

CONTRIBUCIONES AL CONOCIMIENTO DE LOS HELECHOS DEL GENERO *ELAPHOGLOSSUM* (ELAPHOGLOSSACEAE)

Parte II. Química, Ecología y Cladística

Lucía Atehortúa (1)

13

RESUMEN

Se presentan los patrones cromatográficos de los compuestos químicos (posiblemente flavonoides) de las especies del complejo *Elaphoglossum apodum*, conjuntamente con aspectos de su ecología y análisis fenético. Los datos son interpretados filogenéticamente.

INTRODUCCION

Aunque se han publicado varios reportes sobre la química de los helechos (Berti y Bottari, 1968; Swain y Cooper-Driver, 1973; Giannasi, 1974; Cooper-Driver, 1980), no se ha hecho ningún estudio fitoquímico formal sobre las especies del género *Elaphoglossum*. Un estudio preliminar fue realizado por Giannasi (comm. pers.) quien está trabajando sobre una inspección general de los flavonoides del género. De acuerdo con Giannasi, el género *Elaphoglossum* se divide en cuatro grupos con base en la presencia de flavonoides, flavonas, xantonas y auronas. De las 600 especies que conforman el género, él ha investigado 34 especies de diferentes secciones, encontrando fuertes correlaciones químicas dentro de las secciones y subsecciones.

La sección *Elaphoglossum*, subsección *Pachyglossa*, por ejemplo, parece químicamente muy uniforme. La mayoría de las especies examinadas dentro de la subsección producen mangiferina (tetrahydroxyxanthona-C-glicosido) (Wallace et al., 1982). Sin embargo, durante un examen de la sección *Polytrichia*, subsección *Hybrida*, se encontraron dos xantonas además de la mangiferina. Una de estas dos xantonas se caracterizó como isomangiferina y la otra quedó sin determinar, aunque difiere de todas las xantonas conocidas según los valores de Rf publicados hasta la fecha (Richardson, comm. pers.)

La correlación entre la clasificación subgenérica y los compuestos químicos encontrada por Giannasi ciertamente tiene implicaciones filogenéticas pero es necesario realizar más trabajos para dilucidar las interrelaciones entre las secciones.

El propósito del presente estudio fue definir las especies de la subsección *Apoda* usando los compuestos químicos (posiblemente flavonoides) foliares y determinar si existe alguna correlación química entre las especies de este com-

plejo. Igualmente importante fue determinar si los compuestos visibles en cromatogramas de papel y su movilidad en dos solventes sobre el papel (Rf o rata de flujo) podrían ser usados para diferenciar entre especies similares. En caso de ser positivo, los compuestos visibles en los cromatogramas podrían ser utilizados como un dato confiable para diferenciar las diferentes taxas.

Además del análisis químico, se recopilaron datos ecológicos basados en reportes de herbario, trabajos florísticos y observaciones personales.

Finalmente, se propone una relación filogenética entre las especies, usando el método de "Diseño Básico de Divergencia" o más comúnmente conocido como análisis fenético (Wagner, 1962, 1969 y 1980).

MATERIALES Y METODOS

Se removieron hojas estériles secas de 8 especies del complejo *Apoda* y se colectaron hojas estériles frescas de las especies vivas del invernadero del Jardín Botánico de New York. (Las citaciones de los testigos de cada grupo de especies se dan al final).

Para aislar los compuestos químicos de cada especie, se siguió el método propuesto por Richardson (1982). El medio de extracción fue alcohol metílico acuoso al 80o/o. Debido a la poca cantidad de la muestra, el macerado se llevó a cabo en tubos de centrifuga (1.5 x 10 cm). La muestra se homogenizó durante 20 segundos y se dejó decantar por gravedad durante varios minutos. Luego se removieron cuidadosamente pequeñas cantidades del extracto mediante una pipeta pasteur, se aplicaron repetidas veces en un papel de cromatografía (Whatman 3MM, 46 x 57 cm) hasta lograr una mancha concentrada de 2.5

(1) Profesora, Depto de Biología, Univ. de Antioquia, Medellín, Colombia.

cm de diámetro y se desarrollaron los cromatogramas en forma bidimensional descendente en los siguientes solventes:

Solvente I. TBA. Alcohol butílico terciario: ácido acético glacial: agua (3:1:1, en volumen).

Solvente II. HOAc. Acido acético glacial: agua (15:85, en volumen).

Después de haber realizado la cromatografía en una dimensión (primer solvente), el papel se secó antes de someterlo a la segunda dimensión (segundo solvente). Debido a que los compuestos químicos son invisibles bajo condiciones de luz artificial y/o luz del día, se observaron bajo una lámpara de luz ultravioleta (UV) de 360nm, en un cuarto oscuro.

Los compuestos químicos aparecen como manchas de color violeta, morado, amarillo o azul de acuerdo con la estructura y concentración de cada compuesto.

Los compuestos individuales se trazaron en un círculo con un lápiz negro para calcular posteriormente los valores Rf de cada uno. Igualmente se anotó el color con y sin exposición a vapores de amoníaco. Las manchas de color se sometieron a vapores de amoníaco con el fin de causar la ionización del grupo OH de la posición 4' del anillo B del flavonoide (fig. 1), el cual provoca un cambio de estado que se traduce en un cambio de color. El cambio de color permite identificar la estructura del anillo B del compuesto en estudio.

