

Ex.
20j.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO.

FACULTAD DE CIENCIAS.

ANATOMIA COMPARADA DE DOS FORMAS DE
CRECIMIENTO DE LA ESPECIE POLYPODIUM
AUREUM L. (FILICALES, PTEROPHYTA).

TESIS
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
BIOLOGO
PRESENTA
AURORA ZLOTNIK ESPINOSA.

MEXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 1987.



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 está 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.

INDICE

Resumen	pag. 1
Introducción	pag. 2
Objetivo	pag. 7
Antecedentes	pag. 8
Taxonomía de la especie	pag. 10
Clasificación de la especie	pag. 16
Descripción de la especie	pag. 17
Distribución geográfica de la especie	pag. 19
Análisis de las formas de crecimiento consideradas	pag. 24
Materiales	pag. 26
Metodología	pag. 32
Resultados	pag. 38
Discusión	pag. 59
Apéndice	pag. 63
Bibliografía citada	pag. 88

RESUMEN

Se presenta un estudio comparativo de la anatomía de hojas y rizomas de las formas de crecimiento epifítica y epilítica de la especie Polypodium aureum L.

Se ofrece tanto una descripción general de la anatomía de la especie como un análisis de las diferencias anatómicas que pueden evidenciarse entre las dos formas de crecimiento; se discute la importancia y posibles causas de estas diferencias, así como el significado que los datos aportados puedan tener en lo que se refiere a la taxonomía de la especie.

INTRODUCCION.

- Importancia de los estudios anatómicos.

La Anatomía Vegetal es una de las ramas básicas de la investigación botánica. Su objeto de estudio es la estructura interna del cuerpo vegetal y es considerada por algunos autores como una disciplina autónoma dentro de la Botánica (O'Brien & McCully, 1981), mientras que otros autores consideran que es una parte sumamente importante de la Morfología Vegetal (Bierhorst, 1971b; Bold et al., 1980; Foster & Gifford, 1974). Sea cual fuere el punto de vista más adecuado, lo que resulta indudable es el gran valor de los datos -- aportados por los estudios de Anatomía Vegetal, por lo que no es sorprendente -- que diversos autores hayan resaltado en múltiples ocasiones la importancia de esta ciencia (Carlquist, 1961; Cutter, 1978; Esau, 1965; Lawrence, 1951; Metcalfe, -- 1967, 1968; Radford et al., 1974). Sin embargo, a este respecto, uno de los trabajos más explícitos es el de Knobloch (1973). Este autor analiza la trascendencia de la Anatomía Vegetal en campos tan importantes como la Climatología, la Fisiología y Taxonomía Vegetales, la Criminología, la producción de papel y otros usos industriales. Dada la gran relevancia de la Fisiología y la Taxonomía Vegetales dentro de la Biología, las contribuciones de la Anatomía Vegetal en estos campos serán analizadas con mayor detalle a continuación.

En lo que a la Fisiología Vegetal se refiere puede apuntarse que un conocimiento de la estructura es esencial para lograr una comprensión completa de la función (Knobloch, 1973). Uno de los principales impulsores de este principio fue, sin duda, Haberlandt, quien en 1884 publicó la primera edición del libro "Physiologische Pflanzenanatomie" ("Physiological Plant Anatomy" según la traducción de M. Drummond, 1914). Según este autor, el estudio de los tipos celulares y los tejidos del cuerpo vegetal demuestra claramente el hecho de que la actividad fisiológica depende de la estructura general del organismo y de caracteres anatómicos individuales, tal y como el funcionamiento especial de una máquina es el resultado del modo particular en que fue construida (Haberlandt, 1909 en: Drummond, 1914). En la actualidad ciertos investigadores reconocen una fuerte divergencia entre las líneas de trabajo de los anatomistas y los fisiólogos, los primeros interesados en aclarar aspectos filogenéticos, los segundos en investigar aspectos subcelula-

res y bioquímicos del metabolismo vegetal (O'Brien & McCully, 1981); sin embargo, resulta innegable que la ayuda del anatomista es necesaria cuando se intentan -- realizar trabajos que tienen que ver con la determinación de los efectos inmediatos de radiaciones, hongos, bacterias o insectos sobre cosechas, la determinación de los efectos de contaminantes atmosféricos sobre las plantas, la determinación de los efectos de factores genéticos y ambientales sobre el crecimiento de árboles, entre otras cosas (Knobloch, 1973). Además, es un hecho que en ciertos trabajos la Anatomía Vegetal no sólo permite la elaboración de interpretaciones fisiológicas sino también ecológicas (Eames & McDaniels, 1947; Fahn, 1974; Gibson et al., - 1983 en: Dyer & Page, 1985).

En lo que a la Taxonomía Vegetal toca, puede señalarse que, de acuerdo a Metcalfe (1968), los datos concernientes a la estructura histológica de los órganos vegetativos de las plantas han sido utilizados para los siguientes propósitos:

- la identificación de material fragmentario.
- la identificación preliminar de ejemplares de herbario.
- como apoyo para el establecimiento de interrelaciones de taxa en y por arriba - del nivel de especie.

Cabe señalar que Metcalfe (1968) se refiere concretamente al caso de las plantas con flores; ésto no obsta, sin embargo, para que se pueda generalizar si se toma en cuenta que en otros grupos de plantas (por ejemplo, las pteridofitas) existen situaciones específicas en las que la Anatomía ha arrojado luz sobre la Taxonomía (Knobloch, 1973). Caso muy especial que también es de interés mencionar es el de ciertos grupos fósiles en los que especímenes permineralizados han permitido conocer la estructura anatómica de estos vegetales (Basinger & Rothwell, 1977), utilizándose entonces los caracteres anatómicos observados para distinguir unas especies de otras (Stidd, 1971), unos géneros de otros (Eggert & --- Gaunt, 1973; Rothwell & Taylor, 1972; Serlin & Banks, 1975), o establecer relaciones entre grupos fósiles y grupos no fósiles (Stidd & Phillips, 1968). Desde luego, es -- también importante reconocer las limitaciones del uso de información anatómica - en trabajos taxonómicos. Los problemas principales que pueden reconocerse son - los siguientes:

- es necesario recopilar datos histológicos comparativos en una escala suficiente mente grande que les permita formar parte integral del material descriptivo en que se basa la Taxonomía (Metcalfe, 1967) pues, en comparación con los botáni--

cos de herbario, que han estado acumulando datos por varios cientos de años, - los anatomistas se encuentran en una situación muy precaria (Metcalfe, 1968). - se debe evitar el elaborar consideraciones filogenéticas si no existe informa-- ción suficiente que las justifique (Metcalfe, 1967) y, una vez que se tiene la in-- formación suficiente, debe ser manejada de una manera adecuada para lograr -- una interpretación consistente (Stewart, 1964).

Puede así señalarse que si bien la Anatomía Vegetal es un ciencia intere-- sante y gratificante (Knobloch, 1973), hace falta mucha Información, por lo que es necesario que se realice un mayor número de trabajos en este campo, principal-- mente trabajos con una visión integrativa, tanto en el sentido de que combinen -- elementos de disciplinas dispares -- Anatomía, Fisiología, Bioquímica, Ecología, in-- teracciones plantas-animales -- como en el sentido de que se reconozca al orga-- nismo en sí mismo como un unidad integrada de manera que algo de su biología to-- tal sea revelado (Tomlinson, 1977).

- Estudios anatómicos en helechos.

Entre los diferentes grupos vegetales el consti-- tuído por los helechos posee un interés especial como objeto de estudio de inves-- tigaciones anatómicas. Los helechos son las pteridofitas más numerosas con alrede-- dor de 9000 (Tryon & Tryon, 1982) a 12000 (Bell, 1983 en: Dyer & Page, 1985) espe-- cies vivientes, y son las que han atraído la atención con mayor intensidad desde hace más tiempo (Bell, 1983 en: Dyer & Page, 1985). De acuerdo a Dyer (1984 en: -- Dyer & Page, 1985), puede considerarse que el estudio de los helechos comenzó for-- malmente en 1699 cuando Morrison reportó que los helechos se desarrollaban a par-- tir de esporas. Desde entonces, los trabajos sobre helechos han sido múltiples y - diversos, más su número y diversidad en relación a los trabajos realizados con -- plantas con flores es muy pobre; ésto ha llevado a elaborar conclusiones sobre -- procesos de plantas vasculares en general basadas sólo en estudios en plantas -- con flores, conclusiones que a la luz de modernas investigaciones con helechos, - empiezan a ser puestas en duda (Bell, 1983 en: Dyer & Page, 1985).

Actualmente se considera que el potencial de los helechos como organis-- mos experimentales es enorme: se habla de trabajos sobre activación génica, siste-- ma del fitocromo, diferenciación somática, sistemas de incompatibilidad, entre --

otros (Bell, 1983 en: Dyer & Page, 1985), pero el hecho es que aún muy pocas especies son conocidas anatómicamente en detalle. Sobre el tema de anatomía de helechos existen muy pocos trabajos comprensivos; entre los principales pueden citarse los de Bower (1923-1928) y Ogura (1972). Los trabajos aislados son variados - en cuanto a temas tratados y finalidad perseguida; de tal suerte, existen lo mismo estudios sobre meristemas (Gifford, 1983; McAlpin & White, 1974), elementos traqueales (White, 1963a, b, 1964), estomas (van Cotthem, 1973 en: Jermy et al., 1973; --- Mickel & Lernsten, 1967; Payne, 1979; Sen & Hennipman, 1981; Thurston, 1969), y estelas (Schmid, 1982), que descripciones de la anatomía de especies determinadas; en este último caso, puede tratarse de especies aisladas (Konar & Kapoor, 1974; --- Scott & Ingold, 1955; Sen, 1968a, b; Sen & Mittra, 1966), de varias especies dentro de un mismo género (Bierhorst, 1971a; Mickel, 1962; Knobloch & Volz, 1964, 1968; Velasco, 1971; Velázquez, 1983), o de especies representativas de géneros pertenecientes a una misma familia (Lucansky, 1974a, b; Lucansky & White, 1974, 1976; Miller, --- 1971). Asimismo, mientras que ciertos de estos trabajos sólo intentan determinar - si existen para los grupos estudiados caracteres que permitan la diferenciación taxonómica (Bierhorst, 1971a; Knobloch & Volz, 1964, 1968), otros tienen una orientación puramente filogenética (Thurston, 1969; White, 1963a, b, 1964), y muchos --- muestran una mezcla de estas dos tendencias (Lucansky, 1974a, b; Lucansky & White, 1974, 1976; Sen, 1968a, b; Sen & Mittra, 1966). A este respecto White (1974) opina que es trascendental realizar estudios amplios, pero detallados, de anatomía comparada que arrojen luz sobre problemas importantes de la sistemática y evolución de los helechos. Sin embargo, reconoce que los estudios finos que no abundan en consideraciones sistemáticas o evolutivas, son útiles en el sentido de que aumentan la información sobre taxa particulares, pues esta información puede después ser utilizada para resolver problemas de relaciones entre diferentes taxa.

Tomando en cuenta lo comentado anteriormente, y considerando que, --- según Tryon & Tryon (1982), México forma parte de una de las dos grandes regiones del mundo donde se concentra alrededor del 75% de las especies de pteridofitas existentes, puede señalarse que en nuestro país la realización de este tipo de estudios debe ser impulsada. De los trabajos mencionados anteriormente sólo los - de Velasco (1971) y Velázquez (1983) fueron realizados con material mexicano y ambos son muestra de la inquietud de determinar las diferencias que existen a nivel interespecífico dentro de un género. Se aprecia así que existen múltiples posibili-

dades de investigación anatómica inexploradas, y que el concretarlas representa una contribución sumamente valiosa tanto al conocimiento de nuestra flora, como al conocimiento botánico mundial.

OBJETIVO.

El presente trabajo tiene como finalidad comparar desde un punto de --
vista anatómico las formas de crecimiento epifítica y epilítica de la especie Poly-
podium aureum L. para determinar las semejanzas y diferencias que a este nivel --
existen entre ambas. Con ello se pretende obtener un conocimiento más completo
de las características de la especie y aportar datos que puedan ayudar a com--
prender mejor su situación taxonómica.

ANTECEDENTES.

A través del tiempo la especie Polypodium aureum L. ha despertado el interés de diversos investigadores, los cuales la han estudiado desde diferentes puntos de vista contribuyendo así al conocimiento de su biología. Enseguida se mencionan algunos de los trabajos que sobre P. aureum L. se han realizado.

- Estudios no anatómicos.

Una primera línea de investigación se refiere a la embriogénesis de la especie, y en ella destacan los trabajos de Ward (1954a, b). Este autor realizó estudios detallados de la fecundación y desarrollo del embrión de P. aureum L. y describió las particularidades de estos procesos para esta especie. En su descripción del ciclo de vida de P. aureum L., Ward (1954a) menciona, entre otras cosas, que sus esporas son amarillas y arrifionadas y que desde el momento de su germinación hasta el establecimiento del esporofito transcurren aproximadamente dos semanas. Otros estudios de embriogénesis en P. aureum L. tienen que ver con aspectos experimentales, como el análisis de los efectos de la excisión del embrión (Ward, 1950 en: Wardlaw, 1955). Por otro lado, trabajos de biología reproductiva en otros niveles han permitido determinar que los soros de P. aureum L. son de desarrollo mixto (Eames, 1936) y describir la ontogenia del esporangio en esta especie (Wilson, 1958).

Otra línea de investigación de gran interés es la que se refiere a la caracterización fitoquímica de la especie. El valor medicinal de P. aureum L. ha sido reconocido por diversos autores (Gómez, 1980; Martínez, 1958; Stolze, 1981), los cuales hacen mención de que en forma tradicional se le denomina con el nombre de "calaguala" y que su cocimiento se usa popularmente como sudorífico y pectoral (Martínez, 1958). De tal manera, el estudio de los componentes químicos de esta especie resulta sumamente atrayente, lo que se refleja en la existencia de trabajos (Jizba et al., 1974a, b; Valetas, 1980) en los que se aborda este incitante tema.

P. aureum L. ha sido también utilizado como organismo experimental en estudios genéticos: en el trabajo de Knudson (1940) se evalúan los cambios inducidos por rayos x en los cloroplastos de sus gametofitos. Este tipo de trabajos confirman la opinión de Bell (1983 en: Dyer & Page, 1985) sobre el gran potencial de los -

helechos como sujetos experimentales.

- Estudios anatómicos.

Existen muy pocas referencias sobre la anatomía de P. aureum L.; a pesar de ésto, es posible citar algunos trabajos interesantes sobre el tema. Uno de ellos es el de Ogura (1972), en el que se ilustra el "sistema estelar de pecíolo y raquis en secciones transversales sucesivas". Según este autor, P. aureum L. posee un sistema estelar de tipo Polypodium, es decir, un sistema estelar que consta de dos grandes meristeles adaxiales y más de tres meristeles abaxiales, que en un sentido ascendente se fusionan para formar un meristele único en forma de U o V.

Otro trabajo de interés es el de Sen & Hennipman (1981) en el que se mencionan los tipos de estomas que esta especie presenta. No existe, sin embargo, ninguna descripción comprehensiva sobre la anatomía de la especie por lo que resulta muy deseable ahondar en este tema, uno de los más inexplorados en lo que a P. aureum toca.

TAXONOMIA DE LA ESPECIE.

Otro de los aspectos de interés de P. aureum L. es el análisis de su situación taxonómica, misma que, por sus particularidades, merece un renglón de discusión aparte.

La sistemática de esta especie presenta problemas en dos niveles, el genérico y el específico, por lo que resulta conveniente abordarlos separadamente.

- Problemas a nivel genérico.

En el nivel genérico P. aureum L. comparte con otras muchas especies la discusión en torno a la delimitación del género Polypodium. Este género fue descrito por Linneo en 1753 (Smith, 1981), siendo descritos después diversos géneros íntimamente relacionados con él; entre ellos, es de particular interés para esta discusión Phlebodium, que fue descrito por Robert Brown en 1838 como una sección del género Polypodium, y por John Smith en 1841, como un género en sí mismo (Smith, 1981). Como en muchos otros casos (Pichi Sermolli, 1973 en: - Jermy et al., 1973) las relaciones y fronteras entre estos géneros no han sido aún esclarecidas y las opiniones son así realmente conflictivas pues muchos autores delimitan un solo género que incluye de 0-12 subgéneros o secciones, mientras que otros reconocen hasta doce géneros distintos (Stolze, 1981). Christensen (1906), -- por ejemplo, considera al género Polypodium en un sentido amplio delimitando dentro de él a los subgéneros Campyloneurum, Goniophlebium, Grammitis, Lomagramme, Marginaria, Myrmecophila, Eupolypodium, Phlebodium, Pleopeltis y Selliguea; en un tratamiento más reciente, Stolze (1981) estudia a Polypodium también en sentido amplio considerando la existencia (en Guatemala) de seis subgéneros: Microgramma, Niphidium, Campyloneurum, Polypodium, Phlebodium y Pleopeltis, y Knobloch & Correll (1962), con una visión diferente, aunque también trabajan al género Polypodium en sentido amplio, no reconocen subgénero alguno.

Por otro lado, Copeland (1947) restringe al género Polypodium a un complejo de alrededor de 75 especies; según este autor Goniophlebium, Pleopeltis, Campyloneurum, Phlebodium, Niphidium, Selliguea y Grammitis, poseen jerarquía genérica. Además, ciertos autores posteriores a Copeland han recogido el enfoque de -- considerar al género Polypodium en sentido estricto, entre ellos Smith (1981) y --

Tryon & Tryon (1982). Sin embargo, mientras que el primero otorga jerarquía genérica a Pleopeltis, Niphidium, Microgramma, Campyloneurum, Phlebodium y Grammitis, los segundos sólo reconocen a nivel genérico a Pleopeltis, Niphidium, Microgramma, Campyloneurum y Grammitis. De tal manera, P. aureum L. ha sido considerado alternativamente dentro de los géneros Polypodium y Phlebodium, según el criterio de delimitación genérica de los diversos autores (Fig. 1).

- Problemas a nivel específico.

En el nivel específico las controversias no son menos agudas que en el nivel genérico dado que se discute el hecho de si P. aureum L. es una sola especie o si es en realidad un complejo de especies.

El reconocimiento de la existencia de subespecies o variedades dentro de esta especie tiene una larga tradición; nombres como Polypodium areolatum, Polypodium pulvinatum, Polypodium sporadocarpum y Polypodium araneosum son manejados en los trabajos clásicos de Hooker (1864), Eaton (1880) y Christensen (1906); en estos trabajos puede apreciarse ya la dificultad de establecer cuáles de estas formas pueden considerarse como subespecies o variedades y cuáles como especies, así como los problemas para establecer las sinonimias adecuadas. En los tratamientos modernos la situación no es menos complicada, pues aún no se ha logrado establecer un consenso en cuanto a la sistemática subespecífica.*

En el trabajo de Knobloch & Correll (1962) P. aureum L. es tratado como una sola especie y no se hace mención alguna de subespecies o variedades. En publicaciones como las de Kramer (1978) y Stolze (1981) el tema de las subespecies o variedades se trata muy someramente en pequeños comentarios incluidos con las descripciones específicas; Stolze (1981) menciona que algunos autores reconocen ligeras variantes de la especie: la variedad areolatum (H. & B. ex Willd.) Bak. que se encuentra en las Antillas y desde México hasta Bolivia y Brasil, y la variedad araneosum (M & G.) Brause, exclusiva de México. De acuerdo a este autor, aunque algunos estudiosos reconocen la segunda variedad como una especie distinta, sólo es diferente de la forma típica por la presencia de escamas pequeñas, oscuras, fi

* en la discusión que sigue se ha respetado la manera en que en las publicaciones originales se cita a los autores de los nombres científicos.

Figura 1. Delimitación genérica de Polypodium aureum L. según diversos autores.

AUTOR	NOMBRE DE LA ESPECIE Delimitación del género en sentido amplio	NOMBRE DE LA ESPECIE Delimitación del género en sentido estricto
Christensen (1906)	<u>Polypodium aureum</u> L.	
Stolze (1981)	<u>Polypodium aureum</u> L.	
Copeland (1947)		<u>Phlebodium aureum</u> J. Sm.
Smith (1981)		<u>Phlebodium aureum</u> J. Sm.
Tryon & Tryon (1982)		<u>Polypodium aureum</u> L.

liformes y cilioladas, esparcidas en la superficie abaxial de los segmentos.

Por otra parte, Kramer (1978) anota que algunos de los especímenes de Su rinam son relacionables con la variedad areolatum (H. B. Willd.) Baker. Describe -- que presentan hojas más angostas, más rígidas y más glaucas que las de los otros ejemplares estudiados, así como soros uniseriados, y concluye que su posición taxonómica debe ser investigada dado que puede representar una forma meramente fenotípica de P. aureum L.

Enseguida se mencionan ciertos trabajos en los que las variedades de P. aureum L. son tratadas de manera explícita.

Gómez (1980), en un tratamiento del género Phlebodium para Centroamérica, considera tres formas distintas de la especie: Ph. aureum var. areolatum H.B. ex Willd. con aréolas flebodioides en una única hilera, Ph. aureum var. araneosum (M. & G.) Gómez con aréolas flebodioides en dos o más hileras y escamillas y tricomidios de color café dorado o rojizo presentes en las axilas de las costas y venas, a veces distribuidos en la superficie laminar, y Ph. aureum (L.) J. Sm. con -- aréolas flebodioides en dos o más hileras y escamillas y tricomidios ausentes.

En su trabajo sobre los helechos de Jamaica, Proctor (1985) describe dos variedades de P. aureum L.: variedad aureum, con soros usualmente en dos hileras a cada lado de la costa y segmentos de hasta 3.5 cm de ancho, y variedad areolatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Baker, con soros en una sola hilera a cada lado de la costa y segmentos de hasta 2 cm de ancho, con frecuencia glaucos abaxialmente.

