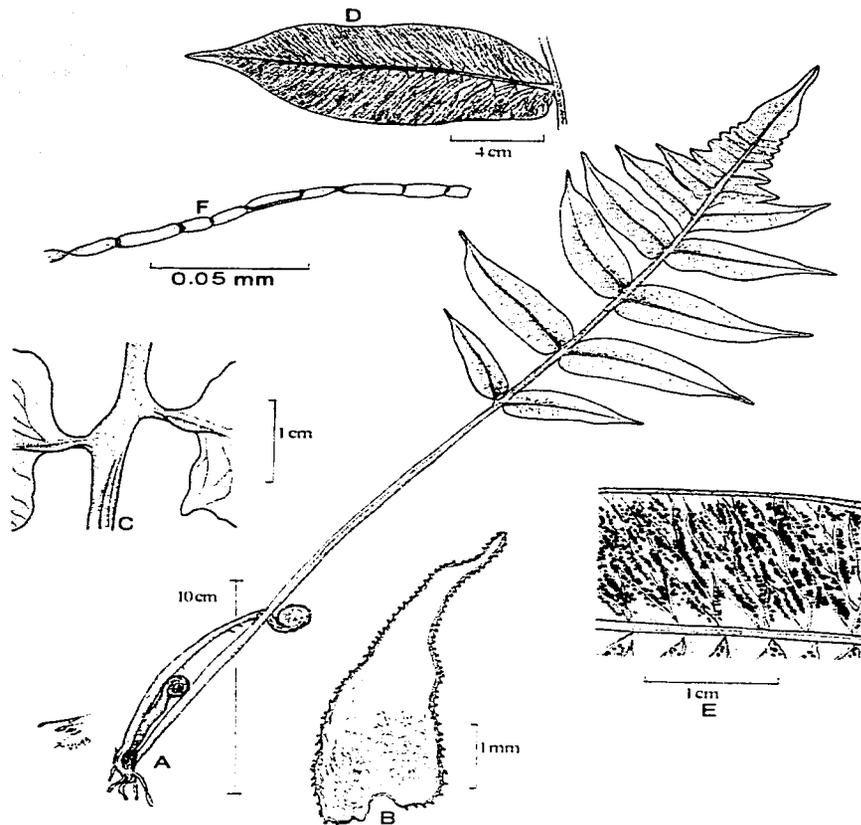


FIG. 69. *Ceratolepidium andinum*. (Ollgaard 98419. Buchtien 28). A, hábito; B, escama del pecíolo; C, detalle de la base del primer par de pinna; D, pinna media; E, detalle de la pinna lado abaxial; F, tricoma, lado abaxial de la lámina entre las venas.

97.5 km from Cochabamba, 5250-5560 ft, *M. S. Foster 79-141* (MO). **LA PAZ:** Región von Mapiri, San Carlos, 850 m, *Buchtien 28* (UC *pro parte*, US); Región subtropical, Polo-Polo bei Coroico, Nordyungas, 1100 m, *Buchtien 3488* (F, GB, US); “Im nassen Bergwald von Espiritu Santo, 1600 m, *Herzog 2231* (B, US).

*Ceratolepidium andinum* se distingue por tener 2-3 pares de pinnas libres, la base de la costa con un ala prominente en el lado adaxial. Este último carácter sólo se presenta en *C. andinum*. Es una de las tres especies que se encuentran al este de los Andes, las otras especies son *C. aberrans* y *C. pinnatifidum*. Se relaciona con *C. pinnatifidum*, pero se diferencia de ésta, además de los caracteres diagnósticos, por los pliegues del perisporio que en *C. andinum* son fimbriados y en *C. pinnatifidum* son irregulares.

### 3. *Ceratolepidium atirrense* (Donn. Sm.) Pacheco, **comb. nov.**

Fig. 70.

*Diplazium atirrense* (Donn. Sm.) Lellinger, Amer. Fern J. **67**(2): 58. 1977. *Gymnogramme ceratolepis* var. *atirrensis* Donn. Sm., Bot. Gaz. **23**: 251. 1897. Tipo. Costa Rica. Cartago: Atirro, 1800 ft, *Donnell Smith 6882* (holotipo?, isotipo K! US!, fragmentos NY!, P!, US!).

*Diplazium moranii* C. D. Adams, Novon **2**: 296-297. 1992. Tipo. Costa Rica.

Cartago: forests near the entrance to Parque Nacional Tapantí, 1270 m, 3 Aug. 1983, *Moran 3337* (holotipo MO!, foto UAMIZ!).

*Rizoma* erecto, decumbente, las escamas 1.0 x 0.1-0.2 cm, linear lanceoladas, pardas, bicoloras, el margen negruzco, con 2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos. *Hojas* 70-170 cm, erectas, arqueadas, las hojas maduras 1-pinnado-lobadas, las jóvenes lobadas a pinnatífidas; *pecíolo* 30.5-66.5 x 1.0-1.4 cm, pardo al secar, verde oscuro a negruzco en la base cuando fresco, con escamas 1-1.5 x 0.1-0.15 cm, lanceoladas, ligeramente torcidas, amarillo-pardas, bicoloras, el margen pardo oscuro, con 2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos; *lámina* 44-110 x 28-36 cm, coriácea, lanceolada, base reducida, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido

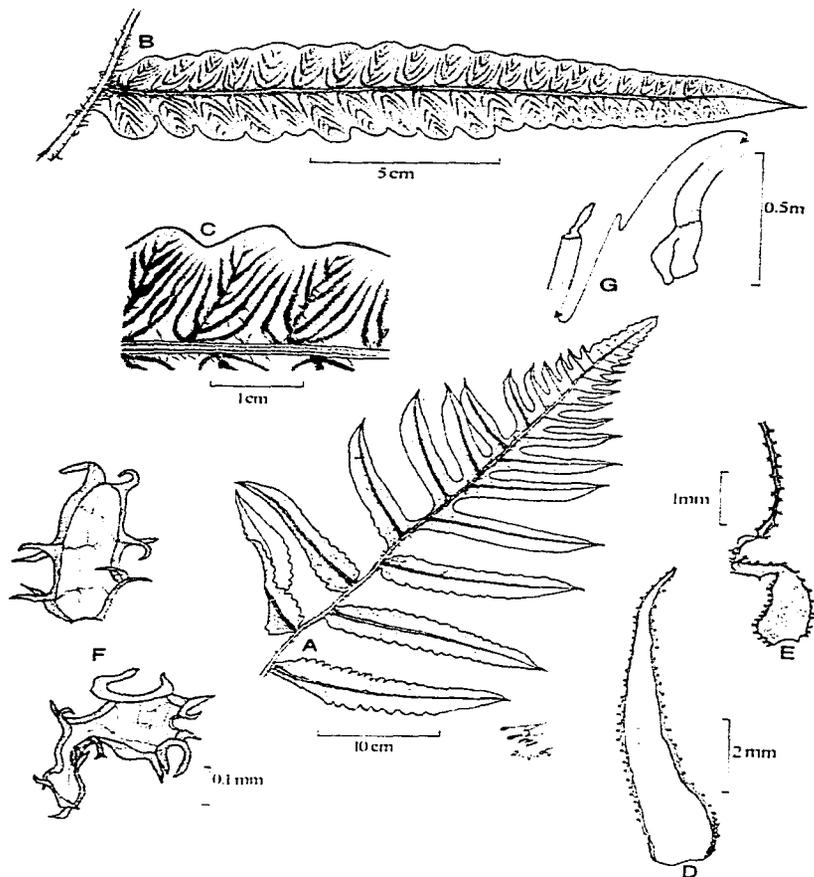


FIG. 70. *Ceratolepidium atirrense*. (Moran 3337). A, pinnas medias y ápice de la lámina; B, pinna media; C, detalle de la pinna; D, escama del pecíolo; E, escama del raquis; F, escamas del lado abaxial de la lámina entre las venas; G, base y ápice de un tricoma cateniforme del lado abaxial de la lámina entre las venas.

con 6-10 pares de segmentos enteros, separados por un seno redondeado, verde olivo en el lado adaxial, verde claro en el abaxial cuando fresca; *raquis* a veces en zig-zag, con escamas 0.8-1.0 x 0.5-0.8 cm, similares a las del pecíolo; *pinnas* libres 5-7 pares, 18.5-29 x 3.5-7.5 cm, subequiláteras, alternas, oblongo-lanceoladas, distantes, subpatentes, base subequilátera, sésiles a cortamente pecioluladas, el ápice agudo, acuminado, margen lobado-crenado, la costa sin alas adaxialmente, con escamas 0.5 x 0.8 cm, semejantes a las del pecíolo abaxialmente, superficie abaxial entre las venas con pelos cateniformes, abundantes escamas lanceoladas y dentadas, los dientes bífidos; *venas* anastomosándose en el tercio distal hacia el margen, a veces anastomosadas cerca de la costa, sin cóstulas ni venas principales. *Soros* 1.0-2.0 cm, siguiendo las venas; *indusio* membranáceo; *esporangios* con anillo de 12-14 células; *esporas* 36-40 x 20-28 micrómetros, pardas.

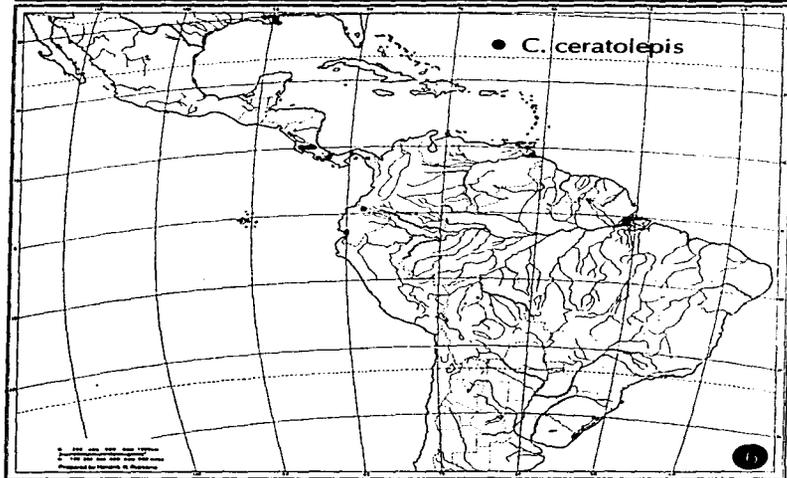
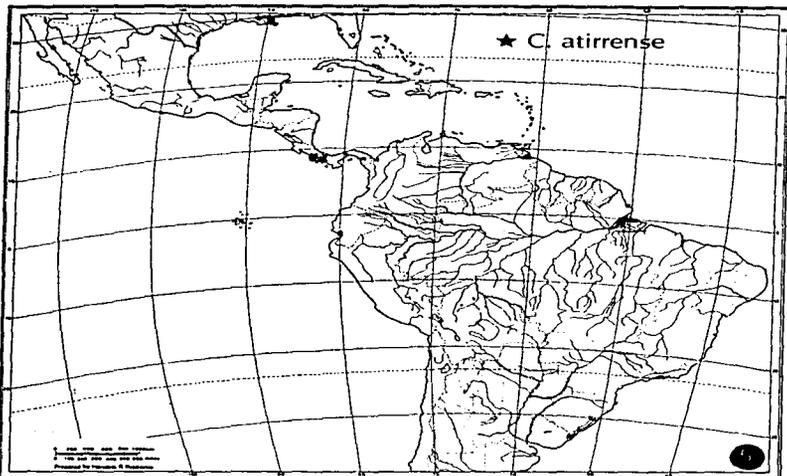
**Distribución** (Mapa 5). Costa Rica, Panamá.

**Ejemplares revisados. COSTA RICA.** CARTAGO. Reserva de Tapantí, 1300-1800 m, Gómez P. 18780 (MO *pro parte*, UC *pro parte*); Sendero Pava, Parque Nacional Tapantí, 1300 m, Pacheco *et al.* 3362-4, 3362-5 (UAMIZ); Along trail leading eastward into mountains from road into Tapantí Reserve, ca. 1 km S of jct. of Quebrada Salto and Río Grande de Orosí, also known as Quebrada ValVerde, 1500-1800 m, Smith *et al.* 2122 (MO *pro parte*, UC *pro parte*).

**PANAMA.** CHIRIQUÍ. Along road between Gualaca and fortuna dam site, 10.1 mi NW of Los Planes de Hornito, 1250 m, Croat 50043 (CR *pro parte*, MO).

Los ejemplares Pacheco 3362-4 y 3362-5 presentan esporangios colapsados. El material tipo presenta esporas sin perisporio y esporangios colapsados, los otros ejemplares de herbario son hojas vegetativas o con esporangios con escasas esporas o esporangios colapsados. Desafortunadamente no hay suficiente material para determinar si las esporas siempre son abortadas.

*Ceratolepidium atirrense* se encuentra relacionado con *C. lellingeri* (véanse comentarios bajo esta especie).



Mapa 5. Distribución de *C. atirrense*.  
Mapa 6. Distribución de *C. ceratolepis*.

#### 4. *Ceratolepidium ceratolepis* (H. Christ) Pacheco **comb. nov.**

Fig. 71.

*Asplenium ceratolepis* H. Christ, Bull. Herb. Boissier. sér. 2, **4**: 658. 1896. Tipo.

Costa Rica. San José: Carrillo, 300 m, *Pittier 1170* (holotipo BR, fotos BM!, US!; isotipos BR, CR!, G!, P, US!, foto UAMIZ!, fragmento US!). *Diplazium ceratolepis* (H. Christ) H. Christ, Farnkr. Erde 221. 1897. *Athyrium ceratolepis* (H. Christ) Copel., Gen. Fil. 150. 1947. *Diplazium ceratolepis* (H. Christ) L. D. Gómez, Brenesia **12/13**: 61. 1977.

*Diplazium atirrense* (Donn. Sm.) Lellinger var. *lobulatum* C. D. Adams, Novon **2**: 292. 1992. Tipo. Costa Rica. Alajuela: Finca los Ensayos, ca. 11 mi. NW of Zarcero, 850 m, 15 Aug. 1977, *Croat 43638* (holotipo MO!; isotipo MEXU).

*Rizoma* erecto o decumbente, densamente escamoso, las escamas 1-2.1 x 0.1-0.2 cm, lanceoladas, pardas, bicoloras, el margen negruzco con 1-3 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos. *Hojas* 124-200 cm, erectas, con frecuencia arqueadas, las hojas maduras 1-pinnado-pinnatífidas, las jóvenes enteras a pinnado-lobadas; *pecíolo* 40-107.5 x 1.5-2 cm, pardo rojizo al secar, verde oscuro a negruzco en la base cuando fresco, con abundantes escamas 0.8-1.3 x 0.1-0.3 cm, semejantes a las del rizoma, con 1-3 hileras de células escleróticas; *lámina* 60-100 x 37-95 cm, coriácea, quebradiza, membranácea, ampliamente ovado-lanceolada, base reducida alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 2 pares de segmentos pinnatífidos y 7 pares enteros, separados por un seno agudo, verde olivo en el lado adaxial, verde claro en el abaxial cuando fresca; *raquis* a veces en zig-zag, con escamas 0.1-0.6 x 0.1-0.2 cm, similares a las del rizoma; *pinnas* libres 3-10 pares, 35-59 x 9.5-24 cm, inequiláteras, alternas, ovado-lanceoladas, distantes, ascendentes, base inequilátera, ápice pinnatífido, pecioluladas, el peciólulo de 0.8-1.8 x 0.3 cm, la costa sin alas adaxialmente, con escamas 0.2 x 0.02-0.05 cm, semejantes a las del rizoma abaxialmente; *segmentos* 9-11 pares por pinna, 5-14.5 x 2.5-3.2 cm, oblongo-lanceolados, ápice caudado, margen revoluto, membranáceo, seno redondeado, la superficie abaxial entre las venas con

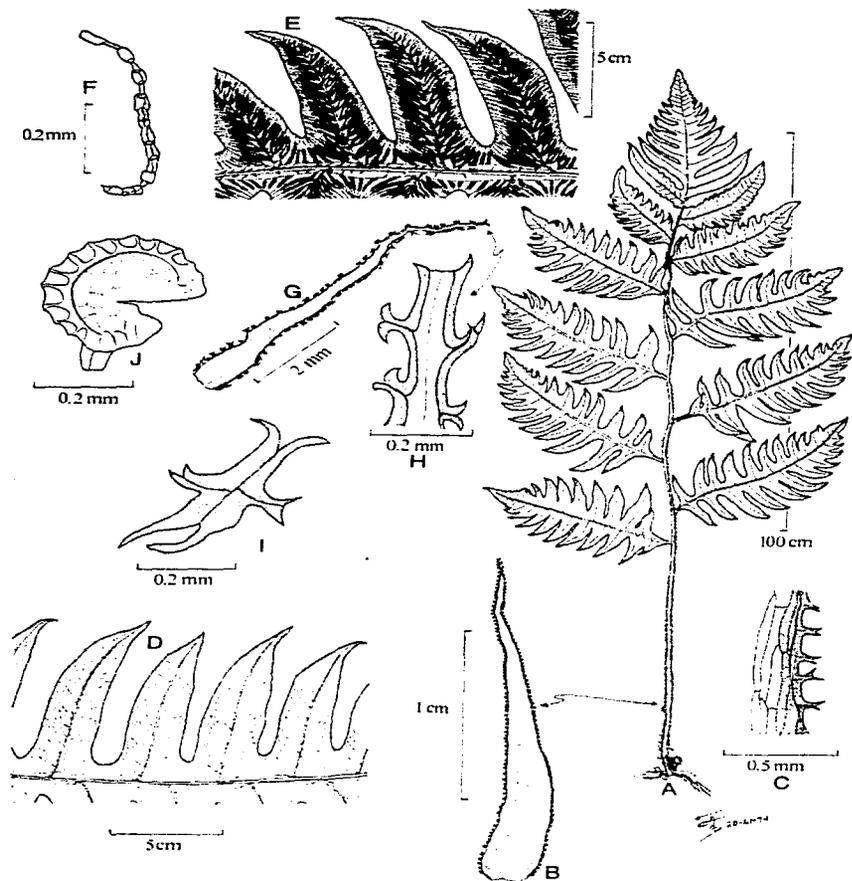


FIG. 71. *Ceratolepidium ceratolepis* (Pacheco 3354) A, hábito; B, escama del peciolo; C, detalle de la escama del peciolo; D, detalle de la pinna lado adaxial; E, detalle de la pinna lado abaxial; F, tricoma presente en los ejes de la hoja; G, escama del raquis; H, detalle del ápice de la escama; I, escama del lado abaxial de la lamina, entre las venas; J, esporangio.

tricomas cateniformes y algunas escamas elípticas y bicoloras; la superficie adaxial glabra; venas libres desde la aréola costal hasta el margen de la pinna, cóstulas prominentes, 12 por pinna, las que se reducen de tamaño hasta desaparecer en el ápice, la aréola costal en forma de un triángulo escaleno, el lado mayor costal, de la aréola surgen 7-8 venas que corren libremente al margen, ocasionalmente se unen una o dos venas, con escamas similares a las del rizoma 0.02-0.3 x 0.01-0.1 cm. Soros 1.4-2.2 cm, desde la aréola costal hasta 3/4 de la costa hacia el margen de la pinna; *indusio* membranáceo, brillante; *esporangios* con anillo de 13-16(18) células; *esporas* 35-55 x 24-43 micrómetros, pardo rojizas.