Finalmente se calcularon los Rf para las manchas más nítidas y constantes. Los resultados aparecen en la tabla 1.

El aislamiento y análisis de los compuestos individuales extraídos en cantidades razonables (cuatro de un total de ocho), se llevó a cabo utilizando el método descrito por Crawford (1973), mediante el uso de espectrometría de luz ultravioleta. Después de obtener los datos espectrales

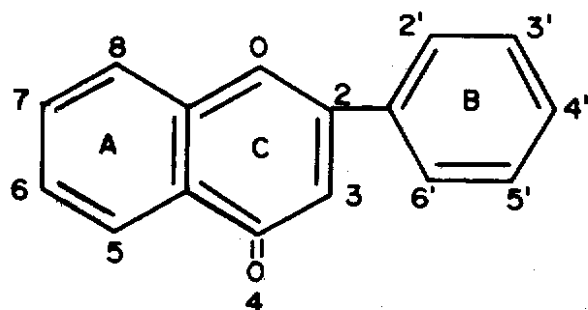


Fig. 1. Estructura de un flavonoide.

Tabla 1. Resultados de la cromatografía en papel de las especies del complejo *Elaphoglossum apodum*

Compuesto No.	Color		Valores de Rf (x 100)	
	UV	UV-NH ₃	TBA	HOAc
1.	amarillo pálido	amarillo claro	9	8
2.	púrpura	amarillo	25	15
3.	púrpura	amarillo	34	24
4.	naranja	naranjado	90	16
5.	púrpura	amarillo naranja	12	32
6.	púrpura	amarillo	14	38
7.	púrpura	amarillo	18	36
8.	púrpura	amarillo	32	67
9.	azul	azul	34	75
10.	azul	azul	32	82
11.	azul	verde azul	40	85
12.	púrpura	amarillo	66	57
13.	púrpura	amarillo	82	52
14.	azul	azul	82	64
15.	azul	verde azul	88	68
16.	púrpura	amarillo	85	73

(UV) (picos característicos exhibidos por los compuestos químicos, tabla 3), éstos fueron comparados con compuestos reportados en estudios previos (Giannasi, 1975; Harborne, 1967; Mabry et al., 1970; Everett, 1977; Markham, 1982).

RESULTADOS

Se hicieron varios intentos para analizar los diferentes compuestos usando las técnicas estándar (Crawford, 1973; Harborne, 1967; Mabry et al., 1970), los datos de máxima y mínima absorción y los valores Rf dados por Everett (1977). Desafortunadamente, ninguno de los compuestos aislados en este estudio corresponde a datos publicados para compuestos químicos (flavonoides) conocidos.

A pesar del hecho de que el uso de la cromatografía de flavonoides es considerada por algunos de valor limitado (Crawford y Dorn, 1974; Adams, 1974) y para algunos totalmente inútil (Weimark, 1972), se decidió considerarlas como una aproximación a un análisis químico de este complejo grupo de especies. En consecuencia, el análisis químico se basó principalmente en los patrones de cromatografía, el color de los compuestos bajo luz ultravioleta, las reacciones de color con vapores de amoníaco y los valores de Rf. Se detectó un total de 16 compuestos (posiblemente flavonoides) en el estudio cromatográfico (tabla 1). Los cromatogramas de las 8 especies

de *Elaphoglossum*, subsección *Apoda*, examinadas, caen dentro de dos patrones básicos: el de *Elaphoglossum apodum* y el de *E. procurrans* (tabla 2).

Los patrones de los compuestos fueron generalmente uniformes en 6 de las 8 especies: *Elaphoglossum amazonicum*, *E. apodum*, *E. auripilum*, *E. cubense*, *E. latum* y *E. raywaense* (grupo I). Estas especies también son muy similares en su morfología externa y en algunos de los caracteres anatómicos, pero los caracteres químicos que distinguen una especie de otra fueron muy pocos.

Algunas de las diferencias se basaron en la presencia o ausencia de ciertas manchas y no todos los individuos de una misma especie mostraron exactamente el mismo perfil de compuestos químicos (ver la lista de los ejemplares testigo al final), aunque todos los ejemplares de una misma especie fueron consistentes en la presencia de las manchas más nítidas o intensas en el color. La variación interespecífica parece ser común pero no extensiva. Esto también pudo deberse a diferentes distribuciones geográficas, a la edad de las plantas o al pretratamiento de las plantas en el campo (en el caso de las muestras de herbario utilizadas). El perfil de las manchas de las especies, dado en la figura 2, incluye las manchas encontradas más comúnmente. Comparadas con las especies arriba mencionadas, *Elaphoglossum procurrans* y *E. backhousianum* (grupo II), muestran un patrón de compuestos químicos diferentes (tabla 2). Aunque estas dos especies son morfológicamente diferentes entre sí, tienen un patrón cromatográfico casi idéntico. El compuesto número 12 parece caracterizar las 6 especies del primer grupo, mientras los compuestos 6 y 7 son exclusivos del segundo grupo de

especies. La figura 2 muestra un cromatograma compuesto de los componentes químicos de la subsección *Apoda*. Los números corresponden a los de las tablas 1 y 2.