Finalmente se encuentran los tratamientos en los que P. aureum L. es segregado de otras especies consideradas afines. En este aspecto, el trabajo de Mickel sobre las pteridofitas de Oaxaca (en prensa) es quizás el más importante dado que no sólo separa a P. aureum L. de otras especies sino que la redefine. En su descripción del género Phlebodium del mismo trabajo, Mickel reconoce la existencia de tres especies de este género en México: Phlebodium decumanum (Willdenow) J. Smith, con varias hileras de soros; Phlebodium araneosum (Martens & Galeotti) - Mickel & Beitel, con soros en una sola hilera y escamas rojizas en la cara inferior de la lámina; y Phlebodium areolatum (Humboldt & Bonpland ex Willdenow) J. Smith, con soros en una sola hilera pero glabra en la cara abaxial y frecuentemente glauca. Con base en investigaciones de Proctor y Evans, Mickel (en prensa) indica que aparentemente, el verdadero P. aureum L. es un híbrido alotetraploide producto -

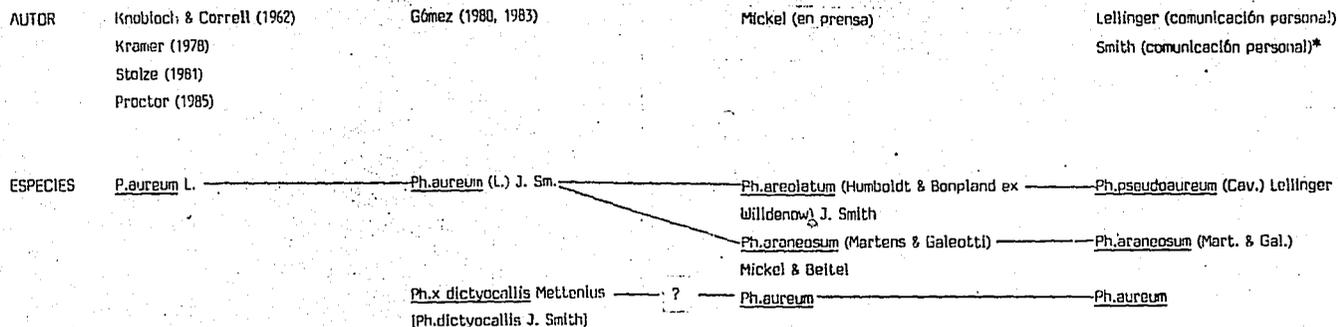
de la cruce de Ph. decumanum y Ph. areolatum, presentándose sólo en las Antillas y Florida (Mickel, comunicación personal). Es así que para este autor en México -- existen sólo las especies parentales, pero no el híbrido, que podría corresponder al híbrido llamado por algunos autores Phlebodium x dictyocallis Mettenius (Gómez, 1980, 1983).

Otros autores coinciden con Mickel, entre ellos Lellinger; este último revisa la nomenclatura de las especies presentes en México, y opina que las que existen en nuestro país son Phlebodium araneosum (Mart. & Gal.) y Phlebodium pseudoaureum (Cav.) Lellinger, pues considera que Ph. areolatum es un sinónimo de Ph. pseudoaureum (Lellinger, comunicación personal).

En esta forma, autores como Alan Smith han concluido actualmente que en el grupo de P. aureum y aliados pueden reconocerse tres especies: P. aureum, no presente en México, y Polypodium pseudoaureum y Polypodium araneosum, presentes en México (Smith, comunicación personal). En relación a este punto de vista - cabe señalar que aunque la segregación del alotetraploide P. aureum de las especies diploides es bastante clara, la separación entre las especies diploides no lo es, es decir, Ph. araneosum es sólo marginalmente distinto de Ph. areolatum (Mickel, comunicación personal) por lo que su jerarquía específica esta aún sujeta a discusión (Fig. 2).

Es evidente que la taxonomía de P. aureum es también un interesante campo de investigación puesto que, sin duda alguna, deberán realizarse diversos estudios antes de que se logre llegar a una conclusión satisfactoria en lo que a este tema respecta. No obstante, puede apuntarse que para motivos de este trabajo se eligió el punto de vista de Stolze (1981) en lo que se refiere a la delimitación específica del material estudiado.

Figura 2. Especies reconocidas dentro del complejo Polypodium aureum L. según diversos autores y correspondencias entre ellas.



nota: P. - Polypodium
(según Christensen, 1906)

Ph. - Phlebodium

* especies consideradas dentro de Polypodium (Smith, comunicación personal)

CLASIFICACION DE LA ESPECIE.

* de acuerdo a las clasificaciones propuestas por G.M. Smith, 1955, y Tryon & ---
Tryon, 1982.

** de acuerdo a Stolze, 1981.

* División Pterophyta

* Clase Filicopsida

* Orden Filicales

* Familia Polypodiaceae

** Género: Polypodium Linnaeus (1753)

** Subgénero: Phlebodium (R. Brown) J. Smith (1841)

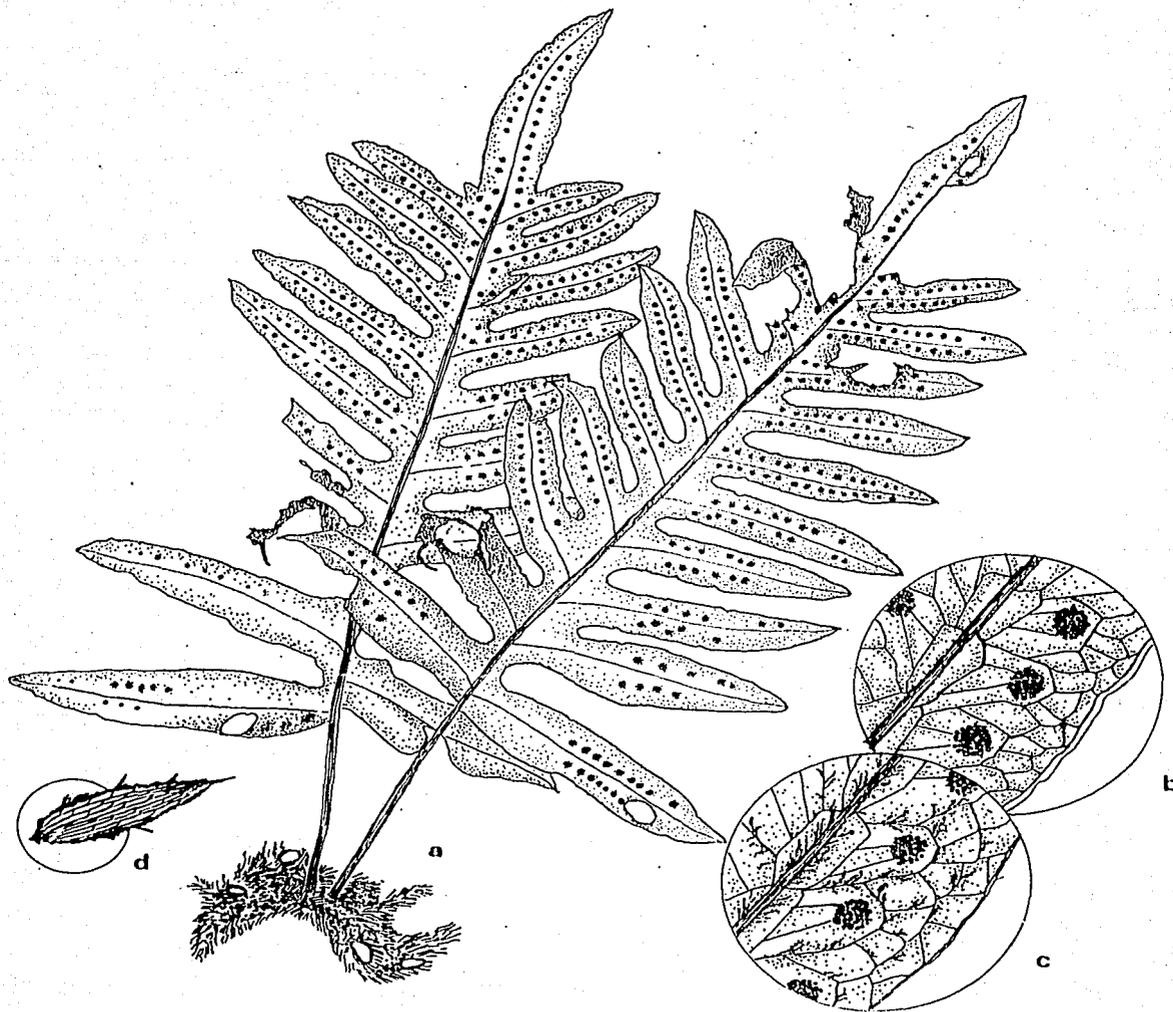
** Especie: Polypodium aureum L.

DESCRIPCION DE LA ESPECIE.

(Traducido de Stolze, 1981; la parte entre corchetes esta tomada del comentario de R.G. Stolze, 1981, que sigue a la descripción específica de P. aureum L.; la parte subrayada corresponde a la descripción de J.T. Mickel (en prensa) del género Phlebodium).

Polypodium aureum L.

Plantas epífitas o epipétricas, u ocasionalmente terrestres; - rizoma rastreiro, densamente escamoso, hasta de 2 cm de grosor (incluyendo escamas), las escamas anaranjadas a ferrugíneas, delgadas, comúnmente translúcidas, lineares o linear-lanceoladas, atenuadas, 1-2 cm de longitud, los márgenes cortocillados; hojas pocas, ampliamente dispersas a lo largo del rizoma, 30-120 cm de longitud, 18-50 cm de ancho, pecioladas; pecíolo 10-40 cm de longitud, de la mitad a casi igualando el largo de la lámina, 2-5 mm de grosor, liso y glabro, estramíneo a pardo oscuro, abaxialmente terete, adaxialmente canaliculado; lámina cartácea, en ocasiones abaxialmente glauca [o con escamas pequeñas, oscuras, filiformes, cilioladas, esparcidas en la superficie abaxial de los segmentos], profundamente pinnatisecta, ampliamente oblonga a subdeltoidea, con un segmento apical subconforme, no o escasamente reducida en la base; segmentos 6-18 pares, abriéndose o ascendiendo ligeramente, los adyacentes unidos por un segmento muy redondeado, 10-20 cm de longitud, 2-3 (4) cm de ancho, ligulados y obtusos a lanceolados y agudos, los márgenes cartilaginosos, amplia y oscuramente crenados; venas primarias oblicuas e irregularmente flexuosas, no más prominentes que las secundarias, las adyacentes conectadas cerca de la base por una venilla transversa (formando así una angosta aréola costal), por lo demás irregularmente ramificadas y anastomosadas, las aréolas frecuentemente con venilla(s) incluída(s), estas últimas libres o unidas unas con otras en sus puntas; soros redondos (u ocasionalmente elongados), en 1 (o irregularmente 2) series entre la costa y el margen, cada soro nace dentro de una aréola en las puntas de venillas incluídas fusionadas (u ocasionalmente en la punta de una soia venilla) (Fig. 3).



ANZdnik.

Figura 3. *Polypodium aurcum* L.: a. hábito (x 3/5); b. cara abaxial de la lámina: ejemplar glabro (x2); c. cara abaxial de la lámina: ejemplar con indumento --- (x3); d. escama del rizoma (x7).

DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE LA ESPECIE.

De acuerdo a Stolze (1981) el subgénero Phlebodium posee una distribución neotropical, pudiéndose así encontrar a P. aureum L. en Florida, las Antillas, y desde México hasta Bolivia y Brasil. Para conocer con detalle la distribución geográfica de P. aureum L. en México se recurrió a tres fuentes distintas, a saber:

- 1) revisión de material, utilizando la descripción de Stolze (1981) con las modificaciones presentadas en este trabajo, en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la UNAM; el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional; el Herbario de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa (UAM-I), y el Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) de la UNAM.
- 2) revisión bibliográfica del trabajo de Knobloch & Correll (1962).
- 3) revisión bibliográfica del trabajo de Mickel (en prensa).

La revisión de ejemplares de herbario aportó los siguientes datos sobre las entidades federativas en las que P. aureum L. se distribuye en México: Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa y Veracruz. Los datos recopilados permitieron también conocer el número de colectas de P. aureum L. que, para cada entidad federativa, se tienen en los herbarios mencionados (--- Fig. 4) y tener así una idea de los sitios que, en el futuro, deberían ser muestreados con el fin de obtener una información más completa sobre la distribución de la especie.

Por otro lado, según Knobloch & Correll (1962), P. aureum L. se encuentra distribuido del noroeste al sur de México encontrándose en las siguientes entidades federativas: Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa y Veracruz.

La información aportada por estas dos fuentes se resume en la Figura 5.

Gracias a la revisión del trabajo de Mickel (en prensa), en la que se analizaron en conjunto las distribuciones de Ph. araneosum (Martens & Galeotti) Mickel & Beitel y Ph. areolatum (Humboldt & Bonpland ex Willdenow) J. Smith (Fig. 6), pudo evidenciarse tanto la correspondencia entre el complejo representado por estas -

Figura 4. Número de colectas de P. aureum L. en las diferentes entidades federativas de la República Mexicana.*

# de colectas	Entidades Federativas
1-2	Chiapas, Chihuahua, Jalisco, Nayarit, Querétaro, Sinaloa.
3-8	Guerrero, Hidalgo, Michoacán, Morelos.
+ 8	Distrito Federal, Estado de México, Oaxaca, Puebla, Veracruz.

* datos obtenidos de la revisión de los ejemplares de los herbarios MEXU, ENCB, - UAM-I, FCME.

Figura 5. Entidades federativas de la República Mexicana donde se presenta P. aureum L. según la revisión de los herbarios MEXU, ENCB, UAM-I, y FCME, y según Knobloch & Correll, 1962.



Figura 6. Entidades federativas de la República Mexicana donde se presentan Ph. --
araneosum y Ph. areolatum según Mickel, en prensa.

Phlebodium araneosum ❧

Phlebodium areolatum //

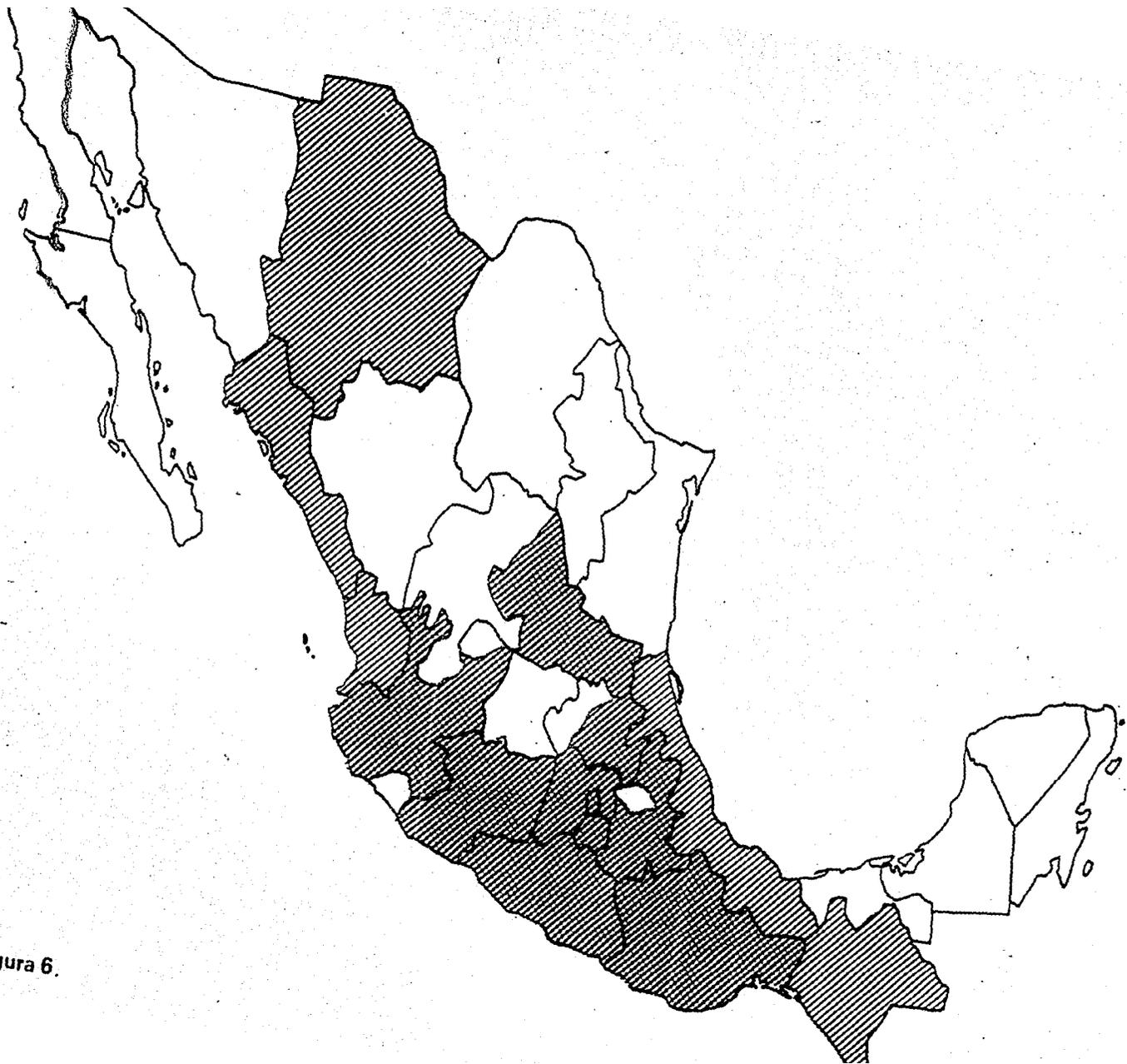


Figura 6.

dos especies y el concepto de P. aureum L. según lo describen Stolze y otros a la que ya se aludía anteriormente (Fig. 2), así como el marcado traslape entre las distribuciones de Ph. araneosum y Ph. areolatum, que es uno de los elementos que da pie para poner en tela de juicio la validez de la jerarquía específica de las mencionadas especies. Las distribuciones de estas especies según Mickel son las siguientes:

Ph. araneosum (Martens & Galeotti) Mickel & Beitel

Distribución: Distrito Federal, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca.

Ph. areolatum (Humboldt & Bonpland ex Willdenow) J. Smith

Distribución: Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa y Veracruz.

Un rasgo notable que comparte la información obtenida a partir de las tres fuentes descritas se refiere al hecho de que no existe reporte alguno de colectas en los estados de Colima y Tlaxcala, lo cual representa un vacío inquietante desde un punto de vista biogeográfico. Sin embargo, lo más seguro es que estos vacíos se deban a una deficiente recolección de pteridofitas en estos estados. De tal manera, se aprecia que, si bien existe una buena cantidad de información sobre la distribución de P. aureum L. en México, todavía queda bastante por investigar antes de que se pueda ofrecer una visión más fina, integrada y certera.

ANÁLISIS DE LAS FORMAS DE CRECIMIENTO CONSIDERADAS.

Uno de los parámetros -- ecológicos que se toma en cuenta para describir la estructura de las comunidades vegetales terrestres es el de las formas de crecimiento; este término se refiere a las clases o tipos de forma de las plantas, que representan unidades que no corresponden a las unidades taxonómicas convencionales. Para definir las formas de crecimiento se toman en cuenta características variadas de las plantas, entre -- ellas talla, presencia o ausencia de crecimiento leñoso, forma del tallo, forma de la hoja, el si las hojas son deciduas o perennes, etc. (Whittaker, 1975). Estas formas pueden diferenciarse y agruparse según los criterios más diversos (Braun- -- Blanquet, 1979).

En contraste, las formas de vida, como definidas por C. Raunkiaer, han si do determinadas utilizando una sola característica principal: la posición de las ye mas o brotes con respecto al suelo (Whittaker, 1975). De tal forma, aunque algu nos autores consideran que formas vitales y de crecimiento son conceptos casi - idénticos (Braun-Blanquet, 1979), resulta conveniente marcar la diferencia entre - ambos considerando que mientras las formas de crecimiento son utilizadas para ca racterizar la estructura de la comunidad por el hecho de que ciertas formas de - crecimiento son dominantes o más conspicuas, las formas de vida se utilizan más - bien para fines florísticos que estructurales, en el sentido de que permiten cono cer la riqueza de especies de la comunidad cuando se cuantifica el número de es pecies pertenecientes a cada forma vital (Whittaker, 1975).

Restringiendo así el concepto de forma de crecimiento es posible enten der y analizar las opiniones de diversos autores sobre cuáles son las formas de - crecimiento de P. aureum L.; por ejemplo, Knobloch & Correll (1962) señalan que es ta especie crece en hendiduras sombreadas de rocas ígneas. Kramer (1978) descri be a la especie como epifítica y epilítica, indicando que se le encuentra frecuen temente sobre palmas. Smith (1981) indica que Ph. aureum (L.) J. Sm. es epifítico en bosques de lluvia de montaña y montaña baja, bosques de pino-encino-liquidam-- bar, bosques siempreverdes estacionales y bosques de pino-encino. Por su parte, Stolze (1981) caracteriza a P. aureum L. como epifítico, u ocasionalmente terres tre. Gómez (1983) señala que, en los bosques tropicales, el híbrido Ph. x dictyoca-

lis es con más frecuencia terrestre que epifítico. Proctor (1985) menciona que -- P. aureum var. areolatum es epifítico, y que algunas veces se le encuentra en rocas cubiertas de musgos o hendiduras de las rocas llenas de humus, u ocasionalmente en bancos de tierra en pendientes. Finalmente, Mickel (en prensa) caracteriza a Ph. araneosum (Martens & Galeotti) Mickel & Beitel como terrestre o epipétrico y a Ph. areolatum (Humboldt & Bonpland ex Willdenow) J. Smith como epifítico, epipétrico o terrestre.

El resumen de esta información es que P. aureum L. se manifiesta en la naturaleza en tres formas de crecimiento: la forma epifítica, que se caracteriza por crecer sobre otras plantas, sin derivar sus alimentos de los tejidos vivos de éstas (Oliver, 1930); la forma epilítica, que puede ser también llamada epipétrica o saxícola, y que crece en ranuras y hendiduras de las rocas por lo que, de acuerdo a Warming (1909), puede ser considerada una forma casmofítica; y la forma terrestre, que se desarrolla en la tierra (por oposición a las plantas epífitas o a aquellas que viven en el agua o en el aire) (Font Quer, 1985).

En este trabajo se utilizaron las formas epilítica y epifítica de P. aureum L. como objeto de estudio puesto que son de las formas de crecimiento más interesantes por sus particularidades ecológicas y, sin embargo, aún permanecen poco estudiadas (Madison, 1977). Además, de acuerdo a los datos de los ejemplares de herbario revisados, estas formas de la especie parecen ser las mejor representadas en nuestro país. Es así como las formas epilítica y epifítica de P. aureum L. resultaron particularmente atrayentes para realizar este estudio, cuyas características se detallan a continuación.

MATERIALES.

Para realizar el presente trabajo se recolectaron ejemplares de Poly-podium aureum L. en tres diferentes entidades federativas de la República Mexicana: Distrito Federal, Puebla y Veracruz, en un total de cinco localidades. Para fines de análisis anatómico, se obtuvieron de cada localidad diez hojas con su rizo-ma asociado para cada tipo de forma de crecimiento presente. A la vez, se recolectó material adicional en cada localidad, el cual fue depositado en el Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) (Figs. 7-10). El material obtenido para estudio anatómico consistió así en cincuenta muestras, tanto fértiles como estériles, provenientes de las siguientes localidades:

Distrito Federal (Localidad 1).