**Distribución** (Mapa 6). Costa Rica, Panamá, Ecuador.

**Ejemplares revisados. COSTA RICA.** ALAJUELA: Cataratas de San Ramón (Desecho Cabezas), *Brenes 13555* (F, NY), *32810* (CR); La Palma de San Ramón, 1250 m, *Brenes 32724* (CR); East of the Río San Rafael and South of the hot springs, west of La Marina, 500 m, *Burger & Stolze 5012* (CR, GH); Upper drainage of the Río Peñas Blancas below the Monteverde Cloud Forest Nature Reserve, 1250-1350 m, *Burger et al. 10723* (CR, F); Finca Los Ensayos, ca. 11 miles NW of Zarcerro, 850 m, *Croat 43638* (MO); Monteverde Reserve, Atlantic slope in valley of Río Peñas Blancas, 900-950 m, *Hammel et al. 14239* (CR); Monteverde forest Reserve, along camino, 1400 m, *Hennipman et al. 6671* (CR); Upala, Bijagua, El Pilón, Cabeceras del Río Celeste, 700 m, *G. Herrera 1244* (CR, F, MO, UC); San Carlos, Buena Vista, 850 m, *Jiménez 2289* (F, NY, US); 17-20 km NNW of San Ramón by road on way to San Lorenzo, 4 to 7 km N of Balsa, 750 m, *Liesner & Judziewicz 14792* (AAU, CR, UC); Univ. of San Ramon's Biological Field Station, ca. 20 km N of San Ramón, along Río San Lorencito, 800-900 m, *Moran 4125* (CR, MO, UC); Cariblanco, 800 m, *Nisman 116* (CR, GH); 4 km Sureste de Fortuna, 2.5 km suroeste sobre brecha, 500 m, *Pérez-García et al. 374* (CR, ENCB); Canyon of Río Cariblanco and west slope and summit of ridge between Río Cariblanco and Quebrada Quicuyal, SW of Cariblanco, 840-950 m, *Smith et al. 1868* (AAU, BM, CR, MO, UC); North slope of ridge along quebrada draining eastward to Río Cataratitas, ca. 20 km NW of San Ramón, 850

m, *Smith et al. 2255* (CR). **ALAJUELA/HEREDIA:** Virgen del Socorro-Río Sarapiquí-Cariblanco, 600-800 m, *Chacón & Herrera 1198* (CR). **ALAJUELA/UPALA:** Falda Sur Volcán Miravalles, 700-800 m, *Chacón 49* (CR). **CARTAGO:** Vicinity of Pejivalle, 900 m, *Standley & Valerio 46980* (US); El Muñeco, 4500 ft, *Stork 2674* (US). **GUANACASTE:** Along creek bed on El Alto de la Palma, at Finca Miravalles, 1500 m, *Horich 58.504-1* (UC); Tilarán, 558 m, *Valerio 1159* (CR, F). **HEREDIA:** Area between Río Peje and Río Sardinalito, Atlantic slope of Volcán Barba, 480-520 m, *Grayum 6892* (CR); In woods along canyon of the Río Sarapiquí just upstream from bridge on the road to La Virgen del Socorro, 4500 ft, *Hammel 13359* (CR); Virgen del Socorro, 1000 m, *Moran 3175* (AAU); Finca of Dr. L. R. Holdridge, on the Río Puerto Viejo, near the junction with the Sarapiquí, 300 feet, *Scamman 7471* (CR, GH); Chinchona, above the Upper Sarapiquí Valley, 4000 ft, *Scamman 7670* (GH, US); Near Cariblanco, Río Sarapiquí, north of Volcán Poás, 850 m, *Williams 20242* (US). **SAN JOSÉ:** La Ventana, adelante de La Palma, Parque Nacional Braulio Carrillo, 1200-1400 m, *Pérez-García 197* (CR, UAMIZ). La Palma, 1600 m, *Standley 38183* (US); La Palma, *Stork 422* (UC, US); Forêts de La Palma, 1459 m, *Tonduz 12550* (foto BM, P, US); La Palma, 1500 m, *Valerio 3* (US). **PUNTARENAS:** Reserva Biológica Monteverde, Peñas Blancas Valley, *Bigelow & Kukle 91* (CR); Reserva Monte Verde, Sendero Bosque Nuboso, 1510 m, *Pacheco & Bello 3354-1, 3354-2* (UAMIZ), *3354-3* (INBio, UAMIZ), *3354-4* (CR, UAMIZ), *3354-5* (UAMIZ). **SAN JOSÉ:** Along unnamed north fork of Río Zurquí, Cordillera Central, 1500-1600 m, *Smith et al. 1666* (BM, CR); La Hondura, 1400 m, *Valerio 32724* (CR). **PROV. DESCONOCIDA:** Costa Rica, *U. S. M. 1886* (GH).

**PANAMA. BOCAS DEL TORO:** Robalo Trail, Northern slopes of Cerro Horqueta, 6000-7000 ft., *Allen 4977* (MO). **CHIRIQUÍ:** Vicinity of Boquete, Cerro Pate de Macho, SW slope, 1800-1950 m, *Croat 66435* (UC, MO); district Boquete, Bajo Chorro, 6000 ft, *Davidson 301* (F, US, MO); Near Camp I, east of the Río Caldera, 1650 m, *Killip 5234* (GH, US); Along the upper Caldera River, near "Camp I" Holcomb's trail, above El Boquete, 1450-1650 m, *Maxon 5598* (BM); Upper Caldera watershed, between "Camp I" and the Divide, Holcomb's trail, above El Boquete, 1650-1925 m, *Maxon 5677* (US); Along trail

between north fork of Río Palo Alto and Cerro Pate Macho, ca. 6 km NE of Boquete, 1600-2000 m, *A. R. Smith et al. 2350* (UC).

**ECUADOR. CARCHI:** Tulcán Cantón, Arriba de Maldonado, frontera con Colombia, Sitio Chilmá, 2000 m, *Palacios & Rubio 7223* (UAMIZ).

*Ceratolepidium ceratolepis* fácilmente puede distinguirse por la lámina 1-pinnado-pinnatífida y las venas libres desde la aréola costal hasta el margen de la pinna. *Grayum 6892* tal vez sea un híbrido, debido a que sus esporas carecen de perisporio, algunas se observaron colapsadas, algunos esporangios deformes y ocasionalmente las venas que surgen de la aréola costal se anastomosan una o dos veces. *Alice & Louis Fay 3091* (AAU) tiene escamas bicoloras con el margen dentado, los dientes bífidos, la venación abierta, es probable que se trate de una especie no descrita.

Adams (1992) distinguió *Diplazium atirrense* var. *lobulatum* por tener pinnas lobadas a pinnatífidas. Sin embargo estos caracteres se presentan en hojas juvenes de *C. ceratolepis*, incluso llegando a ser fértiles en esta etapa cuando las plantas se encuentran sometidas a cambios en luz, temperatura y humedad en condiciones de invernadero, lo cual fue observado durante más de un año en el Jardín Botánico de la UNAM.

##### 5. *Ceratolepidium chimborazense* (Baker) Pacheco **comb. nov.**

Fig. 72.

*Asplenium chimborazense* Baker, Syn. Fil. 244. 1867. Tipo. Ecuador. Chimborazo: Chimborazo, 3000-4000 feet, *Spruce 5703* (holotipo K!; isotipos B!, foto MO! ex BM!, BR! (pro parte), foto F!, G! ex P!, NY! (fragmento). *Diplazium chimborazense* (Baker) H. Christ, Farnkr. Erde 221. 1867.

*Asplenium hemionitideum* Baker, J. Bot. **15**: 163. 1877. Lectotipo (designado por Pacheco *in*: Stolze, Pacheco & Ollgaard, Flora of Ecuador **49**: 80. 1994):

Ecuador. "Crescit in silv. temperat. et calid, 300-1400 m", *Sodiuro 38/60* (lectotipo K!; isolectotipo BP!). *Diplazium hemionitideum* (Baker) C. Chr., Index Fil. 233. 1905.

*Asplenium fuliginosum* Sodiuro, Recens. Crypt. Vasc. Quit. 40. 1883., non Hooker

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

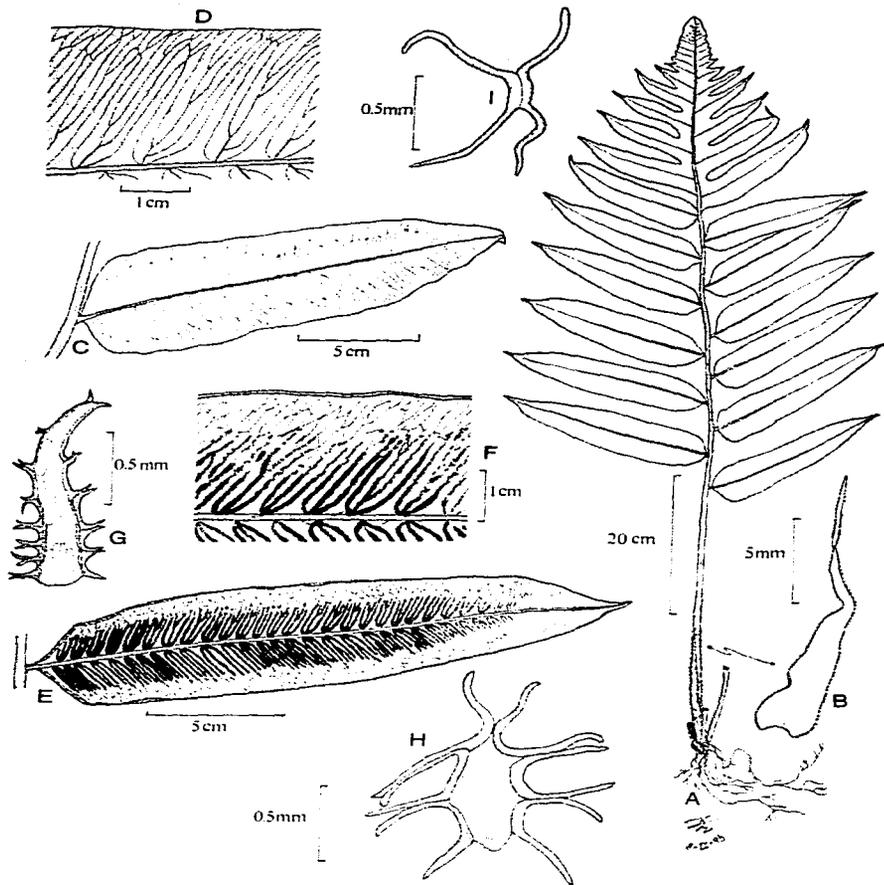


FIG. 72. *Ceratolepidium chimborazense*. (Pacheco 3322) A, hábito; B, escama del pecíolo; C, pinna lado adaxial; D, detalle de la pinna lado adaxial; E, pinna lado abaxial; F, detalle de la pinna lado abaxial; G, escama del raquis; H, I, escamas del lado abaxial de la lámina entre las venas.

(1863). Tipo: Ecuador. "Crece desde los bosques de S. Miguel hasta Canzacoto, 300-2000" *Sodiro s.n.* (ejemplares no localizados).

*Asplenium fuscum* Baker, Ann. Bot. 5: 312. 1891. nom nov. para *A. fuliginosum*

Sodiro y con el mismo tipo. *Diplazium fuscum* (Baker) C. Chr., Index Fil. 232. 1905.

*Asplenium ochraceum* Sodiro, Crypt. Vasc. Quit. 207. 1893. nom illeg. para *A.*

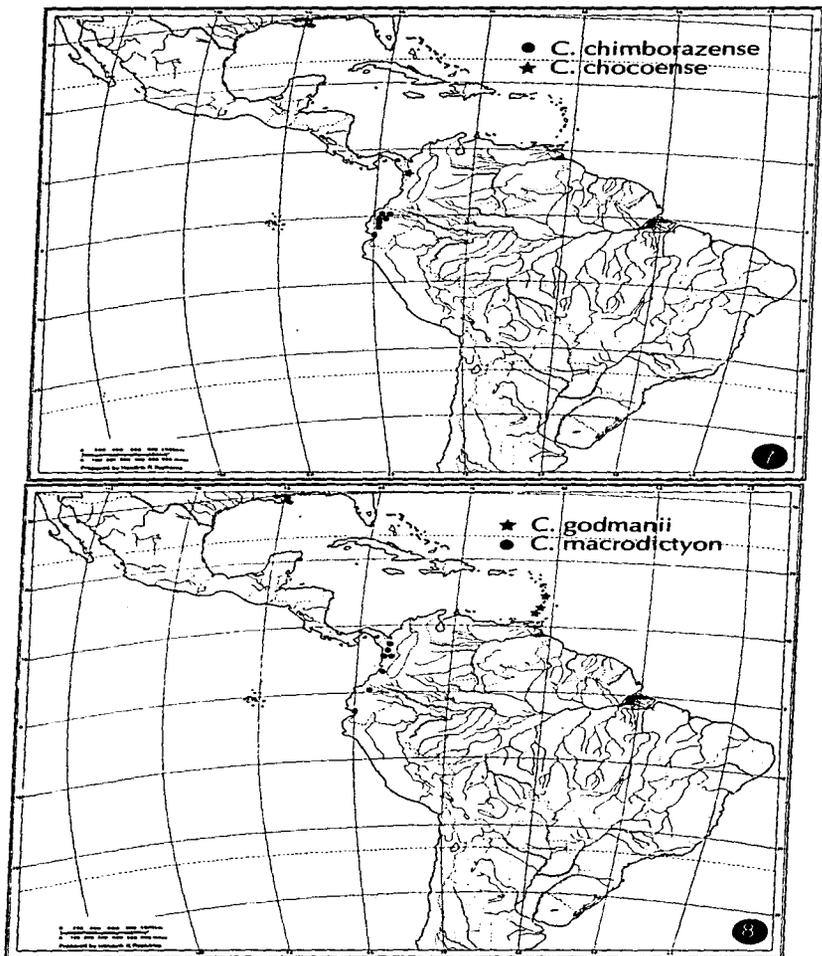
*fuliginosum* Sodiro. *Diplazium ochraceum* (Sodiro) Diels, Nat. Pfl. 1(4): 228. 1899.

*Rizoma* erecto a decumbente, densamente escamoso, las escamas 1.5-2.5 x 0.15-0.25 cm, linear-lanceoladas, ápice acuminado, pardas, bicoloras, el margen negruzco o castaño con 2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bifidos. *Hojas* 100-200 cm, erectas, arqueadas, las hojas maduras 1-pinnadas, las jóvenes enteras a lobadas; *pecíolo* 25-120 x 1.5-2.5 cm, pardo al secar, verde olivo, negruzco en la base cuando fresco, con escamas 0.02-0.05 cm de diámetro, estrelladas, ferrugíneas y escamas 1.0-1.5 x 0.05-0.2 cm, linear-lanceoladas semejantes a las del rizoma, con 1-3 hileras de células escleróticas; *lámina* 50-86.3 x 30-90 cm, subcoriácea, ligeramente carnosa cuando fresca, cartácea, papirácea al secar, lanceolada, base reducida, alcanzando gradualmente un ápice pinnatifido con 6-9 segmentos enteros, separados por un seno redondeado, a veces traslapados, verde olivo en el lado adaxial, verde seco en el lado abaxial cuando fresca; *raquis* recto, a veces en zig-zag, con escamas 0.1-0.5 x 0.02 cm, linear-lanceoladas, margen negruzco, dentado; *pinnas* libres 5-9 pares, 14.7-40 x 4.0-8.5 cm, subequiláteras, alternas, ovado-lanceoladas u oblongo-lanceoladas, enteras, ascendentes, base truncada, cuneada o redondeada, peciolulada 0.2-0.3 x 0.4 cm, a veces el lado basiscópico más desarrollado, ápice acuminado, caudado, margen ondulado, entero, membranáceo, a veces revoluto, la costa sin alas adaxialmente, con escamas 0.15-0.3 x 0.02-0.03 cm, linear-lanceoladas, semejantes a las del pecíolo y raquis abaxialmente, también escamas estrelladas, superficie abaxial entre las venas con escamas estrelladas, ferrugíneas y escamas elípticas bicoloras con el margen ferrugíneo, con dientes bifurcados, superficie adaxial con escamas estrelladas sobre la costa; *venas* en grupos de alrededor de 3-6, anastomosándose en el último tercio hacia el margen, las venas del

mismo grupo y de grupos separados anastomosándose abundantemente, sin cóstulas prominentes ni venas principales, sin aréola costal. *Soros* 1.0-2.5 cm, alcanzando dos tercios desde la costa hacia el margen; *indusio* membranáceo; *esporangios* con anillo de 12-15 células; *esporas* 39-51(55) × 27-35(39) micrómetros, pardo-claras.

**Distribución.** (Mapa 7). Ecuador Occidental.

**Ejemplares revisados. ECUADOR.** AZUAY/CAÑAR: Manta Real: Río Patul, sur de la carretera La Troncal-Zhud, camino entre Zhucay y Río Patul, sur de la carretera La Troncal-Zhud, camino entre Zhucay y Río Patul al base de los Andes Trocha subiendo el pie de monte hasta 1200 m, atrás (Este) del pueblo de Manta Real, 450-800 m, *Foster & Mitsui 13568* (F). COTOPAXI: Quevedo-Latacunga road, km 46 from Quevedo, NE-exposed slopes, 600 m, *Holm-Nielsen et al. 2913* (AAU, NY, UC). CHIMBORAZO: Pallatango-Puente de Chirubo, *Sodiro 9/1891* (P); "Crescit in decliv. Chimborazo", 1000-1300 m, *Spruce 284* (P). LOS RIOS: Hacienda Clementina on Río Pita, Cerro Mombe, 450 m, *Asplund 5559* (E?, US); Hacienda on Río Pita, Cerro Mombe, 450 m, *van der Werff & Gudiño 10848* (AAU, UC). PICHINCHA: By Río Toachi, above the confluence with Río Pilatin, 900 m, *Bell 254* (US pro parte); Centinela, Cantón Santo Domingo, 12 km E of Patricia Pilar, 600 m, *Dodson et al. 7245* (F, QCNE, US); Forest of Cooperativa Sta. Marta #2 al km 3 W of bypass around Santo Domingo, 530 m, *Dodson et al. 8524* (MO, US); Santo Domingo de los Colorados, 31 km from Quito, 925 m, *Ellenberg 3118a* (F, GH), *3118b* (GH); Cantón Quito, Río Guajalito Reserve, 10 km W of Chiriboga, km 69 of old road Quito-Santo Domingo, 1900 m, *Fay & Fay 3095* (AAU); Ca. 2 km NW of Mindo, Hacienda San Vicente on hills ca. 2 km from Finca buildings, 1450-1600 m, *Foster 85-70, 85-82* (UC); Old road Santo Domingo-Chiriboga-Quito, ca. 3 km from bridge over Río Pilaton, 1000 m, *Harling & Andersson 23046* (QCA); Quito, *Jameson s. n.* (K); NE of Vicente Maldonado, Reserva de ENDESA, 600 m, *Laegaard 51596a, 51608* (AAU); "Crescit in sylv. tropicis apud Colorados", 400-1000 m, *Mille 97* (P); "Crescit in sylvis tropicis et subtropicis ad Río Blanco, prope Tandapi", 1800 m, *Mille s.n.* (P, GB, US); Maquipucuna Biological Field Station, ca. 5 km E of Nanegalito and ca. 25 km N of Quito, 1400-1700



Mapa 7. Distribución de *C. chimborazense* y *C. chochoense*.  
 Mapa 8. Distribución de *C. godmanii* y *C. macrodictyon*.

m, *Moran & Rohrbach 5225* (MO); Carretera Quito-Puerto Quito, km 113, 10 km al Norte de la carretera principal, 800, *Moya 005* (AAU); Road El Paraiso-Saguahgal, 3 km from El Paraíso, 1500 m, *Ollgaard et al. 37748* (QCA); Estación Científica Río Guajalito, in Quebrada Las Palmeras, along road Chiriboga-El Tránsito. 1800-1930 m, *Ollgaard 98021* (AAU); Loma Bomboli, just NW of Santo Domingo de los Colorados, 650 m, *Ollgaard & Larrea 98854* (AAU, QCA); Cantón Quito, Parroquia Nanegal, Reserva Maquipucuna, Cerro Sosa, 5 km SE de Nanegal, 1700 m, *Pacheco et al. 3288, 3289, 3290* (QCNE, UAMIZ); Finca del Sr. Luz Rodríguez, al E de Centinela, 380 m, *Pacheco 3303, 3305, 3306* (QCNE, UAMIZ); Centinela, en las montañas de Ila, carretera Patricia Pilar-24 de Mayo, 650 m, *Pacheco 3310, 3311, 3312, 3313, 3316, 3319* (QCNE, UAMIZ); Reserva forestal ENDESA, km 113 de la carretera Quito-Puerto Quito, 600 m, *Pacheco 3320, 3322* (QCNE, UAMIZ); "Crescit in silv. tropical sec. fl. Pilaton", *Sodirol 5/99* (NY); "in silv. bei fl. Pilaton", *Sodirol 10/1900* (GB); "Crescit in silv. tropic bei fl. Pilaton", *Sodirol 10/902* (P); "fl. Pilaton", *Sodirol X/03* (US); "Crescit in silv. tropic. sec. fl. Pilaton", *Sodirol 10/903* (P); "And. Quit." *Sodirol 20/77, 20/78* (B); Along road S toward Cooperativa Atenas, 3-5 km W of Tandapi, 1150 m, *Stolze et al. 1772* (AAU, F, QCA, QCNE, UAMIZ); 73 km W of along on road to Santo Domingo de los Colorados, 1155 m, *Stolze et al. 1775* (AAU, F, QCA, QCNE); Finca de la Cooperativa El Cisne, 27 km NW of Pedro Vicente Maldonado, 520 m, *Stolze et al. 1778* (AAU, F, QCA, QCNE); San Tadeo bei Mindo, *Stübel 742* (B); Parroquia Nanegal, Reserva Maquipucuna, Cerro Sosa, ca. 5 km airline SE of Nanegal, 1700-1800 m, *Webster & de Benedictis 28195* (UC); Reserva Florística-Ecológica "Río Guajalito", km 59, carretera antigua Quito-Santo Domingo, 1800-2200 m, *Zak & Jaramillo 3823* (MO, UAMIZ). **PROV. DESCONOCIDA:** "Equateur" 400-1000 m, *Mille 97* (P); "Equateur", *Mille 277* (A, US); "Crescit in silv. Quindigua Riofrio", *Sodirol s.n.* (P); "Crescit in silv. tropic et subtrop." *Sodirol s.n.* (G), *Sodirol 78* (K); "in silv. tropic et subtropic", *Sodirol s.n.* (G); "Ecuador", *Sodirol s.n.* (NY); "Crescit in silv. subtrop. et tropic" *Sodirol 718* (P); "Crescit in veg. tropical, 400 m", *Sodirol 38/52a* (UC).

Esta especie es parecida a *Ceratolepidium stolzei* pero *C. chimborazense* tiene en el lado abaxial de la lámina, entre las venas, escamas estrelladas, con 4-más setas y las

setas más largas que el cuerpo de la escama. *Pacheco 3320* (UAMIZ) presenta esporangios amorfos y esporas sin perisporio y algunas abortadas, por lo que puede ser un híbrido.