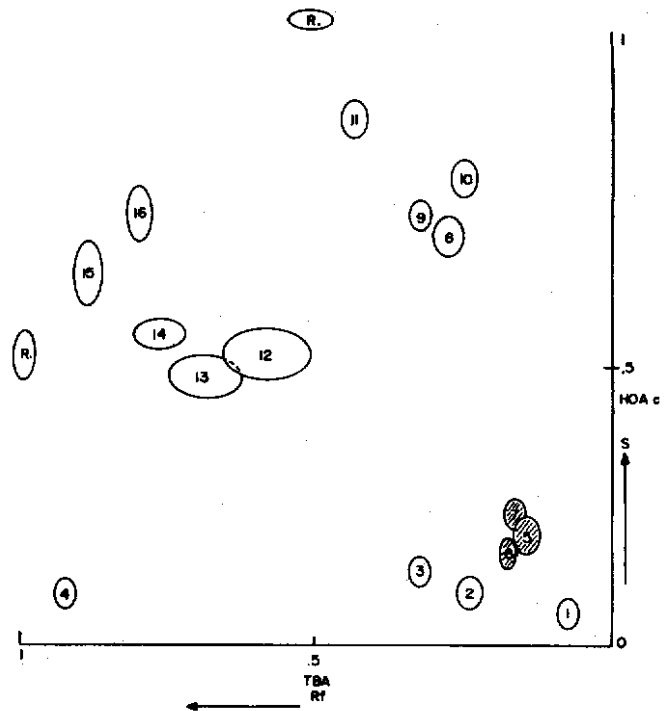


Fig. 2. Cromatograma compuesto de las sustancias químicas en *Elaphoglossum* subsección *Apoda*, indicando la movilidad de dos solventes. La numeración corresponde a la dada en las tablas 1 y 2. Las manchas sin sombread corresponden a las especies del grupo I y las sombreadas corresponden a las especies del grupo II. R.= Rutín (Compuesto usado como referencia).

Tabla 2. Distribución de los compuestos químicos foliares del complejo *Elaphoglossum apodum*.

Taxon	Compuestos															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>E. amazonicum</i>	+	+						+	+		±	+		+	+	
<i>E. apodum</i>				±				+				+	+	+	+	+
<i>E. auripilum</i>		±		±				+	+	±	±	+	+	+	+	±
<i>E. cubense</i>								+	+	±	+	+	+			
<i>E. raywaense</i>	±	±		±				+	±	±	±	+		±	±	
<i>E. latum</i>								+	±	±	±	+	±	+	±	
<i>E. backhousianum</i>							+									+
<i>E. procurrans</i>			+		+	+	+									

Símbolos: + = presente en todos los ejemplares examinados

± = presente en algunos de los ejemplares citados

Aunque ninguno de los compuestos presentes en este grupo de especies se identificó totalmente, parece que los datos cromatográficos pueden adicionar información taxonómica a los datos obtenidos de estudios morfológicos y anatómicos.

Distribución y Ecología

Existe poca literatura sobre la ecología de *Elaphoglossum* (Christ, 1899; Walker, 1966; Lloyd, 1970; Tryon y Conant, 1975; Holttum, 1978; Roux, 1982). En consecuencia la mayoría de las observaciones hechas aquí están basadas en datos obtenidos de material de herbario, de trabajos florísticos y de observaciones personales.

Generalmente las especies de la subsección *Apoda* se encuentran a bajas elevaciones, a diferencia de la mayoría de las especies dentro de este género. Los miembros de este complejo están restringidos a las regiones neotropicales entre 16 grados latitud N y 17 grados latitud S. Las especies más ampliamente distribuidas son *Elaphoglossum apodum* (Indias Occidentales y América Central), *E. latum* (Centro América, norte de Sur América y Española) y *E. raywaense* (Venezuela, Guyanas, Brasil y Ecuador). Las otras cinco especies son más localizadas: *Elaphoglossum procurrens* está restringida a Haití y la parte oriental de Cuba, *E. cubense* se encuentra únicamente en Cuba y Jamaica, *E. backhousianum* en la parte central de Panamá y occidental de Colombia, *E. auripilum* únicamente en Costa Rica y parte occidental de Panamá y *E. amazonicum* en el norte de Bolivia, la parte oriental de Perú y la parte suroccidental de Brasil.

En la mayoría de las especies, el hábitat es muy similar; todas ellas son epífitas-higrofitas sobre troncos de árboles en bosques húmedos tropicales, cercanos a corrientes de agua o barrancos ribereños donde la humedad es alta y a una elevación de 20 a 1500 m, con la excepción de *E. auripilum*, el cual crece en bosques secundarios muy húmedos y en bosques nublados a elevaciones entre 1000 y 2400 m.

La mayoría de las especies tienen hojas delgadas y se encuentran en áreas sombrías bajo el tronco de los árboles o no muy lejos del nivel del suelo, tal como ha sido observado por Holttum (1978) en especies de *Elaphoglossum* de Malasia. Tryon y Conant (1975), trabajando con algunas epífitas de *Elaphoglossum* en la Amazonía brasileña, detectaron preferencias de microhábitat. El 76% de las especies de *Elaphoglossum* estudiadas por ellos, crecía de 0 a 1 m a orillas de corrientes de agua y en los bordes del bosque, lo cual indicaba el grado de humedad requerido por aquellas especies. Otra observación fue la aparente estratificación de las especies sobre los troncos en relación con el nivel del suelo. Las especies mostraron una tendencia a crecer entre 0 y 5 m arriba del nivel del suelo

con una máxima concentración a una altura entre 40 y 160 cm.