- Entre la Facultad de Ciencias y el anexo de Ingeniería, C.U.; camellón central -- del Circuito Exterior. A. Zlotnik 5
- Frente a la Facultad de Contaduría, camellón central del Circuito Exterior, C.U. A. Zlotnik 8
- Escuela de Trabajo Social, a un costado del Circuito Exterior, C.U. A. Zlotnik 12, 14, 16
- Centro Cultural Universitario, a un costado de la Sala Nezahualcóyotl. A. -- Zlotnik 17, 19
- Facultad de Contaduría, a un costado del estacionamiento de maestros, C.U. A. Zlotnik 23, 24

Puebla (Localidad 2).

- En el costado sur de la Iglesia de los Jarritos; Cuetzalán, Puebla. A. Zlotnik 27, 30, 32, 33 y E. Velázquez

Veracruz (Localidades 3, 4 y 5).

- 3 - Puente Texolo, entre Coatepec y Teocelo. E. Velázquez 742
- 4 - Lado norte de la Sierra de Chiconquiaco, aproximadamente 5 km adelante de -- Paz de Enríquez. E. Velázquez 743
- 4 - Naolinco; en la vereda, en el costado sur-este del Mirador, que baja hacia la

Figuras 7 y 8. Formas epilíticas del Pedregal de San Angel, D.F.

Figuras 9 y 10. Formas epifíticas de Naolinco, Veracruz.



Fig. 7

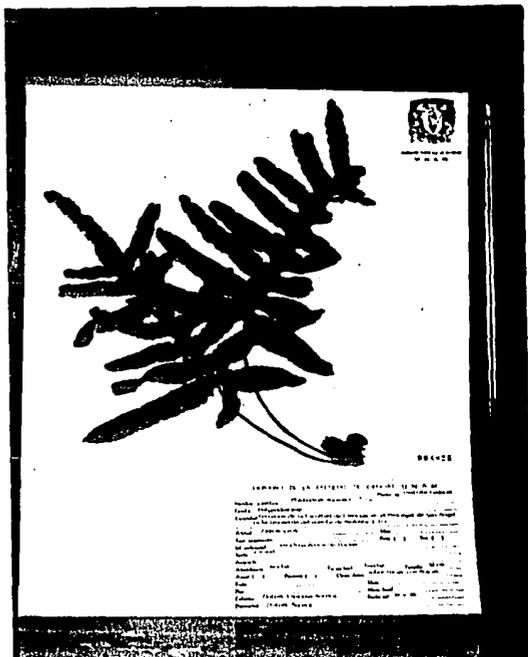


Fig. 8

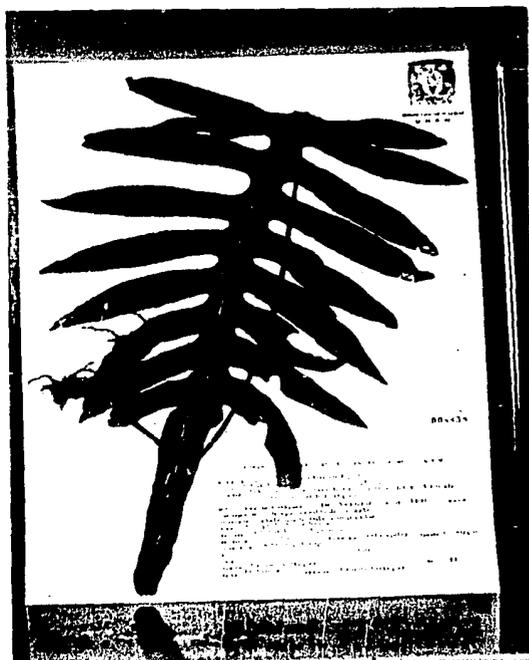


Fig. 9

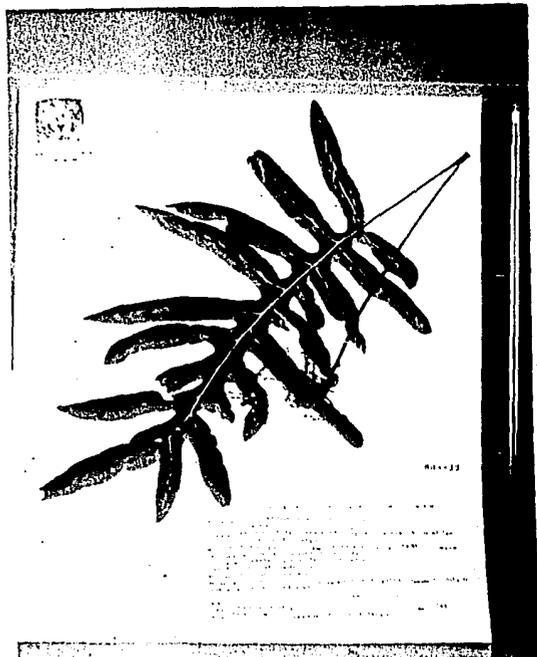


Fig. 10

cañada. A. Zlotnik 35

5 - Jardín Botánico del INIREB; zona de bosque natural; Xalapa, Veracruz. A. --
Zlotnik 34

En la Figura 11 se muestran las localidades de recolección; en las Figuras 12 y 13 se ofrece una información más amplia sobre las características de las localidades de recolección.

Figura 11. Localidades de recolección de P. aureum L.

- 1: Pedregal de San Angel
- 2: Cuetzalán
- 3: Teocelo
- 4: Xalapa
- 5: Naolinco

GM: Golfo de México

OP: Océano Pacífico

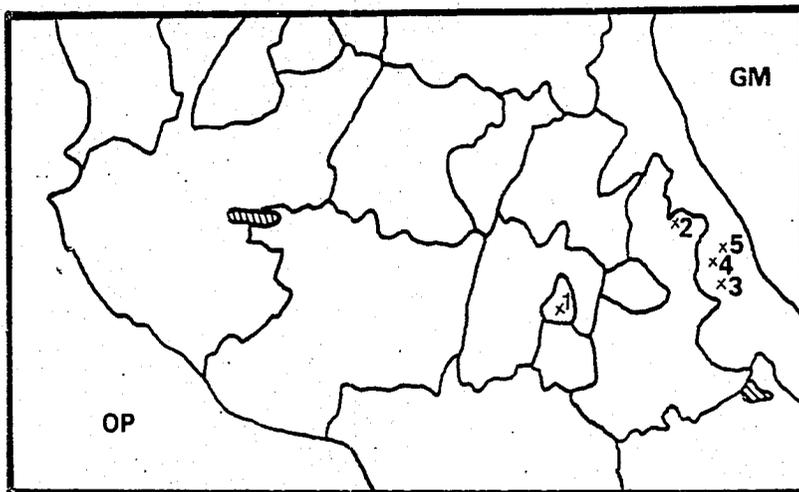


Figura 11.

Figura 12. Características de las localidades de recolección de P. aureum L.

Entidad Federativa	Localidad	Números de colecta *	Coordenadas (lat. N, long. W)	Altitud (msnm)	Tipo de Vegetación **	TMA (°C)	PMA (mm)	Clima
Distrito Federal	(1) Pedregal de San Angel	5, 8, 12, 14, 16, 17, 19, 23, 24	19° 26' 99° 8'	2273	matorral de senecios (<u>Senecioetum praecox</u>)***	16.6 (24)****	596.5 (24)****	BS1kw ^h (w)(t ¹)g
Puebla	(2) Cuetzalán	27, 30, 32, 33	20° 2' 97° 31'	980	bosque mesófilo de montaña	20.5 (29)	4521.2 (29)	(A)C(fm)w ^h a(e)g
Veracruz	(3) Teocelo	E.V. 742	19° 24' 96° 58'	1218	bosque mesófilo de montaña	19.5 (16)	2173.3 (18)	(A)C(m)w ^h a(t ¹)g
	(4) Xalapa	34	19° 32' 96° 55'	1361	mezcla de bosque mesófilo y bosque tropical caducifolio	17.9 (39)	1514.8 (40)	C(fm)w ^h b(t ¹)g
	(5) Naolinco	E.V. 743, 35	19° 40' 96° 51'	1605	bosque mesófilo y encinar	17.3 (5)	1906.8 (5)	C(fm)w ^h b(t ¹)g

* los números sin especificación corresponden a colectas de A. Zlotnik

** según Rzedowski, 1978.

*** según Rzedowski, 1954.

**** número de años tomados en cuenta para la estimación de la Temperatura Media Anual (TMA) y la Precipitación Media Anual (PMA); datos tomados de García, 1981.

Figura 13. Formas de crecimiento y sustratos en los que se recolectó P. aureum L. en cada localidad.

Localidad	Forma epilítica	Sustrato	Forma epifítica	Especie Sustentante
(1) Pedregal de San Angel	x	roca volcánica	--	-----
(2) Cuetzalán	x	roca no volcánica	x	- <u>Erythrina</u> sp.
			x	- <u>Sambucus</u> sp. ?
			x	- tronco seco
(3) Teocelo	--	-----	x	<u>Yucca</u> sp.
(4) Xalapa	--	-----	x	<u>Quercus</u> sp.
(5) Naolinco	x	roca no volcánica	x	<u>Populus</u> sp.

- iii. Descripción de la técnica: los cortes se realizaron a mano haciendo uso de navajas de rasurar desechables.
- iv. Información obtenida: conteo de haces vasculares en rizoma, pecíolo y raquis; conteo del número de hileras de células colenquimatosas en segmentos; observación de la organización anatómica general.

2. Técnica de cortes realizados con micrótopo rotatorio.

i. número de hojas con rizoma asociado muestreadas: tres por localidad (Total = 15 hojas)

ii. plan de muestreo por hoja con rizoma asociado: mismo que en el caso de la técnica de cortes manuales.

iii. Descripción de la técnica:

- Fijación: el material fue fijado en FAA glicerinado. El tiempo mínimo de fijación fue de 24 horas.

- Deshidratación e inclusión:

- 1) el material se lavó rápidamente en agua (5-15 minutos).
- 2) se obtuvieron piezas de 5 mm de longitud del material a incluir.
- 3) se pasaron las piezas por alcoholes graduales (se empezó por etanol 50%, y se prosiguió con etanol 60%, 70%, 80%, 90%, 100%, 100%), dejándolas dos horas en cada alcohol.
- 4) saliendo del segundo cambio de alcohol absoluto (100%), las piezas se pasaron -- por dos cambios de xilol, dos horas en cada cambio.
- 5) terminado el segundo cambio de xilol las piezas se colocaron en un primer cambio de parafina en una estufa durante dos horas.
- 6) del primer cambio de parafina pura las piezas pasaron a un segundo cambio -- que, nuevamente en una estufa, permaneció un tiempo mínimo de dos horas.

- Solidificación, corte y montaje de los cortes:

- 1) en cajitas de papel aluminio se vertió parafina pura fundida.
- 2) se colocaron las piezas en la parafina, con la orientación deseada.
- 3) una vez solidificada la parafina, se cortaron bloques para cada una de las piezas.
- 4) cada bloque fue cortado en forma de pirámide truncada, de manera que la base

menor presentaba la superficie por cortar de la pieza.

- 5) las pirámides se pegaron por su base mayor en bloquitos de madera (1x1x1.5 - cm aproximadamente) previamente embebidos en parafina.
- 6) se colocaron los bloquitos de madera en el micrótopo rotatorio dando a la base menor de la pirámide truncada la orientación adecuada con respecto a la na vaja.
- 7) se calibró el micrótopo en 14 micras y se procedió a cortar.
- 8) los cortes fueron colocados en portaobjetos limpios en los que se había aplicado una capa de adhesivo de Haupt (1 gr de grenetina, 13 ml de glicerina y 29 gr de fenol, disueltos en 100 ml de agua), y 2 ó 3 gotas de formaldehído al 10%.
- 9) cada portaobjetos fue pasado a una estufa (50° C aproximadamente) durante me dio minuto. Esto permitió que la parafina se extendiera y que no se formaran - burbujas.
- 10) pasado el medio minuto, se sacaron los portaobjetos de la estufa y se dejó es currir el formaldehído durante 20 minutos.
- 11) pasado este tiempo los portaobjetos se colocaron nuevamente en la estufa y - se dejaron por un tiempo mínimo de 24 horas con el fin de que los cortes se -- adhirieran perfectamente.

- Desparafinación:

- 1) se colocaron los portaobjetos con los cortes en cajas de Coplin y se les some tió a tres baños de xilol, cada uno de 20 minutos.
- 2) al salir del tercer baño de xilol, cada portaobjetos fue pasado por alcoholes - de concentraciones decrecientes (etanol 100%, 96%, 70%, 50%). El paso por cada - alcohol fue de 15 segundos mínimo con agitación.

- Tinción:

Fue realizada con safranina acuosa saturada en sulfato de amonio al - 13% y azul de metileno al 0.1% en etanol al 95%.

- 1) se colocaron los portaobjetos con los cortes en cajas de Coplin con safranina por un tiempo mínimo de cuatro horas.
- 2) transcurrido este tiempo, se deshidrató con alcoholes de concentración cre-- ciente (etanol 50%, 70%, 96%, 100%); el paso por cada alcohol fue de 5 minutos.
- 3) al salir del alcohol absoluto los cortes fueron teñidos con azul de metileno. --

Para ello se colocaron los portaobjetos en posición horizontal, se pusieron sobre ellos 2 ó 3 gotas de azul de metileno, y se esperó un tiempo mínimo de un minuto.

- 4) se lavó el exceso de azul de metileno con unas gotas de alcohol n-propílico puro.
- 5) se colocaron los portaobjetos con los cortes en xilol; en esta ocasión el paso por xilol fue rápido, sin embargo, los cortes pueden permanecer en él indefinidamente antes de su montaje.

- Montaje:

- 1) se sacaron los portaobjetos del xilol y se dejó escurrir el exceso de éste.
- 2) se colocó resina sintética (elaborada con brea) sobre los cortes y se acomodó suavemente un cubreobjetos de tamaño adecuado sobre ellos.
- 3) se dejó solidificar la resina; resultó conveniente colocar las preparaciones sobre una plancha de calentamiento con el fin de acelerar este proceso.
- 4) una vez solidificada la resina se limpiaron las preparaciones con xilol puro y se les etiquetó adecuadamente.

iv. Información obtenida:

En las preparaciones obtenidas mediante esta técnica se realizaron mediciones de estructuras y de los diferentes tipos celulares. Para lograr esto se calibró el microscopio determinando la correspondencia entre las divisiones del micrómetro de platina y las del micrómetro ocular. Hecho esto, se obtuvo el coeficiente de calibración (C) de la siguiente manera:

$$C = \frac{\text{número de micras del micrómetro de platina}}{\text{número de unidades oculares}}$$

De cada tipo de corte de cada parte de la hoja y rizoma asociado muestreadas se observó un mínimo de tres repeticiones. En ellas, de cada estructura o tipo celular analizado, se midieron tres muestras escogidas al azar. Los datos obtenidos se procesaron con el fin de obtener promedios generales para las formas epilítica y epifítica.

3. Técnicas de réplicas y disociados.

- Réplicas.

- i. número de hojas con rizoma asociado muestreadas: tres de cada localidad (Total = 15 hojas)
- ii. plan de muestreo por hoja: segmentos medios.
- iii. Descripción de la técnica:
 - 1) se colocó una gota de cianoacrilato (pegamento sumamente fuerte, transparente) en un portaobjetos.
 - 2) se colocó sobre la gota un fragmento de lámina.
 - 3) se presionó la lámina con firmeza.
 - 4) se dejó secar un tiempo mínimo de un minuto.
 - 5) se desprendió la lámina con ayuda de unas pinzas.
 - 6) se colocó un cubreobjetos sobre la réplica.
 - 7) se selló el cubreobjetos con barniz de uñas transparente.
 - 8) se repitió el mismo procedimiento para todos los casos pertinentes.
- iv. Información obtenida: forma de las células epidérmicas, tipos de estomas, presencia y tipo de tricomas.

- Disociados.

Primer caso: disociación mecánica de epidermis.

- i. número de hojas con rizoma asociado muestreadas: cuatro de cada localidad (Total = 20 hojas)
- ii. plan de muestreo por hoja: segmentos medios.
- iii. Descripción de la técnica:
 - 1) se cortaron pedazos de lámina de aproximadamente 2 cm de longitud.
 - 2) con ayuda de una navaja de rasurar desechable se levantó ligeramente un trozo de epidermis.
 - 3) se tomó la orilla libre de la epidermis con unas pinzas de punta fina y se jaló con suavidad.
 - 4) se colocaron los trozos de epidermis así disociados sobre portaobjetos limpios.
 - 5) se colocó resina sintética o bálsamo de Canadá sobre los trozos disociados.
 - 6) se cubrió con cubreobjetos adecuados y se dejó solidificar el medio de monta-

je.

iv. Información obtenida: la misma que en el caso de las réplicas.

Segundo caso: disociación química de traqueidas.

i. número de hojas con rizoma asociado muestreadas: una de cada localidad (Total = 5 hojas)

ii. plan de muestreo por hoja con rizoma asociado: rizoma y porción media del pecíolo.

iii. Descripción de la técnica:

1) se colocaron trozos de pecíolo y rizoma de 5 mm de longitud en frascos con una solución acuosa de etilendiaminatetraacetato (EDTA).

2) los frascos se taparon y se colocaron sobre una plancha de calentamiento a fin de que el EDTA se entibiara.

3) en tales circunstancias se les dejó reposar dos horas.

4) pasado este tiempo las muestras fueron colocadas en ácido clorhídrico 5N; ahí se les dejó un tiempo mínimo de tres días.

5) pasado este tiempo se sacaron las muestras del ácido y se les colocó sobre por

6) con ayuda de unas pinzas se disgregó el material sobre el portaobjetos.

7) con agua y cubreobjetos adecuados se elaboraron preparaciones temporales -- del material disociado, mismas que se observaron inmediatamente.

iv. Información obtenida: mediciones de longitud de traqueidas.

RESULTADOS.

I. Descripción general de la anatomía de la especie.

i. Rizoma.

En sección transversal de rizoma hecha entre cicatrices foliares se observa una epidermis uniestratificada constituida por células de paredes levemente engrosadas que al parecer forman una barrera impermeable en la parte externa (Fig. 14). Por debajo de la epidermis se presenta una corteza constituida por células de parénquima incoloro en toda una gradación de tamaños; estas células se hallan íntimamente unidas entre sí, tienen forma elipsoidal a isodiamétrica y contienen abundantes amiloplastos (Figs. 15 y 16). En la zona más interna de la corteza se encuentran los haces vasculares y las regiones de parénquima interfascicular que, a su vez, colindan en su parte más interna con la médula (Figs. 17 y 18). En algunas ocasiones los dos haces vasculares de la región dorsal muestran un tamaño mayor al de todos los demás haces. En cada haz vascular el floema se encuentra principalmente a ambos lados del xilema, es decir, los haces vasculares son anficribales (Esau, 1965), y el conjunto de xilema y floema se halla rodeado por un periciclo, una endodermis y una capa uniestratificada de células parenquimatosas cuyas paredes tangenciales internas son un poco más gruesas que las del resto de las células de la corteza, regiones interfasciculares y médula (Figs. 19 y 20). En el xilema de los haces vasculares se pueden distinguir traqueidas de diferentes diámetros. Las más grandes generalmente ocupan la parte central y se observa cómo el tamaño de estas células disminuye hacia las partes laterales que se encuentran orientadas hacia las regiones de parénquima interfascicular. De tal forma, puede decirse que el xilema en este caso consta de una masa central de metaxilema con dos polos de protoxilema (Figs. 20 y 21). En el metaxilema pueden identificarse, además de las traqueidas, células de parénquima xilemático (Fig. 20). En sección longitudinal puede apreciarse que las traqueidas poseen engrosamientos anillados y helicoidales (Figs. 15 y 22). El periciclo rodea totalmente al conjunto de xilema y floema; en algunas zonas presenta una sola capa de células, pero en otras regiones pueden apreciarse hasta tres capas, y estas células presentan un núcleo conspicuo rodeado de un citoplasma moderadamente denso. Por su par-

te, las células de la endodermis, que se encuentran dispuestas en una sola capa, son hialinas y su núcleo es también conspicuo. La característica más notable de las células endodérmicas es, sin embargo; el engrosamiento de sus paredes radiales y transversales. Este engrosamiento puede considerarse que se debe tanto a la presencia de bandas de Caspary como a la presencia de una capa adicional de suberina sobre estas paredes (Esau, 1955).

Si bien el número de haces vasculares es variable, su arreglo y distribución es muy constante. Tomando en cuenta el concepto estelar de acuerdo al cual se caracteriza a la estela como el tejido vascular más todo tejido fundamental asociado (regiones medular e interfasciculares) presentes (Schmid, 1982) puede apuntarse que la estela de P. aureum L. es según este autor una dictiostela perforada (sifonostela anfiflóica perforada), es decir, una estela que presenta una médula, que tiene fleema externo e interno, y que presenta perforaciones, entendiéndose por perforaciones todas aquellas regiones de parénquima interfascicular en el cilindro vascular que no están asociadas a trazas foliares, caulinares o radiculares. Esta dictiostela corresponde a la dictiostela perforada (que incluye a la estela tipo Polypodium), la estela tipo Davallia y la estela tipo Oleandra (en parte), descritas por Ogura (1972), y es una estela muy común entre las polipodiáceas (Schmid, 1982).

ii. Pecíolo.

- Características generales.

Es posible indicar que la organización del pecíolo es muy similar a la del rizoma puesto que ambos poseen el mismo tipo de distribución de los haces vasculares; sin embargo, el pecíolo presenta ciertas particularidades de interés. Primeramente, la epidermis del pecíolo, que es uniastratificada, está compuesta por células vivas cuya pared se halla conspicuamente engrosada debido a la depositación de sustancias afines a la safranina. Puede así decirse que es una epidermis esclerosada. Por debajo de ella, se encuentra una zona que puede ser denominada "de transición" (Fig. 23). El término "transición", en este caso, tendría una connotación tanto topográfica como funcional, puesto que, por un lado, las células que forman esta zona, por el engrosamiento de sus paredes, permiten distinguirla como una región diferente a la de la corteza propiamente dicha y,

por otro lado, la afinidad de las sustancias depositadas en las susodichas paredes celulares tanto al azul de metileno como a la safranina, indican que las células de esta zona podrían ser consideradas como de un esclerénquima en formación. En las células del parénquima de la corteza, del de las regiones interfasciculares y del de la médula, se aprecia, como en el rizoma, una gradación de tamaños, pero entre las células pueden apreciarse pequeños espacios celulares los cuales no se observan en el rizoma. Los haces vasculares del pecíolo, en cuanto a tamaño, -- muestran un marcado arreglo adaxial-abaxial; en este caso, hacia el lado adaxial, que presenta un surco longitudinal conspicuo, se encuentra un par de grandes haces vasculares; todos los demás haces vasculares son de menor tamaño y se distribuyen hacia la región abaxial que es terete (Fig. 24). Los haces vasculares están formados de xilema, floema, periciclo y endodermis, con características de composición y distribución celulares semejantes a las de los haces vasculares del rizoma (Figs. 25, 26 y 27). Sin embargo, a diferencia de los haces vasculares del rizoma, los del pecíolo se encuentran rodeados de una banda de células parenquimáticas cuyas paredes radiales, transversales y, en especial, la tangencial interna, se encuentran fuertemente esclerosadas (Figs. 27 y 28). La presencia de esta banda esclerosada parece ser bastante común entre los helechos y en este caso, parece conferirles gran labilidad a las células endodérmicas al corte (Fig. 27). Una característica muy notable de esta banda en *P. aureum* L. es que no representa una depositación continua de sustancias sobre las paredes celulares, dado que es posible evidenciar canalillos, también esclerosados, asociados a dicha banda (Fig. 29). El significado funcional de la presencia de estos conductos puede constituir un tópico de investigación de interés.

