

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

Parte I. Morfología y Anatomía

Por: *Lucía Atehortúa*(1)

RESUMEN

*Se reportan los resultados de un estudio integrado de la anatomía y la morfología comparada de especies de helechos del género *Elaphoglossum*, subsección *Apoda*, como parte de un estudio taxonómico de este complejo.*

*La morfología de las hojas, las escamas del rizoma, el pecíolo y la lámina, además de la ornamentación de las esporas, resultaron de gran valor para diferenciar las especies de la subsección *Apoda*.*

INTRODUCCION

Las Pteridofitas, con cerca de 15.000 especies de distribución cosmopolita, son quizás uno de los grupos taxonómicos vegetales más pobremente entendidos y difíciles, debido en gran parte a su alto porcentaje de hibridación (cerca de 950/o, Grant, 1971) y a su abundante serie de paralelismos (Wagner, 1980). Estos, entre otros, son los factores que han llevado a interpretaciones familiares, genéricas e interespecíficas muy complicadas y a veces erróneas, dando origen a la creación de grupos artificiales (miembros que no comparten una historia común). Un ejemplo típico lo constituye el género *Elaphoglossum* Schott el cual es uno de los más grandes y complejos géneros de helechos.

Antecedentes Históricos

Como consecuencia de su alto grado de uniformidad morfológica, la delimitación familiar, genérica e interespecífica de *Elaphoglossum* ha sido caótica. Hooker (1863-1864), lo incluyó dentro del género *Acrostichum* de la familia Polypodiaceae (s.l.); Bower (1928), lo anexó con otros dos géneros del grupo de los helechos metaxioides; Christensen (1938), lo asignó a la familia Polypodiaceae, subfamilia Elaphoglossoideae; Ching (1940) y Herter (1949), lo elevaron al rango de familia, pero desafortunadamente esta familia no fue válidamente publicada; Copeland (1947), lo incluyó dentro de la familia Aspidiaceae, subfamilia Lomariopsidae; Alston (1956), por su parte, elevó la subfamilia anterior a nivel de familia e incluyó en ella el género *Elaphoglossum*, junto con otros géneros tales como *Lomariopsis*, *Egenolfia* y *Bolbitis*; finalmente, Pichi Sermolli (1968),

de nuevo eleva el género *Elaphoglossum* al rango de familia. Clasificaciones más recientes, tales como Crabbe et al. (1975), incluyen a *Elaphoglossum* en la subfamilia Elaphoglossoideae de la familia Aspleniaceae pero con una relación muy estrecha con la familia Lomariopsidaceae. Una de las más recientes publicaciones de Tryon y Tryon (1982), lo asigna a la familia Dryopteridaceae dentro de la tribu Bolbiteae.

De lo anterior se ve claramente que ha sido difícil establecer las diferencias entre familias y en menor grado, las delimitaciones genéricas dentro de este grupo de helechos. No obstante, este hecho es también aplicable a otros grupos taxonómicos donde la asignación supragenérica es todavía dudosa. Esto parece deberse a un estado de continuo flujo genético, común en este grupo de plantas (Henning, 1966).

Además de los problemas familiares y genéricos, existen los problemas interespecíficos que resultan más intrincados y difíciles debido a la falta de caracteres conspicuos y abundantes que permitan su fácil delimitación. A ello se suma una amplia gama de paralelismos e hibridaciones que en muchos casos hacen imposible establecer los límites donde termina una especie y donde empieza otra.

Caracterización Genérica

El género *Elaphoglossum* comprende cerca de 600 especies con distribución tropical y subtropical. En bosques húmedos, las plantas son generalmente epífitas y a grandes alturas un gran porcentaje de ellas es terrestre.