Aunque Tryon y Conant (1975) sugirieron que aquellas especies no crecen de acuerdo a un gradiente de humedad, las notas de campo de los especímenes indican que crecen en lugares donde la humedad es alta.

J. Luteyn y B. Øllgaard (comm. pers.) encontraron que en Añango, Ecuador, *Elaphoglossum raywaense* crece en áreas donde la humedad es de 96 a 99%, a una temperatura de 25°C. También observaron que esta especie crece entre 2 y 5 m arriba del suelo sobre palmas o troncos de árboles.

Luteyn también observó que esta especie tiene una preferencia pronunciada por las áreas cenagosas o corrientes de agua, donde también hay mayor cantidad de luz.

Lloyd (1970) estudió algunas características morfológicas en el género *Elaphoglossum* con relación a su hábitat y encontró que las articulaciones del peciolo, el filopodio, los neumatóforos (aeróforos), la frecuencia de las escamas, los caracteres esporangiales (parafisas), el largo y ancho de las hojas y las escamas del rizoma e hidátodos son caracteres correlacionados con el hábitat básico de las especies. Aunque Lloyd (1970) no nombró todas las especies estudiadas, ha sido posible identificar una especie de la subsección *Apoda*, *Elaphoglossum auripilum* var. *longipilosum* (Lloyd 4227). Este taxon, particularmente, es abundante en los bosques nublados de San Vito de Java (Provincia de Punta Arenas, Costa Rica).

La producción de esporófilos es otra característica que parece estar relacionada con las condiciones ambientales. De acuerdo con Holttum (1978) las hojas fértiles se producen periódicamente y probablemente en respuesta a ambientes secos. Esta deducción se basó en su experiencia con la especie *Elaphoglossum amblyphyllum*, la cual es cultivada. Esta especie produjo una sola fronda fértil en 20 años y, según él, se debió a que siempre estuvo irrigada durante los días secos.

Una experiencia similar se tuvo con una de las colecciones vivientes de *Elaphoglossum latum* en el invernadero del Jardín Botánico de New York. Después de haberla trasladado a otro invernadero donde las condiciones de humedad eran muy bajas, la planta comenzó a producir numerosos esporófilos (siete al mismo tiempo). A pesar de lo anterior, Walker (1966) afirmó que en Jamaica las especies de *Elaphoglossum* difieren ampliamente en la frecuencia y número de esporófilos producidos lo cual ocurre aparentemente independiente de la estación. Debido a que no se dio en este trabajo ningún dato meteorológico, es difícil correlacionar la observación con los especímenes de herbario. Una observación muy evidente es que la producción

de los esporófilos es muy rara y por ende están muy pobremente representados en los especímenes de herbario. Por ejemplo, en una colección de 20 especímenes de herbario de *E. procurrens* únicamente dos de ellos tenían hojas fértiles y cada uno poseía un solo esporófilo.

Otro factor importante en la supervivencia de estas especies es la capacidad de germinación de sus esporas. Se observó que su germinación es extremadamente lenta y baja. En experimentos de germinación, las esporas demoraron alrededor de seis meses y únicamente pocas de ellas germinaron sobre musgo del género *Sphagnum*, el cual resultó ser el mejor medio de germinación. La luz puede ser un factor limitante para la germinación, ya que las especies son epífitas sobre las partes bajas de los troncos de árboles, la cantidad de luz que se filtra a través del sotobosque es relativamente baja y en consecuencia las esporas ya están adaptadas a esta condición. Únicamente después de haber reducido la cantidad de luz en los experimentos, se inició la germinación. Se desconoce si se debió a la reducción de la intensidad lumínica o a que las esporas germinan muy lentamente. Es de anotar que, con la excepción de cuatro especies de otra sección, generalmente las especies de *Elaphoglossum* no se reproducen vegetativamente mediante yemas foliares lo que, desde luego, disminuye su capacidad reproductiva. Quizás individualmente o colectivamente estos factores han jugado un papel importante en su rata de evolución y dispersión.

La presente distribución del género como un todo, muestra que éste es predominantemente mesotérmico en montañas tropicales y en islas con un clima moderado de calor. La mayor cantidad de especies aparece a alturas de 1500 m o más (Christ, 1899). La teoría del refugio (Haffer, 1969; Vanzolini, 1970; Prance, 1973 y 1982) parece apoyar los patrones de distribución de algunas especies de esta subsección, tales como *Elaphoglossum backhousianum* en el Chocó, *E. raywaense* en el área de Guyanas y la cuenca amazónica y *E. amazonicum* también en la cuenca amazónica. Es importante enfatizar que estas especies son muy similares en sus caracteres morfológicos y esto podría deberse a su contigüidad geográfica. Lo anterior no ocurre con las especies de las Indias Occidentales que son morfológicamente distintas una de la otra. Sin embargo, el alto grado de endemismo como resultado de mecanismos de aislamiento en estas islas podría tenerse en cuenta para explicar su pequeño grado de divergencia y quizás los factores de reproducción podrían estar directamente relacionados con su estrecho rango de distribución y especiación.