**6. *Ceratolepidium chochoense*** (Triana ex Mett.) Pacheco, *comb. nov.*

Fig. 73.

*Asplenium chochoense* Triana ex Mett., Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 5, **2**: 231. 1864. Tipo.

Colombia. Chocó: 700 m, *Triana 636* (holotipo COL(?) isotipo, BM!, foto F!).

*Diplazium chochoense* (Triana ex Mett.) Hier., Engl. Jahrb. **34**: 459. 1904.

*Rizoma* y *pecíolo* desconocidos; *lámina* papirácea cuando seca, brillante en el lado adaxial, alcanzando gradualmente un ápice pinnatifido con alrededor de 7 pares de segmentos enteros, ascendentes, separados por un seno agudo; *raquis* flexuoso, costa, cóstulas con escamas 0.4 x 0.1 cm, lineares, concoloras, con dientes espaciados, no bifidos; *pinnas* libres 3-6 pares, 14-26 x 4.6-6.7 cm, subequiláteras, alternas, oblongo-lanceoladas, distantes, ascendentes, base cuneada, ápice largamente acuminado, caudado, margen ligeramente lobado, membranáceo, la costa y venas con alas a veces interrumpidas por el eje del siguiente orden adaxialmente, con escamas similares a las del raquis abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con tricomas amorfos, cateniformes, leonados, hialinos; *venas* anastomosadas desde la costa hacia el margen, las cóstulas ligeramente evidentes, las aréolas costales triangulares. *Soros* 0.8-1.7 cm, siguiendo las venas; *indusio* pardo-ferrugíneo, membranáceo; *esporangios* con anillo de 14-16 células; *esporas* 40-48 x 28-36 micrómetros, pardas.

**Distribución** (Mapa 7). Colombia.

**Ejemplares revisados.** COLOMBIA. CHOCÓ: N. Grenada, 700 m, *Triana s.n.* (B); Nouvelle-Grenade, 700 m, *Triana s.n.* 1851-1857 (P). **PROV. DESCONOCIDA:** "Colombia", *Lehmann 8950* (F).

Las colecciones de José Triana se encuentran depositadas en COL, G, K, P y W (Stafleu

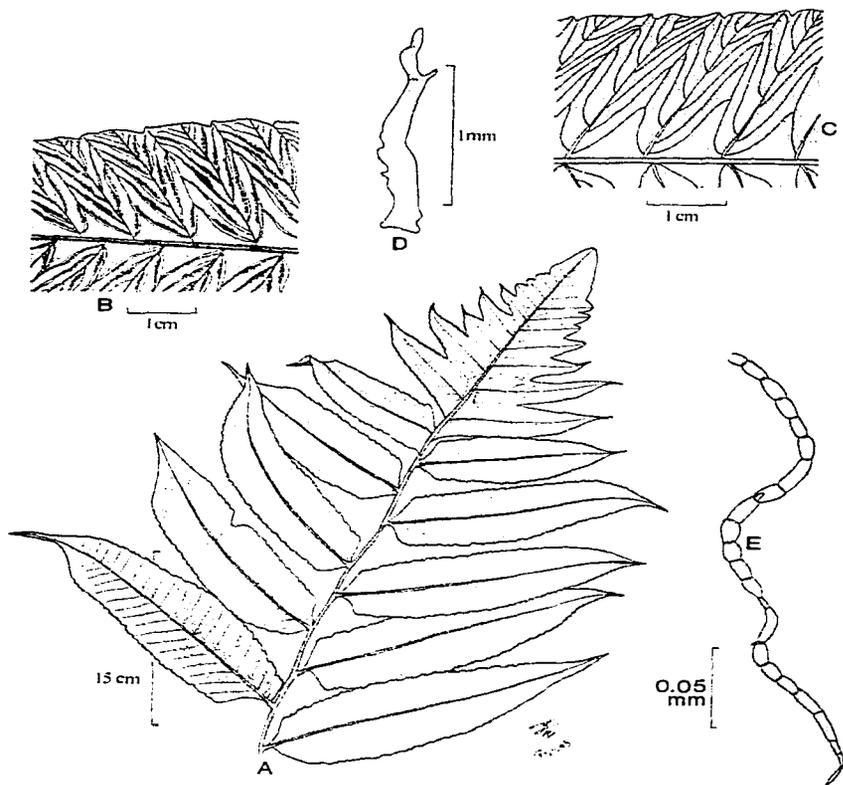


FIG. 73. *Ceratolepidium choicoense*. (Triana 136) A, pinnas medias y ápice de la lámina; B, detalle de la pinna lado abaxial; C, detalle de la pinna lado adaxial; D, escama sobre las venas; E, tricoma, lado abaxial de la lámina entre las venas.

& Cowan, 1986), sin embargo al solicitar el holotipo en préstamo, este material no fue enviado y sólo pudo ser revisado un isotipo depositado en BM.

*C. chocoense* se puede diferenciar por presentar areólas costales, lámina pinnada, con varios pares de pinnas libres, escamas de las venas y raquis con margen entero.

Los ejemplares revisados de esta especie carecen de rizomas y pecíolos.

Esta especie carece de escamas con dientes bífidos en los ejes. Sin embargo, se presume que el rizoma tenga tales escamas como ocurre en *Ceratolepidium pinnatifidum*. Se incluye en este estudio debido a que presenta los otros caracteres que distinguen a *Ceratolepidium* de *Diplazium*

## 7. *Ceratolepidium godmanii* (Baker) Pacheco, **comb. nov.**

Fig. 74.

*Asplenium godmanii* Baker, Amer. J. Bot. 5: 166, t. xi. 1891. Tipo. St. Vincent:

Damp forest near the extreme top of the Morne a Gorow: grows on the ground. 3100 ft., H. H. Smith & G. W. Smith 1019 (holotipo K!, fragmento B; isotipos, BM! GB!).

*Diplazium godmanii* (Baker) C. Chr., Index Fil. 233. 1905.

*Rizoma* decumbente, suculento, escamas 0.6-1.0 x 0.1-0.3 cm, linear-lanceoladas, pardas, bicoloras o concoloras, el margen pardo con 1-2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos en el ápice. *Hojas* 125-150 x 40.5-41 cm, las hojas maduras 1-pinnada, las jóvenes no vistas; *pecíolo* 59-67 x 1.1 cm, pardo-ferrugíneo al secar, con escamas 0.5 x 0.05 cm, concoloras, el margen con 1 hilera de células escleróticas, irregularmente dentado, los dientes con el ápice bifurcado; *lámina* 66-99 x 40.5-41 cm, coriácea, ovado-lanceolada, base cordiforme, terminando gradualmente en un ápice pinnatifido con 6-8 segmentos enteros separados por un seno agudo a redondeado, parda al secar; *raquis* recto, con escamas 0.5-0.7 cm x 0.03-0.1 cm, linear-lanceoladas, pardas, concoloras, el margen dentado, los dientes bífidos; *pinnas* libres 4-7 pares, 20.5-29.0 x 4.8-8.6 cm, inequiláteras, el lado basiscópico un poco más desarrollado que el acroscópico, a veces traslapadas en el raquis, alternas, oblongo-lanceoladas, el par

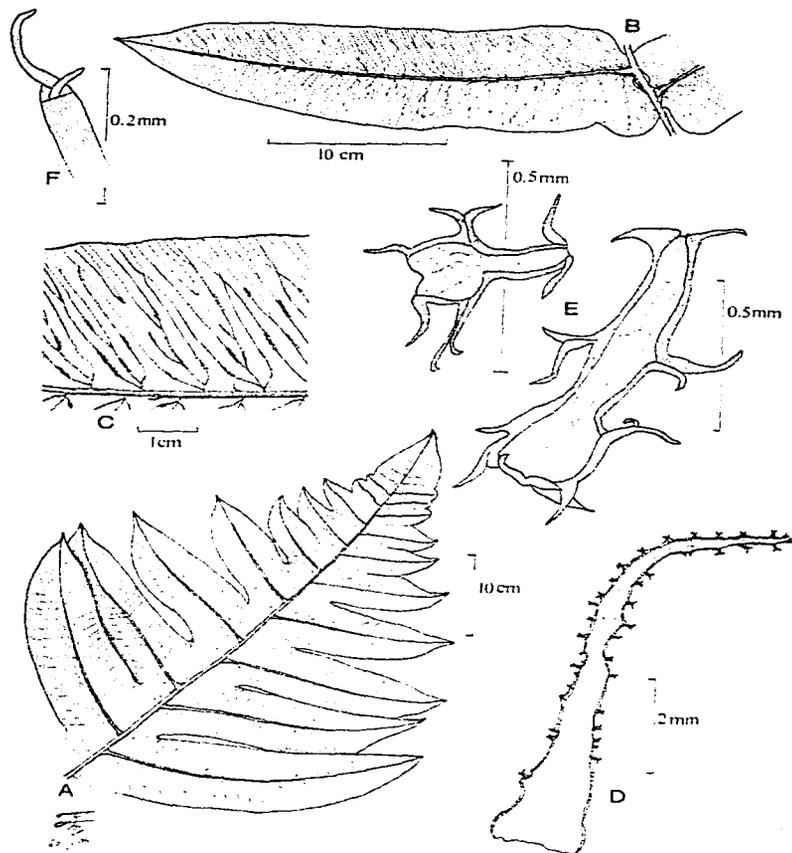


FIG. 74. *Ceratolepidium godmanii*. (Atorton 606-J) A, ápice de la lámina; B, pinna media; C, detalle de la pinna lado abaxial; D, escama del raquis; E, escamas del lado abaxial de la lámina, entre las venas; F, ápice de un tricoma cateniforme.

proximal fuertemente reducido, distantes, ascendentes, base cordiforme, ligeramente pecioluladas, el peciólulo 0.2 x 0.03 cm, ápice acuminado, caudado, margen entero, membranáceo, revoluto o reflejo, a veces lobado en las pinnas basales, la costa con escamas 0.4 x 0.02 cm, similares a las del raquis abaxialmente; la superficie abaxial entre las venas con escamas elípticas, concoloras, el margen dentado, los dientes bifurcados, otras setosas, con cuatro setas y un cuerpo central, algunas de las setas bifurcadas; *venas* en grupos de 3-4, anastomosándose en el último tercio hacia el margen, bifurcándose 2-4 veces antes de anastomosarse, las aréolas elípticas, con escamas 0.1-0.25 x 0.01-0.03 cm, similares a las del raquis. *Soros* 1.5-2.0 cm, siguiendo las venas y alcanzando dos tercios desde la costa hacia el margen; *indusio* membranáceo, dorado-ferrugíneo, persistente, el margen irregular; *esporangios* con anillo de 17-19 células, brillantes; *esporas* 51-55 x 32-43 micrómetros, pardas.

**Distribución** (Mapa 8). Martinique, St. Vincent, Grenada.

**Ejemplares revisados. MARTINIQUE.** *Bernhardi s.n.* (B); *Pére Duss s.n.* (B).

**ST. VINCENT.** Grand Bonhome Parish, 800-930 m, *Morton 6064* (GH, MO, UC, US), Charlotte, E.S.E. ridge of Mt. Grand Bonhome, 1800-2800 ft, *Proctor 26072* (A). The top of the Mom Gorou, 3000 ft, *Wakefield 11* (K).

**GRENADA.** St. Andrew Parish, East spur of Mt. St. Catherine, 1800-2300 ft, *Proctor 17334* (A). **SIN LOCALIDAD:** *Sherring 216* (G, K); *Groodway 1896* (K).

Es la única especie del género en las Antillas, está relacionada con *Ceratolepidium ribae*, por la forma de las pinnas pero se puede distinguir de ésta porque las venas se anastomosan en el último tercio de la costa hacia el margen.

**8. *Ceratolepidium lellingeri*** Pacheco, *sp. nov.* Tipo. Costa Rica. Puntarenas: Sendero del río, Jardín Botánico Robert & Catherine Wilson, 1100 m, *Pacheco 3355 (3)* (holotipo UAMIZ!, isotipos CR!).

*Ceratolepidium atirrense* (Donn. Sm) Pacheco *affine, sed differt pinna integer; rachis rectus; lamina abaxialiter inter venas trichomata.*

*Rizoma* erecto a decumbente, densamente escamoso, las escamas 1-1.7 x 0.1-0.2 cm, lanceoladas, pardas, bicoloras, el margen negruzco con 2-3 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos en el ápice. *Hojas* 106-198 cm, erectas, arqueadas, las hojas adultas 1-pinnadas, las jóvenes simples a pinnatífidas; *pecíolo* 28-96 x 0.5-2.2 cm, pardo rojizo al secar, verde oscuro a negruzco en la base cuando fresco, con escamas 1-1.6 x 0.15-0.20 cm, semejantes a las del rizoma, con 1-4 hileras de células escleróticas; *lámina* 70-106 x 41-52 cm, coriácea, lanceolada, base reducida, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido y caudado, con 7-14 pares de segmentos enteros separados por un seno redondeado, verde oscuro en el lado adaxial, verde seco en el lado abaxial cuando fresca; *raquis* recto, cubierto por abundantes escamas 0.5-1.0 x 0.05-0.08 cm, semejantes a las del rizoma; *pinnas* libres 4-10 pares, 14.0-35.3 x 3.5-6.9 cm, subequiláteras, alternas, oblongo-lanceoladas, oblongo-elípticas, ovado-lanceoladas, el par proximal reducido, distantes, ascendentes, patentes, base adnata, sésil a ligeramente pecioluladas, a veces falcadas, ápice largamente acuminado, margen entero a ligeramente undulado, revoluto, membranáceo, la costa sin alas adaxialmente, con escamas 0.01-0.3 x 0.01 cm, semejantes a las del rizoma abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con tricomas cateniformes, la superficie adaxial glabra, brillante; *venas* con 4 venillas, sin venas principales, aréolas regulares a lo largo de la mitad superior del raquis alado y en las pinnas se anastomosan en el último tercio de la costa hacia el margen, raras veces forman una aréola costal, venas y venillas con escamas 0.1 x 0.01-0.02 cm, similares a las del rizoma. *Soros* 2.5-3 cm desde la costa hasta 3/4 de la costa hacia el margen de la pinna; *indusio* membranáceo, translúcido; *esporangios* con anillo de 12-17 células; *esporas* 40-48 x 28-40 micrómetros, pardo oscuras.

**Distribución** (Mapa. 8). Costa Rica, Panamá.

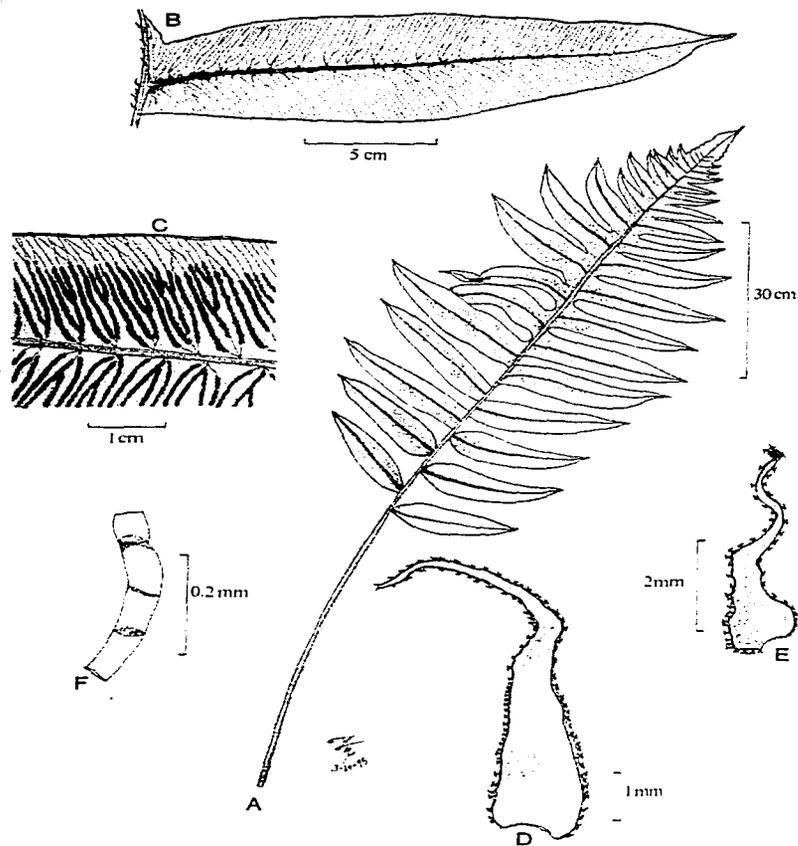
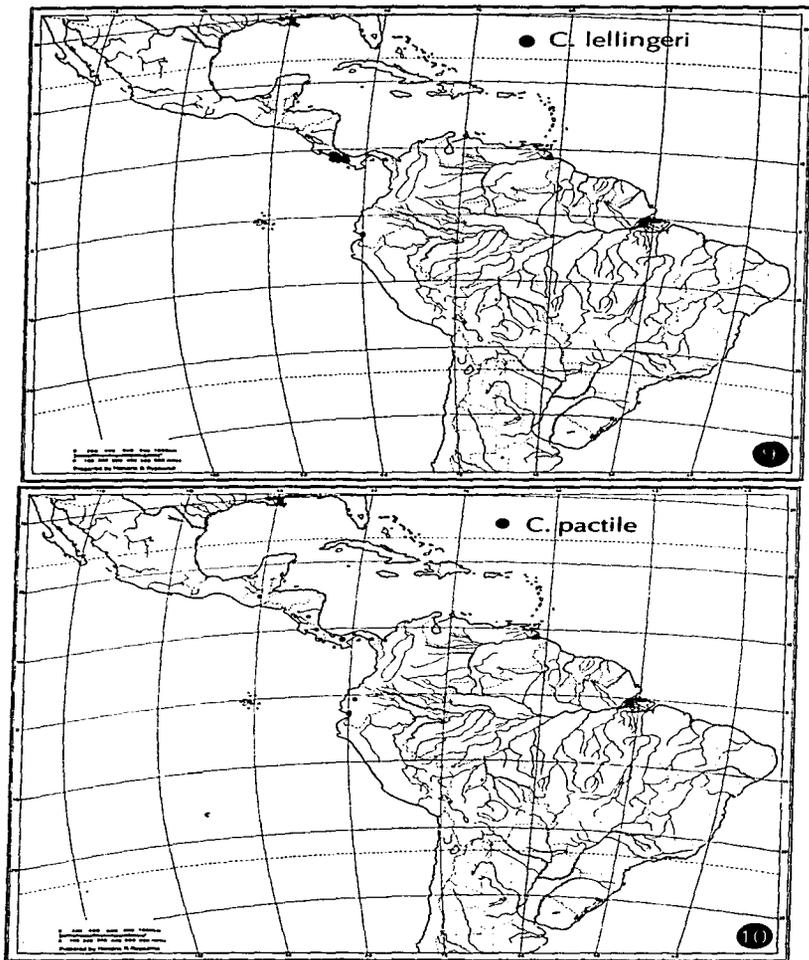


FIG. 75. *Ceratolepidium lellingeri*. (Pacheco 3355). A, hábito; B, pinna cercana al ápice; C, detalle de la pinna lado abaxial; D, escama del raquis; E, escama de la costa; F, tricoma lado abaxial de la lámina entre las venas.