- Variación longitudinal.

Las regiones basal, media y apical del pecíolo presentan variación en el número de haces vasculares. La presencia del par de haces vasculares mayores de orientación adaxial es una característica típica del pecíolo, sin embargo, sólo en la porción basal se les encuentra separados de manera constante. En muchas ocasiones desde el nivel medio pueden observarse diferentes grados de fusión de estos haces que forman así un haz vascular único, central y más grande, con el xilema dispuesto en forma de estrella. De acuerdo al sitio de corte y al grado de fusión, esta estrella puede presentar 4 ó 3 brazos; generalmente la

presencia de tres brazos, dos hacia el lado adaxial (donde permanecen los polos - de protoxilema) y uno hacia el lado abaxial, es indicio de una fusión completa entre estos dos grandes haces vasculares (Figs. 30 y 31). Por otro lado, también los haces vasculares menores aparecen en número máximo a nivel basal, pues en su - trayectoria a través del nivel medio hacia el apical se fusionan tanto entre ellos como con los haces vasculares mayores (Fig. 32). En muchos cortes es posible evidenciar diferentes grados de fusiones. Es de interés señalar también que así como los haces vasculares menores se fusionan con los mayores, en la parte apical muchas veces puede evidenciarse el desprendimiento de haces vasculares accesorios que corren a través de un par de prominencias laterales al surco adaxial y que - terminan por llegar a los segmentos basales.

iii. Raquis medio.

La configuración anatómica del raquis representa la culminación de las fusiones de los haces vasculares provenientes del pecíolo. Generalmente, - en raquis medio se observa un solo haz vascular central con el xilema en forma de estrella de tres brazos (Fig. 33), tres regiones floemáticas que rodean al xilema, - un periciclo y una endodermis, todo ello rodeado por la banda esclerosada que ya se ha descrito (Fig. 34). Desde luego, es posible observar este conjunto acompañado de uno o dos haces vasculares menores abaxiales, o bien pueden observarse haces vasculares mayores fusionados con el xilema en estrella de cuatro brazos (-- Fig. 35), o inclusive, haces vasculares mayores separados (Fig. 36). Por lo demás, - según el grado de fusión, pueden a veces apreciarse remanentes de parénquima - medular e interfascicular, mientras que el parénquima cortical se observa en forma constante. La zona de transición en el raquis se asemeja más bien a un colénquima puesto que en muchas ocasiones no se observa afinidad por la safranina en sus paredes celulares. De manera semejante, si bien la epidermis presenta células con paredes engrosadas, tales engrosamientos parecen ser sólo de tipo celulósico en muchos ejemplares siendo así muy tenue la transición entre la epidermis del raquis y la epidermis de la lámina asociada. La transición entre el parénquima de la corteza y el del mesófilo es más brusca y en ella muchas veces se aprecian haces vasculares accesorios que se dirigen hacia los segmentos y que se desprenden - del haz vascular mayor central (Fig. 37).

iv. Segmentos.

Tanto en los segmentos basales como en los medios y los apicales el patrón de organización anatómica es muy semejante, y se puede describir de la siguiente manera: en un corte transversal a nivel de la vena media, se observan - epidermis continuas tanto en la parte superior como en la inferior, formadas por células sumamente regulares en tamaño, cuyas paredes se encuentran relativamente engrosadas y recubiertas por cutícula (Figs. 38 y 39). Hacia el interior de ambas epidermis se encuentra un colénquima al que sigue una región de parénquima incoloro (Figs. 38, 39 y 40). Justo en medio de las dos regiones de parénquima incoloro, se encuentra el haz vascular delimitado por la conspicua banda esclerosada (Figs. 40, 41 y 42). En el haz vascular el xilema presenta siempre forma de estrella de tres brazos, disponiéndose los otros tejidos (floema, periciclo, endodermis) en la misma forma en que se les observa en raquí medio en casos de fusión total de todos los haces vasculares provenientes de pecíolo (Fig. 43). Cabe señalar que en el caso de los segmentos, los dos brazos con los polos de protoxilema se encuentran orientados hacia la haz, y el tercero esta orientado hacia el envés. A nivel del tejido fotosintético las epidermis superior e inferior de la vena media se continúan (Fig. 44). En la epidermis superior no se presentan estomas, en la inferior - son muy conspicuos (Figs. 44 y 45), y se observa que se encuentran hundidos en relación a las demás células epidérmicas. A diferencia de las células de la epidermis de la vena media, las células de las epidermis inferior y superior de la zona fotosintética varían notablemente en tamaño y sus paredes no se encuentran tan engrosadas. Entre ambas epidermis se encuentra un mesófilo poco diferenciado - no es posible reconocer parénquima en empalizada - que posee múltiples espacios -- aéreos hacia el envés, existiendo además cámaras subestomáticas (Fig. 46). Las células del mesófilo son de elipsoidales a isodiamétricas y contienen múltiples cloroplastos (Figs. 44 y 45). En ciertas zonas se pueden observar haces vasculares correspondientes a venillas secundarias. Muchas veces estos haces se ven acompañados de colénquima, tal y como sucede en la vena media (Fig. 44). Otro aspecto interesante es que en el margen de los segmentos existe un tejido muy semejante al tejido de transición del pecíolo, por debajo de la epidermis que, en esa zona, tiende a esclerosarse ligeramente (Figs. 47 y 48). En los ejemplares fértiles se observan también soros de tipo mixto, siendo posible el apreciar detalles interesantes de la organización del soro, así como de los esporangios y esporas (Figs. 49-52).

La epidermis superior, en vista frontal, esta formada por células festonadas (Figs. 53 y 54), confirmandose la ausencia de estomas. En la epidermis del envés se aprecian estomas (Figs. 55, 56 y 57) que pueden ser considerados de tipo polocítico (células oclusivas rodeadas por una sola célula subsidiaria en forma de U; paredes anticlinales de las células oclusivas y de la célula subsidiaria unidas hacia el extremo distal), copolocítico (estoma de tipo polocítico con dos células subsidiarias, una de las cuales envuelve en parte a la primera; las paredes anticlinales de las dos células subsidiarias unidas hacia la región distal) y anomocítico (células oclusivas rodeadas de unas cuantas células que no difieren en forma y tamaño de otras células epidérmicas), de acuerdo a la clasificación de Sen & Hennipman (1981). Cabe señalar, sin embargo, que el reconocimiento de los tipos de estomas es bastante problemático en P. aureum L. Sen & Hennipman (1981) consideran que esta especie posee estomas de tipo polocítico y copolocítico, pero no estomas de tipo anomocítico. Las observaciones realizadas en este trabajo permitieron apreciar que existen estomas que, dadas las características de su célula subsidiaria, pueden ser reconocidos claramente como polocíticos, y otros que, no tan claramente, pueden ser reconocidos como copolocíticos y anomocíticos (Figs. 59-65).- Resultaría así por demás conveniente, y de gran interés, el estudiar la ontogenia de los estomas de esta especie. Sen & Hennipman (1981) hacen alusión al caso de Drynariopsis heraclea y Belvisia validinervis, en los cuales durante la formación de estomas polocíticos, las células subsidiarias derivadas de los meristemoides estomáticos sufren una o más divisiones anticlinales; después de tales divisiones las células así formadas se arreglan alrededor de las células oclusivas de tal manera que los estomas parecen anomocíticos y ya no es posible reconocer su naturaleza polocítica. También, en algunos estomas copolocíticos en proceso de maduración de estos taxa, la primera célula subsidiaria se divide por la aparición de una o más paredes radiales anticlinales, y la orientación que adquieren las células así formadas, provoca que el estoma no retenga su naturaleza copolocítica y se convierta en un estoma polocítico. El estudio ontogenético sugerido para esta especie podría permitir saber si su caso es semejante al de D. heraclea y B. validinervis, al comparar los procesos de desarrollo estomático entre estas especies.

Otra característica interesante de la epidermis se refiere a la presencia de tricomas; sin embargo, si en la epidermis superior pueden reconocerse tricomas

peltados (Figs. 66 y 67) y en la inferior tricomas ramificados (Figs. 68 y 69), ésto sólo sucede en algunas ocasiones, pues muchos ejemplares son glabros.

II. Diferencias entre las dos formas de crecimiento consideradas.

i. Rizoma (Fig. 70).

- las células de parénquima (tanto mayores como menores) son más grandes en las formas epilíticas que en las epifíticas
- las células epidérmicas son más grandes en las formas epifíticas que en las epilíticas
- las formas epifíticas tienen en promedio un mayor número de haces vasculares que las formas epilíticas; además, estos haces son más grandes que los de las formas epilíticas y están constituidos por traqueidas que, tanto en metaxilema como en protoxilema, tienen una talla mayor que las de los haces de las formas epilíticas
- las células del periciclo son más grandes en las formas epilíticas que en las epifíticas; en contraste, las células endodérmicas son más pequeñas en las formas epilíticas que en las epifíticas
- las células del parénquima que rodea al haz vascular son más pequeñas en las formas epifíticas que en las epilíticas

ii. Pecíolo (Figs. 71, 72 y 73).

- las células de los diferentes tipos de parénquimas tienden a ser más largas en las formas epifíticas que en las epilíticas, salvo en el caso de la región basal
- las células de la capa de transición son más largas en las formas epilíticas que en las epifíticas, excepto en la región basal
- las células de la epidermis son siempre más largas en las formas epifíticas que en las epilíticas
- en la región basal las formas epifíticas tienen en promedio un número mayor de haces vasculares menores que las formas epilíticas; la moda en la región basal es también mayor en las formas epifíticas que en las epilíticas
- en general, los haces vasculares de todos los tipos tienden a ser de mayor tamaño en las formas epilíticas que en las formas epifíticas; analizando el diámetro de las traqueidas del metaxilema de todos los tipos de haces vasculares, se ob-

serva que sucede lo mismo, sin embargo, en longitud son mayores las traqueidas de las formas epifíticas que las de las formas epilíticas; por otro lado, las traqueidas de protoxilema de todos los tipos de haces vasculares tienden a ser de mayor tamaño en las formas epifíticas que en las epilíticas

- las células del periciclo tienden a tener un mayor diámetro en las formas epilíticas que en las epifíticas, sin embargo, generalmente son más cortas en las formas epilíticas que en las epifíticas, salvo en el caso de la región basal
- en casi todos los casos, y en todos los tipos de haces vasculares, la banda esclerosada tiende a ser más gruesa en las formas epilíticas que en las epifíticas

iii. Raquis medio (Fig. 74).

- las células de los diferentes tipos de parénquimas son más pequeñas en las formas epifíticas que en las epilíticas
- las células de la zona de transición tienen un diámetro mayor pero son más cortas en las formas epilíticas que en las epifíticas; lo mismo sucede con las células de la epidermis
- en promedio, tiende a haber mayor número de haces vasculares menores y accesorios en las formas epifíticas que en las epilíticas
- los haces vasculares mayores y menores tienden a tener un mayor tamaño en las formas epilíticas en comparación con las epifíticas, sin embargo, en general, el diámetro de las traqueidas de metaxilema y protoxilema de las formas epifíticas tiende a ser mayor que el de las epilíticas
- la banda esclerosada es más gruesa en las formas epifíticas que en las epilíticas

iv. Segmentos (Figs. 75, 76 y 77).

- salvo en el caso de los segmentos apicales, las células de la epidermis superior e inferior de la región fotosintética tienden a ser más grandes en las formas epilíticas que en las formas epifíticas
- los estomas son ligeramente más grandes en las formas epifíticas que en las epilíticas, sin embargo, en un campo de 40x, en promedio, hay menos estomas en las formas epifíticas que en las formas epilíticas
- las formas epifíticas cuando presentan tricomas los presentan sólo en la epidermis superior y éstos son de tipo peltado; por su parte, las formas epilíticas --

- cuando tienen tricomas los presentan sólo en la epidermis inferior y son éstos - de tipo ramificado
- en el mesófilo, tanto las células como los espacios son de mayor tamaño en las formas epilíticas que en las epifíticas
 - el colénquima de la vena media tiene en promedio un mayor número de hileras de células y células de mayor tamaño en las formas epilíticas en comparación con - las epifíticas
 - los haces vasculares de las formas epifíticas son más grandes que los de las epilíticas excepto en el caso de los segmentos apicales; sin embargo, en todos los casos las traqueidas y parénquima del xilema son de mayor tamaño en las formas epifíticas que en las epilíticas
 - las células del periciclo tienden a ser más grandes en las formas epilíticas que en las epifíticas
 - la banda esclerosada presenta un mayor grosor en las formas epifíticas que en las epilíticas

Figura 70. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: rizoma.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Parénquima en general		
células mayores (micras)	*131 x 100	129 x 98
células menores (micras)	75 x 85	66 x 48
	} x 190**	
		} x 166

Células epidérmicas (micras)	28 x 28 x 29	34 x 26 x 38

número de haces vasculares		
intervalo	[7, 17]	[9, 16]
moda	8, 9, 10, 13, 16	6
media (\bar{x})	11.7	12.6

Tamaño haces vasculares (micras)	280 x 217	295 x 243

Metaxilema		
Traqueidas (micras)	41 x 31	45 x 34
Protóxilema		
Traqueidas (micras)	14 x 9	16 x 10
	} x 780	
		} x 804

Periciclo (micras)	20 x 16 x 86	19 x 16 x 57

Endodermis (micras)	19 x 7 x 49	21 x 7 x 62

Parénquima que rodea al haz vascular	43 x 39 x 93	39 x 31 x 86

* las mediciones presentadas se refieren a diámetro mayor x diámetro menor x longitud.

** las mediciones que aparecen después de las llaves fueron determinadas utilizando elementos de varias de las categorías indicadas en la primera columna debido a que no fue posible distinguir dichas categorías en los cortes longitudinales.

Figura 71. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: pecíolo, nivel apical.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Parénquima medular		
células mayores (micras)	76 x 53	87 x 65
células menores (micras)	58 x 45	50 x 35
	x 127	x 152
Parénquima interfascicular (micras)	57 x 42	50 x 38
Parénquima mixto (micras) (fusión de medular e interfascicular)	40 x 35	48 x 30

Parénquima cortical		
células mayores (micras)	72 x 54	70 x 56
células menores (micras)	42 x 31	40 x 34
	x 117	x 168

Células zona de transición (micras)	18 x 15 x 245	14 x 10 x 216

Células epidérmicas (micras)	15 x 14 x 79	14 x 10 x 92

número hvM*		
intervalo	[1, 2]	[1, 2]
moda	1	1, 2
media (\bar{x})	1.3	1.4
Tamaño hvM (micras)	574 x 309	313 x 237

número hvM**		
intervalo	[0, 4]	[0, 6]
moda	2, 3	3
media (\bar{x})	2.8	2.5
Tamaño hvM (micras)	162 x 118	186 x 105

	EPILITICOS	EPIFITICOS
número hva***		
intervalo	[0, 2]	[0, 2]
moda	2	2
media (\bar{x})	1.2	1.4
Tamaño hva (micras)	193 x 134	137 x 99

Metaxilema hvM		
Parénquima (micras)	14 x 11	12 x 9
Traqueidas (micras)	52 x 41	49 x 39
Protoxilema hvM		
Traqueidas (micras)	16 x 12	17 x 12

Metaxilema hvm		
Traqueidas (micras)	33 x 26	33 x 24
Protoxilema hvm		
Traqueidas (micras)	10 x 9	13 x 9

Metaxilema hva		
Traqueidas (micras)	35 x 28	28 x 20
Protoxilema hva		
Traqueidas (micras)	12 x 11	13 x 9

Periciclo hvM (micras)	18 x 14	16 x 11
Periciclo hvm (micras)	13 x 10	11 x 9
Periciclo hva (micras)	13 x 9	11 x 8

grosor BE**** hvM (micras)	19	18
grosor BE hvm (micras)	17	17
grosor BE hva (micras)	22	17

* hvM = haz vascular mayor
 ** hvm = haz vascular menor

*** hva = haz vascular accesorio
 **** BE = banda esclerosada

Figura 72. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: peciolo, nivel medio.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Parénquima medular		
células mayores (micras)	70 x 50	75 x 59
células menores (micras)	41 x 32	41 x 35
	x 120	x 160
Parénquima interfascicular (micras)	57 x 44	50 x 36

Parénquima cortical		
células mayores (micras)	75 x 56	76 x 57
células menores (micras)	45 x 33	40 x 34
	x 139	x 166

Células zona de transición (micras)	20 x 14 x 318	18 x 17 x 266

Células epidérmicas (micras)	16 x 11 x 105	16 x 12 x 141

número hvM		
intervalo	[1, 2]	[1, 2]
moda	2	2
media (\bar{x})	1.9	1.9
Tamaño hvM (micras)	330 x 212	296 x 218

número hvm		
intervalo	[1, 6]	[0, 9]
moda	3	5
media (\bar{x})	3.4	4.2
Tamaño hvm (micras)	173 x 115	169 x 99

	EPILITICOS		EPIFITICOS
Metaxilema hvM			
Parénquima (micras)	13 x 9		
Traqueidas (micras)	49 x 35		47 x 32
Protoxilema hvM			
Traqueidas (micras)	12 x 10		16 x 13
		x 1768	x 1974
Metaxilema hvM			
Traqueidas (micras)	37 x 29		36 x 26
Protoxilema hvM			
Traqueidas (micras)	12 x 9		14 x 9
<hr/>			
Periciclo hvM (micras)	19 x 14		14 x 10
		x 69	x 180
Periciclo hvM (micras)	14 x 11		12 x 6
<hr/>			
grosor BE hvM (micras)	15		14
grosor BE hvM (micras)	13		13

Figura 73. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: pecíolo, nivel basal.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Parénquima medular		
células mayores (micras)	76 x 59	78 x 56
células menores (micras)	43 x 35	44 x 30
	x 294	x 192
Parénquima interfascicular (micras)	43 x 32	48 x 35

Parénquima cortical		
células mayores (micras)	57 x 45	70 x 50
células menores (micras)	37 x 29	38 x 30
	x 239	x 173

Células zona de transición (micras)	21 x 15 x 284	16 x 14 x 317

Células epidérmicas (micras)	14 x 11 x 95	13 x 10 x 156

número hvM		
intervalo	[2, 2]	[2, 2]
moda	2	2
media (\bar{x})	2	2
Tamaño hvM (micras)	300 x 233	295 x 143

número hvm		
intervalo	[2, 8]	[3, 9]
moda	4	7
media (\bar{x})	4.5	6.1
Tamaño hvm (micras)	169 x 117	156 x 94

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Metaxilema hvM		
Parénquima (micras)	35 x 19	14 x 7
Traqueidas (micras)	48 x 36	44 x 33
Protoxilema hvM		
Traqueidas (micras)	13 x 10	13 x 9

Metaxilema hvm		
Traqueidas (micras)	37 x 28	33 x 24
Protoxilema hvm		
Traqueidas (micras)	12 x 9	13 x 9

Periciclo hvM (micras)	17 x 12	12 x 7
	x 95	x 74
Periciclo hvm (micras)	17 x 9	12 x 7

grosor BE hvM (micras)	15	16
grosor BE hvm (micras)	15	11

Figura 74. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: raquis medio.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Parénquima medular		
células mayores (micras)	94 x 78	76 x 46
células menores (micras)	50 x 45	45 x 30
	x 108	x 147
Parénquima interfascicular (micras)	63 x 48	41 x 33
Parénquima mixto (micras)	33 x 32	-----

Parénquima cortical		
células mayores (micras)	72 x 61	70 x 56
células menores (micras)	43 x 35	40 x 34
	x 121	x 169

Células zona de transición (micras)	19 x 16 x 268	18 x 15 x 329

Células epidérmicas (micras)	16 x 14 x 103	14 x 13 x 163

número hvM		
intervalo	[1, 2]	[1, 1]
moda	1	1
media (x)	1.06	1
Tamaño hvM (micras)	339 x 263	341 x 238

número hvM		
intervalo	[0, 2]	[0, 3]
moda	0	0, 1
media (x)	0.7	0.9
Tamaño hvM (micras)	206 x 123	137 x 112

	EPILITICOS	EPIFITICOS
número hva		
intervalo	[0, 2]	[0, 2]
moda	0	0, 1
media (\bar{x})	0.7	0.9
Tamaño hva (micras)	-----	195 x 173

Metaxilema hvM		
Parénquima (micras)	15 x 10	22 x 17
Traqueidas (micras)	42 x 34	48 x 37
Protoxilema hvM		
Traqueidas (micras)	14 x 10	16 x 12

Metaxilema hvM		
Parénquima (micras)	11 x 7	-----
Traqueidas (micras)	32 x 26	26 x 23
Protoxilema hvM		
Traqueidas (micras)	14 x 11	10 x 7

Metaxilema hva		
Traqueidas (micras)	-----	37 x 26
Protoxilema hva		
Traqueidas (micras)	-----	13 x 9

Periciclo hvM (micras)	17 x 13	16 x 12
Periciclo hvM (micras)	12 x 10	14 x 8
Periciclo hva (micras)	-----	15 x 10

grosor BE hvM (micras)	18	23
grosor BE hvM (micras)	16	22
grosor BE hva (micras)	---	16

Figura 75. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: segmento apical.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Células epidermis superior (micras)	32 x 21	35 x 21
Células epidermis inferior (micras)	33 x 23	36 x 25

Mesófilo		
células (micras)	29 x 22	26 x 20
espacios (micras)	64 x 35	55 x 33

Colénquima superior		
hileras (x)	4.2	3.6
células (micras)	16 x 13	16 x 13
Colénquima inferior		
hileras (x)	3.9	2.5
células (micras)	19 x 14	18 x 14

grosor del segmento (micras)	200	172

Tamaño del haz vascular (micras)	223 x 182	217 x 183

Metaxilema		
Parénquima (micras)	11 x 9	-----
Traqueidas (micras)	29 x 23	32 x 24
Protoxilema		
Traqueidas (micras)	11 x 7	13 x 8

Endodermis (micras)	11 x 4	-----

grosor de la BE (micras)	13	14

Figure 76. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: segmento medio.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Células epidermis superior (micras)	30 x 21	21 x 19
Células epidermis inferior (micras)	35 x 24	29 x 18

número de estomas/campo (40x) (\bar{x})	6	4
tamaño estomas (micras)	38 x 32	38 x 34

Mesófilo		
células (micras)	28 x 23	24 x 19
espacios (micras)	63 x 39	50 x 31

Colénquima superior		
hileras (\bar{x})	3.8	3.2
células (micras)	18 x 13	18 x 15
Colénquima inferior		
hileras (\bar{x})	3.5	2.05
células (micras)	20 x 16	18 x 15

grosor del segmento (micras)	215	175

Tamaño del haz vascular (micras)	166 x 160	202 x 167

Metaxilema		
Parénquima (micras)	11 x 9	-----
Traqueidas (micras)	30 x 23	30 x 23
Protoxilema		
Traqueidas (micras)	12 x 7	12 x 9

Periciclo (micras)	13 x 10	13 x 11

grosor de la BE (micras)	14	18

Figura 77. Diferencias entre las formas epilítica y epifítica: segmento basal.