Bajo las condiciones de alta humedad donde crecen las especies de esta subsección, se desarrolla una flora epífita riquísima y los helechos en general son uno de los mejores huéspedes para organismos epífilos. Como Holttum (1978) sugirió, las hojas viejas de *Elaphoglossum* sostienen una gran

cantidad de briofitas y líquenes. El doctor Richard Harris (líquenólogo) del Jardín Botánico de New York, identificó las especies de líquenes que crecen en las especies de la subsección *Apoda* y encontró 24, dos de ellas nuevas (Harris, comm, pers.).

Aparentemente, no existe una correlación entre las especies de *Elaphoglossum* y las especies de líquenes; sin embargo, sería interesante estudiar detalladamente el grado de relación entre ellas.

Interrelaciones entre las especies

Las interrelaciones entre las especies de la subsección *Apoda* se evaluaron utilizando el método de diseño básico de divergencia (Wagner, 1962, 1969 y 1980) explicado por Mickel (1962) y utilizado por numerosos taxónomos.

Las especies de la subsección *Apoda* se compararon con las subsecciones más estrechamente relacionadas tales como *Hymenodium* e *Hybrida* de la sección *Polytrichia* y con *Elaphoglossum* como un todo. En algunos casos mi opinión fue contraria a lo que algunos han considerado como un carácter primitivo o avanzado. Un ejemplo es el hábito del rizoma, en el cual considero (como Holttum, 1964) que el rizoma rastrero dorsiventral solenostélico (Atehortúa, 1984) es probablemente derivado de un ancestro con rizoma radialmente organizado. En este caso el rizoma largamente rastrero y dorsiventral de *Elaphoglossum procurrens* se considera como un carácter avanzado, más bien que primitivo (como fue sugerido por Bell, 1955 y 1956, para esta especie en particular). Bell, en sus series filogenéticas, encontró que la mayoría de las especies de *Elaphoglossum* tenían un rizoma dorsiventral dístico con trazas de yemas posteriores a cada hoja y por ello este carácter se consideró primitivo. Sin embargo, en esta subsección y en subsecciones aliadas, la condición común es un rizoma cortamente rastrero, compacto y casi radial.

Para determinar cuál de las dos alternativas de un carácter es primitivo, se ha utilizado el viejo concepto del estado generalizado de un carácter y su corolario de que un atributo primitivo tiende a coincidir más a menudo con otros caracteres primitivos que los primitivos con un carácter divergente y también que los caracteres más generalizados parecen coincidir con aquellos del prototipo (Wagner, 1980). Los caracteres considerados más obvios, constantes y fáciles de entender (un total de 16), se seleccionaron para mostrar las condiciones estructurales o caracteres estados.

El índice de avanzamiento se construyó dando un valor a cada carácter: (0) para aquellos considerados primitivos, (0.5) para aquellos considerados intermedios y (1) para aquellos considerados como condiciones extremadamente avanzadas. En la figura 3, el punto de partida representa

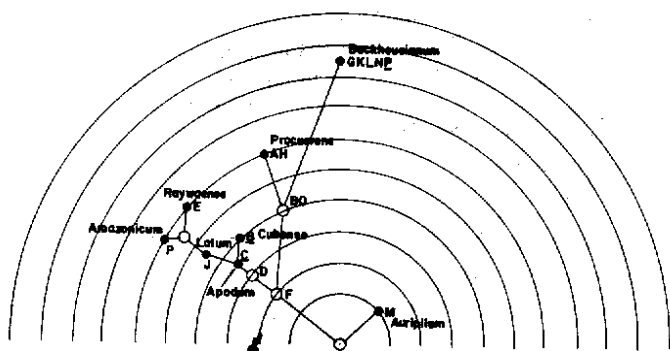


Fig. 3. Esquema del análisis filogenético de las especies del complejo *Elaphoglossum apodum*.

- Ancestros vivientes.
- Ancestros hipotéticos.

un ancestro hipotético con un índice de avanzamiento de (0). *Elaphoglossum backhousianum*, con un índice de avanzamiento de 8.5 (tabla 4), es considerada como la especie más avanzada de este complejo.

A continuación se da una explicación de los caracteres usados en el índice:

- A. **HABITAT DEL RIZOMA:** El rizoma compacto o cortamente rastrero es la regla para el género incluyendo la subsección *Apoda* y sus aliados. El rizoma largamente rastrero de *E. procurrens* es el carácter avanzado del grupo.
- B. **FILOTAXIA:** De acuerdo con Bell (1955 y 1956) el rizoma dístico es el carácter más común en el género y por ésto se considera primitivo. Sin embargo, creo, al igual que Holttum (1964), que esta condición es avanzada y que el carácter primitivo es el rizoma polístico.

Tabla 3. Datos espectrales (UV) de compuestos aislados del complejo *Elaphoglossum apodum*

Taxon	Compuesto No.	MeOH	NaOMe	AlCl ₃	AlCl ₃ /HCl ₃	NaOAc	NaOAc/H ₃ BO ₃
<i>E. amazonicum</i>	12	264	234 sh	270	270	270	261
		355	270	418	350	359	370
			345		385		
			405				
<i>E. cubense</i>	12	252	268	270	271	270	257
		354	402	393	352	325	368
					398		
	5	242	240	266		262	262
		266	347	307 sh		315 sh	315
		294	408	350		348	348 sh
		347		372			
<i>E. procurrens</i>	6	245	245	266	245	245	245
		265	265 sh	305	266	264	264
		307	300	347	305	305	306
		350	345		347	342	345
		400 sh				434 sh	
	7	246	245	245	245	245	245
		266	265	264	266	265	265
		311 sh	305	302 sh	305 sh	310	311
		350	351	350	350	345	350
		411 sh	387 sh	385 sh	410 sh		