**Ejemplares revisados. COSTA RICA. CARTAGO:** Vicinity of Guabata, 3 km E of Orosí, 1490 m, *Barrington 1499* (VT); About 10 km south of Tapantí along the new road on the east slope above the Río Grande de Orosí, at about 1600 m, *Burger & Burger 7599* (US); Reserva de Tapantí, 1300-1800 m, *Gómez 18780* (MO pro parte, UC pro parte); Along tributary of Quebrada Casa Blanca Tapantí, 1350 m, *Grayum & Sleeper 3710* (BM, MO); New road from Tapantí, about 7 km S of bridge, 1500 m, *Hauke 411* (NY); Conventillos, *Lankester 885* (GH, US); SE of Orosí, ca. 2.2 km SSE of Purisil, above Finca La Concordia, in the gorge next to the house on the upper-most portion of the upper finca, ca. 1800 m, *Lellinger 1484 & White III* (US); Near Tapantí, 1250 m, *Lent 25B* (F, GH); Ca. 22 km E of Turrialba; high ridge above Platanillo, 1200-1450 m, *Mickel 3438* (NY); Sendero Pava, Parque Nacional Tapantí, 1300 m, *Pacheco et al. 3362* (CR, INBio, UAMIZ), *3362-1, 3362-2* (UAMIZ), *3362-3* (INBio, UAMIZ), *3362-6* (UAMIZ), *3363* (CR, INBio, UAMIZ), *3363-1, 3363-2* (UAMIZ); Tapantí Reserve ca 1 km S of jct. of Quebrada Salto and Río Grande de Orosí, 1500-1800 m, *Smith et al. 2122* (CR, MO pro parte, UC pro parte); La Estrella, *Standley 39222* (US); slopes along the road above the Río Grande de Orosí, 12 to 16 km S of Tapantí, 1500-1600 m, *Stolze 1485* (F, UC, US). **LIMÓN:** Cantón de Limón, El Progreso, Cabeceras de Río Cariei, subiendo hacia el Oeste, Fila Matama, Valle de La Estrella, 1450 m, *Herrera & Chacón 2846* (CR); Cantón de Talamanca Sukut, siguiendo el sendero entre Sukut y Purisqui, cabeceras de las quebradas Heliotropo y Botcho, 600 m, *Solís et al. 8* (CR). **PUNTARENAS:** ca. 5 km NE Finca las Cruces, San Vito de Java, ca. 1400 m, *Burch 4500* (NY); Slopes east of Las Cruces and 5 to 6 Km south of San Vito on and around the property of Mr. Robt. Wilson, 1100-1200 m, *Burger & Matta 4398* (CR, F, NY); Bob Wilson's finca near San Vito, *Croat 864* (MO); Las Cruces, along road to river below Botanical Garden, ca 1300 m, *Croat 44395* (MO, UC); Fila El Tigre, SE of Las Alturas, 1350-1450 m, *Davidse 24231* (CR, MO); San Vito, 1200 m, *de la Sota 5168* (US); Above San Vito at Finca Wilson, 3900 ft, *Evans & Bowers 3019* (MO, U); Along Río Jaba S of San Vito de Coto Brus, 1150 m, *Grayum et al. 3371* (MO); Between Las Cruces Botanical Garden and Río Jaba, ca. 3 km SE of San Vito de Coto Brus, 1050-1200 m, *Grayum 5610* (CR, MO, UC); Vicinity of

biological field station at Finca Wilson, 5 Km S of San Vito de Java, 1100-1200 m, *Lellinger 799* (US); 5 km S of San Vito de Java, in vicinity of biological field station at Wilson finca, 1100-1400 m, *Mickel 2033* (NY); Sendero del río, Jardín Botánico Robert & Catherine Wilson, 1100 m, *Pacheco 3355-1, 3355-2, 3355-3, 3355-4, 3355-5, 3355-6, 3355-7, 3355-10* (CR, UAMIZ). **SAN JOSÉ:** Along road between San Isidro del General and coastal town of Dominical SW of San Isidro, 4.8 miles from Río Pascal, 1000 m, *Croat 35219* (CR, MO, US); Vicinity of El General, 1220 m, *Skutch 2480* (GH, MO, NY, US); Cordillera de Talamanca, about 25 km north of San Isidro de El General, along Panamerican Highway, 3200 m, *Williams et al. 28619* (F). **CARTAGO/SAN JOSÉ:** Fila División, Cuericí, 2300 m, *Gómez 2335* (F); Bords du rio du Convento, *Pittier 10577* (CR, US).

**PANAMA. BOCAS DEL TORO:** Along road between Fortuna and Chiriquí Grande. 8.5 mi N of bridge over, The Fortuna Lake, 4.3 km N of the Continental Divide, 590 m, *Croat & Grayum 60174* (MO, UC); Along road between Fortuna and Chiriquí Grande, 1.2 mi N of Continental Divide, 5.3 mi N of bridge over Fortuna Dam, 910 m, *Croat & Grayum 60420* (BM, MO). **CHIRIQUÍ:** Along road between Gualaca and the Fortuna Dam site, at 10.1 mi NW of Los Planes de Hornito, 1260 m, *Antonio 4172* (CR, MO); Quebrada de "Vuelta", 18 miles above Paso Canoas, *Croat 22266* (MO); Along road between Gualaca and Fortuna dam site, 10.1 mi NW of Los Planes de Hornito, 1250 m, *Croat 50043* (CR pro parte).

Esta especie comparte el mismo hábitat que *Ceratolepidium atirrense* por lo que con frecuencia aparecen ejemplares de herbario con ambas especies mezcladas; se puede distinguir de *C. atirrense* porque en el lado abaxial de la lámina entre las venas sólo tiene tricomas cateniformes, las pinnas tienen márgenes generalmente enteros. Se confundía el nombre de esta especie con *C. atirrense* la cual presenta pinnas lobadas.

### 9. *Ceratolepidium macrodictyon* (Baker) Pacheco, *com. nov.*

Fig. 76.

*Asplenium macrodictyon* Baker, J. Bot. **15**: 163. 1877. Lectotipo (designado por Pacheco *in*: Stolze, Pacheco & Ollgaard, Flora of Ecuador **49**: 83. 1994): Ecuador. Pichincha: "Andes of Quito". *Sodirol 52/7* (K!). *Diplazium macrodictyon* (Baker) Diels, Nat. Pflanzenfam. **1(4)**: 228 (1899).

*Asplenium wallisii* Baker, Kew Bull. **1901**: 145. 1901. Tipo. Colombia. "New Granada" "Murri", *Wallis s.n.* (holotipo K!). *Diplazium wallisii* (Baker) C. Chr., Index Filic. Suppl. III: 77. 1934.

*Rizoma* erecto, esparcidamente escamoso, las escamas 1.0 x 0.05 cm, linear-lanceoladas, pajizas a castañas, bicoloras, el margen con 2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos en el ápice. *Hojas* 70-200 cm, erectas, arqueadas, las hojas maduras 1-pinnadas, las jóvenes pinnatífidas; *pecíolo* 17-66 x 0.8-1.5 cm, pardo al secar, con escamas 0.05 cm de diámetro, estrelladas, ferrugíneas y escasas escamas 0.3-1.0 x 0.05 cm, ovadas, pajizas a castañas, membranáceas, casi transparentes, margen con 1 hilera de células escleróticas; *lámina* 20-150 x 25-30 cm, membranácea pero firme, oblongo-deltoide, la base subcordiforme, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 3-7 pares de segmentos enteros, separados por un seno agudo, a veces traslapados, parda al secar; *raquis* recto, cubierto por escamas 0.02-0.05 cm de diámetro, estrelladas, ferrugíneas, con 4 setas; *pinnas* libres 3-4 pares, 1 par distal adnato, 13-34.5 x 4.7-10.5 cm, subequiláteras, el par basal inequilátero en la base, alternas, oblongo-lanceoladas, lanceoladas, el par proximal amplia y obtusamente lobado en el lado basiscópico, distantes, ascendentes, sésiles, a ligeramente pecioluladas, ápice agudo o acuminado, margen entero, revoluto, membranáceo, costa sin alas adaxialmente, con escamas 0.5-0.7 x 0.02-0.05 cm, bicoloras, linear-lanceoladas, sus márgenes irregularmente ferrugíneos, con dientes bífurcados y setas casi tan largas como el ancho de la escama, las setas bifurcadas desde la base, el cuerpo de la escama delicado, también escamas estrelladas abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con escamas 0.03-0.1 cm de diámetro, estrelladas, castañas, ferrugíneas con 4-5 setas, las setas de las escamas muy largas y el cuerpo muy pequeño, la superficie adaxial glabra, raras veces con escamas estrelladas; *venas* abundantemente anastomosadas desde la costa hasta el margen, venas principales conspicuas, con 8-10 venillas entre cada vena principal, las venillas uniéndose entre sí, la aréola costal deltoide, venas y venillas con escamas 0.1-0.15 x 0.02 cm, similares a las de la costa. *Soros* 1.5-3.0 cm,

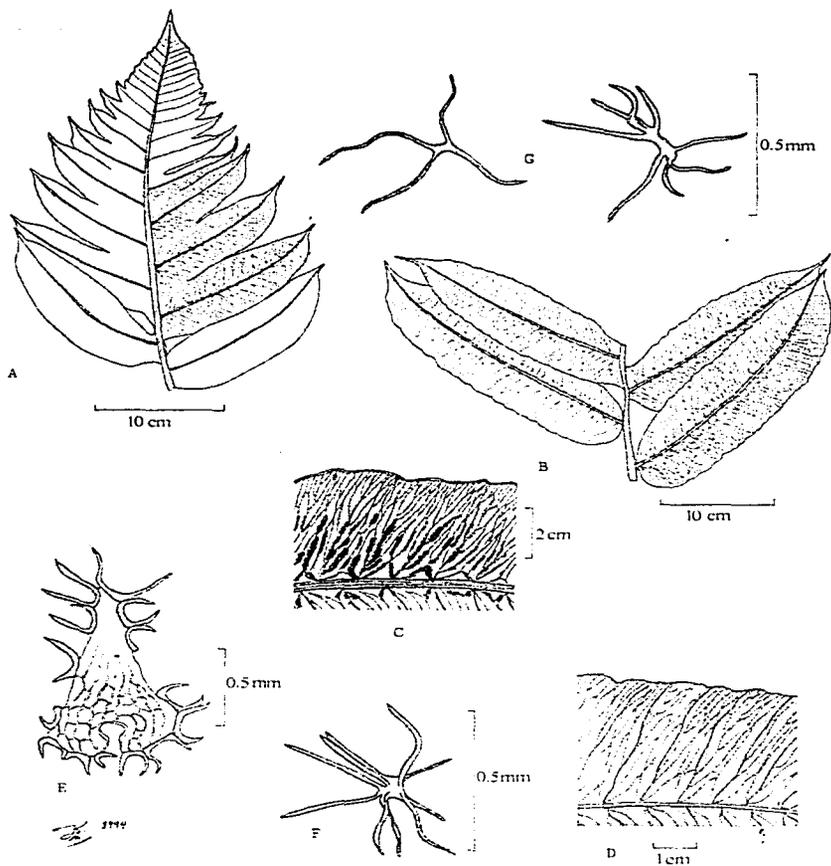


FIG. 76. *Ceratolepidium macrodictyon*. (Cuatrecasas 22726) A, ápice de la lámina; B, detalle de las pinnas; C, detalle de la pinna, lado abaxial; D, detalle de la pinna, lado adaxial; E, escama de la costa; F, G escamas del lado abaxial de la lámina, entre las venas.

comúnmente ramificados, siguiendo las venas, hasta alcanzar 2/3 proximales desde la costa hacia el margen de la pinna; *indusio* membranáceo, translúcido; *esporangios* con anillo de 13-16 células; *esporas* 36-48 x 28-32 micrómetros, pardo ferrugíneas.

**Distribución.** (Mapa 8). Colombia, Ecuador.

**Ejemplares revisados. COLOMBIA.** CAUCA: "La Galera" Micay Valley, Cordillera Occidental, 1400-1500 m, *Killip 7756* (GH, NY, US). CHOCÓ: Along road between Pueblo Rico (Risaralda) amnd Istmina (Chocó) 1 Km W of Guarato and Río Guarato at Risaralda and Chocó border, along small stream, 285 m, *Croat 70866* (MO); Hwy. El Carmen to Quibdo, 420 m, *Juncosa 567* (AAU, MO); Río Mutatá ca. 3 km above its junction with the Río El Valle; NW of Alto del Buey, ca. 800 m, *Lellinger & de la Sota 134* (HUA, US). EL VALLE: Río Blanco, Digua Valley, 500 m, *Alston 7844* (MO).

**ECUADOR.** PICHINCHA: Andes of Quito, *Sodiro s.n.* (K).

La lámina 1-pinnada, las aréolas costales y las escamas estrelladas en la superficie abaxial entre las venas distinguen a *C. macrodictyon* de las otras especies del género.

**10. *Ceratolepidium pactile*** (Lellinger) Pacheco, *comb. nov.*

Fig. 77.

*Diplazium pactile* Lellinger, Proc. Biol. Soc. Wash. **89**: 711. t.1. 1977. Tipo.

Ecuador. Pichincha: vicinity of Santo Domingo de los Colorados, *Holdridge 1602* (holotipo, US!, fotos F!, G!, GH!, MO!, UAMIZ!, UC!).

*Rizoma* erecto o decumbente, densamente escamoso, las escamas 1.0 x 0.05-0.1 cm, linear-lanceoladas, pardas, bicoloras, el margen pardo, con 1-2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos. *Hojas* 62.7-133 cm, erectas, arqueadas, las hojas maduras 1-pinnadas, las jóvenes enteras a pinnatífidas; *pecíolo* 33-51 x 0.5-2.0 cm, pardo al secar, verde oscuro, negruzco en la base cuando fresco, con escamas 0.5-1.0 x 0.05-0.1 cm, semejantes a las del rizoma, con 1-3 hileras de células escleróticas;

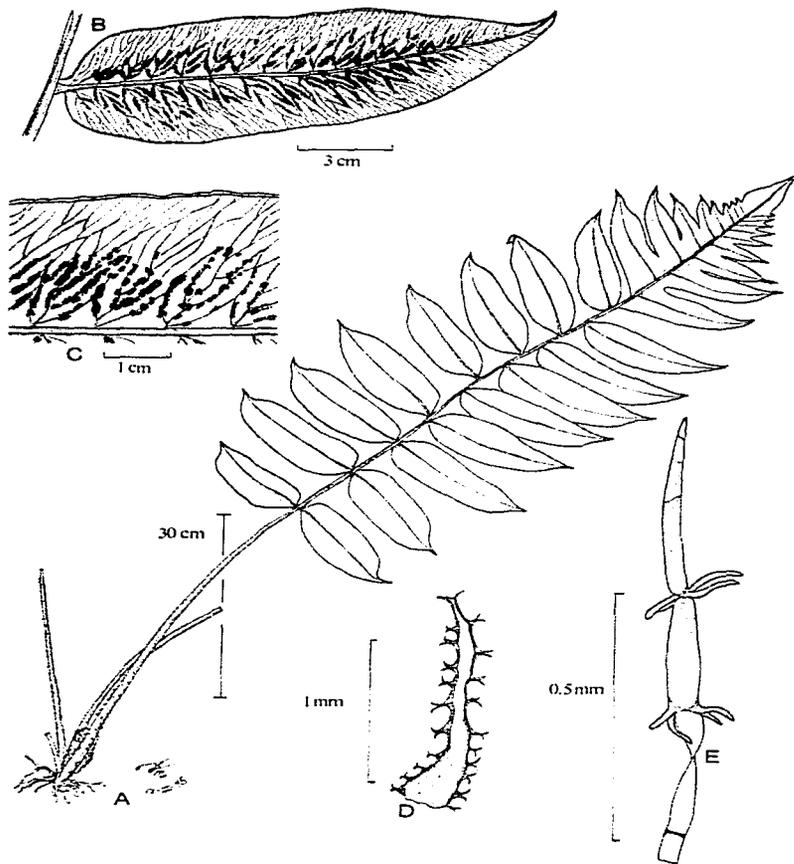


FIG. 77. *Ceratolepidium pactile*. (Pacheco 3321). A, hábito; B, pinna media; C, detalle de la pinna, lado abaxial; D, escama de la costa, lado abaxial; E, tricoma, lado abaxial de la lámina, entre las venas.

*lámina* 29.7-83 x 36-50 cm, papirácea cuando seca, suculenta cuando fresca, lanceolada, base reducida, cordiforme, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 5-10 pares de segmentos enteros, ascendentes, separados por un seno agudo, verde oscuro en el lado adaxial, verde claro en el abaxial cuando fresca; *raquis* recto, a veces ligeramente flexuoso, cubierto por escamas 0.3-0.7 x 0.02-0.05 cm, semejantes a las del rizoma; *pinnas* libres 2-12 pares, 13-25.5 x 3.5-8 cm, subequiláteras, alternas, oblongas, el par proximal reducido, distantes, patentes, base truncada, cuneada, oblicua, ápice caudado, margen entero, revoluto, membranáceo, la costa sin alas, a veces con alas en toda la costa, con escamas semejantes a las del rizoma adaxialmente, con escamas 0.2-0.4 x 0.02 cm, similares a las del rizoma abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con tricomas amorfos, leonados, cateniformes con dos dientes a cada lado de los septos y con escamas similares a las del rizoma; *venas* copiosamente anastomosadas desde la costa hacia el margen, las venas principales ligeramente evidentes, las aréolas costales triangulares. *Soros* 1.0-1.7 cm, siguiendo las venas; *indusio* translúcido, membranáceo; *esporangios* con anillo de 14-18 células; *esporas* 47-59 x 31-39 micrómetros, pardo ferrugíneas.

**Distribución.** (Mapa 10). Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá y Ecuador.

**Nombre común.** fimu-piñ-remedio-tapé (Cayapa) (Ecuador).

**Usos.** ...“para mordidas de la serpiente equis (*Bothrops atrox*), usado para la rápida recuperación de los pacientes”, tomado del ejemplar *Barfod et al. 48136* (AAU).

**Preparación.** “La planta es hervida y la decocción se usa para preparar un baño”, tomado del ejemplar *Barfod et al. 48136* (AAU).

**Ejemplares revisados. GUATEMALA.** ALTA VERA PAZ: Near the Finca Sepacuite, *Cook & Griggs 54* (US).

**NICARAGUA.** Chontales, *Levy 1461?* (P).

**COSTA RICA. HEREDIA:** Near Tirimbina east of the Río Sarapiquí, 150-250 m, *Burger & Burger 8027* (CR, US); Finca La Selva, the OTS field station on the Río Puerto Viejo just E of its junction with the Río Sarapiquí, 100 m, *Hammel 11253* (CR); *McDowell 515* (CR, F, MO, NY), *1040* (CR, F, MO). **LIMÓN:** Vicinity of Guápiles, 300-500 m, *Standley 37237* (US); Forêts de Tsâki, 200 m, *Tonduz 9446* (G). **PROV. DESCONOCIDA:** Llanuras de San Carlos, 200 m, *Brade 794* (GB).

**PANAMA. VERAGUAS:** Valley of Río Bocas along road between Escuela Agrícola Alto Piedra and Calovebora, 15.6 km northwest of Santa Fé, 450-550 m, *Croat 27750* (MO); 2110 mile beyond fork in road at Escuela Agrícola Alto Piedra on road to Río Calovebora, 750 m, *Croat & Folsom 33923* (MO); On Caribbean slope above Río Primero Brazo 5 mi NW of Santa Fe, 700-1200 m, *Croat 23144* (MO).

**ECUADOR. ESMERALDAS:** Quininde, (Rosa Zárate), *Asplund 16323* (S); Zapallo Grande, a mixed black and Cayapa Amerindian community along Río Cayapa, 200 m, *Barfod, et al. 48136* (AAU). **IMBABURA:** Lita, 540 m, *Acosta Solís 12532* (F). **LOS RIOS:** Río Palenque Biological Station, km 56 Quevedo-Santo Domingo road, 150-220 m, *Evoy 100* (NY).

**MANABI:** Summit of Monte Cristi Hill, *Fagerlind & Wibom 573a, 573b, 573c* (S).

**PICHINCHA:** Carretera Quito-Puerto Quito, km 113, 10 km al Norte de la carretera principal, 800 m, *Balslev & Balseca 4734* (AAU, QCA, QCNE); Reserva ENDESA, cerca de Pedro Vicente Maldonado, *Hack et al. 166* (AAU); NE of Vicente Maldonado, Reserva de ENDESA, 600 m, *Laegaard 51632* (AAU); "Crescit in silv. tropical ad 400 mt prope los Colorados", *Mille 282* (P); Reserva forestal ENDESA, 630 m, *Pacheco et al. 3321* (QCNE, UAMIZ); "Crescit in silv. tropical" *Sodiro 38/50*; "Crescit in udis silvat. val Ninde"? *Sodiro 38/271* (P); Santo Domingo de los Colorados, Rancho Brahman, about 10 km NW of town, on road to Esmeraldas, 400 m, *Sparre 14086* (AAU, S).

*Ceratolepidium pactile* fácilmente se puede diferenciar por tener aréolas costales, varios pares de pinnas libres, la superficie abaxial entre las venas con tricomas cateniformes con dos dientes a cada lado de los septos y con escamas bicoloras, dentadas, los dientes bifurcados.

**11. *Ceratolepidium pinnatifidum* (Kunze) Pacheco, *comb. nov.***

Fig. 78.

*Diplazium pinnatifidum* Kunze, *Linnaea* 9: 72. 1834. Tipo. Perú. Huánuco: "In crepidinibus aquosis, lutosis, umbrosissimus," Cuchero, *Poeppig diar.* 1149, July, 1829 (holotipo W, foto BM!).

*Anisogonium pinnatifidum* (Kunze) C. Presl, *Tent. Pterid.* 116. 1836.

*Asplenium kunzei* Mett., *Fili. Hort. bot. Lips.* 74. 1856. nom. nov. para *D. pinnatifidum* Kunze, y, por consiguiente, con el mismo tipo, non. *Asplenium pinnatifidum* Nutt. 1818.