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

El rizoma es corto o largamente rastrero, raramente erecto, delgado o grueso (1 a 15 mm en diámetro), con escamas de color naranja a negro, adheridas basalmente o peltadas, enteras o dentadas. Las hojas, de 2 a 200 cm de largo, son erectas, esparcidas o péndulas, simples o raramente divididas (pedada en una especie suramericana). El pecíolo, glabro o escamoso, algunas veces está cubierto con pequeños pelos glandulares, y es corto o largo, con la base a menudo más oscura (filopodio). La lámina es linear, ovada u oblanceolada, con ápice acuminado, caudado u obtuso y con la base redondeada o largamente atenuada. La vena principal es emergente sobre la superficie adaxial y con escamas sobre la superficie abaxial. Las venas son generalmente libres, raramente reticuladas (en ciertos casos existe una vena comisural a lo largo de la margen), simples o furcadas y terminan cerca de la margen, algunas veces en un hidátodo conspicuo. Las escamas de la lámina, algunas veces son diferentes de las del rizoma y el pecíolo, son abundantes o escasas o muy reducidas. Las hojas fértiles son más largas o cortas que las estériles pero con la lámina generalmente más angosta y proporcional al largo del pecíolo. Las láminas fértiles están completamente cubiertas con esporangios en la parte abaxial (acrosticoide) los cuales son largamente pedicelados y poseen un anulus (anillo) erecto e ininterrumpido, algunas veces con parafisas. Las esporas son bilaterales, monoletes, generalmente con crestas altas y bordes bajos, equinadas y tuberculadas o sin ornamentaciones prominentes.

Aunque la caracterización del género parece simple, las especies que lo conforman son muy difíciles de delimitar debido a la falta de caracteres externos abundantes que permitan establecer diferencias bien marcadas entre ellas. Por esta razón el género ha sido dividido en grupos más pequeños y coherentes que facilitan su estudio.

La subsección *Apoda* (Mickel y Atehortúa, 1980) ha sido uno de esos grupos seleccionados para el presente análisis. Los miembros de este complejo de especies son extremadamente similares en su apariencia morfológica externa y son en consecuencia muy difíciles de determinar taxonómicamente. La subsección consta de 8 especies:

Elaphoglossum amazonicum Atehortúa, *E. apodum* (Kaulf.) Schott ex J. Smith, *E. auripilum* Christ, *E. backhousianum* Moore, *E. cubense* (Mett. ex Kuhn) C. Chr., *E. latum* (Mickel) Atehortúa, *E. procurrens* (Mett. ex D. C. Eaton) Moore, y *E. raywaense* (Jenm.) Alston.

Las especies más ampliamente distribuidas geográficamente son: *Elaphoglossum apodum* de las Indias Occidentales y Centro América y *E. raywaense* de Venezuela, Guayanas, Brasil y Ecuador. Las otras cinco especies son más localizadas: *Elaphoglossum procurrens* de Haití y la parte Oriental de Cuba, *E. cubense* de Cuba y Jamaica, *E. latum* de Centro América y Norte de Suramérica, *E. auripilum* de Costa Rica

y Panamá, *E. backhousianum* de Colombia y Panamá y *E. amazonicum* de Perú, Bolivia y Brasil.

El propósito de este estudio fue definir las especies dentro del complejo *Apoda* utilizando la morfología y la anatomía comparada como parte de un estudio más amplio que se detallará en otra publicación.

MATERIALES Y METODOS

Durante esta investigación se estudiaron los rizomas, pecíolos y hojas de las especies de *Elaphoglossum* subsección *Apoda*. Se examinaron cerca de 600 especímenes de herbario del complejo *Apoda* y se complementó con el estudio de plantas vivas cultivadas en el Jardín Botánico de New York.

La primera inspección de los especímenes se hizo con un microscopio de disección (con una magnificación de 30X). Se removieron piezas de las hojas, escamas y muestras de esporas, se montaron en una solución de Hoyer (Anderson, 1954) y se observaron con el microscopio de luz (la acción aclaradora de la solución de Hoyer incrementa la observación detallada de las células que conforman las escamas y las superficies de las hojas). El aclaramiento de las hojas, con el fin de observar patrones estomáticos, se hizo utilizando una solución acuosa de NaOH al 50/o por un período de 2 a 5 días, blanqueando luego con una solución de chlorox (hipoclorito de sodio al 40o/o) y tiñendo con ácido tánico y cloruro férrico en 50o/o de alcohol (modificado de Foster, 1934). Los segmentos de las hojas, previamente teñidos, se montaron en Bálsamo del Canadá para su análisis posterior.

Utilizando material fresco, se hicieron secciones transversales de rizoma, raíz, pecíolo y hojas en un micrótomo de deslizamiento con 20 a 30 m μ de espesor y se tiñieron luego con safranina al 1o/o y verde rápido (fast green) al 0.5o/o.