Tabla 4. Estado de los caracteres del complejo *Elaphoglossum apodum*

Taxon	Estado de los caracteres																Fórmula de divergencia	Nivel de divergencia
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P		
<i>E. amazonicum</i>			1	1		1				1	1					1	CDFIJP	6
<i>A. apodum</i>			1/2	1		1				1							CDFI	3,5
<i>A. auripilum</i>													1				M	1
<i>E. backhousianum</i>		1				1	1			1		1		1	1	1/2	BFGIKLNOP	8,5
<i>E. cubense</i>		1/2	1/2	1		1				1							BCDFI	4,0
<i>E. latum</i>			1/2	1		1				1	1						CDFIJ	4,5
<i>E. procurrens</i>	1	1				1		1	1							1	ABFHIO	6
<i>E. raywaense</i>			1	1	1	1				1	1						CDEFIJ	6

Las letras subrayadas significan que son caracteres intermedios

C. **APARIENCIA DE LAS ESCAMAS DEL RIZOMA:** La condición primitiva es aquella encontrada en *Elaphoglossum auripilum*, *E. procurrens* y *E. backhousianum*, en las que la pared de las células es recta. La condición avanzada se encuentra en *Elaphoglossum amazonicum* y *E. raywaense* en las que las paredes celulares son flexuosas u onduladas.

D. **MARGEN DE LAS ESCAMAS DEL RIZOMA:** La condición primitiva es encontrada otra vez en *Elaphoglossum auripilum*, *E. procurrens* y *E. backhousianum* en las que las escamas tienen una margen entera. La condición avanzada se encuentra en las demás especies de la subsección y en ellas la margen de las escamas es dentada o irregularmente dentada.

E. **COLOR DE LAS ESCAMAS DEL RIZOMA:** Este carácter es muy difícil de evaluar ya que varía de una sección a otra e incluso dentro de una misma sección. Las escamas del rizoma de color amarillo-naranja aparecen en grupos aislados de especies, tales como en las especies de la sección *Elaphoglossum* subsección *Pachyglossa*. Sin embargo, todas las especies de la subsección *Apoda* tienen escamas que varían de color amarillo-naranja a ligeramente café-amarillo y este carácter es también parcialmente compartido con el grupo externo de comparación, pero el ápice negro de las escamas del rizoma de *Elaphoglossum raywaense* parece representar un carácter avanzado.

F. **LARGO DEL ESTIPE O PECIOLO:** Aunque la mayoría de las especies de la subsección *Apoda* tienen las hojas casi totalmente sésiles, carácter considerado

como una reducción, la condición común en el género, como un todo, es tener hojas largamente pecioladas, por lo cual esta condición se considera primitiva.

G. **TRICOMAS DEL PECIOLO:** La condición generalizada en las especies con escamas subuladas es la asociación con tricomas glandulares cortos en el pecíolo. Su ausencia se considera avanzada. En *Elaphoglossum backhousianum* los tricomas están ausentes.

H. **TAMAÑO DE LA HOJA:** Las hojas con menos de 12 cm de largo se consideran como una condición reducida y por consiguiente avanzada. En el género *Elaphoglossum*, las hojas son generalmente grandes, entre 15 y 95 cm de largo. Por lo tanto, *E. procurrens* presenta la condición más avanzada en este sentido dentro de la subsección *Apoda*, con hojas de menos de 12 cm de largo. El resto de las especies presenta el carácter primitivo.

I. **BASE DE LA LAMINA FOLIAR:** Aunque la presencia de una lámina foliar con base largamente decurrente se encuentra en la mayoría de las secciones del género, está más bien restringida a pocas especies. En la subsección *Apoda* la mayoría de las especies tienen la base en la lámina foliar largamente decurrente, por lo cual este carácter se considera avanzado. Una base foliar cuneada o redondeada se encuentra en *E. backhousianum* y *E. auripilum* y este carácter se considera primitivo.

J. **APICE DE LA LAMINA:** El tipo común de ápice en el género es acuminado y en esta subsección se considera primitivo. El ápice largamente cuspidado

o largamente caudado, como ocurre en *E. amazonicum*, *E. latum* y *E. raywaense*, se considera avanzado.

K. ESCAMAS DE LA SUPERFICIE DE LA LAMINA FOLIAR: La mayoría de las especies de la subsección *Apoda*, *Hybrida* e *Hymenodium* tienen escamas subuladas sobre la superficie de la lámina foliar, así como en la margen y la vena principal y esta es la condición generalizada para el grupo, por lo cual se considera como un carácter primitivo. *Elaphoglossum backhousianum* es una especie muy peculiar ya que sólo lleva las escamas subuladas sobre la margen y en el nervio principal, pero la superficie de la lámina foliar está totalmente desprovista de éstas y en consecuencia tal condición se considera avanzada.

L. ESCAMAS MARGINALES DE LA LAMINA FOLIAR: La mayoría de las especies de las tres subsecciones de la sección *Polytrichia*, así como de la sección *Setosa*, tienen escamas subuladas, las cuales son gradualmente reducidas hacia la base. La excepción la constituye *Elaphoglossum backhousianum* que presenta escamas subuladas pero con una base abruptamente amplia y con una margen laciniada, lo cual representa una condición avanzada.