*Rizoma* erecto o decumbente, esparcidamente escamoso, las escamas 3-1.5 x 0.1 cm, ovadas o lanceoladas, pardas, algunas veces bicoloras, el margen castaño a negruzco con 0-3 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos. *Hojas* 52.0-120 cm, erectas, arqueadas, las hojas adultas pinnatífidas o pinnatisectas, con frecuencia 1-pinnadas en la base, las jóvenes enteras a suavemente lobadas; *pecíolo* 12.5-59 x 0.3-1.0 cm, verde olivo a negruzco en la base cuando fresco, pardo cuando seco, con escasas escamas 0.5 x 0.08 cm, linear-lanceoladas, semejantes a las del rizoma; *lámina* 23-52.0 x 16-40 cm, coriácea, lanceolada, base abruptamente reducida, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 3-8 pares de segmentos enteros separados por un seno agudo a redondeado, no traslapados, verde olivo, verde malaquita, iridiscente en el lado adaxial cuando fresca, verde seco en el lado abaxial cuando fresca; *raquis* recto con escamas 0.4-0.6 x 0.03-0.05 cm, amorfas, pardas a veces con escamas esparcidas, bicoloras, dentadas, los dientes bífidos en el ápice, 0.2-0.4 x 0.1 cm; *pinnas* a veces libres 1 par, 1 par adnato, 8-19 x 3.2-7.1 cm, subequiláteras, opuestas, oblongas, las proximales reflexas, patentes el par medio, ascendentes los segmentos distales, base truncada, a veces cordiforme, peciólulo 0.1 x 0.2 cm, ápice agudo a acuminado en las fértiles, obtuso en las estériles, margen entero, ligeramente ondulado, revoluto,

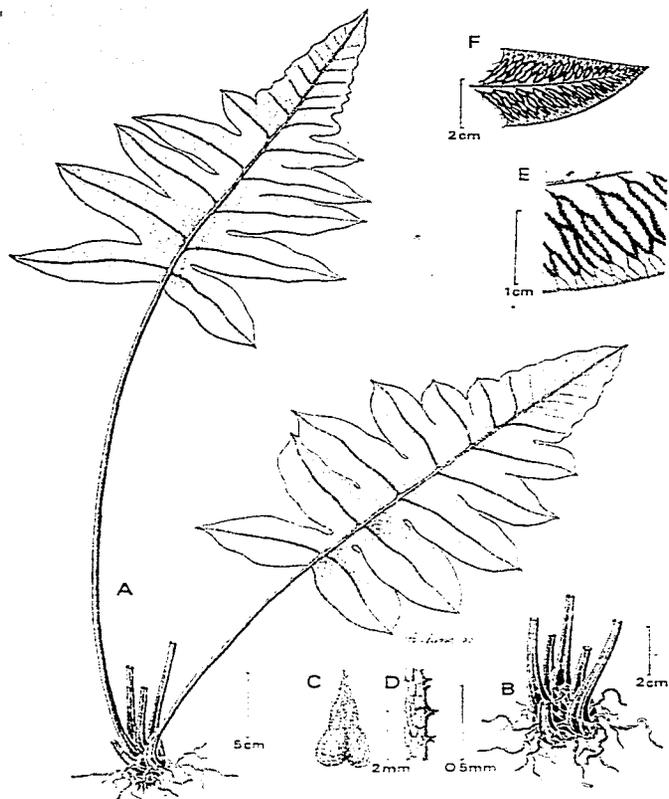


FIG. 78. *Ceratolepidium pinnatifidum*. (Baker et al. 6883) A, hábito; B, rizoma; C, escama del rizoma; D, margen de la escama; E, detalle de la venación; F, pinna.

membranáceo, la costa sin alas adaxialmente, con escamas concoloras, ligeramente dentadas, 0.3 x 0.05 cm, a veces entremezcladas con bicoloras semejantes a las del rizoma en el lado abaxial, la superficie abaxial entre las venas con tricomas filiformes, uniseriados, la superficie adaxial glabra; *venas* copiosamente anastomosadas desde la costa hasta el margen, las aréolas estrechas, la aréola costal triangular, las venas con el ápice claviforme, con tricomas y escasas escamas 0.1 x 0.01 cm, linear lanceoladas como las del raquis. *Soros* 0.3-2.8 cm, comúnmente ramificandose siguiendo las venas hasta casi alcanzar el margen de la pinna; *indusio* membranáceo, opaco, pardo, estrecho, eroso a fimbriado, muy delicado y tempranamente caduco; *esporangios* con anillo de 14-18 células; *esporas* 35-43 x 23-31 micrómetros, pardo oscuras.

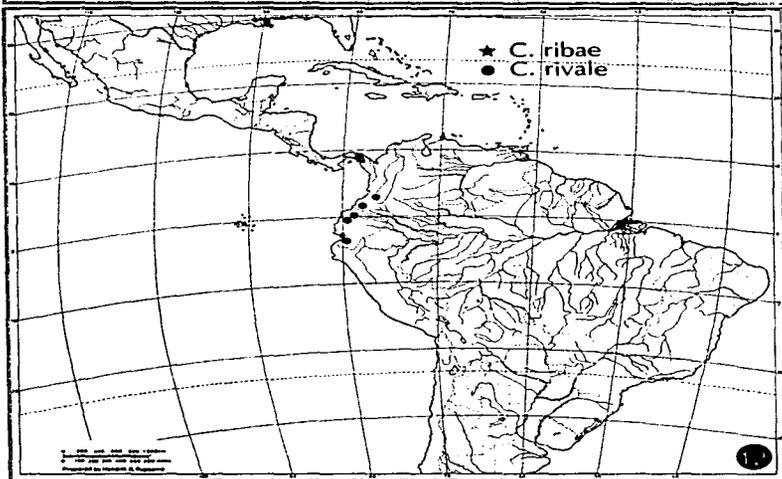
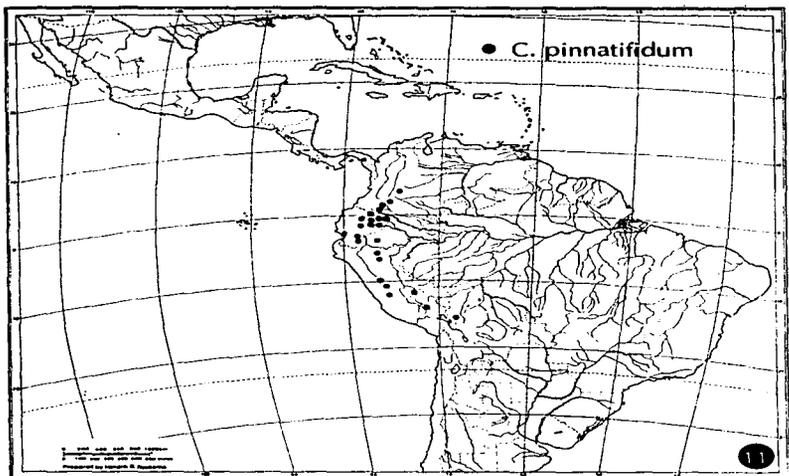
**Distribución.** (Mapa 11). Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia.

**Nombre común:** "Cuichipanga", "cuichipanoa" (Ecuador); "Chopentsopar" (Perú).

**Usos:** "Tomado como infusión, para guiar a los viajeros. Las hojas erectas los mantienen en el camino". Tomado del ejemplar *Salick 7117* (F).

**Ejemplares revisados. COLOMBIA. CAQUETÁ:** Comisaría del Caquetá, Cordillera Oriental, vertiente oriental, Sucre, Quebrada de la Calaña, 1000-1100 m, *Cuatrecasas 9193* (F, US). **PUTUMAYO:** Comisaría Putumayo, Oreto (Indian pueblo) on Río Oretopungo, tributary of Río Putumayo, Cord. Oriental (e. slope), ca. 450 m, *Ewan 16773* (BM, UC, US); Comisaría Putumayo, near confluence of Río Pepino with Río Mocoa, betw. Urcusique and Mocoa, Cord. Oriental (e. slope), *Ewan 16792* (BM, UC, US); Territory of Putumayo, ca. 15 kms, northwest of Puerto Asís, ca. 1000 ft, *King & Guevara 6128* (NY, US). **PROV. DESCONOCIDA:** Intendencia del Meta, Sierra de la Macarena, Central Mountains North Ridge, 1400 m, *Philipson & Idrobo 1925* (BM, US).

**ECUADOR. MORONA-SANTIAGO:** Road Gualaquiza-Limón, km 13, 1600 m, *Ollgaard 99819* (AAU); 13 km N of Gualaquiza on road to Macas, 1600 m, *Stolze & Stolze 1833* (AAU, F, QCA, QCNE, UAMIZ); Along new road Méndez-Morona, km 55-62, 800 m,



Mapa 11. Distribución de *C. pinnatifidum*.  
Mapa 12. Distribución de *C. ribae* y *C. rivale*.

*van der Werff & Gudiño 11370* (MO, QCNE, UC). **NAPO:** Reserva El Chuncho, 1 km W of Río Payamino, NW of Coca, 280 m, *Baker et al. 6883* (QCNE, UAMIZ); 12 km S of Puerto Napo on road to Puyo, 600 m, *Barrington 1041* (QCA, QCNE, VT); Near the end of the Auca Oil Field road, 240 m, *Brandbyge & Azanza 30114* (AAU, MO, QCA); Road construction on the Auca road, about 3 km from the Auca Oil Field road, 250 m, *Brandbyge et al. 30301* (AAU, QCA); Reserva Biológica Jatun Sacha, Río Napo, 8 km E of Misahuallí, 450, *Cerón 610* (MO), *1096* (AAU, MO, QCA, QCNE, UC), *1232* (MO, UC); Pozo Petrolero Daimi, 200 m, *Cerón & Hurtado 4265* (MO, QCNE, UC); Pozo Petrolero “Amo II” de Conoco, 230 m, *Coello 109* (QCNE); Cantón Tena, Jatun Sacha Biological Station, 8 km E of Misahuallí, 400 m, *Fay & Fay 2743* (AAU, QCNE, UC); At Río Payamino, 60 km along Río Payamino W of Coca, 350 m, *Holm-Nielsen & Jeppesen 734* (AAU, S); Misahuallí, rain forest in the surroundings of the junction Río Misahuallí-Río Napo, 500 m, *Holm-Nielsen 19357* (AAU, MO, QCA); Añangu, 300m, *Korning & Thomsen 47396* (AAU, QCA), 260-350 m, *Lawesson et al. 39502* (AAU, QCA, QCNE, UC); Reserva Biológica Jatun Sacha, ca. 8 km ESE of Puerto Misahuallí, 400 m, *Miller et al. 2178* (MO, UC), *2244, 2496* (MO); Road Puyo-Tena, ca 10 km S of Río Napo, 500 m, *Moran 3575* (MO, NY, QCA); Hollín-Loreto road, km 32, 3-4 km S of road, path to permanent sampling plot, 1200 m, *Moran & Rohrbach 5136* (AAU, UC); Añangu, 260-350 m, *Ollgaard et al. 38981* (AAU, QCA, UC), *39033* (AAU, UC); Reserva Biológica Jatun Sacha, 410-430 m, *Pacheco 3323* (QCNE, UAMIZ); Km 32, carretera Hollín-Loreto, 1160 m, *Pacheco 3325* (QCNE, UAMIZ); Río Napo 8 km E of Puerto Misahuallí, and 1.5 km S, 450 m, *Palacios et al. 395* (AAU, MO, NY, QCA, QCNE); Cantón Archidona, S slopes of Volcán Sumaco, road Hollín-Loreto, km 31, 1200 m, *Palacios 4122* (AAU, MO, QCNE, UC); Cantón El Chaco, Río Granadillo, Campamento de INECEL, “Codo Alto”, 1300 m, *Palacios 5518* (UC); Ca 46 km W of Lago Agrio, 650 m, *Plowman et al. 3982* (S); Cantón Archidona, S slopes of Volcán Sumaco, Comunidad El Pacto 9 km N of road Hollín-Loreto, vicinity of Guagua Sumaco, 1500 m, *Zak & Jaramillo 3756* (AAU, UC); Cabañas Aliñahui, S of Río Napo, S of Misahuallí, 450 m, *Zogg & Gassner 13130* (QCA). **PASTAZA:** Lorocachi, Lagartococha, situated about 1 hour

walk SE of military camp, 200 m, *Brandbyge & Azanza 31455* (AAU); Along road under construction to Canelos (departing from main Puyo-Macas road at ca 32 km from Puyo, 22.5 km S of Veracruz), 3.8 km from turn-off, 850 m, *Croat 58989* (MO); Cantón Pastaza, Pozo Petrolero “Corrientes” de UNOCAL, 300 m, *Gudiño 664* (MO, QCNE, UC); Centro Oriente, Tiwaeno, población Waorani (Auca), 400-500 m, *Jaramillo & Coello 3271* (AAU), 3333 (MO, QCA), 3493 (AAU, QCA); “Captaine Chiriboga”, Río Pastaza, vicinity of army base, 235 m, *Lewis et al. 13927* (QCNE); Near Canelos, 300 m, *Mexia 6865* (UC, US); Puyo, 1100 m, *Ollgaard & Balslev 9056* (AAU, F, K); Along road 9 km N of El Topo, off Mera-Río Negro road, 1400 m, *Stolze & Stolze 1707* (AAU, F, QCA, UAMIZ); Palmera, Río Pastaza, between Baños and Mera, 1200 m, *Tate 652* (US). **sucumbíos:** Parque Nacional Yasuní, km 100 de la carretera construída por MAXUS, 380 m, *Navarrete 697* (AAU). Along Río Shushue, 1 km W of Confluence with Río Aguatico, 3 km W of bridge at a point 3 km E of Lumbaqui, 550 m, *Stolze & Stolze 1730* (AAU, F, QCA, QCNE); Río Napo, Pañacocha (Oasis), *Harling et al. 7538* (F, GB). **TUNGURAGUA:** End of road, 9 km S from village of Río Negro, off Baños-Mera road, 1800m, *Stolze & Stolze 1842* (AAU, F, QCA, QCNE); nach Canelos, Río Topo bis Pintuc, 1000, *Stübel 905* (B *pro parte*). **ZAMORA-CHINCHIPE:** Nangaritzza, Pachicutza, lower slopes of Cordillera del Cóndor, 1100-1200 m, *Palacios & Neill 6559* (AAU, QCNE, UC); 19-24 km S of Zamora along road to Romerillo, 1350 m, *Stolze & Stolze 1813* (AAU, F, QCA, QCNE, UAMIZ), 1815 (AAU, F, QCA, QCNE).

**PERU. BAGUA:** 12 km E of La Peca (by trail), *Barbour 2588* (F, G, MO, UC); ca. 20 km (by trail) E of La Peca, 6560 ft, *Barbour 2814* (F, MO, UC). **cuzco:** Paucartambo, Cosnipata Valley, Río Tono road N of Patria to first foot hill ridge, 750-850 m, *R. B. Foster et al. 10621* (F); Santa Isabel-Valle Cosñipata, 1200 m, *Scolnik 930* (US). **HUANUCO:** Prov. Huanuco, *Tryon & Tryon 5280* (BM, US); Huanuco, Tingo María, 700 m, *Tryon & Tryon 5280* (BM, F, U, UC, USM). **JUNIN:** East of Quimiri bridge, near La Merced, 800-1300 m, *Killip & Smith 23973* (US); Schunke Hacienda, above San Ramón, 1800 m, *Schunke A192* (US); Chanchamayo Valley, 1800 m, *Schunke 515* (US); Chanchamayo Valley, 1000 m, *Schunke 805* (F); Satipo Province, Gran Pajonal Mapari ca. 12 km SW of

Chequitavo, 1300 m, *D. N. Smith 6810* (UAMIZ). **LORETO:** Pumayucu, between Balsapuerto and Moyobamba, 600-1200 m, *Klug 3218* (B, F, G, K, MO, NY, US); Prov. Coronel Portillo, Dtto. Callería, San Alejandro, 250 m, *Schunke 3080* (F, US). **MADRE DE DIOS:** Parque Nacional del Manú, trans Manú Upland, Cocha Cachu Biological Station, *M. S. Foster P-84-113* (UC); Manu, km 139 on road between cabo de Hornos & Shintuya, *R. B. Foster et al. 4019* (F). **PASCO:** Prov. Oxapampa, Palcazu Valley, Iscozacín, 380 m, *R. B. Foster et al. 7828* (MO); Palcazu Valley, Central Selva, Iscozacín, Bosque Reserva above Project camp, *Salick 7117* (F); Prov. Oxapampa, Puerto Laguna, *D. N. Smith 8448* (MO). **SAN MARTÍN:** East of Tingo María, 625-1100 m, *Allard 20907* (US), *22361* (US); Lamas, km 40 of Tarapoto-Yurimaguas road, trail to Río Tiriayacu and Río Cashiyacu (to salt mines at head of Río Cashiyacu), 300-400 m, *Knapp & Mallet 7205* (MO); Mariscal Cáceres, Campanilla, Carretera Marginal de la Selva, 7.4 km north of Pulcache, 900-950 m, *Plowman & Schunke 11597* (F, USM); Rioja Prov, Pedro Ruiz-Moyabamba road, km 390, Venceremos, 1750 m, *D. N. Smith 4460* (F, MO, UC). **PROV. DESCONOCIDA:** Río Pachiri, Afl. del Río alto, Urubamba, *Bües 1759* (US); Pampayacu, *Kanehira 128* (US); “San Cyavan? in sylvis umbrosis ast abhang der Cordilleren”, *Lechler 2313* (B); “Peruvia” *Poeppig s.n.* (K); “Flora Peruviana Albo lear le de Río”, 400 m, *Ronti-Itirre? P1611* (B048923); “In monte Guayrapurima, prope Tarapoto, Peruviae orientalis”, *Spruce 4686* (BM, G, GH, K, P); Peruvia, *Toppey s.n.* (MO).

**BOLIVIA. LA PAZ:** Prov. Nor Yungas, Caranavi hacia el N, via Puerto Linares, de Carrasco 17 kms, subiendo, 1700 m, *Beck 9248* (F); 16.2 km from Guanay, 1200 m, *Grifo & Salomon 767* (MO); Prov. Nor Yungas, 13.7 km NW of San Pedro on road through Incahuara-Mejillones & along trail to 12 de Octubre, 1500 m, *Solomon 9592* (MO, UC).

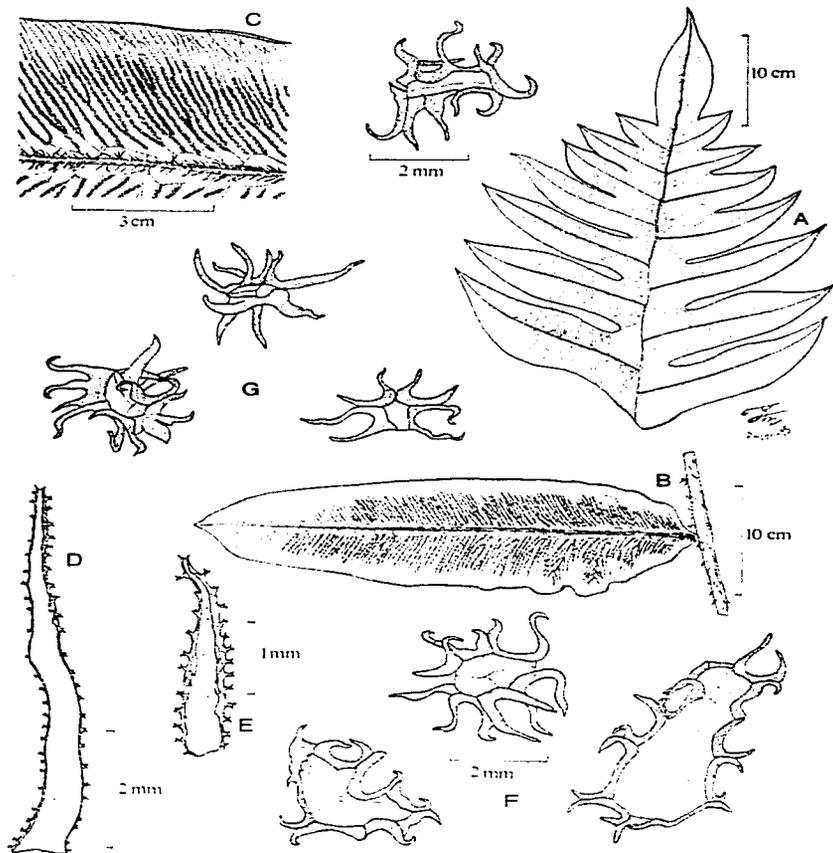
**LOC. DESCONOCIDA.** *Lechler s.n.* (B048930). East of the Andes, 4000-5000 ft., *Pearce 324* (K).

*Ceratolepidium pinnatifidum* es la especie más ampliamente distribuida del lado oriental de los Andes.

**12. *Ceratolepidium ribae* Pacheco *sp. nov.*** Tipo. Panamá. Comarca de San Blas: El Llano-Carti road, 17.4 km from Interamerican Hwy, 350 m, *de Nevers, Herrera & González 3924* (holotipo MO!, isotipo UC!). Fig. 79.

*Ceratolepidium lellingeri* (Donn. Sm.) Pacheco *affine, a quo differt areolis in costa, lamina abaxialiter inter venas abundantibus squamis subcircularibus 6-8 setis ferrugineis, provisus et aliis squamis ellipticis; adaxialiter sparsim squamis similaribus.*

*Rizoma* no visto. *Hojas* 150-250 cm, arqueadas, las hojas adultas 1-pinnadas, las jóvenes no vistas; pecíolo 77.5-100.0 x 2.0 cm, pardo al secar, con abundantes escamas 1.0-1.5 x 0.15-0.20 cm, linear-lanceoladas, ápice largamente atenuado, pardas, bicoloras, el margen pardo oscuro a negruzco con 1-3 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos; *lámina* 150 x 60 cm, membranácea, ovado-lanceolada, base no vista, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 5 pares de segmentos enteros, separados por un seno obtuso, no traslapados, parda al secar; *raquis* recto, con abundantes escamas 0.9-1.0 x 0.08-0.1 cm, linear-lanceoladas, semejantes a las del pecíolo; *pinnas* libres al menos 2 pares basales, 2 pares adnatos, 31.0-32.3 x 9.8-11.0 cm, subequiláteras, alternas, oblongas, ascendentes, patentes, base cuneada, sésiles, ápice mucronado, agudo, acuminado, margen entero, revoluto, membranáceo, el basicóptico ondulado en la base, la costa no alada, con escamas 0.02-0.03 x 0.02-0.03 cm, elípticas, semicirculares adaxialmente, con abundantes escamas 0.08 x 0.03 cm, similares a las del pecíolo abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con abundantes escamas 0.02 cm de diámetro, semicirculares, con 6-8 setas, ferrugíneas, otras elípticas, 0.04 x 0.03 cm, la superficie adaxial con escasas escamas similares a las del lado abaxial; *venas* formando una aréola costal de donde surgen venas que corren paralelas entre sí hacia el margen, uniéndose entre sí en el último tercio de la costa hacia el margen, las aréolas estrechas, la aréola costal un triángulo escaleno, las venas sin ápice claviforme, con escamas similares a las de la costa. *Soros* 1.0-4.0 cm, siguiendo las venas



**FIG. 79.** *Ceratolepidium ribae*. (de Nevers, Herrera & González 3924). A, ápice de la lámina; B, pinna media; C, detalle de la pinna lado abaxial; D, escama del raquis; E, escama de la costa; F, escamas del lado abaxial de la lámina entre las venas; G, escamas lado adaxial de la lámina.

hasta casi alcanzar el margen de la pinna; *indusio* membranáceo, brillante, translúcido, caduco; *esporangios* con anillo de 13 células; esporas 36-48 x 24-40 micrómetros, pardas.