	EPILITICOS	EPIFITICOS
Células epidermis superior (micras)	31 x 20	29 x 21
Células epidermis inferior (micras)	34 x 22	30 x 20

Mesófilo		
células (micras)	30 x 21	28 x 22
espacios (micras)	58 x 31	56 x 34

Colénquima superior		
hileras (x)	4.06	3
células (micras)	17 x 14	15 x 14
Colénquima inferior		
hileras (x)	3.7	2.2
células (micras)	18 x 15	18 x 14

grosor del segmento (micras)	192	171

Tamaño del haz vascular (micras)	201 x 172	178 x 153

Metaxilema		
Parénquima (micras)	13 x 9	-----
Traqueidas (micras)	31 x 23	30 x 24
Protoxilema		
Traqueidas (micras)	12 x 7	11 x 7

Periciclo (micras)	14 x 10	13 x 10

grosor de la BE (micras)	10	13

DISCUSION.

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo es posible indicar que Polypodium aureum L. es una especie xeromórfica, es decir, una especie que presenta caracteres estructurales que pueden ser considerados modificaciones propias de hábitats áridos (Fahn, 1974). Sin embargo, ésto no implica que sea una especie xerofítica: es un hecho bien conocido el que la disponibilidad de agua tiene un efecto muy importante en la distribución de las plantas tanto a nivel mundial como a nivel local (Sutcliffe, 1979), y que las especies vegetales, individualmente, pueden ser clasificadas en uno de cuatro grandes grupos delimitados sobre la base de la cantidad de agua disponible para ellos en el medio donde se desarrollan: hidrófitas, que crecen parcial o totalmente sumergidas en agua; higrófitas, que crecen en situaciones donde el aire es usualmente muy húmedo y el suelo se encuentra frecuentemente saturado de agua; mesófitas, que crecen en suelos bien drenados y cuyas hojas están expuestas a aire moderadamente seco; y xerófitas, que crecen en desiertos, pastizales secos y lugares rocosos donde la disponibilidad de agua es generalmente escasa (Sutcliffe, 1979). Sin embargo, entre las xerófitas extremas y las hidrófitas, todas las gradaciones en forma y todos los grados de variación estructural se presentan en plantas cuyo hábitat natural es intermedio entre mesofítico y xerofítico por un lado, y mesofítico e hidrofítico por el otro (Eames & McDaniels, 1947); puede así entenderse el hecho de que el xeromorfismo no está limitado a las xerófitas, y de que no todas las xerófitas poseen caracteres xeromórficos (Fahn, 1974), así como el hecho de que no es fácil decidir, como es el caso de P. aureum L., si cierta especie es mesofítica o xerofítica, dado que no existe una distinción clara entre las mesófitas que pueden tolerar unos cuantos meses de sequía, y las xerófitas propiamente dichas (Vickery, 1987).

Entre los caracteres xeromórficos de P. aureum L. destacan la esclerosación de las células epidérmicas y la presencia de esclerénquima en formación ("zona de transición") en pecíolo y borde laminar, la tendencia a presentar indumento, y la presencia de estomas hundidos (Eames & McDaniels, 1947), mismos que es posible evidenciar tanto en las formas epilíticas como en las epifíticas las que, al parecer, se desarrollan en hábitats contrastantes. Sin embargo, cabe recordar -

que las plantas están sujetas a la influencia de toda una serie de factores ambientales (climáticos, edáficos, geográficos, péricos y bióticos (Billings, 1952)), y es manifiesto que donde operan factores similares puede esperarse el encontrar formas de organismos similares (Halloy, 1983). Tomando en cuenta estas consideraciones, Richards (1964) comenta que el hábitat de las plantas epífitas es, hasta cierto punto, semejante al de las plantas epilíticas: en ambos hay muy poco suelo y la cantidad de agua disponible es intermitente; con frecuencia las condiciones de iluminación y humedad atmosférica son similares. Concluye así este autor que no es sorprendente que la flora de estos dos hábitats sea muy parecida y que varias plantas tropicales epífitas se presenten también sobre rocas. Esto permite comprender la gran consistencia en organización anatómica mostrada por las dos formas de crecimiento analizadas en esta ocasión y suponer que las diferencias (principalmente cuantitativas) encontradas entre las dos formas se deben a variaciones en la intensidad y/o la forma en que los diferentes factores ambientales, en los hábitats involucrados, actúan sobre los organismos. Por ejemplo, si bien para ambos casos se habla de una estacionalidad en la humedad, en el caso de las formas epilíticas esto puede referirse a la existencia de una estación lluviosa a lo largo del año y en el caso de las formas epifíticas puede tratarse de variaciones de humedad durante el día - en ocasiones puede haber muy poca humedad en el día y gran humedad en la noche - (Holttum, 1938; Tryon, 1964). Sin embargo, resultaría aventurado el tratar de ofrecer explicaciones de cuál factor o factores ambientales son responsables de las diferencias que en los datos presentados en este trabajo pudieron evidenciarse, puesto que el intento de hacer esto implicaría la realización de estudios de campo y laboratorio con objetivos más amplios; en estos estudios deberían cuidarse dos puntos principales: los métodos de muestreo a utilizar y los factores ambientales a analizar.

El plan de muestreo utilizado en este trabajo intentó conciliar dos inquietudes en lo que a estudios anatómicos se refiere:

- que no es válido asumir que una sola muestra de un órgano o tejido puede proveer información confiable de las características anatómicas de una especie o género (Bailey, 1951, 1953, 1957, en: Radford et al., 1974)
 - que en un trabajo de anatomía vegetal se debe tratar de describir tanto la condición típica como el intervalo de variación (Carlquist, 1961)
- y de una manera general puede comentarse que dicho muestreo logró cristalizar -

esta conciliación y permitió alcanzar los objetivos propuestos. Sin embargo, este tipo de muestreo resultaría inadecuado en un trabajo de correlación en el que la necesidad de aplicar métodos estadísticos obligaría a analizar un mayor número de ejemplares.

Por otra parte, en lo que a P. aureum L. atañe, es posible indicar que tal vez un factor que sería relevante estudiar es el de la influencia del viento sobre las formas epilítica y epifítica de esta especie: en su trabajo de 1977, Grace recopila los resultados de los estudios de Bright (1928) en los que se muestra que, en el caso de Pteridium aquilinum, la alta velocidad del viento ("exposición") puede ser considerada la responsable de una disminución de la talla, de un aumento en el porcentaje de esclerénquima en la base del pecíolo, de un aumento en el grosor de las paredes del esclerénquima, de una disminución en el tamaño del lumen del xilema, de una disminución del número de estomas por mm², y de un aumento en el grosor de las células hipodérmicas, en ejemplares que crocen en la cima de una montaña, en comparación con los que crecen en las faldas. Por otro lado, Venning (1948) indica que el viento estimula el desarrollo del colénquima del apio en el sentido de que en plantas mecidas por el viento existen áreas más grandes de colénquima, engrosamientos más importantes en las paredes de las células del colénquima, y células de colénquima de diámetros mayores, que en plantas libres de la acción del viento. Grace (1977), también reporta que el viento puede determinar el que las plantas presenten menos y más pequeños haces vasculares que plantas de la misma especie protegidas de su influencia.

Es conveniente, sin embargo, recalcar que en lo que a la organización anatómica respecta, todos los ejemplares analizados en este trabajo presentaron una consistencia notable la cual permitió elaborar la descripción general de la anatomía de la especie. Esto hace pensar que el concepto de especie de P. aureum L. como es considerado en este trabajo es bastante adecuado, por lo menos desde el punto de vista anatómico. Cabe señalar que de hecho se trabajó con ejemplares que, de acuerdo a los comentarios de Stolze (1981), podrían considerarse las variedades areolatum y araneosum, y que otros autores consideran dos especies (Lallinger, com. pers.; Mickel, en prensa; Smith, com. pers.), pero ello sólo se reflejó en que ciertos ejemplares epilíticos presentan tricomas ramificados en el envés de la lámina; los apéndices dérmicos son considerados en general como un carácter de importancia taxonómica en los helechos (Wagner, 1954, en: White, 1964) -

pero el peso que se le otorga en este caso es discutible. Si la presencia y el tipo de indumento efectivamente determinan la separación de P. aureum L. en variedades (Stolze, 1981) o especies (Lellinger, com. pers.; Mickel, en prensa; Smith, com. pers.), entonces, en concordancia con los resultados arrojados por este estudio - podría proponerse la existencia de una nueva variedad o especie, cuya particularidad sería la de presentar tricomas peltados en la haz de la lámina. Pero resulta más conveniente recordar que existen reportes de diferencias en tipos y densidad de tricomas dentro de un mismo taxon, diferencias que parecen poseer correlaciones geográficas y ecológicas (Levin, 1973). También es importante mencionar - que sólo cuando la información anatómica se utiliza en combinación con otros tipos de evidencia se puede esperar el lograr una clasificación natural (Radford, - et. al., 1974). En esta forma, los resultados de este trabajo apoyan el comentario - que ya con antelación se ofrecía sobre que para obtener una opinión satisfactoria en cuanto a la sistemática infraespecífica de P. aureum L. es necesario realizar un mayor número de investigaciones; estas investigaciones deben ser variadas, es decir, no deben concretarse a aspectos morfológicos y anatómicos, sino - que deben incluir también aspectos embriológicos, citológicos, genéticos, de biología reproductiva, químicos, fisiológicos, ultraestructurales, ecológicos, palinológicos y geográficos. El valor de los resultados aquí ofrecidos estribaría entonces - en el hecho de que, si bien no permiten decidir cuál opinión es la más correcta (la existencia de variedades o la existencia de especies dentro del complejo P. aureum L.), sí permiten optar por alguna de ellas con la conciencia de que puede no ser la más adecuada, al mostrar que aún hay mucho por conocer sobre estas interesantes plantas.

APENDICE.

Figura 14. Epidermis de rizoma. Sección transversal. Células epidérmicas, cep. (384 x)

Figura 15. Haz vascular de rizoma. Sección longitudinal. Parénquima, p; amiloplastos, am; traqueidas, tr. (156.48 x)

Figura 16. Parénquima de rizoma. Sección longitudinal. Células parenquimáticas, cp; amiloplastos, am. (384 x)



Fig. 14



Fig. 15

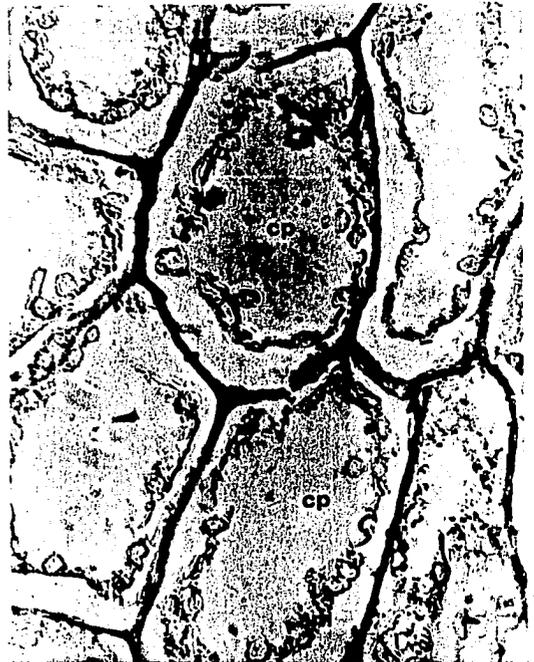


Fig. 16

Figuras 17 y 18. Rizoma. Sección transversal. Haces vasculares, hv; parénquima cortical, pc; parénquima interfascicular, pi; parénquima medular, pm. ---- (75.6 x)

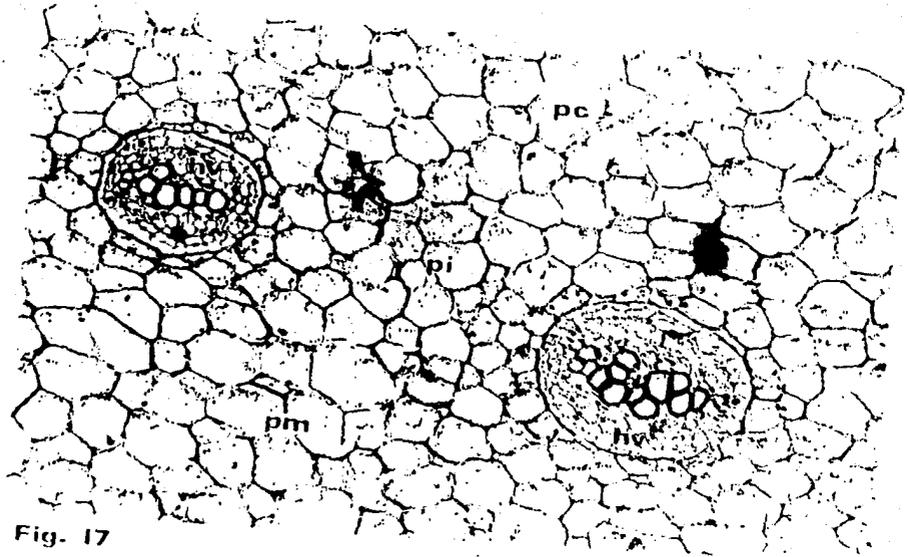


Fig. 17

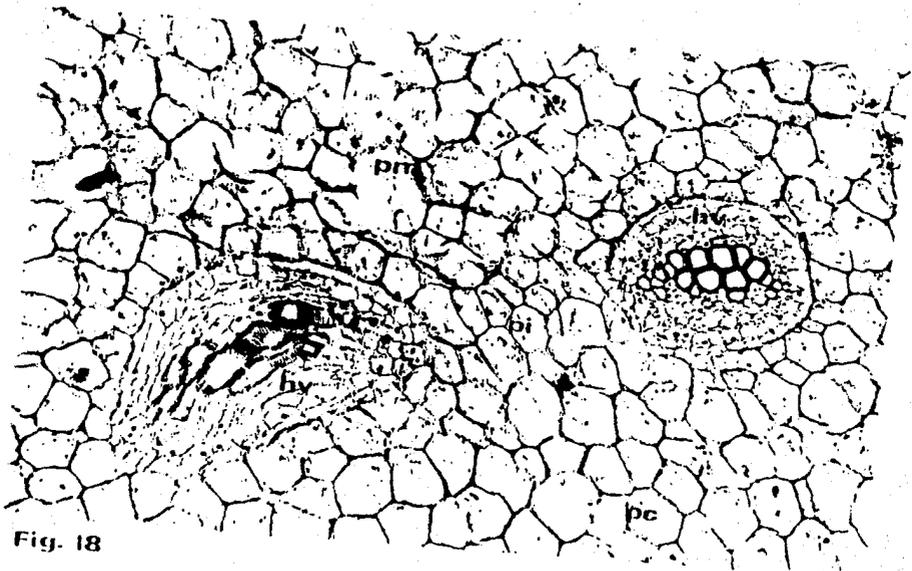


Fig. 18

Figura 19. Haz vascular de rizoma. Sección transversal. Xilema, x; floema, flo; periciclo, per; endodermis, end; parénquima que rodea al haz vascular, pr; parénquima, p. (153.6 x)

Figura 20. Haz vascular de rizoma. Sección transversal. Metaxilema, mx; protoxilema, px; floema, flo; periciclo, per; endodermis, end; parénquima que rodea al haz vascular, pr; células de parénquima xilemático, cpx. (384 x)

Figura 21. Detalle de haz vascular de rizoma. Sección transversal. Metaxilema, mx; -- protoxilema, px; floema, flo; periciclo, per; endodermis, end. (384 x)

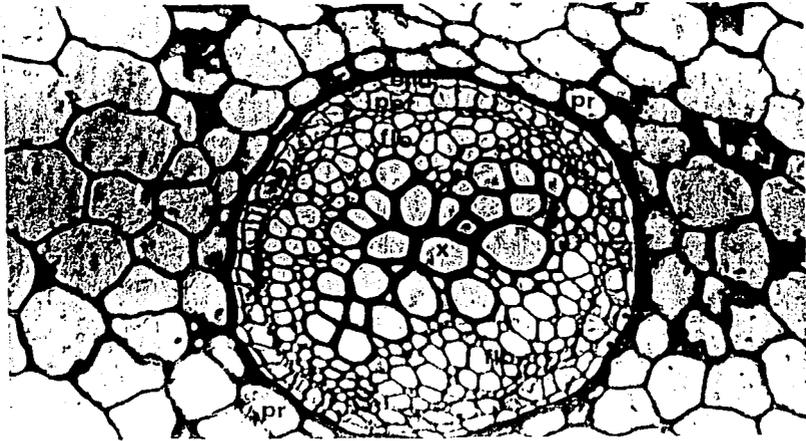


Fig. 19

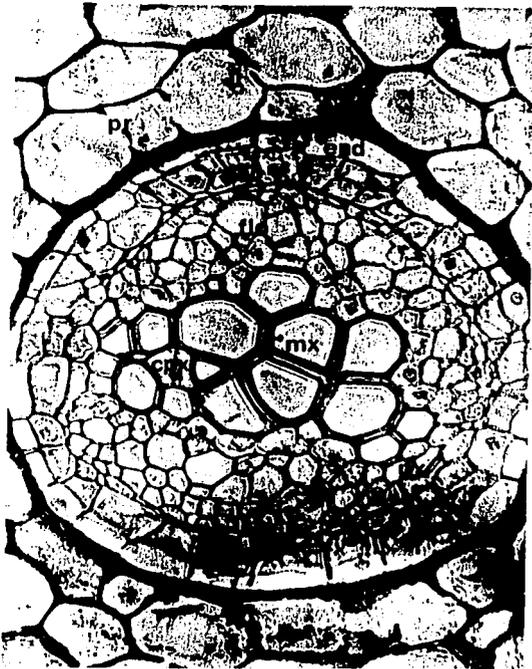


Fig. 20

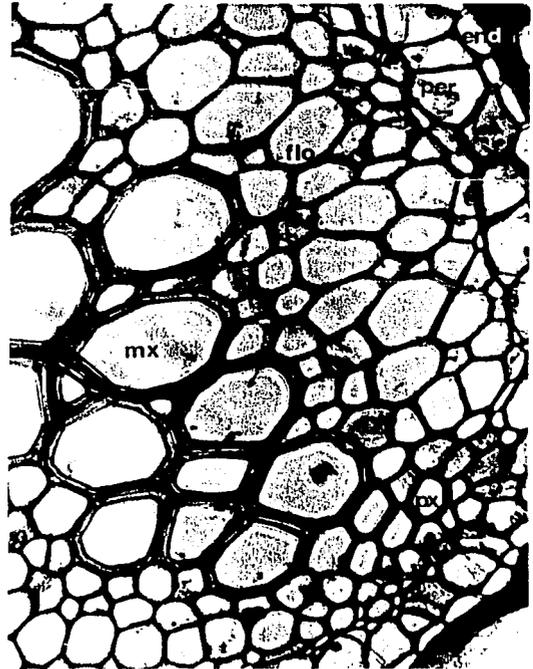


Fig. 21

Figura 22. Haz vascular de rizoma. Sección longitudinal. Traqueidas, tr; engrosamientos helicoidales de las traqueidas, en; periciclo, per; endodermis, end; parénquima, p. (153.6 x)

Figura 23. Detalle de la parte externa del pecíolo. Sección transversal. Epidermis, -ep; zona de transición, z trn; parénquima cortical, pc. (384 x)



Fig. 22

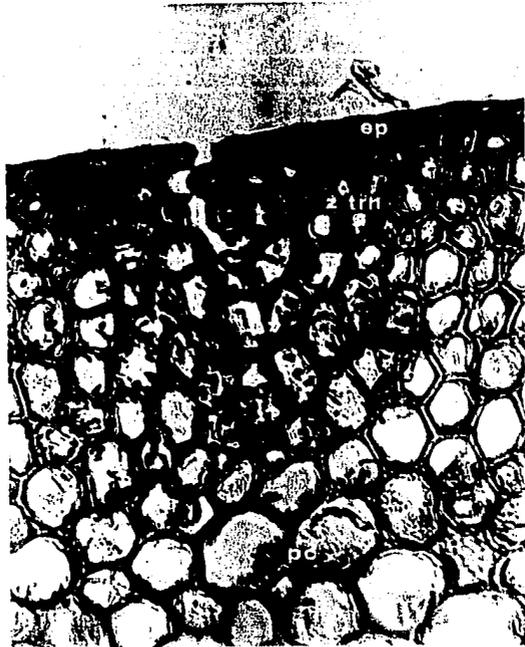


Fig. 23

Figura 24. Pecíolo. Sección transversal. Surco adaxial, sad; haces vasculares mayores, hvM; haces vasculares menores, hvM; corteza, C; región interfascicular, RI; médula, M. (60.48 x)

Figura 25. Haz vascular mayor de pecíolo. Sección transversal. Metaxilema, mx; protoxilema, px; floema, flo; periciclo, per; banda esclerosada, b es; parénquima, p. (384 x)