M. TRICOMAS DE LA LAMINA FOLIAR: *Elaphoglossum auripilum* se considera especializada en este carácter con una masa densa de tricomas que cubren toda la lámina foliar. En la mayoría de las especies de la subsección *Apoda*, los tricomas están ampliamente esparcidos sobre la lámina foliar.

N. PARED DE LAS CELULAS EPIDERMICAS: La mayoría de las especies en el complejo *Apoda* tienen unas células epidérmicas con paredes muy delgadas. *Elaphoglossum backhousianum* presenta un tipo especializado con paredes celulares muy gruesas.

O. PATRON DE FLAVONOIDES: La mayoría de las especies de la subsección comparten un patrón de compuestos similares. *Elaphoglossum backhousianum* y *E. procurrens* tienen compuestos que divergen, por lo cual sus compuestos son considerados avanzados.

P. ORNAMENTACION DE LAS ESPORAS: El carácter común en la subsección *Apoda* y subsecciones aliadas, es poseer esporas con perforaciones muy finas sobre su superficie. Su ausencia se considera avanzada. Una condición intermedia se encuentra en *E. backhousianum* con un tipo especializado de perina, y en *E. amazonicum*, que tiene una perina cubierta de espículas muy finas.

CONCLUSION

De acuerdo con el análisis cladístico, la subsección *Apoda* parece tener tres líneas de evolución, aunque estas líneas no están muy alejadas la una de la otra, en su origen y en su ancestro común, el cual probablemente es muy similar a *Elaphoglossum auripilum*. Este ancestro hipotético probablemente tuvo un rizoma cortamente rastrero, con escamas del rizoma de color amarillo-naranja o café-amarillo, con un pecíolo relativamente corto, con escamas subuladas cubriendo el pecíolo y la lámina foliar, con una lámina oblanceolada, un ápice acuminado y una base ligeramente decurrente y con esporas probablemente lisas y perforadas.

El grupo más grande de estas tres líneas está representado por *Elaphoglossum apodum*, *E. amazonicum*, *E. cubense*, *E. latum* y *E. raywaense*, los cuales tienen una tendencia a poseer escamas del rizoma con una pared flexuosa, el ápice de la lámina largamente cuspidado, una base largamente decurrente y frondas generalmente largas. El segundo grupo está representado por *Elaphoglossum backhousianum* y *E. procurrens*. Estos tienen una tendencia a tener un grupo de compuestos químicos más especializado, un ápice redondeado a ligeramente acuminado, hojas dísticas y los extremos en el tamaño de la hoja, es decir, las más largas y las más pequeñas. En el tercer grupo se encuentra *Elaphoglossum auripilum* con una tendencia a incrementar la densidad y complejidad de sus tricomas sobre la superficie de la lámina. Esta especie parece el puente de unión entre las subsecciones *Hybrida* e *Hymenodium*.

PLANTAS TESTIGOS DEL ANALISIS QUIMICO

Elaphoglossum amazonicum. BOLIVIA: R. S. Williams 1027 (NY, US); PERU: Bües 1737 (US).

Elaphoglossum apodum. HAITI: Holdridge 2199 (NY, US); REPUBLICA DOMINICANA: Ekman 13406 (US); JAMAICA: Maxon 1740 (US), Underwood 1589 (NY, US); NICARAGUA: Schram 29 (US); PUERTO RICO: Hioram 257 (US), Chase 6213 (US).

Elaphoglossum auripilum. COSTA RICA: Croat 863 (MO), Jiménez 7900 (NY), Lankester 829 (US), Maxon 402 (NY, US), 39876, 52258 (US), Stork 1370 (MICH, UC); PANAMA: Maxon 5035, 5036, 5239 (US), Porter 4938 (NY).

Elaphoglossum backhousianum. COLOMBIA: Lellinger 649 (COL, US); PANAMA: Correa 196, 1886 (US), Porter 4828 (MO).

Elaphoglossum cubense. CUBA: Morton 9707 (US), Underwood 1358, 3529 (NY, US).

Elaphoglossum latum. COLOMBIA: *Lellinger 571* (COL, US), *H.H. Smith 268* (NY); GUATEMALA: *Von Tuerckheim 8351* (US); PANAMA: *Correa y Dressler 186* (MO, US), *Porter 4938* (MO).

Elaphoglossum procurrens. CUBA: *Shafer 8862* (NY, US), *Wright 793* (GH, US).

Elaphoglossum raywaense. BRASIL: *Spruce 2186* (CGE, US); ECUADOR: *Pinkley 482* (COL), *Sodiño s.n.* (US); GUYANA FRANCESA: *Romboutus 871* (US), *Killip 26792* (NY, US), *28498* (US).

Las letras entre paréntesis son las siglas de los herbarios en los cuales reposan los ejemplares estudiados (Holmgren et al., 1981).

CONTRIBUTIONS TO THE KNOWLEGMENT OF THE GENUS *ELAPHOGLOSSUM* (ELAPHOGLOSSACEAE)

ABSTRACT

Patterns of chemical compounds (probably flavonoids) of fern species in the Elaphoglossum apodum complex are presented along with aspects of their ecology and phenetic analysis. The data are interpreted phylogenetically.