**Distribución.** (Mapa 12). Panamá.

**Ejemplares revisados. PANAMA. COMARCA DE SAN BLAS:** Llano-Carti Road, kilometer 16, trail to creek on Atlantic drainage, 250-350 m, *Almeda et al. 6524* (ENCB); 16-20 km above Pan-Am Highway on road from El Llano to Carti-Tupile, 400 m, *Kennedy 2683* (US).

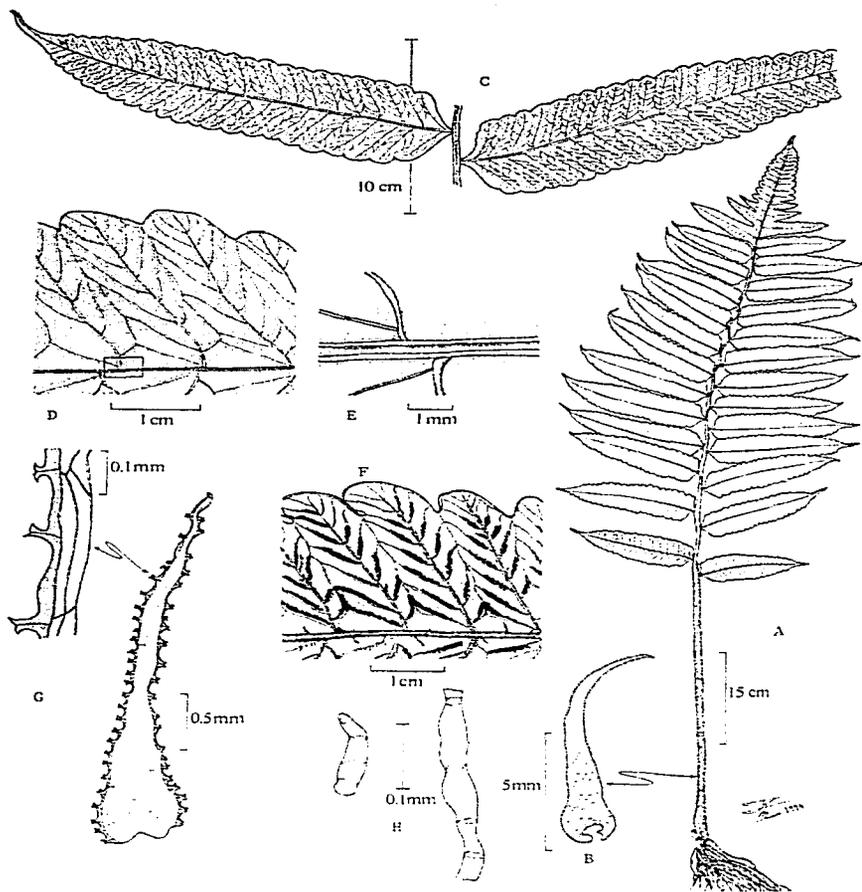
Esta especie puede relacionarse con *Ceratolepidium godmanii* por la forma general de la lámina y pinnas pero se distingue por la presencia de aréolas costales y por el indumento presente entre las venas del lado abaxial.

### 13. *Ceratolepidium rivale* (Baker) Pacheco **comb. nov.**

Fig. 80.

*Asplenium rivale* Baker, Syn. Fil. 244. 1867. Tipo. Ecuador. Chimborazo: foot of Chimborazo, 3-4000 ft., *Spruce 5700* (holotipo K!, fragmentos B!, NY!; isotipos BM!, foto US!, P!, foto F!, US!). *Diplazium rivale* (Baker) Diels, Nat. Pflanzenfam. **1(4)**: 228. 1899.

*Rizoma* erecto, decumbente, escamoso, las escamas 0.9-1.5 x 0.15-0.2 cm, ovado-lanceoladas, pardo claro, bicoloras, ápice acuminado, el margen pardo a negruzco con 2-3 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos. *Hojas* 110-208 cm, erectas, arqueadas, las maduras 1-pinnado-lobadas, las jóvenes enteras a lobadas; *pecíolo* 24.6-64.0 x 1.0-1.5 cm, pardo al secar, verde olivo, negruzco en la base cuando fresco, con escamas 0.4-1.5 x 0.05-0.25, linear-lanceoladas, semejantes a las del rizoma, con 1-3 hileras de células escleróticas; *lámina* 58-100.5 x 33-45 cm, coriácea, papirácea al secar, ovada-lanceolada, base reducida, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 4-9 pares de segmentos enteros separados por un seno agudo, verde oscuro en el lado adaxial, verde claro en el lado abaxial cuando fresca; *raquis* flexuoso, con escamas 0.4-0.6 x 0.05 cm, semejantes a las del rizoma; *pinnas* libres 7-16 pares, 13.0-24.5 x 3.0-6.0 cm, subequiláteras, alternas, oblongo-lanceoladas, el par proximal



**FIG. 80.** *Ceratolepidium rivale* (A-H, Pacheco 3309) A, hábito; B, escama del peciolo; C, par de pinnas; D, detalle de la pinna, lado adaxial; E, detalle de la costa mostrando las alas; F, segmento foliar con detalle de la venación; G, escama de la costa con detalle del margen; H, indumento, lado abaxial de la lámina, entre las venas.

reducido, distantes, ascendentes, enteras a lobadas, base ampliamente cuneada a truncada, peciólulo 0.2-0.4 x 0.1-0.2 cm, ápice acuminado, margen anchamente lobado, ligeramente repando, membranáceo, la costa con alas no interrumpidas por el eje del siguiente orden adaxialmente, con escasas escamas 0.2 x 0.05 cm, similares a las del rizoma, concoloras abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con tricomas hialinos; *venas* pinnadas, cóstulas prominentes, con una vena media distinta en cada grupo y 6-8 venillas laterales, todas ellas se unen con las del siguiente grupo llegando libres al margen, el ápice de cada vena se ensancha, aréola costal suavemente triangular. *Soros* 0.1-1.5 cm, no continuos desde la costa al margen, la mayoría asplenoideos, escasos diplazoideos; *indusio* membranáceo, a veces bicoloro; *esporangios* con anillo de 14-16 células; *esporas* 35-39 x 27-28 micrómetros, pardo-oscuras.

**Distribución** (Mapa 12). Colombia, Ecuador.

**Ejemplares revisados. COLOMBIA.** NARIÑO: Río Perlasbi, 1460-1540 m, *Ewan 16048* (US). VALLE: Valley of R. Digua, 900 m, *Alston 7806* (MO); Along Cali- Buenaventura hwy at km 29, *Croat & Watt 70489* (MO).

**ECUADOR.** CHIMBORAZO: Mountains in Sacramento area, 1070-1350 m, *Wiggins 11086* (NY, UC, US); Vicinity of Sacramento, 1100-1850 m, *Wiggins 11094* (US). COTOPAXI: "Crescit in silv. trop. Angamarca", *Sodiño 11/900* (NY). EL ORO: 10.6 mi. este Saracay hacia Pinas, 700 M, *Albert de Escobar 945* (QCA, NY). LOS RÍOS: 9 km E of (11 km by road from) Patricia Pilar, 1 km to the E of Escuela Centinelas, 58 km ENE of Quevedo, on Pan-Am Highway to Santo Domingo de los Colorados, ca. 300-400 m, *Iltis et al. E-116* (GH); Quevedo Cantón, Cerro Centinela, Montañas de Ila, 10 km al este de Patricia Pilar, 500 m, *Palacios & Freire 7431* (MO). PICHINCHA: Centinela, km 12 Carretera Patricia Pilar-24 de Mayo, alt. de km 47 Santo Domingo-Quevedo, en la cima de las Montañas de Ila, 650 m, *Dodson et al. 14656* (AAU, NY), *Dodson et al. 8407* (US), *Pacheco et al. 3307, 3308, 3309, 3314, 3315, 3317, 3318* (QCNE, UAMIZ); Small patches of forest along ridge to ca. 1.5 km N of Escuela Fiscal Mixta Centinelas del Pichincha (ca. 10 km SE of Patricia Pilar), 600-675, *Grayum & Zamora 9389* (UC); Maquipucuna Biological Field

Station, ca. 5 km E of Nanegalito and ca. 25 km N of Quito, 1400-1700 m, *Moran & Rohrbach 5252* (F, MO, UC, UAMIZ); Ca. km 36 along road to SE from La Aurora (km 7 on Sto. Domingo-Quevedo road) passing through La Reforma, 1450 m, *Ollgaard 98062* (AAU, QCA); Forest remnants E of San Francisco de Pampas, 1600 m, *Ollgaard 99112* (AAU). **PROV. DESCONOCIDA:** West cordillera, Río Lugnibi, 800 m, *Rimbach 102* (UC, US), *301* (US); Ecuador, *Sodiro s.n.* (NY); "Crescit in silv. subtr. ad Angamarca", *Sodiro 11/900* (NY, P).

Esta especie es fácilmente diferenciable por las cóstulas bien desarrolladas, la venación pinnada, con una vena distinta en el centro de cada grupo de venas y 6-8 venillas laterales, todas uniéndose con las del siguiente grupo; los soros cortos y la mayoría asplenioides.

**14. *Ceratolepidium sanderi*** (C. Chr.) Pacheco, *comb. nov.*

Fig. 81.

*Asplenium sanderi* C. Chr., Index Fil. 130. 1905, nom. nov. para *Asplenium macrodictyon* Baker, 1901. *Diplazium sanderi* (C. Chr.) Pacheco, Flora of Ecuador. 77. 1994.

*Asplenium sanderi* Baker, Kew. Bull. 1906: 15. 1906, nom. superfl.

*Asplenium macrodictyon* Baker, Kew Bull. 1901: 144. 1901., non Baker 1877. Tipo: Colombia. Cauca, Banks of the Río Cauca, *Sander s.n.* 1884 (holotipo K!, fragmento NY!).

*Rizoma* erecto o decumbente, densamente escamoso, las escamas 1.0 x 0.20-0.30 cm, lanceoladas, pardo oscuras, bicoloras, el margen negruzco con 2 hileras de células escleróticas, dentado los dientes bífidos. *Hojas* 150-250 cm, erectas, con frecuencia arqueadas, las hojas maduras pinnado-pinnatífidas, las jóvenes pinnado-lobadas; *pecíolo* 77-100 x 1.5-3.0 cm, pajizo a pardo al secar, verde oscuro, negruzco en la base cuando fresco, glabrescente, las escamas 0.6-1.0 x 0.25-0.5 cm, semejantes a las del rizoma y algunas escamas estrelladas, ferrugíneas; *lámina* 160 x 80 cm, coriácea, succulenta, quebradiza, deltoide, base reducida alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con 6

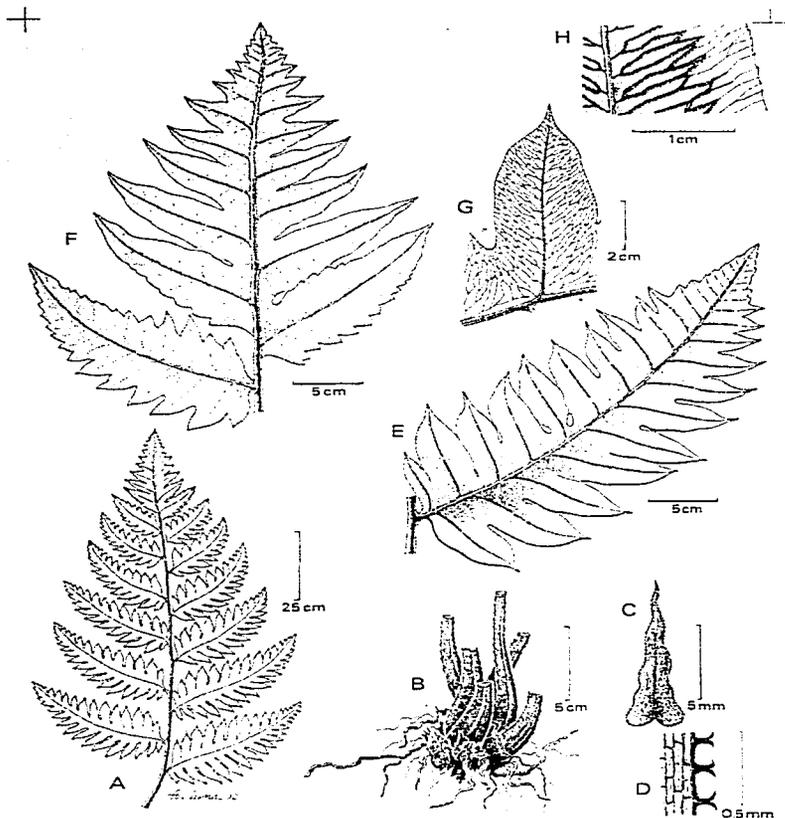


FIG. 81. *Ceratolepidium sanderi*. (A, E-H, Pacheco 3293; b-d Hoover et al. 2590) A, lámina; B, rizoma; C, escama del rizoma; D, detalle del margen de la escama; E, pinna media; F, ápice de la lámina; G, segmento foliar con detalle de la venación; H, detalle del segmento foliar.

pares de segmentos pinnatífidos y 4 pares enteros unidos por un seno agudo, verde olivo en el lado adaxial, verde seco en el lado abaxial cuando fresca; *raquis* flexuoso, con abundantes escamas estrelladas, 0.04-0.05 cm de diámetro, pardo-ferrugíneas, con 4-5 setas y algunas escamas lanceoladas, 0.2-0.4 x 0.08-0.1 cm, bicoloras, el margen negro a pardo, dentado, los dientes con el ápice bifurcado, prolongado, otras elípticas de 0.08 x 0.02 cm de ancho, bicoloras, el margen dentado, los dientes con el ápice bífido; *pinnas* libres 6-8 pares, 23.0-74.5 x 7.5-30 cm, subequiláteras, alternas, truladas, distantes, ascendentes, peciólulo 0.7-1.8 x 0.2-0.3 cm, base atenuada, cordiforme e inequilátera, ápice pinnatífido largamente atenuado, costa con alas 0.01 cm de ancho, no interrumpidas por el eje del siguiente orden adaxialmente, con escamas 0.2 x 0.05 cm, bicoloras, estrechamente lanceoladas, con el margen dentado, los dientes bífidos, algunas elípticas 0.08 x 0.05 cm, bicoloras, con el margen dentado, los dientes bífidos, las estrelladas 0.03 cm de diámetro abaxial y adaxialmente, segmentos 8-15 por pinna, 4.2-13.5 x 2-3.4 cm, falcados, ápice largamente atenuado a caudado, margen entero, reflejo, seno agudo a angostamente redondeado, la superficie abaxial entre las venas con escamas estrelladas, 0.05 cm de diámetro, con 4-8 setas, ferrugíneas, brillantes y algunas escamas elípticas, bicoloras, el margen con largas setas dorado-ferrugíneas, algunas bífidas; *venación* reticulada, cóstulas prominentes, 16-18 por pinna, reduciéndose de tamaño hasta desaparecer en el ápice, con una aréola costal en forma de triángulo escaleno entre las cóstulas y sobre la aréola costal surgen 4-8 venas las cuales se unen entre sí para formar aréolas hacia el seno y margen de la pinna, en las pinnas adnatas una aréola sobre el raquis y en las pinnas las venas se unen desde la mitad basiscópica llegando libres al margen, venas 4-6 entre cóstula y cóstula, con escamas 0.1-0.2 x 0.01-0.02 cm, estrechamente lanceoladas, bicoloras, el margen ferrugíneo, dentado, los dientes bífidos, el cuerpo de la escama hialino, las paredes de las células amarillento-pardo-ferrugíneo, brillante, las escamas estrelladas con 6 setas. *Soros* 0.4-4.0 cm, siguiendo las venas, desde la aréola costal hasta la mitad del segmento; *indusio* membranáceo, hialino; *esporangios* con anillo de 12-14 células; *esporas* 39-47 x 31.4-35.3 micrómetros, pardo ferrugíneas.

**Distribución** (Mapa 13). Costa Rica, Panamá, Oeste de Colombia y Ecuador.

**Ejemplares revisados. COSTA RICA. ALAJUELA:** Upala, Dos Ríos, Ladera Oeste del Volcán Rincón de la Vieja, Buenos Aires, 600-700 m, *G. Herrera 1151* (CR).

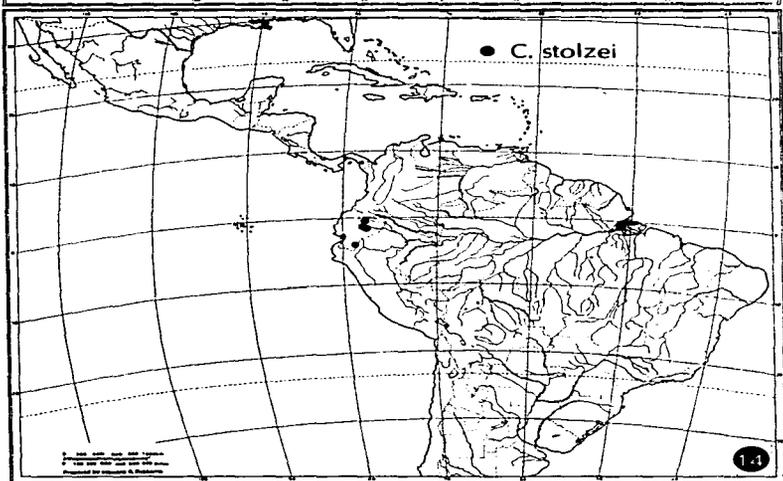
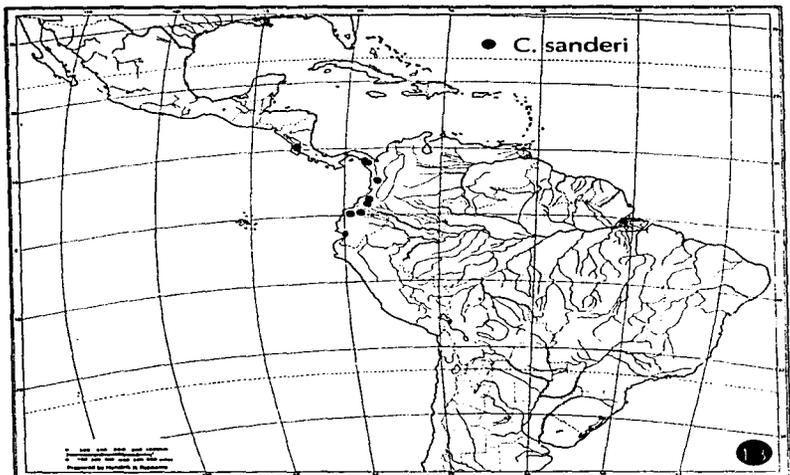
**PANAMA. CHIRIQUÍ:** Cerro Colorado, top, Bocas Road, 1500 m, *Folsom & Collins 1801* (MO).

**DARIÉN:** Cerro Pirre, along stream between Pirre and next southern peak, *Folsom 4382* (MO).

**COLOMBIA. BARBACOAS:** Vía de Tuquerres, 700 m, *Triana 607* (BM); Barbacoas, 700 m, *Triana s. n.* (B 048241). **CHOCÓ:** Hwy Bolívar-Quibdo. Km 137-8, by Madonna on boulder, 930 m, *Juncosa 2457* (AAU, MO). **NARIÑO:** Between Ricuarte and La Dursa, 110 m, *Alston 8461* (MO). **PROV. DESCONOCIDA:** Río Nembí, *André 850* (F, GH, K, NY); “prope Cuyambe”, *André 3496* (K, NY)

**ECUADOR. CARCHI:** San Marcos valley. Farmland and rain forest disturbed by the local coarquer (Awá) Amerindians, 600 m, *Barfod et al. 48751* (AAU); SE trail, in Gualpí Chico area near Awá encampment, 1330 m, *Hoover et al. 2727* (MO); Trail along Awá border, to Mongon Creek to W of encampment and ascending creek Gualpí Chico area, 1258-1161 m, *Hoover et al. 2590* (MO, QCA); Above San Marcos de los Coaiqueres, on trail towards Gualpí Bajo, 1000 m, *Ollgaard et al. 57346* (AAU). **CARCHI/ESMERALDAS:** Cerca de Lita, 690 m, *Pacheco et al. 3291, 3292, 3293, 3294* (QCNE, UAMIZ); Near Lita, 600 m, *van der Werff et al. 9506* (MO, QCNE, UC); About 7 km past Lita on road Lita-Alto Tambo, 550 m, *van der Werff & Tipas 12055* (MO). **ESMERALDAS:** Road Lita-Urbina, km 38.8, 450-500 m, *Ollgaard et al. 98696* (AAU, QCA, QCNE); 6-8 km W of Lita on road to El Tambo, 650-950 m, *Stolze et al. 1791* (F, QCA), *1792* (AAU, F, QCA, QCNE, UAMIZ). **PICHINCHA:** Reserva Forestal ENDESA, Río Silanche, “Corporación Forestal Juan Manuel Durini”, 650-700 m, *Jaramillo 6584* (AAU, MO, QCA); Val. Nanegal, *Sodiro s. n. 07/1907* (GB).