Fig. 24

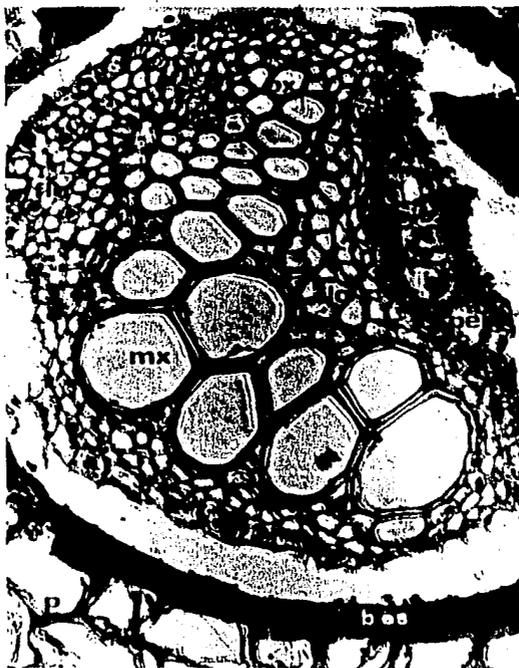


Fig. 25



Figura 26. Haz vascular menor de peciolo. Sección transversal. Xilema, x; floema, --- flo; periciclo, per; endodermis, end; banda esclerosada, b es; parénquima, p. (384 x)

Figura 27. Haces vasculares de peciolo en fusión o separación. Sección transversal. Metaxilema, mx; protoxilema, px; periciclo, per; endodermis destruída, --- end; banda esclerosada, b es; parénquima, p; espacios intercelulares, ei. - (192 x)

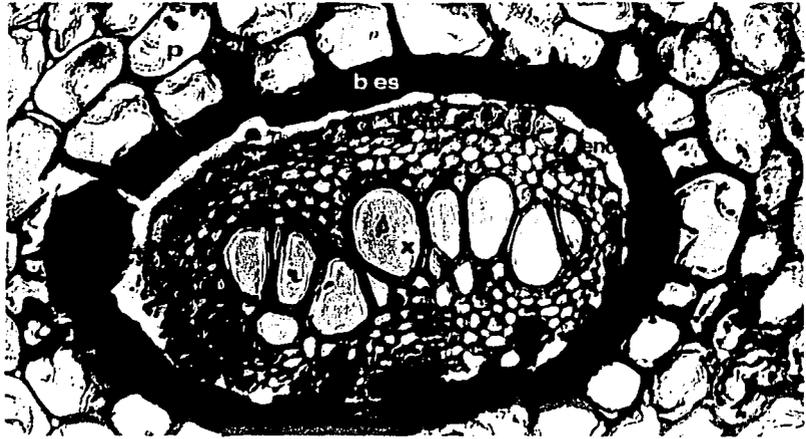


Fig. 26

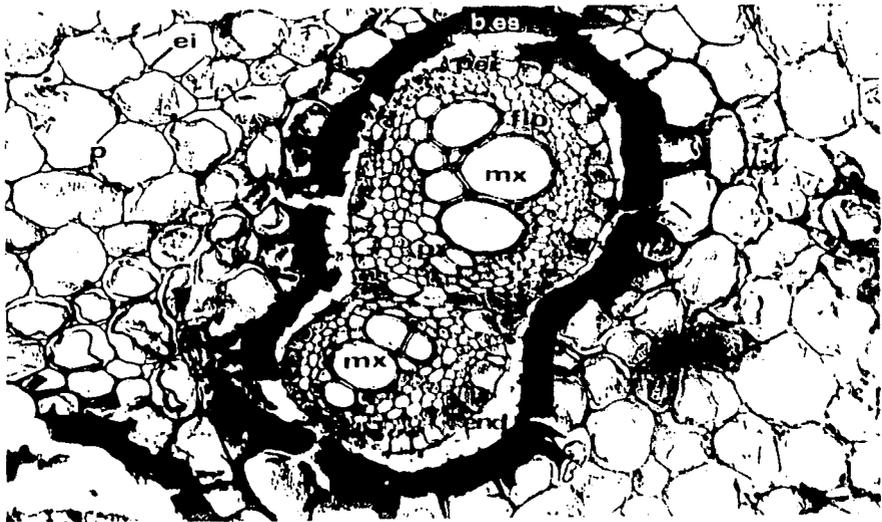


Fig. 27

Figura 28. Haz vascular de pecíolo. Sección longitudinal. Banda esclerosada, b es; -- parénquima, p; haz vascular, hv. (60.48 x)

Figura 29. Haz vascular de pecíolo. Sección oblicua. Haz vascular, hv; banda esclerosada, b es; canalillos en la banda esclerosada, cb es; parénquima, p. ---- (384 x)

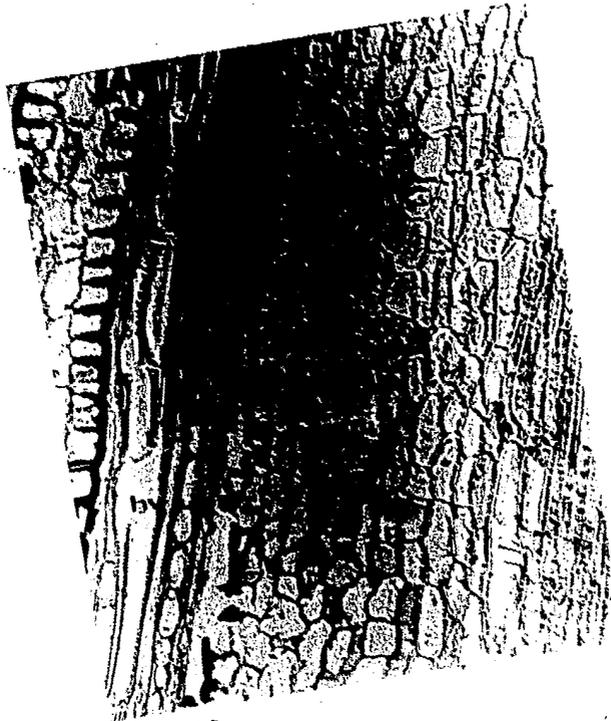


Fig. 28

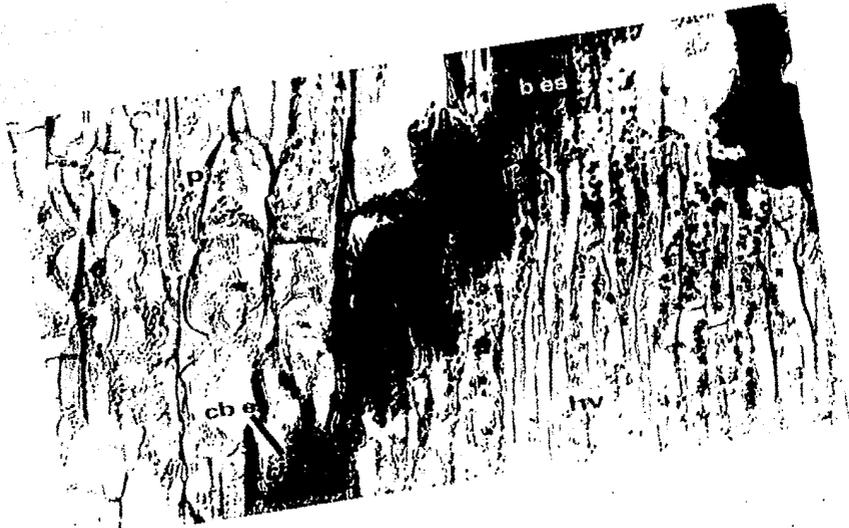


Fig. 29

Figura 30. Pecíolo. Sección transversal. Haz vascular mayor, hvM; haz vascular menor, hvM; haz vascular accesorio, hva; surco adaxial, sad. (60.48 x)

Figura 31. Pecíolo. Sección transversal. Haz vascular mayor, hvM; haz vascular menor, hvM; surco adaxial, sad. (60.48 x)

Figura 32. Pecíolo. Sección transversal. Haz vascular mayor, hvM; haz vascular menor, hvM. (60.48 x)

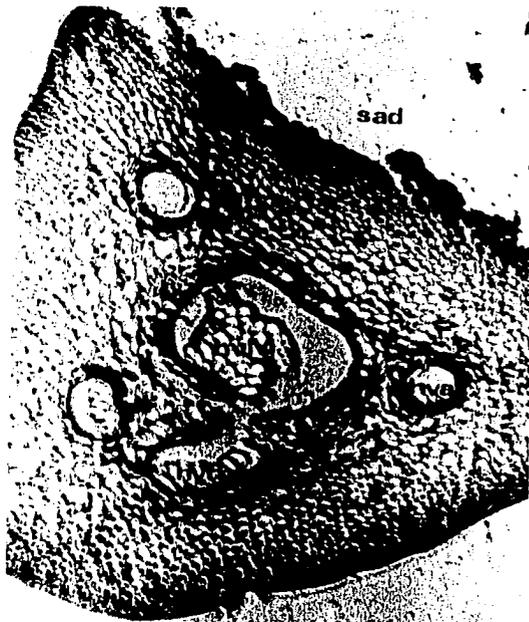


Fig. 30

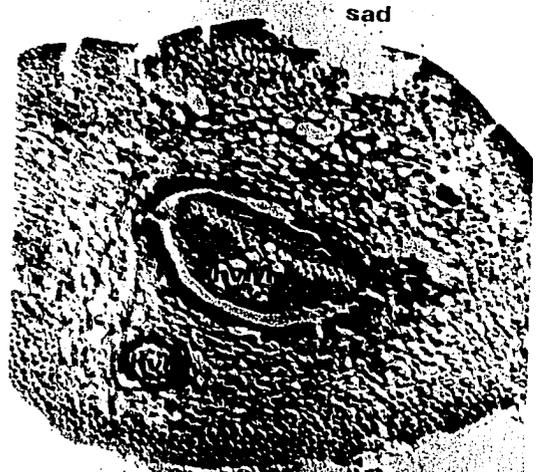


Fig. 31

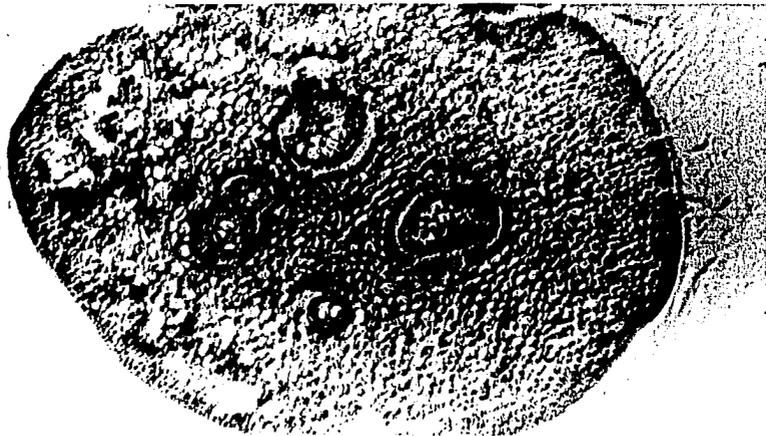


Fig. 32

Figura 33. Raquis medio. Sección transversal. Epidermis, ep; zona de transición, ----z trn; parénquima cortical, pc; xilema, x; floema, flo; banda esclerosada, -b es. (153.6 x)

Figura 34. Haz vascular del raquis medio. Sección transversal. Banda esclerosada, --b es; endodermis, end; periciclo, per; floema, flo; protoxilema, px; metaxilema, mx. (384 x)

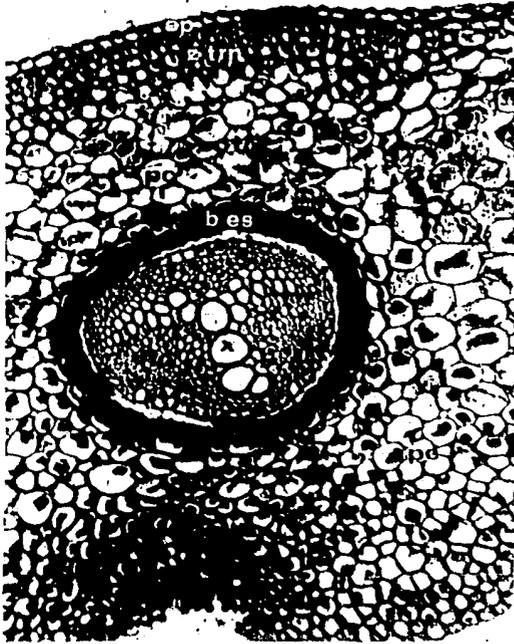


Fig. 33

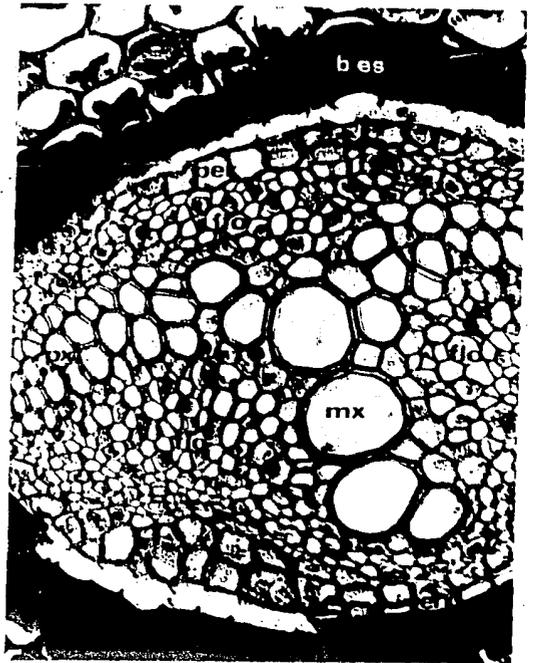


Fig. 34

Figura 35. Raquis medio. Sección transversal. Surco adaxial, sad; corteza, C; médula, M; región interfascicular, RI; haz vascular mayor, hvM; haz vascular menor, hvm. (60.48 x)

Figura 36. Raquis medio. Sección transversal. Zona adaxial, ad; corteza, C; médula, M; haz vascular mayor, hvM; haz vascular menor, hvm; zona abaxial, ab. (60.48 x)

Figura 37. Raquis medio. Sección transversal. Zona adaxial, ad; corteza, C; haz vascular mayor, hvM; haz vascular accesorio, hva; zona abaxial, ab. (60.48 x)

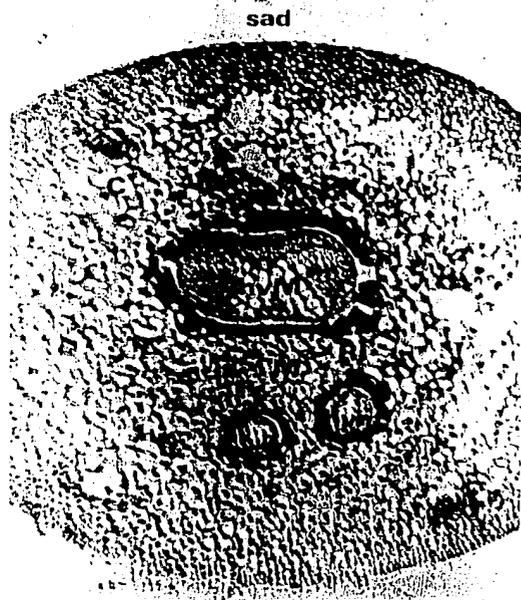


Fig. 35

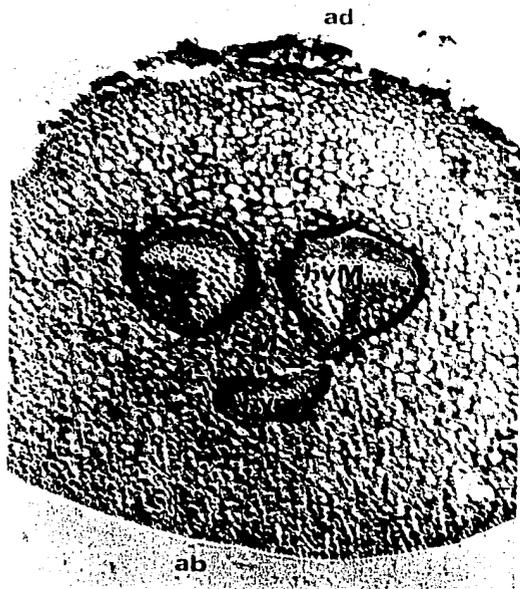


Fig. 36



Fig. 37

Figura 38. Detalle del colénquima y epidermis superiores de segmento. Sección --- transversal. Epidermis superior, eps; colénquima, colq; parénquima incoloro, pin; banda esclerosada, b es. (384 x)

Figura 39. Detalle del colénquima y epidermis inferiores de segmento. Sección transversal. Parénquima incoloro, pin; colénquima, colq; epidermis inferior, epi. (384 x)

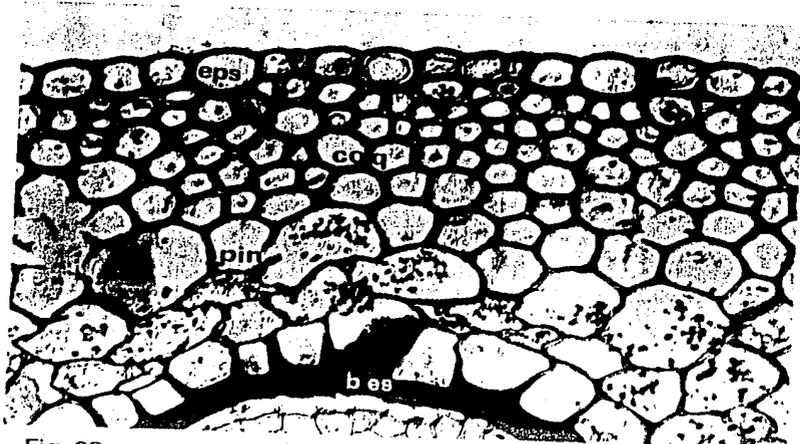


Fig. 38

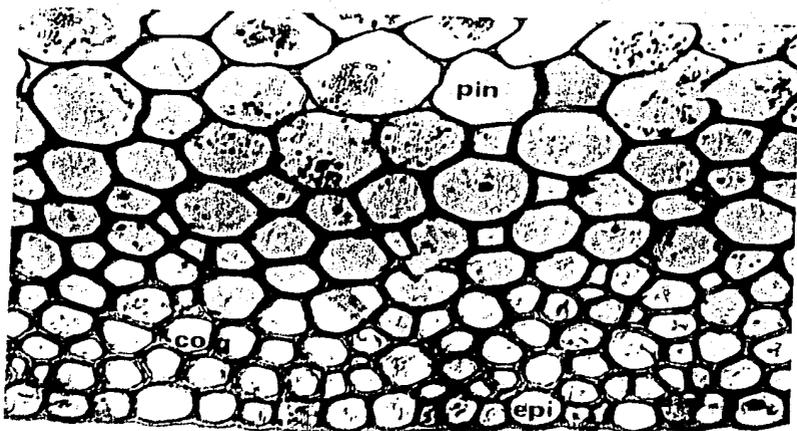


Fig. 39

Figura 40. Segmento a nivel de la vena media. Sección transversal. Epidermis superior, eps; colénquima, colq; parénquima incoloro, pin; haz vascular, hv; -- banda esclerosada, b es. (155.6 x)

Figura 41. Banda esclerosada de haz vascular de segmento. Sección longitudinal. Banda esclerosada, b es. (120 x)

Figura 42. Detalle de la banda esclerosada de haz vascular de segmento. Sección longitudinal. Banda esclerosada, b es; canalillos en la banda esclerosada, --- cb es. (480 x)

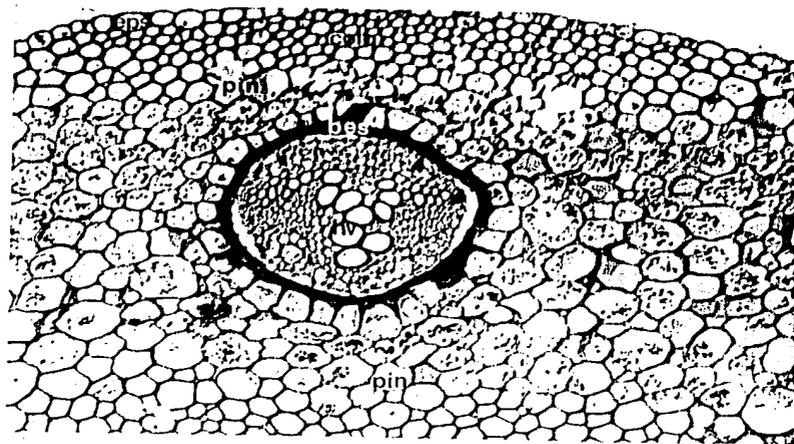


Fig. 40



Fig. 41



Fig. 42

Figura 43. Detalle de haz vascular de segmento. Sección transversal. Floema, flo; -- protoxilema, px; metaxilema, mx; periciclo, per; endodermis, end; banda esclerosada, b es. (384 x)

Figura 44. Zona fotosintética de segmento. Sección transversal. Epidermis superior, eps; mesófilo, m; cámara subestomática, cs; estoma, est; epidermis inferior, epi. (153.6 x)

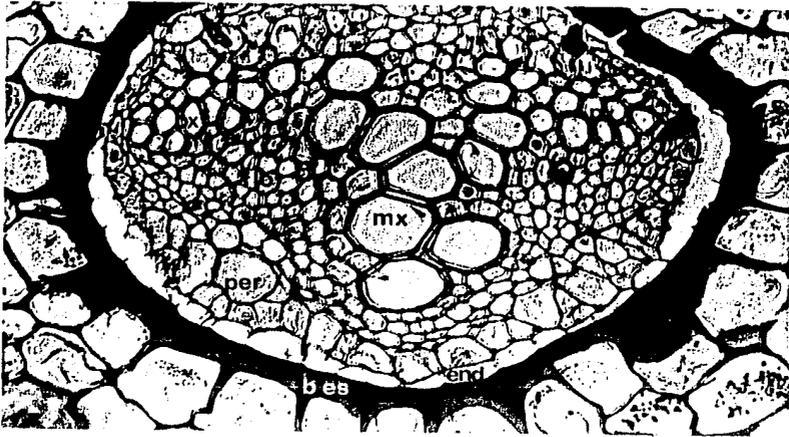


Fig. 43



Fig. 44

Figura 45. Zona fotosintética de segmento. Sección transversal. Epidermis superior, eps; mesófilo, m; espacios aéreos, ea; cámara subestomática, cs; estoma, est; epidermis inferior, epi. (153.6 x)

Figura 46. Detalle de mesófilo y epidermis inferior de segmento. Sección transversal. Células del mesófilo, cm; cámara subestomática, cs; estoma, est. (--- 384 x)