LITERATURA CITADA

- Adams, R. P. 1974. II. On "numerical chemotaxonomy" Revisited. *Taxon* 23: 336-337.
- Atehortúa, L. 1984. Contribución al conocimiento del helecho del género *Elaphoglossum*. Parte I. Morfología y Anatomía. *Actual. Biol.* 13 (50): 83-93.
- Bell, P. R. 1955. Studies in the genus *Elaphoglossum*. IV. The morphological series in the genus and their phylogenetic interpretation. *Ann. Bot. (London)* n.s. 19: 173-199.
- . 1956. Studies in the genus *Elaphoglossum*. IV. Part Two. *Ann. Bot. (London)* n.s. 20: 69-98.
- Berti, G. y F. Bottari. 1968. Constituents of ferns. *En: L. Reinhold y Y. Liwshitz, eds. Progress in Phytochemistry*, 1 (1): 589.
- Christ, H. 1899. Monographie des Genus *Elaphoglossum*. *Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Naturf. Ges. Gesamnten Naturwiss.* 36:1-159, t.1-4.
- Cooper-Driver, G. 1980. The role of flavonoids and related compounds in fern systematics. *Bull. Torr. Bot. Club* 107 (2): 116-127.
- . 1973. Isolation and identification of common flavones and flavonols from plant materials for chemosystematic studies. *Phytochem. Bull.* 6 (1): 4-9.
- Crawford, J. D. y R. D. Dorn. 1974. Numerical chemotaxonomy. I. "Numerical chemotaxonomy and other aspects of chemosystematics". *Taxon*, 23: 331-336.
- Everett, J. E. 1977. Absorption maxima and Rf values as an aid to the identification of selected flavonoids. *Phytochem. Bull.* 10 (2): 10-27.
- Giannasi, D. E. 1974. Phytochemical aspects of fern systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 368-378.
- . 1975. The flavonoid systematics of the genus *Dahlia* (Composite). *Mem. New York Bot. Gard.* 26: 177-194.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonia forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Harborne, J. B. 1967. Comparative biochemistry of the flavonoids. Academic Press. London-New York.
- Holmgren, P. K., W. Keuken y E. K. Schofield. 1981. *Index Herbariorum I.* (ed. 7). Bohn, Scheltema y Holkema, Utrecht.
- Holtum, R. E. 1964. Evolution of the vascular systems in ferns with special reference to dorsiventral rhizomes. *Phytomorphology* 14: 480-497.
- . 1978. *Elaphoglossum*. *En: Flora Malesiana, ser. II, 1 (4): 289-314.* Martius Nijhoff, Tha Hague.

- Lloyd, R. M. 1970. A survey of some morphological features of the genus *Elaphoglossum* in Costa Rica. *Amer. Fern. J.* 60: 73-83.
- Mabry, T. J., K. R. Markham y M. B. Thomas. 1970. The systematic identification of flavonoids. Springer-Verlag, New York.
- Markham, K. R. 1982. Techniques of flavonoid identification. Academic Press, New York.
- Mickel, J. T. 1962. A monographic study of the fern genus *Anemia*, subgenus *Coptophyllum*. *Iowa State J. Sci.* Vol. 36 (4): 349-482.
- Prance, G. T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuge in the Amazonian Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, and Lecythidaceae. *Acta Amazónica*. 3(3): 5-28.
- . 1982. Forest refuges: evidence from woody Angiosperms. *En: G. T. Prance, ed. Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- Richardson, P. M. 1982. A speedy and efficient extraction procedure for flavonoids. *Phytochem. Bull.* 15 (1/2): 14-15.
- Roux, J. P. 1982. The fern genus *Elaphoglossum* Schott. (Filicales) in South Africa. *JLS. Afric. Bot.* 48 (4): 481-526.
- Swain, T. y G. Cooper-Driver. 1973. Biochemical Systematics in Filicopsida. *En: A. C. Jermy, J. A. Crabbe y B.A. Thomas, eds. The phylogeny and classification of the ferns*. *J. Linn. Soc. Bot.* 67: 111-134.
- Tryon, F. M. y D. S. Conant. 1975. The ferns of Brazilian Amazonia. *Acta Amazónica* 5 (1): 23-34.
- Vanzolini, P. E. 1970. Zoología sistemática, geografía e a origin das especies. *Inst. Geog. Univ. São Paulo. Sér. Tésis e Monog.* 3.
- Wagner, W. H. Jr. 1962. A graphic method for expressing relationships based upon group correlations of indexes in divergence. Pp. 415-417. *En: L. Benson. Plant taxonomy, eds. Methods and principles*, Ronald Press, New York.
- . 1969. A construction of a classification. C. G. Sibley edit. *Systematic Biology*. *Natl. Acad. Sci. USA. Publ.* Pp. 67-90.
- . 1980. Origin and philosophy of the groundplan divergence method of cladistics. *Syst. Bot.* 5: 173-193.
- Walker, T. G. 1966. A cytotoxic survey of the pteridophytes of Jamaica. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 66: 169-237.
- Wallace, J. W., K. R. Markham, D. E. Giannasi, J. T. Mickel, D. L. Yopp, L. D. Gómez, J. D. Pittillo y R. Soeder. 1982. A survey for 1,3,6,7-tetrahydroxy-c-glycosylxanthones emphasizing the "primitive" leptosporangiate ferns and their allies. *Am. J. Bot.* 69 (3): 356-362.
- Weimark, G. 1972. On "numerical chemotaxonomy". *Taxon* 21: 615-619.