El nombre de esta especie permaneció olvidado durante muchos años, quizá porque con frecuencia era confundida con *Ceratolepidium ceratolepis* de la cuál se diferencia por los caracteres dados en la clave y por ello no se esclareció la aplicación del nombre hasta 1994 (*Stolze et al., 1994*).



Mapa 13. Distribución de *C. sanderi*.

Mapa 14. Distribución de *C. stolzei*.

**15. *Ceratolepidium stolzei* Pacheco *sp. nov.*** Tipo. Ecuador. Napo: Cantón

Archidona, Carretera Hollín-Loreto. Río Huataraco. Dos horas a pie desde la aldea de Guagua Sumaco, *Cerón & Factos 7436* (holotipo MO!; isotipos MO!, QCNE!, UAMIZ!).

Fig. 82.

*Ceratolepidium chimborazense* (Baker) Pacheco *affine, sed differt lamina abaxialiter inter venas squamis X-formibus, ferrugineis, et aliis linearibus margine, ferrugineis, dentatis, dentibus furcatis et squamis illis stipitum similibus; rhizoma, stipe, rachis, costa et venis profuse squamosis.*

*Rizoma* erecto, corto, densamente escamoso, las escamas 1.0 x 0.7 cm, linear-lanceoladas, bicoloras, el margen pardo oscuro a negruzco, con 2 hileras de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos. *Hojas* 200 cm, erectas a ligeramente arqueadas, las hojas maduras 1-pinnadas, las jóvenes enteras, lobadas en la base; *pecíolo* 47-115 x 1.5-2.0 cm, pardo oscuro en la base, pajizo-ferrugíneo al secar, con abundantes escamas 0.7-1.0 x 0.1-0.15 cm, linear-lanceoladas, el ápice filiforme, bicoloras, el margen pardo oscuro, con 1 hilera de células escleróticas, dentado, los dientes bífidos; *lámina* 48-150 x 37-60 cm, subcoriácea, ovado-lanceolada, base reducida, cordiforme, alcanzando gradualmente un ápice pinnatífido con alrededor de 6-7 pares de segmentos enteros, separados por un seno redondeado, a veces los segmentos traslapados, verde oscuro en el lado adaxial, verde claro en el lado abaxial cuando fresca; *raquis* recto con abundantes escamas 0.5-0.7 x 0.08-0.1 cm, semejantes a las del pecíolo, amarillo-ferrugíneas, el margen pardo-ferrugíneo; *pinnas* libres 1-9 pares, 18-36.5 x 4.5-8.8 cm, subequiláteras, alternas, oblongo-elípticas, distantes, ascendentes, las pinnas inferiores cortamente pecioluladas, base redondeada, inequilátera, a veces con un lobo basiscópico, ápice agudo, acuminado, caudado, margen entero, membranáceo, revoluto, la costa sin alas adaxialmente, con abundantes escamas 0.6 x 0.05 cm, semejantes a las del pecíolo abaxialmente, la superficie abaxial entre las venas con escamas 0.01-0.02 cm, en forma de x, pardo-rojizas, otras lineares, 0.05 cm, con el margen pardo-rojizo, con dientes

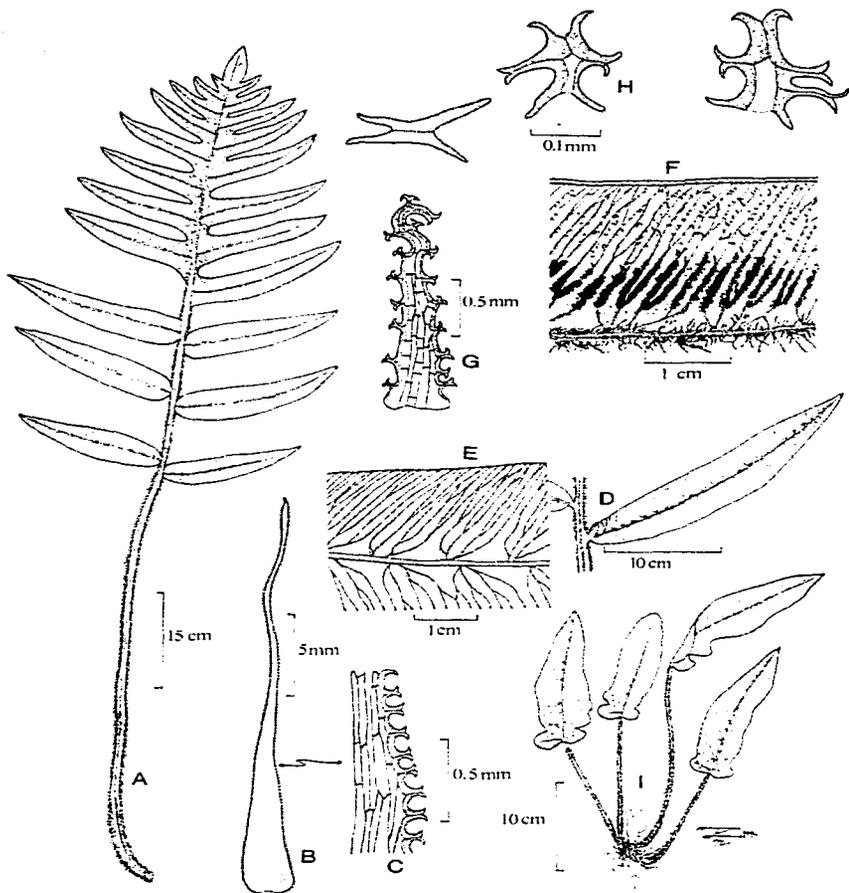


FIG. 82. *Ceratolepidium stolzei*. (A-H, Palacios 4130; I, Pacheco 3328B) A, hábito; B, escama del peciolo; C, margen de la escama; D, pinna; E, detalle de la pinna, lado adaxial; F, segmento foliar con venación; G, escama de la costa; H, indumento, lado abaxial de la lámina, entre las venas; I, planta con hojas jóvenes.

bífidos o no bífidos, otras semejantes a las del pecíolo, 0.07-0.2 cm; *venas* en grupos de 2-4, anastomosándose en el último cuarto de la costa hacia el margen, sin cóstulas prominentes, sin aréola costal, con abundantes escamas 0.2-0.3 x 0.03-0.05 cm, semejantes a las del pecíolo. *Soros* 0.4-2.0 cm; *indusio* membranáceo, pardo a pajizo; *esporangios* con anillo 16-18 células; *esporas* 39.0-48.0 x 31.0-35.0 micrómetros, pardo-amarillentas.

**Distribución** (Mapa 14). Ecuador.

**Ejemplares revisados. ECUADOR.** **NAPO:** Carretera Coca-Loreto, Entre la Comuna 10 de Agosto y el Río Pinguillo, 1000 m, *Cerón & Iguago 5317* (QCNE, UAMIZ); Carretera Hollín-Loreto, Río Huataraco, Dos horas a pie por bosque primario desde la aldea de Guagua Sumaco, 800-1000 m, *Cerón & Factos 7436* (MO, QCNE, UC, UAMIZ); Km 32, carretera Hollín-Loreto, 1160 m, *Pacheco 3328B* (UAMIZ); Cantón Archidona, Faldas al sur del Volcán Sumaco, carretera Hollín-Loreto, km 40 Huamaní, 1200 m, *Palacios 4130* (MO, UC). **PASTAZA:** Mera Canton, two km northwest of Mera, at Campamento Vacacional Evangélico Mangayacu, 1250 m, *Fay & Fay 3746* (MO); El Porvenir, ca. 5 km north of Puyopungu, *Lugo 4907* (AAU); Tnte. H. Ortiz, 18 km from Puyo on road to Tena, approx. 1 Km E of the road, 1100 m, *Ollgaard & Balslev 9231* (AAU, NY, QCA); Road to the south from Río Negro, km 9, end of road, 1800 m, *Ollgaard 99839* (AAU). **TUNGURAGUA:** End of road, 9 km south from town of Río Negro, off Baños-Mera road, 1800 m, *Stolze & Stolze 1843* (F). **ZAMORA-CHINCHIPE:** Cordillera del Cóndor, Chinapintza, trail leading to Destacamento Mayaycu Alto, 1480 m, *Ollgaard 98409* (AAU, QCA).

Esta especie sólo ha sido recolectada del lado este de los Andes. Difiere de *Ceratolepidium chimborazense*, porque en el lado abaxial de la lámina entre las venas tiene escamas en forma de X, ferrugíneas, este tipo de escamas no se presenta en ninguna otra especie de *Ceratolepidium*. El rizoma, pecíolo, raquis, costa y venas son abundantemente escamosos.

## NOMBRE DUDOSO

*Asplenium corderoi* Sodiro, Recens. Crypt. vasc. Quit. 39. 1883. Tipo. Ecuador.

Pichincha: en los bosques de la región tropical en la orilla del Río Peripa de San Miguel de los Colorados. *Diplazium corderoi* (Sodiro) Diels, Nat. Pflanzenfam. **1 (4)**: 228. 1899.

La colección tipo no se encontró entre los ejemplares de diversos herbarios europeos y ecuatorianos revisados en este estudio, especialmente en QPLS y Q. La vegetación de la localidad tipo ha sido destruída por las actividades humanas.

La descripción original menciona venación reticulada y escamas dentadas, con los dientes bífidos, por lo que se incluyó en este estudio. Sodiro también cita plantas cuyas hojas son simples cuando jóvenes y lobadas cuando adultas. Esto sugiere a *Ceratolepidium pinnatifidum* o *C. aberrans*, pero estas dos especies se presentan sólo en el lado este de los Andes, mientras que el tipo de *D. corderoi* es del lado oeste. Es probable que el ejemplar que usó Sodiro represente una hoja joven de otra especie en la región.



## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Robbin C. Moran del Department of Biology. University of Arkansas-Little Rock, U.S.A. y Dr. Ramón Riba de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México quienes dirigieron el trabajo de tesis. A la Dra. Patricia Dávila Aranda y Dra. Blanca Pérez-García, miembros de mi comité tutorial, a los Doctores Victoria Sosa Ortega, Rafael Lira Saade y Hermilo Quero Rico, sinodales del examen de grado.

Realicé la mayor parte de este trabajo en la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, le agradezco a la institución y a la M. en C. Rosaura Grether el apoyo económico que me brindaron a través del proyecto Flora Mesoamericana, así como las facilidades otorgadas para el uso de los laboratorios.

La revisión de las colecciones del Herbario Nacional de Estados Unidos de América (US) fue posible gracias a las becas otorgadas por The Smithsonian Institution y la Secretaría de Educación Pública, México. Así también, la consulta del material depositado en el herbario del Field Museum de Chicago fué posible gracias a la beca proporcionada por el Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois. La consulta del material depositado en el herbario del Missouri Botanical Garden (MO) fue posible por el apoyo económico dado por el Dr. Enrique Forero (ahora en el Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá, Colombia) y el Missouri Botanical Garden.

Mi más sincero agradecimiento a los directores y curadores de los siguientes herbarios quienes amablemente accedieron a prestarme en ocasiones por largos periodos de tiempo, el material en ellos depositados (los acrónimos usados en el texto están de acuerdo al Index Herbariorum): Arnold Arboretum, Harvard University (A), Cambridge, Massachusetts; Herbarium Jutlandicum, University of Aarhus (AAU), Risskov, Dinamarca; Botanischer Garten und Botanisches Museum (B), Berlin, Alemania; British Museum of Natural History (BM), Londres, Inglaterra; Botanical Department of The Hungarian History Museum (BP), Budapest, Hungría; Herbario Nacional Colombiano, Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional (COL), Bogotá, Colombia; Herbario Nacional de Costa Rica, Museo Nacional (CR), San José, Costa Rica;

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB); John G. Searle Herbarium, Field Museum of Natural History (F), Chicago, Illinois; Gray Herbarium, Harvard University (GH), Cambridge, Massachusetts; Departamento de Biología, Universidad de Antioquia (HUA), Medellín, Antioquia, Colombia; The Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew (K), Richmond, Surrey, England; Herbario Nacional del Instituto de Biología (MEXU), México; Missouri Botanical Garden (MO), St. Louis, Missouri, U. S. A.; New York Botanical Garden (NY), Bronx, New York, U. S. A.; Muséum National d'Histoire Naturelle (P), Paris, Francia; Instituto de Ciencias, Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCA), Quito, Ecuador; Herbario Nacional del Ecuador (QCNE), Quito, Ecuador; Institute of Systematic Botany (U), Utrecht, Holanda; Department of Botany, University of California (UC), Berkeley, California, U. S. A.; United States National Herbarium, Smithsonian Institution (US), Washington, D. C., U. S. A.; Herbario Metropolitano, Universidad Autónoma Metropolitana (UAMIZ), México; Herbario San Marcos, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos de Lima (USM), Lima, Perú; Pringle Herbarium, University of Vermont (VT), Burlington, Vermont, U. S. A.

El viaje a Ecuador estuvo financiado por el proyecto PROMOBOT a través del Dr. David Neill del Herbario Nacional del Ecuador, el Missouri Botanical Garden y la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

El viaje realizado a Costa Rica estuvo financiado por la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y el Missouri Botanical Garden. Agradezco también al Lic. Nelson Zamora, al personal y al Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica; al Dr. Luis Diego Gómez P., al personal y al Museo Nacional de Costa Rica, por las facilidades otorgadas durante mi estancia en ese país.

Durante los viajes de recolección fueron de gran ayuda las siguientes personas, quienes me acompañaron al campo: María Burbano, Daniel Rubio, Efraín Freire, Angel Alvarado, William A. Haber, Luis Diego Gómez, Rafael Chacón, Cristina Formoso, Reynaldo Aguilar Fernández y Erick Bello.

Las M. en C. Martha Pérez-García y Ma Eugenia Fraile me asesoraron la parte técnica de los estudios anatómicos del género.

La Biól. Guillermina Gómez Mancera del Depto. de Química Metalúrgica, Fac. de Química, UNAM, me brindó todas las facilidades para el uso del microscopio de barrido y la obtención de fotografías.

La Dra. Blanca Pérez-García facilitó el uso del laboratorio para el estudio de los gametofitos de las especies del género al inicio de este trabajo.

El Dr. Rafael Lira Saade me asesoró en correr el programa PAUP usado en el análisis cladístico de las especies.

Las diagnósis en latín fueron corregidas por el Dr. Fernando Chiang Cabrera.

Los dibujos de cada especie fueron elaborados por Rolando Jiménez (AMO) y Albino García (MEXU).

Se agradece el apoyo brindado por Claudia Aguilar Pérez y Lily Zelaya Molina.

Finalmente, agradezco de manera muy especial a mi familia: Enrique y Enriquito, por su apoyo constante y comprensión. A ellos dedico este trabajo.



## Literatura Citada

- Adams, C. D.** 1992. Eleven new species, a new variety and a new varietal combinations in the fern genera *Asplenium* and *Diplazium* in Central America. *Novon* **2**: 290-298.
- Atkinson, L. R.** 1967. The gametophyte of *Diplazium*. *Phytomorphology* **17**: 99-109.
- Barrington, D. S., C. A. Paris & T. A. Ranker.** 1986. Systematic inferences from spore and stomate size in the Ferns. *Amer. Fern J.* **76(3)**: 149-159.
- Bir, S. S.** 1975. Anatomical observations on the Indian species of genus *Diplazium* Swartz. In H. Y. Mohan Ran et al. (Eds.) *Form, Structure and Function in Plants*: 289-291.
- \_\_\_\_\_, **C. K. Satija, P. Goyal & A. B. Jain.** 1980. Stomatal studies in certain athyroid ferns from India. *Aspects Pl. Sci.* **3**: 123-137.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, **G. Parmod & S. Kaur.** 1981. Stomatal patterns in some Asplenioid ferns from India. *Biol. Bull. India* **3(1)**: 24-34.
- Bishop, L. E.** 1978. Revision of the genus *Cochlidium* (Grammitidaceae). *Amer. Fern J.* **68**: 76-94.
- \_\_\_\_\_. 1988. *Ceradenia*, a new genus of Grammitidaceae. *Amer. Fern J.* **78 (1)**: 1-5.
- \_\_\_\_\_. 1989a. New species of *Ceradenia* subg. *Ceradenia* *Amer. Fern J.* **79 (1)**: 14-25.
- \_\_\_\_\_. 1989b. *Zygophlebia*, a new genus of Grammitidaceae. *Amer. Fern J.* **79 (3)**: 103-118.
- \_\_\_\_\_. & **A. R. Smith.** 1992. Revision of the fern genus *Enterosora* (Grammitidaceae) in the New World. *Syst. Bot.* **17 (3)**: 345-362.
- Bruce, J. G.** 1976. Development and distribution of mucilage canals in *Lycopodium*. *Amer. J. Bot.* **63**: 481-491.
- Conant, D. S.** 1983. A revision of the Genus *Alsophila* (Cyatheaceae) in the Americas. *J. Arnol Arb.* **64(3)**: 333-382.
- Crane, E. H.** 1995 Phylogeny of Vittariaceae: Convergent Simplification Leads to a Polyphyletic *Vittaria*. *Amer. Fern J.* **85 (4)**: 283-305
- Cronquist, A.** 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. Second Edition. The New York Botanical Garden. New York.