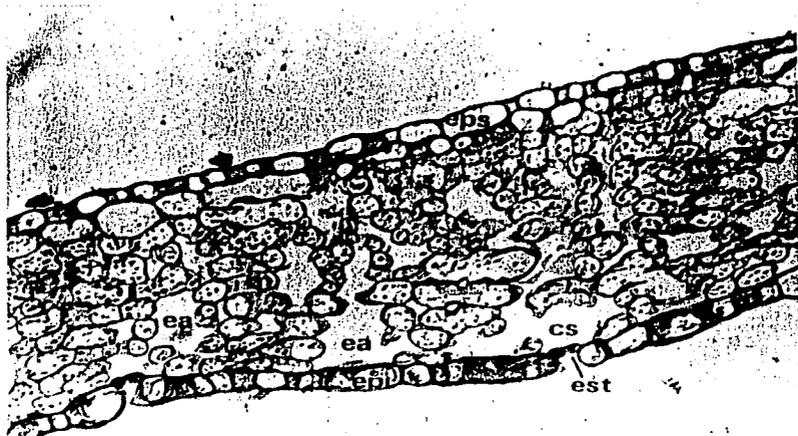


Fig. 45



Fig. 46

Figura 47. Margen del segmento. Sección transversal. Margen de la lámina, ml; epidermis, ep. (192 x)

Figura 48. Detalle del margen del segmento. Sección transversal. Epidermis, ep; tejido de transición, t trn; mesófilo, m. (384 x)



Fig. 47

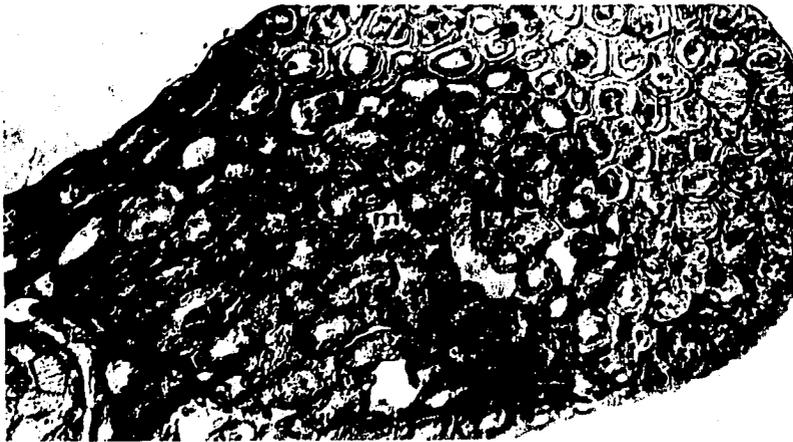


Fig. 48

Figura 49. Soro: aspecto en la epidermis superior. Vista frontal. Soro, s. (192 x)

Figura 50. Soro: detalle del receptáculo. Sección transversal. Epidermis superior, --eps; receptáculo, r; anillo del esporangio, e. (120 x)

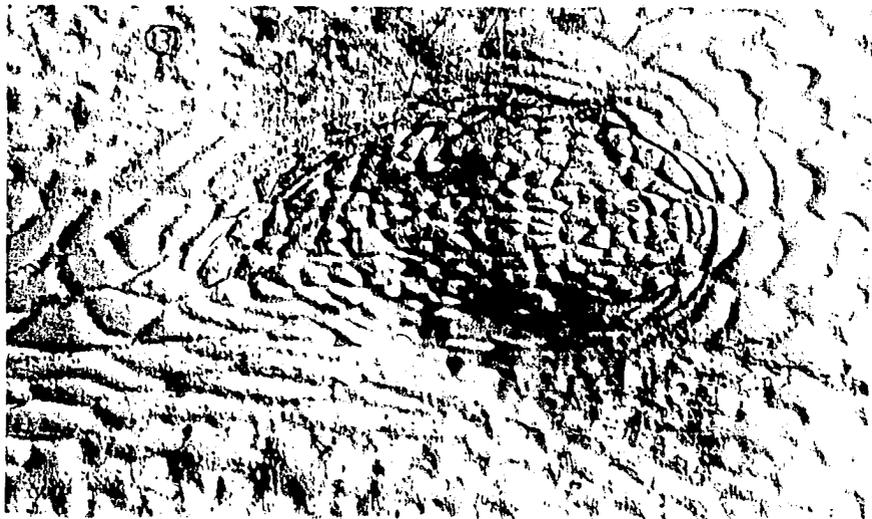


Fig. 49

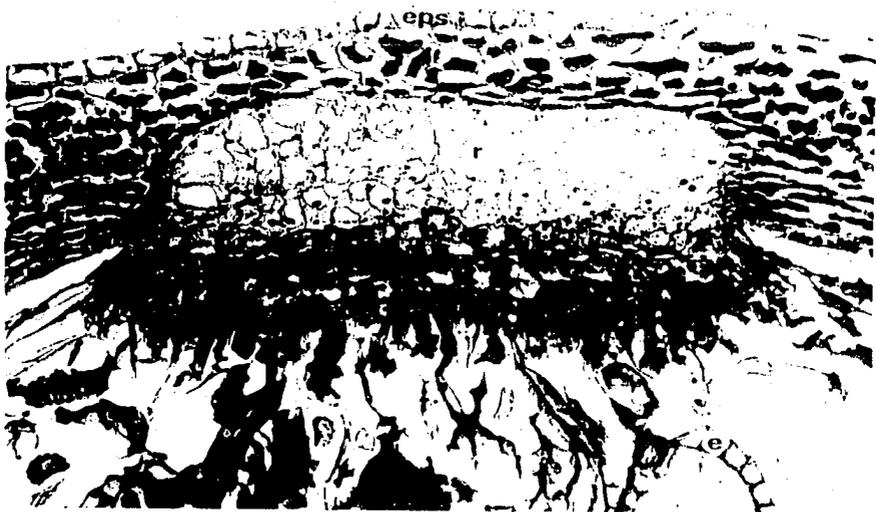


Fig- 50

Figura 51. Soro: detalle de las esporas. Esporas, esps. (480 x)

Figura 52. Soro: detalle de los esporangios. Sección transversal. Esporangios, e; esporas, esps. (192 x)

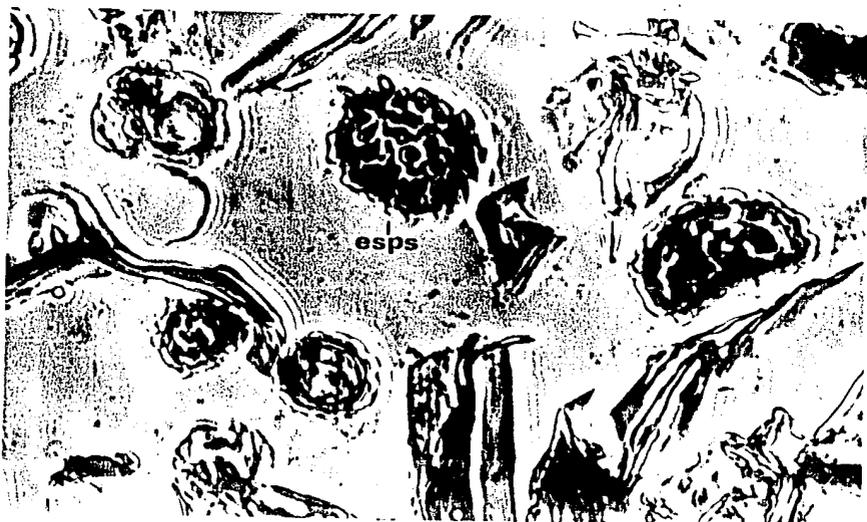


Fig. 51



Fig. 52

Figura 53. Epidermis superior de segmento. Vista frontal. Células de la epidermis superior, ceps. (120 x)

Figura 54. Detalle de las células de la epidermis superior. Vista frontal. Células de la epidermis superior, ceps. (192 x)

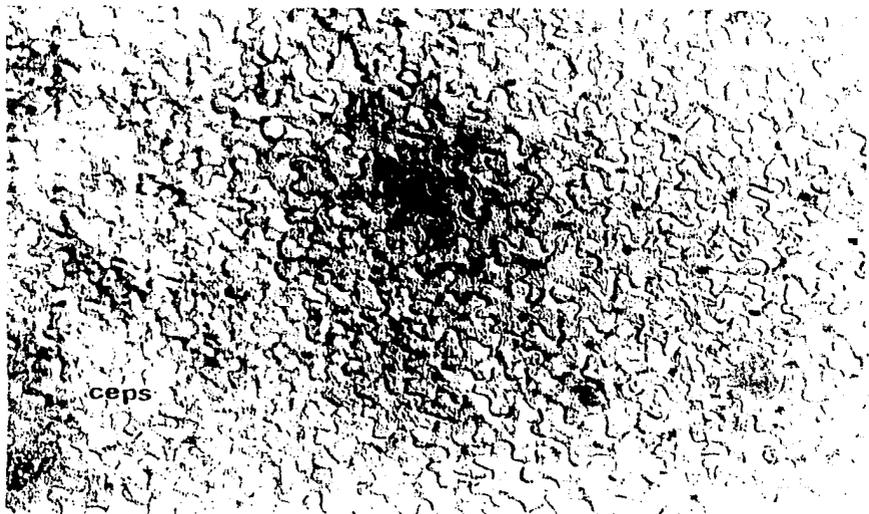


Fig. 53

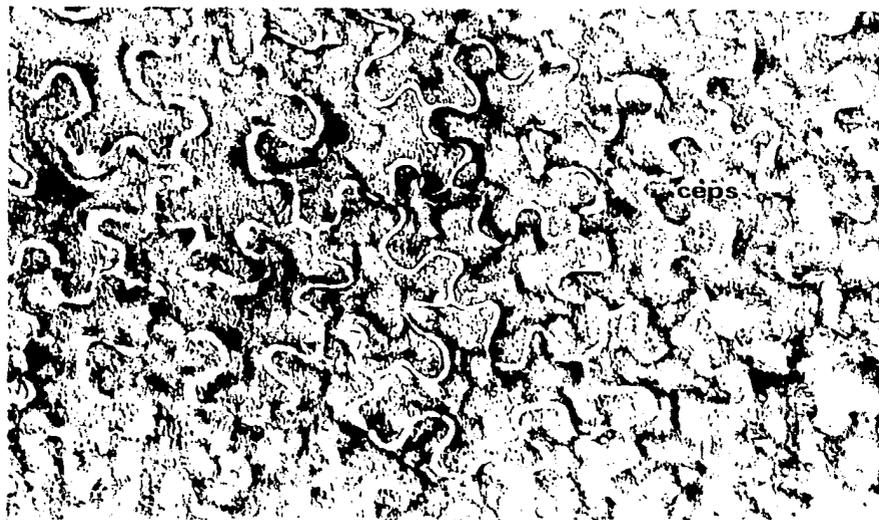


Fig. 54

Figuras 55, 56 y 57. Epidermis inferior de segmento. Vista frontal. Estoma, est; célula epidérmica, cep. (120 x)

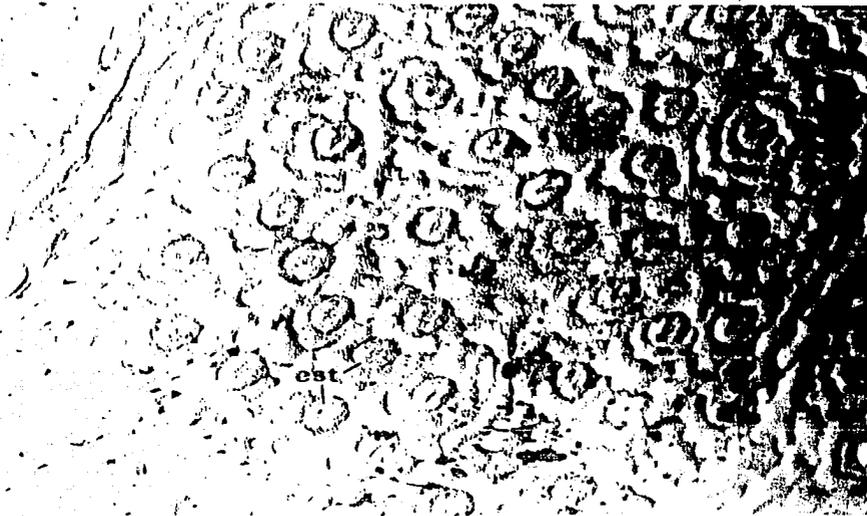


Fig. 55

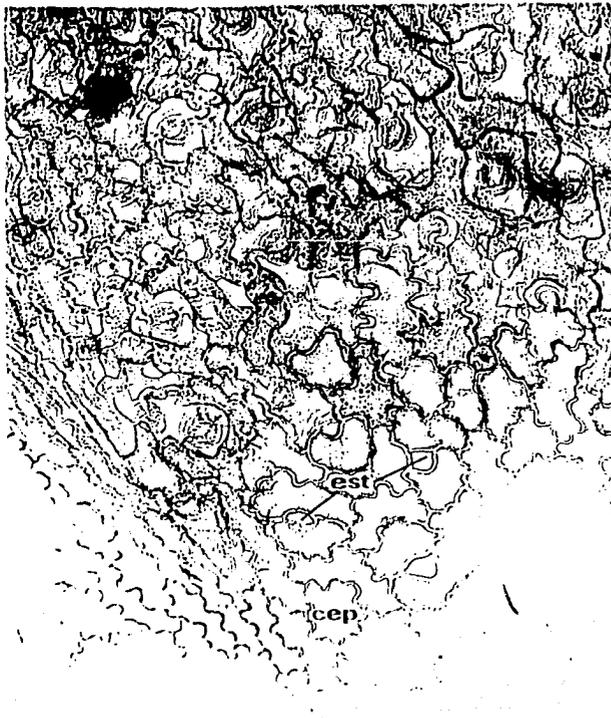


Fig. 56

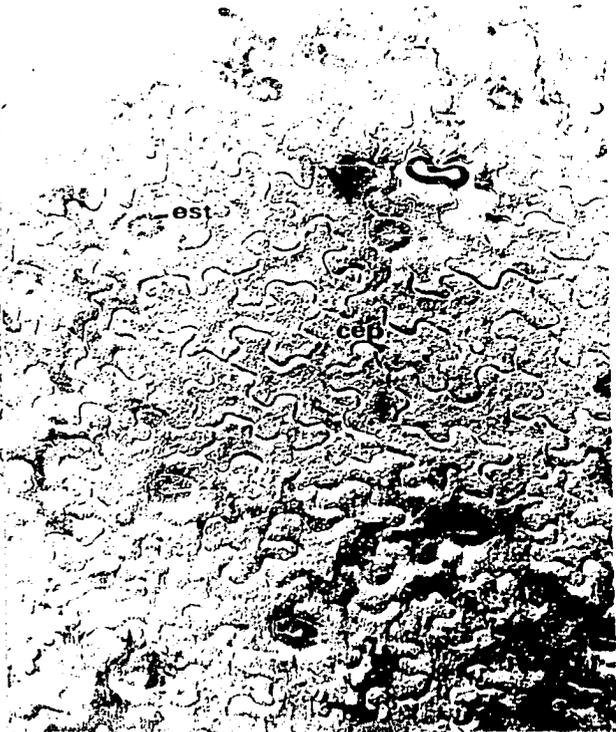


Fig. 57

Figuras 58 y 59. Detalle de epidermis inferior de segmento. Vista frontal. Estoma polocítico (?), est p; estoma copolocítico (?), est cp; estoma anomocítico (?), est an; célula acompañante, ca; célula epidérmica, cep. (-- 192 x)

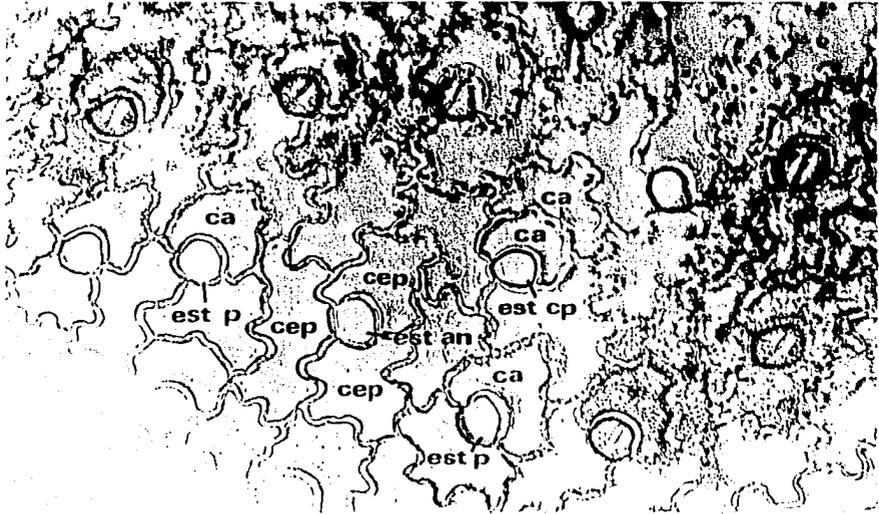


Fig. 58

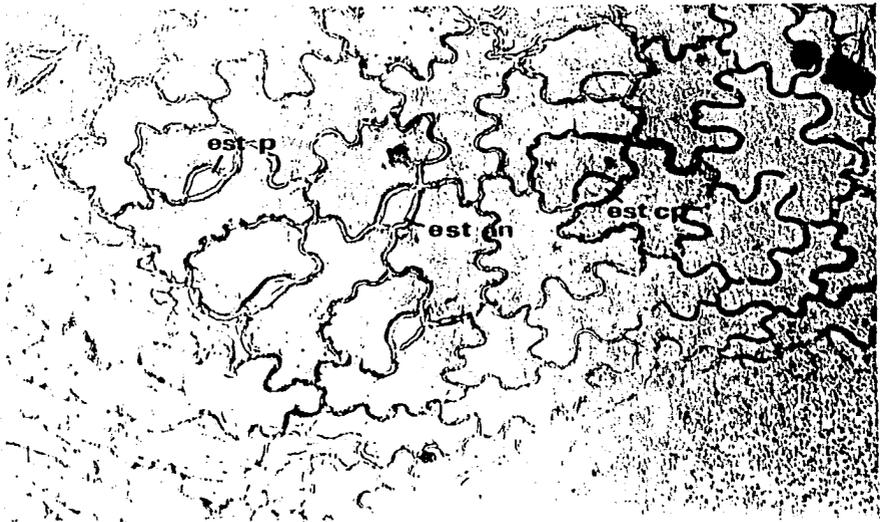


FIG. 59

Figura 60. Estoma polocítico en epidermis inferior de segmento. Vista frontal. Célula acompañante, ca; célula epidérmica, cep; rastro de estoma polocítico, est p. (480 x)

Figura 61. Estoma copolocítico (?) en epidermis inferior de segmento. Célula acompañante (?), ca; rastro de estoma copolocítico (?), est cp. (480 x)

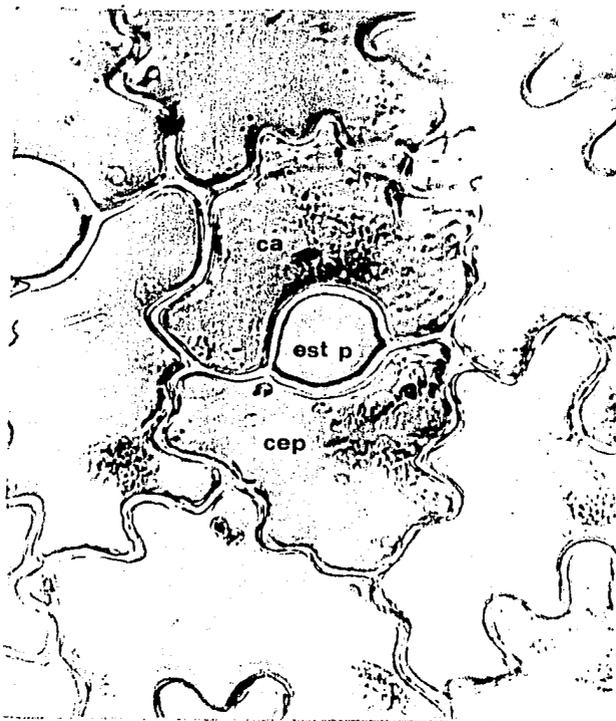


Fig. 60

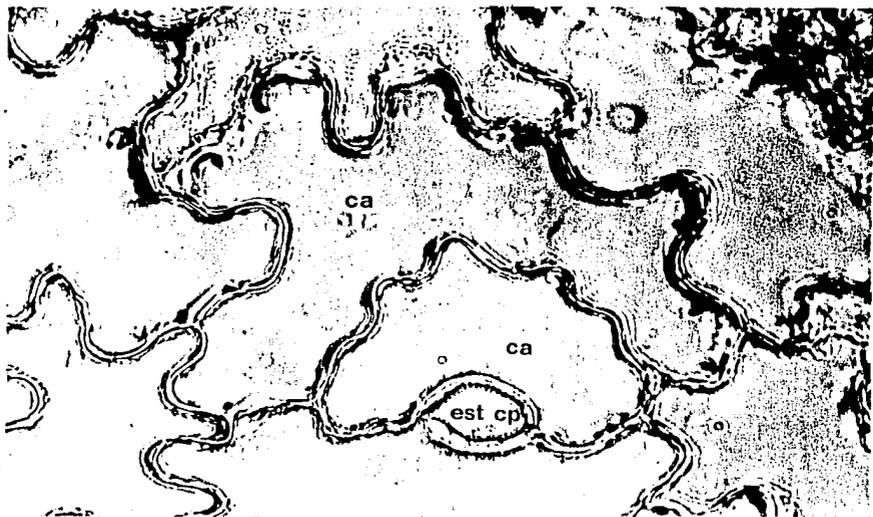


Fig. 61

Figuras 62 y 63. Estoma anomocítico (?) en epidermis inferior de segmento. Vista frontal. Célula epidérmica (?), cep; célula oclusiva, co; ostiolo, ost; cloroplastos, cl; estoma anomocítico (?), est an. (480 x)

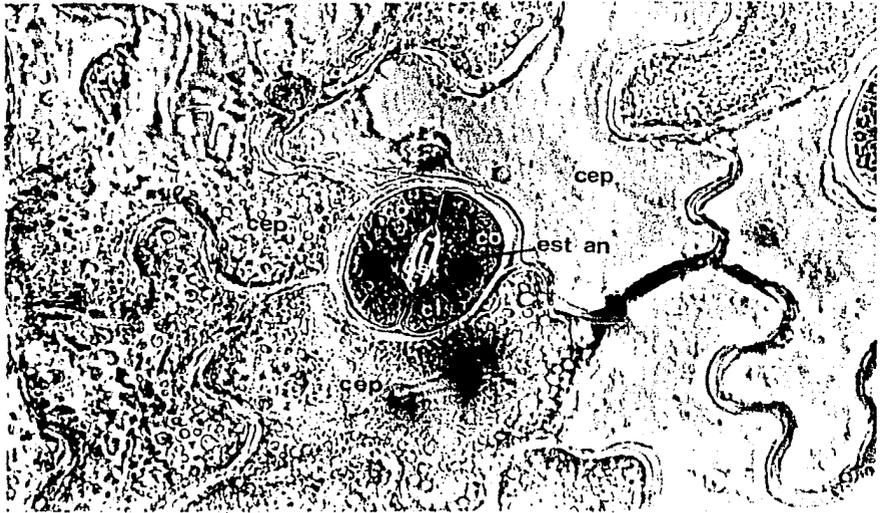


Fig. 62

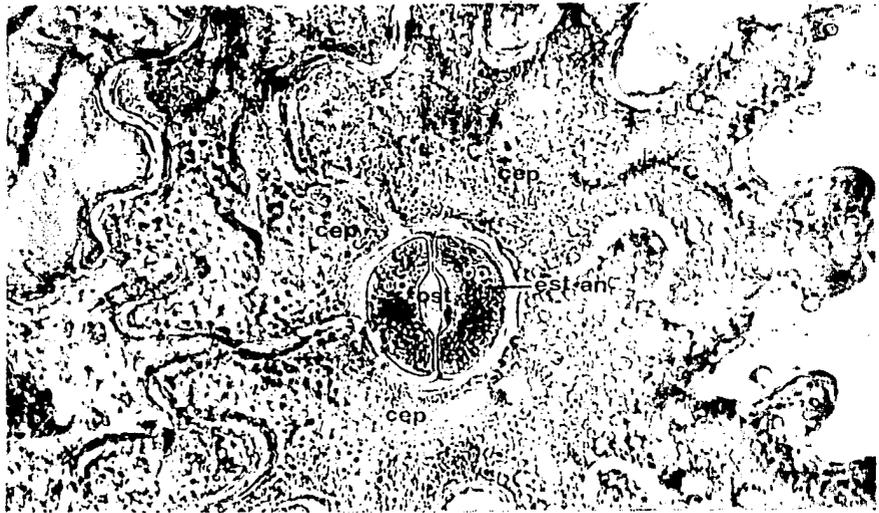


Fig. 63

Figura 64. Estomas polocíticos (?) en epidermis inferior de segmento. Vista frontal. - Célula acompañante (?), ca; estoma polocítico (?), est p; célula epidérmica, cep. (480 x)

Figura 65. Estoma polocítico (?) en epidermis inferior de segmento. Vista frontal. Célula acompañante (?), ca; célula oclusiva, co; núcleo, n; célula epidérmica, cep; estoma polocítico (?), est p. (480 x)



Fig. 64

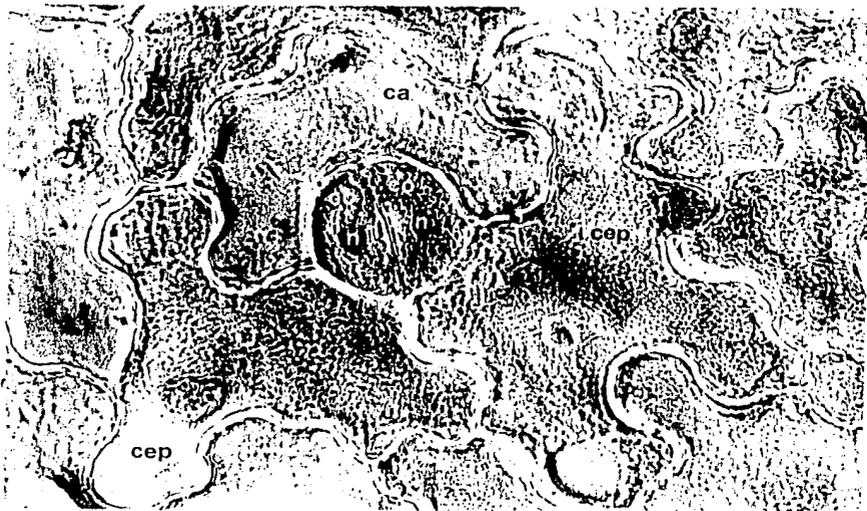


Fig. 65

Figura 66. Tricomas peltados en epidermis superior. Vista frontal. Tricomas peltados, trip. (120 x)

Figura 67. Detalle de tricoma peltado en epidermis superior. Vista frontal. (400 x)

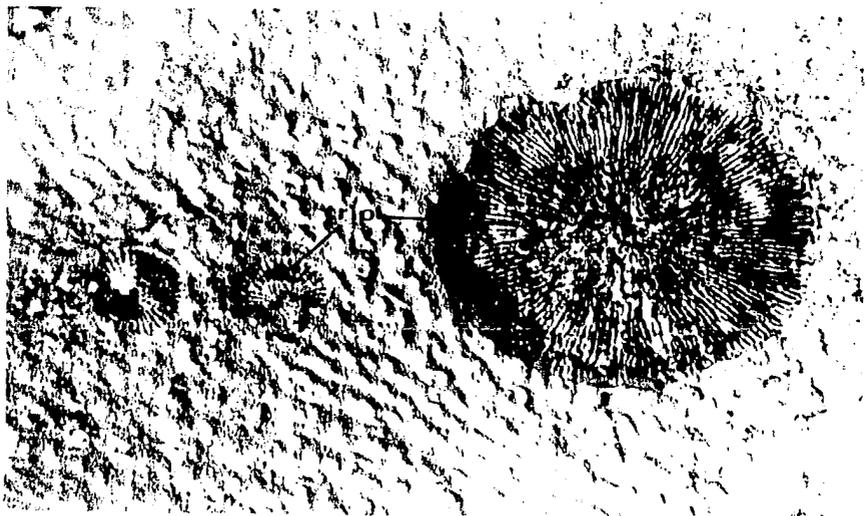


Fig. 66

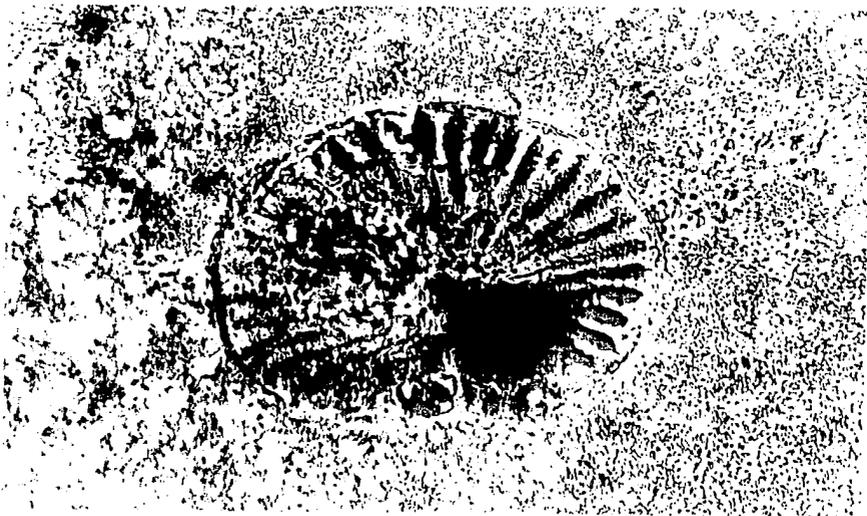


Fig. 67

Figuras 68 y 69. Tricomas ramificados en epidermis inferior. Vista lateral. Tricoma -
ramificado, triram; epidermis inferior, epi. (120 x)

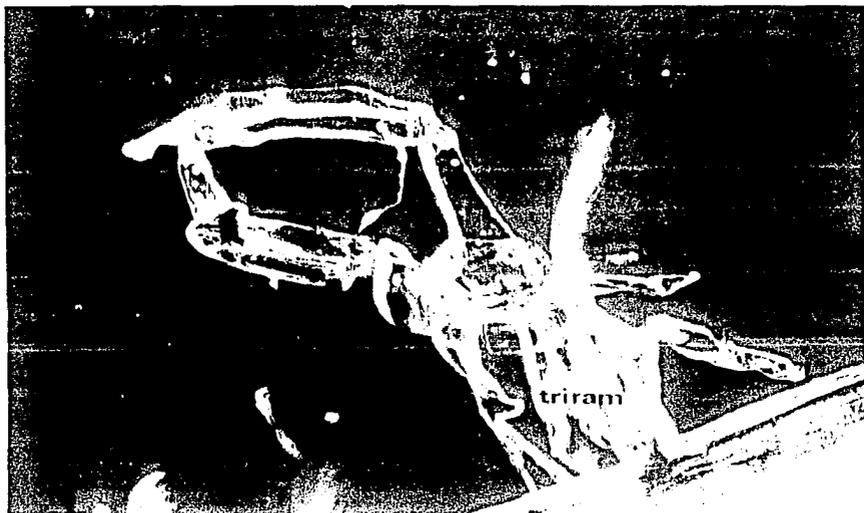


Fig. 68



Fig. 69

BIBLIOGRAFIA CITADA.

- Beiley, I.W. 1951. *Phytomorphology* 1: 67-69, en: Radford et al., 1974.
1953. *Chronica Botanica* 14: 121-125, en Radford et al., 1974.
1957. *Journal of the Arnold Arboretum* (Harvard University) 38: 243-254,
en: Radford et al., 1974.
- Basinger, J.F. & G.W. Rothwell. 1977. Anatomically preserved plants from the Middle
Eocene (Allenby Formation) of British Columbia. *Can. J. Bot.* 55: ---
1984-1990.
- Bell, P.R. 1983. Introduction: the essential role of the Pteridophyta in the study -
of land plants, en: Dyer & Page, 1985.
- Bierhorst, D.W. 1971a. Morphology and anatomy of new species of Schizaea and --
Actinostachys. *Amer. J. Bot.* 58(7): 634-648.
1971b. *Morphology of Vascular Plants*. The Macmillan Co. New York.
- Billings, W.D. 1952. The environmental complex in relation to plant growth and dis-
tribution. *Quart. Rev. of Biol.* 27(3): 251-265.
- Bold, H.C. et al. 1980. *Morphology of Plants and Fungi*. Harper & Row Publishers. -
New York.
- Bower, F.O. 1923-1928. *The Ferns*, vols. I, II, III. Today & Tomorrow's Book Agency. -
New Delhi.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociologia*. H. Blume ediciones. España.
- Bright, D.N.E. 1928. *J. Ecol.* 16: 323-365, en: Grace, 1977.
- Carlquist, S. 1961. *Comparative Plant Anatomy*. Holt, Rinehart & Winston. New York
- Christensen, C. 1906. *Index Filicum*. Hafniae.
- Copeland, E.B. 1947. *Genera Filicum*. Chronica Botanica Company. Waltham, Mass.
- Cutter, E.G. 1978. *Plant Anatomy, part I: Cells and Tissues*. Edward Arnold (Publi-
shers) Ltd. UK.
- Drummond, M. 1914. *Physiological Plant Anatomy*, traducción del alemán del libro --
"Physiologische Pflanzenanatomie" de G. Haberlandt.
- Dyer, A.F. 1984. Forward, en: Dyer & Page, 1985.
- Dyer, A.F. & C.N. Page. (Eds.). 1985. *Biology of Pteridophytes*. Proceedings of the
Symposium held at Edinburgh, Sept. 12-16, 1983, en: Proceedings of the
Royal Society of Edinburgh, Section B (Biological Sciences) Vol. 86.

- Eames, A.J. 1936. Morphology of Vascular Plants: Lower Groups. McGraw-Hill Book Company. New York.
- Eames, A.J. & L.H. McDaniels. 1947. An Introduction to Plant Anatomy. McGraw-Hill Book Company. New York.
- Eaton, D.C. 1880. The Ferns of North America. Boston.
- Eggert, D.A. & D.D. Gaunt. 1973. Phloem of Sphenophyllum. Am. J. Bot. 60(8): 755-770.
- Esau, K. 1965. Plant Anatomy. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Fahn, A. 1974. Plant Anatomy. Pergamon Press. Oxford.
- Foster, A.S. & E.M. Gifford. 1974. Comparative Morphology of Vascular Plants. W.H. Freeman & Co. San Francisco.
- Font Quer, P. 1985. Diccionario de Botánica. Editorial Labor, S.A. España.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. -- Instituto de Geografía. UNAM.
- Gibson, A.C. et al. 1983. Water relations and xylem anatomy in ferns, en: Dyer & Page, 1985.
- Gifford, E.M. 1983. Concept of apical cells in bryophytes and pteridophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 34: 419-440.
- Gómez, L.D. 1980. Contribuciones a la pteridología centroamericana. 4 Novitates. -- Brenesia, No. 18: 155-170.
1983. Ecology of some neotropical hybrid pteridophytes, en: Dyer & Page, 1985.
- Grace, J. 1977. Plant Response to Wind. Academic Press. London.
- Haberlandt, G. 1914, en: Drummond, 1914.
- Halloy, S. 1983. The use of convergence and divergence in the interpretation of adaptations in high-mountain biota. Evolutionary Theory 6: 233-255.
- Holtum, R.E. 1938. The ecology of tropical pteridophytes, en: F. Verdoorn (Ed.), - Manual of Pteridology. The Hague.
- Hooker, W.J. 1864. Species Filicum, vol. V: Polypodiaceae-Achrosticaceae. Dulau & Co. London.
- Jermy, A.C. et al. 1973. The Phylogeny and Classification of Ferns. Academic Press. London.
- Jizba, J. et al. 1974a. Components of the fern Polypodium aureum L. Coll. Czech. -- Chem. Comm. 39: 501-505.

- 1974b. Polypodourein, a new phytoecdysone from Polypodium aureum L. ---
Phytochemistry 13: 1915-1916.
- Knobloch, I.W. 1973. The value of plant anatomy. *Taiwania* 18(1): 42-44.
- Knobloch, I.W. & D.S. Correll. 1962. Ferns and Fern Allies of Chihuahua, México. --
Texas Research Foundation. Texas.
- Knobloch, I.W. & P.A. Volz. 1964. Studies in the fern genus Cheilanthes Swartz. I. -
The leaf blade anatomy of some species of the genus. *Phytomorpho*
logy 14(4): 505-527.
1968. Studies in the fern genus Cheilanthes Swartz. II. The anatomy
of the stipes and rachises of some species. *Phytomorphology* 18(1):-
1-12.
- Knudson, L. 1940. Permanent changes of chloroplasts induced by x rays in the ga-
metophyte of Polypodium aureum L. *Botan. Gaz.* 101(4): 721-758.
- Konar, R.N. & R.J. Kapoor. 1974. Anatomical studies in Azolla pinnata. *Phytomorpho*
logy 22: 211-223.
- Kramer, K.U. 1978. Pteridophytes of Surinam. Utrecht.
- Lawrence, G.H.M. 1951. Taxonomy of Vascular Plants. Macmillan Co. New York.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quart. Rev. of Biol.* 48(1):
3-15.
- Lucansky, T.W. 1974a. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in -
the neotropical Cyatheaaceae. I. Metaxya and Lophosoria. *Amer. J. -*
Bot. 61(5): 464-471.
- 1974b. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in -
the neotropical Cyatheaaceae. II. Squamate genera. *Amer. J. Bot.* ---
61(5): 472-480.
1976. Comparative ontogenetic studies in young sporophytes of --
tree ferns: I. A primitive and an advanced taxon. *Amer. J. Bot.* ---
63(4): 463-472.
- Lucansky, T.W. & R.A. White. 1974. Comparative studies in the nodal and vascular -
anatomy in the neotropical Cyatheaaceae. III. Nodal and petiole pa-
tterns: summary and conclusions. *Amer. J. Bot.* 61(3): 818-828.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient --
features. *Selbyana* 2(1): 1-13.
- Martínez, M. 1958. Flora Medicinal del Estado de México. Gobierno del Estado de Mé

- xico: Dirección de Recursos Naturales. México.
- McAlpin, B.W. & R.A. White. 1974. Shoot organization in the Filicales: the promeristem. *Amer. J. Bot.* 61(6): 562-579.
- Metcalf, C.R. 1967. Some current problems in systematic anatomy. *Phytomorphology* 17: 128-132.
1968. Current developments in systematic plant anatomy, en: H. Heywood (Ed.). *Modern Methods in Plant Taxonomy*. Academic Press. London.
- Mickel, J.T. 1962. A monographic study of the fern genus Anemia, subgenus Coptophyllum. *Iowa State Journal of Science* 36(4): 349-482.
- en prensa. *Flora of Oaxaca*.
- Mickel, J.T. & N.R. Lersten. 1967. Floating stomates (adetostomy) in ferns: distribution and ontogeny. *Amer. J. Bot.* 54(9): 1181-1185.
- Miller, C.N. 1971. Evolution of the fern family Osmundaceae based on anatomical studies. *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan*, 23: 105-169.
- O'Brien, T.P. & M.E. McCully. 1981. *The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods*. Termacarphi Pty. Ltd. Australia.
- Ogura, Y. 1972. *Comparative Anatomy of the Vegetative Organs of the Pteridophytes*. Borntraeger. Berlin & Stuttgart.
- Oliver, W.R.B. 1930. New Zealand epiphytes. *J. Ecol.* 18(1): 1-50.
- Payne, W.W. 1979. Stomatal patterns in embryophytes: their evolution, ontogeny and interpretation. *Taxon* 20 (1, 2/3): 117-132.
- Pichi-Sermolli, R.E.G. 1973. Historical review of the higher classification of the Filicopsida, en: Jermy et al., 1973.
- Proctor, G.R. 1985. *Ferns of Jamaica*. British Museum (Natural History). UK.
- Radford, A.E. et al. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row, Publishers. New York.
- Richards, P.W. 1964. *The Tropical Rain Forest: an ecological study*. Cambridge University Press. UK.
- Rothwell, G.W. & T.N. Taylor. 1972. Carboniferous pteridosperm studies: morphology and anatomy of Schopfiastrum decussatum. *Can. J. Bot.* 50: 2649-2658.
- Rzedowski, J. 1954. *Vegetación del Pedregal de San Angel, D.F., México*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 6: 59-129.
1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México.

- Schmid, R. 1962. The terminology and classification of steles. *Bot. Rev.* 48: 817-931.
- Scott, D.H. & C.T. Ingold. 1955. *Flowerless Plants*. A. & C. Black Ltd. UK.
- Sen, U. 1968a. Anatomy of Culeita macrocarpa. *Can. J. Bot.* 46: 43-46.
- 1968b. Morphology and anatomy of Ophioglossum reticulatum. *Can. J. Bot.* 46: 957-968.
- Sen, U. & E. Hennipman. 1981. Structure and ontogeny of stomata in the Polypodiaceae. *Blumea* 27: 175-201.
- Sen, U. & D. Mitra. 1966. The anatomy of Cystodium. *Am. Fern J.* 56(3): 97-101.
- Serlin, B.S. & H.P. Banks. 1975. Morphology and anatomy of Aneurphyton, a proseednosperm from the late devonian of New York. *Palaeontographica Americana* 8: 343-353.
- Smith, A.R. 1981. *Flora of Chiapas, part II: Pteridophytes*. California Academy of Sciences. San Francisco.
- Smith, G.M. 1955. *Cryptogamic Botany, vol. II: Bryophytes and Pteridophytes*. McGraw-Hill Book Company. New York.
- Stewart, W.N. 1964. An upward outlook in plant morphology. *Phytomorphology* 14: 120-134.
- Stidd, B.M. 1971. Morphology and anatomy of the frond of Psaronius. *Palaeontographica B* 134: 87-123.
- Stidd, B.M. & T.L. Phillips. 1968. Basal stem anatomy of Psaronius. *Amer. J. Bot.* 55(7): 834-840.
- Stolze, R.G. 1981. *Ferns and Fern Allies of Guatemala, part II: Polypodiaceae*. *Fieldiana Botany, New Series, No. 6*: 1-522.
- Sutcliffe, J. 1979. *Plants and Water*. Edward Arnold (Publishers) Ltd. London.
- Thurston, E.L. 1969. Taxonomic significance of stomatal patterns in the ferns. *Amer. Fern J.* 59: 68-79.
- Tomlinson, P.B. 1977. Plant morphology and anatomy in the tropics - the need for integrated approaches. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 685-693.
- Tryon, R.M. 1964. Evolution in the leaf of living ferns. *Mem. Torrey Bot. Club* 21(5): 73-85.
- Tryon, R.M. & A.F. Tryon. 1982. *Ferns and Allied Plants*. Springer-Verlag. New York.
- Valetas, J. 1980. Substance having properties against collagen diseases. *Chemical Abstracts*, vol. 93: # 173718.
- van Cotthem, W.R.J. 1973. Stomatal types and systematics, in: Jermy et al., 1973.

- Velasco, R.C. 1971. Estudio anatómico comparativo de dos especies del género Marattia (Marattiales, Pterophyta). Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, --- UNAM, México.
- Velázquez, F.E. 1983. Anatomía comparada de dos especies del género Tectaria Cav. - (Filicales, Pterophyta). Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Venning, F.D. 1948. Stimulation by wind motion of collenchyma formation in celery -- petioles. *Botan. Gaz.* 110: 511-514.
- Vickery, M.L. 1987. *Ecología de Plantas Tropicales* (traducido del inglés). Editorial Limusa. México.
- Wagner, W.H. 1952. VIII Congr. Internat. Bot. Rapp. Comm. Sect. 6: 9-15, en: White, -- 1964.
- Ward, M. 1950. Unpubl. Thesis, Harvard University, en: Wardlaw, 1955.
1954a. Fertilization in Phlebodium aureum J. Sm. *Phytomorphology* 4: 1-17.
1954b. The development of the embryo of Phlebodium aureum J. Sm. *Phytomorphology* 4: 18-26.
- Wardlaw, C.W. 1955. *Embryogenesis in Plants*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Warming, E. 1909. *Decology of Plants*. Oxford University Press. London.
- White, R.A. 1963a. Tracheary elements of the ferns. I. Factors which influence tracheid length; correlation of length with evolutionary divergence. *Amer. J. Bot.* 50(5): 447-455.
1963b. Tracheary elements of the ferns. II. Morphology of tracheary elements; conclusions. *Amer. J. Bot.* 50(6): 514-522.
1964. Correlation of fern tracheid morphology and evolutionary divergence. *Mem. Torrey Bot. Club* 21(5): 67-72.
1974. Comparative anatomical studies of the ferns. *Ann. Missouri Bot. -- Gar.* 61: 379-387.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan Publishing Co., Inc. New York.
- Wilson, K.A. 1958. Ontogeny of the sporangium of Phlebodium (Polypodium) aureum. -- *Amer. J. Bot.* 45: 483-491.