- \_\_\_\_\_. & **D. R. Rollo**. 1995. Phylogeny and Generic Circumscriptions of Cheilanthoid Ferns (Pteridaceae: Cheilantheoideae) Inferred from *rbcL* Nucleotide Sequences. *Amer. Fern J.* **85** (4) 345-360.
- Gentry, A. H.** 1981. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia* **15**: 71-91.
- Greuter, W. et al.**(Eds.) 1994. *International Code of Botanical Nomenclature (Tokio Code)*. Koeltz Scientific Books. Königstein, Germany.
- Hooker, W. J.** 1860. *Species Filicum*. John Edward Taylor. London.
- \_\_\_\_\_. & **J. G. Baker**. 1874. *Synopsis Filicum*. Second Edition. Robert Hardwicke. London.
- Janvier, P.** 1984. *Cladistics: Theory, Purpose, and Evolutionary Implications*. In J. W. Pollard (Eds.). *Evolutionary Theory Paths Into the Future*. John Wiley and Sons. New York.
- Klekowski, E. J., Jr.** 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae. *J. Linn. Soc.* **62**: 347-359.
- Kramer, K. U. et al.** 1990. *Dryopteridaceae*. In Kubitzki, K. Ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants. Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag. New York.
- Krishnamurthy, K. V.** 1988. *Methods in Plant Histochemistry*. S. Viswanathan (Printers & Publishers) Private Limited. Madras, India.
- Lira Saade, R.** 1995. *Estudios Taxonómicos en el Género Sechium P. Br. (Cucurbitaceae)*. Tesis Doctoral. Fac. Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- McVaugh, R.** 1945. The genus *Triodaniis* Rafinesque, and its relationships to *Specularia* and *Campanula*. *Wrightia* **1**: 13-52.
- Mehra, P. N.** 1949. Some observations on the prothallus of *Diplazium esculentum* (Retz) Sw. *J. Ind. Bot. Soc.* **28**: 28-35.
- Momose, S.** 1938. Studies on the gametophytes of ferns (IV): On the prothallium of *Diplazium thunbergi* Nakai and *D. latifolium* Moore. *J. Jap. Bot.* **14**: 43-49.
- Moran, R. C.** 1987. *Monograph of the Neotropical fern genus Polybotrya (Dryopteridaceae)*. Illinois Natural History Survey Bulletin **34(1)**: 1-138.
- \_\_\_\_\_. 1991. Eight new species of tree ferns (*Cyathea*, Cyatheaceae) from the

- American tropics and three new combinations. *Novon* **1(2)**: 88-104.
- \_\_\_\_\_. 1995. Iridescent ferns and their shady behavior. *Fiddlehead forum*, *Bull. Amer. Fern Soc.* **22(1)**: 2-4, 8.
- \_\_\_\_\_. 1995. The Importance of Mountains to Pteridophytes, with Emphasis on Neotropical Montane Forests. In S. P. Churchill *et al.* (Eds.) *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden. 359-363.
- Nayar, B. K. & S. Kaur.** 1971. Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev.* **37(3)**: 295-396.
- Nixon, K. C.** 1992. *ClADOS Version 1.2 Documentation*. Ithaca, New York.
- Pacheco, L., L. X. Zelaya-Molina & C. Aguilar-Pérez.** 1997. Estudio anatómico de *Diplazium plantaginifolium* (L.) Urban, *D. ternatum* Liebm. & *D. striatum* (L.) Presl. (in prep.).
- Pérez-García, B.** 1988. Morfogénesis de gametofitos de Cyatheaceae (Pterophyta: Filicales). Tesis Doctoral. Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Pichi Sermolli, R. E. G.** 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum. *Webbia* **31(2)**: 481-500.
- Presl, C. B.** 1830. *Tent. Pteridographiae*. Hasse, Prague.
- Raghavan, V.** 1989. *Developmental Biology of Fern Gametophytes*. Cambridge University Press. New York.
- Sass, J. F.** 1961. *Botanical Microtechnique*. 3a. Ed. The Iowa State University Press, Ames Iowa.
- Smith, A. R.** 1976. *Asplenium delitescens* and the neotropical species of *Asplenium* sect. *Hymenasplenium*. *Amer. Fern J.* **66**: 116-120
- \_\_\_\_\_, **R. C. Moran & L. E. Bishop.** 1991. *Lellingeria*, a new genus of Grammitidaceae. *Amer. Fern J.* **81(3)** : 76-88.
- \_\_\_\_\_. 1992. A review of the fern genus *Micropolypodium* (Grammitidaceae). *Novon* **2(4)**: 419-425.
- \_\_\_\_\_. 1993. *Terpsichore*, a new genus of Grammitidaceae (Pteridophyta). *Novon* **3(4)**: 478-489.
- Stafleu, F. A. & R. S. Cowan.** 1986. *Taxonomic Literature*. A selective guide to

- botanical publications and collections with dates, commentaries and types. VI. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- Stolze, R. G., L. Pacheco & B. Ollgaard.** 1994. Polypodiaceae-Dryopteridoideae-Physematieae. In Harling, G. & L. Andersson (Eds.), Flora of Ecuador. **49**: 1-108.
- Stuessy, T. F.** 1990. Plant Taxonomy. The Systematic Evaluation of Comparative Data. Columbia University Press. New York.
- Swartz, O.** 1801. Genera et species filicum ordine systematico redactorum. J. Bot. (Schrader). **1800(2)**: 61.
- Swofford, D. L.** 1991. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1. Champaign, Illinois History Survey.
- Tryon, R. M. & A. F. Tryon.** 1982. Ferns and Allied Plants with special reference to Tropical America. Springer-Verlag. New York.
- Umikalsom, Y.** 1992. Anatomical studies of the Malaysian Aspleniaceae and Athyriaceae. Bot. J. Linn. Soc. **110**: 111-119.
- Van Cotthem, W. R. J.** 1970. A classification of stomatal types Bot. J. Linn. Soc. **63**: 235-246.
- Villaseñor, J. L. & P. Dávila.** 1992. Breve introducción a la metodología cladística. Prensa de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Watrous, L. E. & Q. L. Wheeler.** 1981. The outgroup comparison method of character analysis. Systematic Zoology **30**: 1-11.
- Wiley, E. O.** 1981. Phylogenetics. The theory and Practice of Phylogenetic Systematics. John Wiley & Sons. New York.
- \_\_\_\_\_, **D. Siegel-Causey, D. R. Brooks & V. A. Funk.** 1991. The compleat cladist. A primer of phylogenetic procedures. The University of Kansas, Lawrence.
- Windham, M.D.** 1987. *Argyrochosma*, a new genus of cheilanthoid ferns. Amer. Fern J. **77**:37-41.
- Zelaya-Molina, L. X. & L. Pacheco.** 1997. Morfología epidérmica foliar de los géneros *Athyrium*, *Cystopteris*, *Diplazium*, *Hemidictyum*, *Onocleopsis* y *Woodsia* (Woodsiaceae). Acta Botánica Mexicana (enviado para su publicación).

**LISTA NUMÉRICA DE TAXA***Ceratolepidium*

1. *C. aberrans*
2. *C. andinum*
3. *C. atirrense*
4. *C. ceratolepis*
5. *C. chimborazense*
6. *C. chocoense*
7. *C. godmanii*
8. *C. lellingeri*
9. *C. macrodictyon*
10. *C. pactile*
11. *C. pinnatifidum*
12. *C. ribae*
13. *C. rivale*
14. *C. sanderi*
15. *C. stolzei*

**INDICE DE COLECCIONES**

Los números en paréntesis son los asignados a las especies en el tratamiento taxonómico. Los ejemplares tipo se encuentran en negritas.

Acosta Solís 12532 (10).

Albert de Escobar 945 (13).

Allard 20907, 22361 (11).

Allen 4977 (4).

Almeda et al. 6524 (12).

Alston 7806 (13); 7844 (8); 8461 (14).

André 850, 3496 (14).

Antonio 4172 (8).  
Asplund 5559 (5); 16323 (10); 18570, 19297 (1).  
Baker et al. 5621 (1); 6883 (11).  
Balslev & Balseca 4734 (10).  
Barbour 2588, 2814 (11); 2858 (2).  
Barfod et al. 48136 (10); 48751 (14).  
Barrington 1041 (11); 1499 (8).  
Beck 9248 (11).  
Bell 254 (5).  
Bernhardi s.n. (7).  
Bigelow & Kukle 91 (4).  
Brade 794 (10).  
Brandbyge & Azanza 30114, 31455 (11).  
Brandbyge et al. 30301 (11).  
Brenes 13555, 32724, 32810 (4).  
Buchtien 28, 3488 (2).  
Bües 1759 (11).  
Burch 4500 (8).  
Burger & Burger 7599 (8); 8027 (10).  
Burger et al. 10723 (4).  
Burger & Matta 4398 (8).  
Burger & Stolze 5012 (4).  
Camp E-1104 (1).  
Cerón 610, 1096, 1232 (11); 2903 (1).  
**Cerón & Factos 7436** (15).  
Cerón & Hurtado 4265 (11).  
Cerón & Iguago 5317 (15).  
Coello 109 (11).  
Cook & Griggs 54 (10).

Croat 864 (8); 22266 (8); 23144, 27750 (10); 35219 (8); 43638 (4); 44395, 50043 pro parte (8); 50043 pro parte (3); 58847 (1); 58989 (11); 66435 (4); 70866 (9).

Croat & Folsom 33923 (10).

Croat & Grayum 60174, 60420 (8).

Croat & Watt 70489 (13).

Cuatrecasas 9193 (11).

Chacón 49 (4).

Chacón & Herrera 1198 (4).

Davidse 24231 (8).

Davidson 301 (4).

de la Sota 5168 (8).

**De Nevers, Herrera & González 3924** (12).

Dodson et al. 7245 (5); 8407 (13); 8524 (5); 14656 (13).

**Donnell Smith 6882** (8).

Ellenberg 3118a, 3118b (5).

Evans & Bowers 3019 (8).

Evoy 100 (10).

Ewan 16048 (13); 16773, 16792 (11).

Fagerlind & Wibom 573a, 573b, 573c (10).

Fay & Fay 2743 (11); 3095 (5); 3746 (15).

Folsom 4382 (14).

Folsom & Collins 1801 (14).

Foster, M. S. 79-141 (2); P84-113 (11); 85-70, 85-82 (5).

Foster, R. B. et al. 4019, 7828, 10621 (11).

Foster & Mitsui 13568 (5).

Gómez 2335, 18780 pro parte (8); 18780 pro parte (3).

Grayum 6892 (4).

Grayum & Sleeper 3710 (8).

Grayum & Zamora 9389 (13).

Grayum et al. 3371, 5610 (8).  
Grifo & Salomon 767 (11).  
Gudiño 664 (11).  
Hammel 11253 (10).  
Hammel et al. 13359, 14239 (4).  
Harling & Anderson 16858 (1); 23046 (5); 24123 (1).  
Harling et al. 7538 (11).  
Hauke 411 (8).  
Hennipman et al. 6671 (4).  
Herrera 1244 (4).  
Herrera, G. 1151 (14).  
Herrera & Chacón 2846 (8).  
Herzog 2231 (2).  
**Holdridge 1602** (10).  
Holm-Nielsen 19357 (11).  
Holm-Nielsen & Jeppesen 734 (11).  
Holm-Nielsen et al. 2913 (5).  
Hoover et al. 2590, 2727 (14).  
Horich 58.504-1 (4).  
Hudson 883 (1).  
Iltis et al. E-116 (13).  
Jameson s.n. (1); (5).  
Jaramillo 6584 (14).  
Jaramillo & Coello 3271, 3333, 3493 (11).  
Jiménez 2289 (4).  
Juncosa 567 (9); 2457 (14).  
Kanehira 128 (11).  
Kennedy 2683 (12).  
Knapp & Mallet 7205 (11).

Killip 5234 (4); 7756 (9).  
Killip & Smith 23973 (11).  
King & Guevara 6128 (11).  
Klug 3218 (11).  
Korning & Thomsen 47396 (11).  
Laegaard 51596a, 51608 (5); 51632 (10).  
Lankester 885 (8).  
Lawesson et al. 39502 (11).  
Lechler s.n., 2313 (11).  
Lehmann 8950 (6).  
Lellinger 799 (8).  
Lellinger & de la Sota 134 (9).  
Lellinger 1484 & White III (8).  
Lent 25B (8).  
Levy 1461? (10).  
Lewis et al. 13927 (11).  
Liesner & Judziewicz 14792 (4).  
Lugo 4884 (1); 4907 (15).  
Maxon 5598, 5677 (4).  
McDowell 515, 1040 (10).  
Mexia 6865 (11).  
Mickel 2033, 3438 (8).  
Mille s.n., 97, 277 (5); 282 (10).  
Miller et al. 2178, 2244, 2496 (11).  
**Moran** 3175 (4); **3337** (3); 3506A (1); 3575 (11); 4125 (4).  
Moran & Rohrbach 5136 (11); 5225 (5); 5252 (13).  
Morton 6064 (7).  
Moya 005 (5).  
Navarrete 571 (1); 697 (11).

**Nevers, Herrera & González 3924** (12).

Nisman 116 (4).

**Ollgaard** 37748 (5); 98041 (1); 98062 (13); 98409 (15); **98419** (2); 99112 (13); 99819 (11); 99839 (15).

Ollgaard & Balslev 9056 (11); 9057 (1); 9231 (15).

Ollgaard & Larrea 98854 (5).

Ollgaard et al. 38981, 39033 (11); 57346 (14); 98021 (5) 98696 (14).

**Pacheco** 3323, 3325 (11); 3328A (1); 3328B (15); 3355-1, 3355-2, **3355-3**, 3355-4, 3355-5, 3355-6, 3355-7, 3355-10 (8).

Pacheco & Bello 3354-1, 3354-2, 3354-4, 3354-5 (4).

Pacheco et al. 3288, 3289, 3290 (5); 3291, 3292, 3293, 3294 (14); 3303, 3305, 3306 (5); 3307, 3308, 3309 (13); 3310, 3311, 3312, 3313 (5); 3314, 3315 (13); 3316 (5); 3317, 3318 (13); 3319, 3320 (5); 3321 (10); 3322 (5); 3362, 3362-1, 3362-2, 3362-3 (8); 3362-4, 3362-5 (3); 3362-6, 3363, 3363-1, 3363-2 (8).

Palacios 4076 (1); 4122 (11); 4130 (15); 5490 (1) 5518 (11); 5752 (1).

Palacios & Freire 7431 (13)

Palacios & Neill 6559 (11).

Palacios & Rubio 7223 (4).

Palacios et al. 395 (11).

Pearce 324 (11).

Pére Duss s.n. (7).

Pérez-García et al. 197, 374 (4).

Philipson & Idrobo 1925 (11).

**Pittier 1170** (4); 10577 (8).

Plowman & Davis 4483 (1).

Plowman & Schunke 11597 (11).

Plowman et al. 3982 (11).

**Poepig diar 1149** (11).

Proctor 17334, 26072 (7).

Rimbach 102 (13).

Ronti-Iltirre? P1611 (11).

Salick 7117 (11).

**Sander s.n.** (14).

Scamman 7471, 7670 (4).

Scolnik 930 (11).

Schunke A192, 515, 805, 3080 (11).

Sherring 216 (7).

Silva & Brazao 60853 (1).

Skutch 2480 (8); 4532 (1).

Smith et al. 1666, 1868 (4); 2122 pro parte (8); 2122 pro parte (9); 2255 (4); 2350 (4).

Smith, D. N. 4460, 6810, 8448 (11).

**Smith, H. H. & Smith, G. W. 1019** (7).

**Sodiro** 5/99, 9/1891, 10/1900, 10/902, 10/903 (5); 11/900 (13); 20/77, 20/78, 38/60, X/03, 38/52a (5); 38/271 (10); 718 (5); **52/7** (8).

Sodiro s.n. (5); (9); (13); s.n. 07/1907 (14).

Solis et al. 8 (8).

Solomon 9592 (11).

Sparre 14086 (10).

**Spruce** 284 (5); 4686 (11); **5700** (13); **5703** (5).

Standley 37237 (10); 38183, 39222 (8).

Standley & Valerio 46980 (4).

Steyermark 53574 (11).

Stolze 1485 (8).

Stolze & Stolze 1707, 1730, 1813, 1815, 1833, 1842 (11); 1843 (15).

Stolze et al. 1772, 1775, 1778 (5); 1791, 1792 (14).

Stork 422, 2674 (4).

Stübel 742 (5); 905 pro parte (11) 910 (1).

Tate 652 (11).

Tipaz et al. 751 (1).

Tonduz 9446 (10); 12550 (4).

Toppey s.n. (11).

**Triana** s.n. (6); s.n. B 048241, 607 (14); **636** (6).

Tryon & Tryon 5280 (11).

U.S.M. 1886 (4).

Valerio 3, 1159, 32724 (4).

van der Werff & Palacios 10359, 10390 (1).

van der Werff & Gudiño 10848 (5); 11118 (1); 11370 (11); 11374 (1).

van der Werff & Tipas 12055 (14).

van der Werff et al. 9506 (14).

Webster & de Benedictis 28195 (5).

Wakefield 11 (7).

**Wallis s.n.** (9).

Wiggins 11086, 11094 (13).

Williams 20242 (4).

Williams et al. 28619 (8).

**Woronow & Juzepczuk 5877** (1).

Zak & Jaramillo 3756 (11); 3823 (5).

Zogg & Gassner 13130 (11).



## INDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS

Los nombres nuevos están en negritas, los sinónimos en cursivas. El número de las páginas en negritas indica la descripción de la especie, el número con un asterisco (\*) indica las páginas con ilustraciones o mapas.

**Adiantum** 35

**Alsophila** 4, 125

**Anisogonium** 5, 6

*fraxinifolium* 6

*pinnatifidum* 101

**Argyrochosma** 4, 128

**Aspleniaceae** 128

**Asplenium** 5, 125

*ceratolepis* 59, 75

*corderoi* 121

*chimborazense* 79

*chocoense* 85

*godmanii* 87

*fuliginosum* 79

*fuscum* 81

*hemionitideum* 79

*kunzei* 5, 101

*macrodictyon* 94

*ochraceum* 81

*pinnatifidum* 101

*rivale* 110

*sanderi* 113

*wallisii* 95

sect. **Hymenasplenium** 127

**Athyriaceae** 128

Athyrium 20, 45, 46, 47, 52, 53, 54, 128

*ceratolepis* 75

Blechnaceae 126

Blechnum 19

Campanula 126

Ceradenia 125

**Ceratolepidium** 1, 2, 22, 27, 28, 37, 40, 41, 42, 45, 47, 52, 56\*, 58, **59**, 60, 61, 120.

aberrans 11, 12, 15, 16\*, 17, 18\*, 19, 20, 22, 24, 26, 28, 29\*, 33, 34, 35, 36\*, 37, 38\*, 39, 41, 47, 49, 51, 52, 53, 54, 57, 58, 61, **63**, 64\*, 66, 67, 68, 71, 121, 129.

**andinum** 11, 12, 22, 26, 27, 28, 29, 32, 47, 49, 51, 52, 53, 54, 57, 58, 62, 66\*, **67**, 70\*, 71, 129.

atirrense 11, 12, 15, 17, 18\*, 22, 23\*, 24, 26, 27, 28, 32, 41, 47, 51, 52, 53, 54, 58, 63, **71**, 72\*, 73, 74\*, 90, 94, 129.

ceratolepis 11, 12, 15, 16\*, 20, 26, 28, 29\*, 32, 33, 34, 35, 36\*, 37, 39, 41, 47, 50, 51, 52, 53, 54, 58, 59, 61, 71, 74\*, **75**, 79, 116, 129.

chimborazense 11, 12, 15, 17, 19, 26, 28, 29\*, 32, 33, 34, 35, 37, 39, 47, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 63, **79**, 80\*, 83\*, 120, 129.

chocoense 11, 12, 26, 28, 29\*, 32, 47, 51, 52, 53, 54, 58, 61, 83\*, **85**, 86\*, 129.

godmanii 11, 12, 25\*, 26, 27, 28, 30\*, 32, 47, 49, 52, 53, 54, 55, 58, 63, 83\*, **87**, 88\*, 110, 129.

**lellingeri** 11, 12, 15, 16\*, 17, 19, 22, 23\*, 24, 25\*, 26, 28, 29\*, 32, 33, 34, 35, 36\*, 37, 39, 47, 51, 52, 53, 58, 63, 73, **89**, 91\*, 92\*, 108, 129.

macrodictyon 11, 12, 26, 28, 30\*, 32, 47, 52, 53, 54, 55, 58, 62, 83\*, **94**, 96\*, 97, 129.

pactile 11, 12, 14, 24, 26, 28, 30\*, 32, 33, 34, 35, 36\*, 37, 38\*, 39, 41, 47, 48, 51, 52, 53, 54, 55, 58, 62, 92\*, **97**, 98\*, 100, 129.

pinnatifidum 11, 12, 15, 17, 18\*, 19, 21\*, 22, 26, 27, 28, 30\*, 32, 33, 34, 37, 39, 41, 47, 49, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 61, 67, 71, **101**, 102\*, 104\*, 107, 129.

**ribae** 11, 12, 26, 28, 31\*, 41, 47, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 62, 89, 104, **108**, 109\*, 129.

rivale 11, 12, 14, 15, 22, 25\*, 26, 27, 28, 31\*, 32, 33, 34, 35, 36\*, 37, 38\*, 39, 47, 49, 51, 52, 53, 54, 57, 58, 61, 104\*, **110**, 111\*, 129.

- sanderi 11, 12, 21\*, 26, 28, 31\*, 32, 33, 34, 37, 39, 47, 50, 52, 53, 54, 55, 58, 61, **113**, 114\*, 117\*, 129.
- stolzei** 11, 12, 26, 27, 28, 31\*, 32, 47, 49, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 62, 117\*, **118**, **119**, 129.
- Cochlidium 125.
- Cyathea 4, 126
- Cyatheaceae 19, 125, 126.
- Cystopteris 40, 128.
- Debaria 40
- Diplaziopsis 40
- Diplazium 1, 2, 5, 6, 7, 8, 14, 17, 19, 20, 22, 27, 45, 48, 51, 59, 60, 125, 128
- aberrans* 8, 63
- asperum* 20
- atirrense* 8, 71, 79
- var. *lobulatum* 75
- ceratolepis* 8, 75
- corderoi* 121
- chimborazense* 8, 79
- chocoense* 8, 85
- esculentum* 19, 37, 126
- expansum* 40
- fraxinifolium* 6
- fuscum* 81
- godmanii* 8, 87
- hemionitideum* 79
- immensum* 14, 45, 46, 47, 49, 52, 53, 54
- japonicum* 40
- latifolium* 37, 126
- lonchophyllum* 41
- macrodictyon* 8, 94

*moranii* 71  
*ochraceum* 81  
*pactile* 8, 97  
*pinnatifidum* 5, 6, 8, 101  
*plantaginifolium* 15, 19, 127  
*remotum* 14  
*rivale* 8, 110  
*sanderii* 8, 113  
*simplicivenium* 40  
*stellato-pilosum* 40  
*striatum* 15, 19, 127  
*ternatum* 15, 19, 41, 127  
*thunbergii* 37, 126  
*urticifolium* 45, 46, 47, 50, 52, 53, 54  
*wallissii* 95

Dryopteridaceae 126  
Dryopteridoideae 128  
Enterosora 125  
Grammitidaceae 125, 127  
Grammitis 4  
Gymnocarpium 40  
*Gymnogramme*  
*ceratolepis*  
*var. atirrensis* 71  
Hemidictyum 128  
Hypodematum 40  
Lellingeria 127  
Lycopodium 20, 125  
Marattiaceae 19  
Micropolypodium 127

Nephelea 4  
Notholaena 4  
Onoclea 40  
Onocleopsis 128  
Physematieae 128  
Plagiogyria 19  
Polybotrya 19, 126  
    alfredii 20  
Polypodiaceae 128  
Polypodium 24  
Pteridaceae 126  
Pteridium  
    aquilinum 37  
Sechium 126  
Specularia 126  
Terpsichore 127  
Thelypteris  
    decussata 20  
Trichipteris 4  
Triodaniis 126  
Vittaria 32, 125  
Vittariaceae 4, 125  
Woodsia 40, 128  
Woodsiaceae 1, 2, 22, 128  
Zygophlebia 125