Las muestras de rizoma y pecíolo tomadas de especímenes de herbario y material viviente fueron ablandadas en una solución de glicerina-alcohol durante 3 a 5 semanas y luego fueron colocadas en una solución de aerosol OT. al 1o/o por varios días. Antes de la fijación, se removieron las burbujas de aire utilizando una bomba al vacío. Las muestras se fijaron en una solución estándar de FAA, se deshidrataron en una serie de etanol y TBA (alcohol butílico terciario) y se incluyeron en paraplasto (56 a 57°C punto de fusión). Finalmente, las muestras fueron seccionadas en serie en un micrótomo rotatorio con un espesor de 5 a 15 m μ . El método de tinción y montaje utilizado fue el mismo que se mencionó previamente para los estomas.

El esporangio y las esporas fueron estudiados mediante el método de aclaramiento, el cual consiste en pasar las mues-

tras a una gota de ácido láctico al 85o/o, sellarlas con un cubreobjetos y trasladarlas sobre una placa de calentamiento por varias horas hasta que las gotas de aceite de las muestras hayan sido evacuadas. El material así preservado fue observado en un microscopio de luz con un aumento de 40X.

Además de las observaciones hechas al microscopio de luz, algunas muestras representativas de cada especie fueron examinadas luego con un microscopio de rastreo (SEM), utilizando el método estándar para este tipo de montaje. Las fotografías se tomaron utilizando una película Polaroid positiva-negativa tipo 55.

RESULTADOS

I. Rizoma

Todas las especies aquí estudiadas crecen en bosques húmedos tropicales o en bosques nublados, a una altura entre 20 y 2000 m sobre el nivel del mar. El hábito general para todo el complejo de especies es epifítico sobre troncos de árboles o con raras excepciones sobre rocas húmedas.

A. Morfología externa.

El rizoma de los miembros de la subsección *Apoda* es dorsiventral, densamente escamoso y similar en su morfología tanto interna como externa. En la mayoría de las especies, el rizoma es ascendente oblicuo u horizontal, sin entrenudos. Las hojas nacen en varias ortósticas agrupadas sobre la parte dorsal del rizoma, dando a la planta una apariencia cespitosa.

En *Elaphoglossum amazonicum*, *E. apodum*, *E. auripilum*, *E. latum* y *E. raywaense*, el rizoma es cortamente rastrero, grueso y a menudo con cuatro líneas de frondas (polísticas), mientras que en *E. procurrens* el rizoma es largamente rastrero, delgado y con dos líneas de hojas. *Elaphoglossum cubense* y *E. backhousianum* parecen estar en una posición morfológicamente intermedia, con un rizoma corto, más o menos grueso, pero con dos hojas (dífsticos).

B. Anatomía interna

El rizoma es dictiostélico y consta principalmente de tejido parenquimático. Incluidas en este tejido están las bandas de xilema. Cada banda de xilema está organizada dentro de una banda anficribal amplia la cual se continúa con un periciclo y una endodermis, de una célula de grosor cada uno. La distribución del xilema y el floema, conjuntamente con las lagunas foliares y las trazas de raíz, corresponde al mismo patrón descrito por Bell (1950) por lo cual no se entrará a detallar aquí.

II Raíz

En las especies del complejo *Apoda*, las raíces son generalmente fibrosas, negras y delgadas y se originan sobre el lado ventral del rizoma. La raíz es conspicuamente pilosa a lo largo de su extensión, con pelos fibrosos, café amarillosos y unicelulares. Las raíces viejas que han perdido su indumento son negras o café negruscas con una apariencia de alambres finos.

Un carácter interesante nunca antes observado es la presencia de una pequeña estructura débilmente coloreada localizada alrededor de la base de la raíz. Esta estructura parece ser una proliferación del tejido del córtex presente en el rizoma y que ha sido dirigido hacia arriba por la presión ejercida por la salida de la raíz. La morfología externa de esta estructura da la apariencia de una base hinchada que contrasta fuertemente con la superficie oscura de la raíz y del rizoma (fig. 1). Por su asociación con la raíz la he denominado "rizopodium" el cual es específicamente notorio en *Elaphoglossum procurrens* donde el rizoma es largamente rastrero y en consecuencia las hojas no cubren las bases de las raíces. Su morfología es relativamente variable: En *Elaphoglossum auripilum*, el rizopodium es una estructura mamiliforme de color naranja, mientras que en otras especies de la subsección *Apoda* es más delgado y tubular. La estructura interna de la raíz no difiere apreciablemente de aquella encontrada en otros helechos leptosporangiados.

III. Hoja

En las especies de este complejo, las hojas son cortamente pecioladas, casi sésiles (de ahí el nombre de *Apoda*), ascendentes, oblanceoladas y marginalmente escamosas.

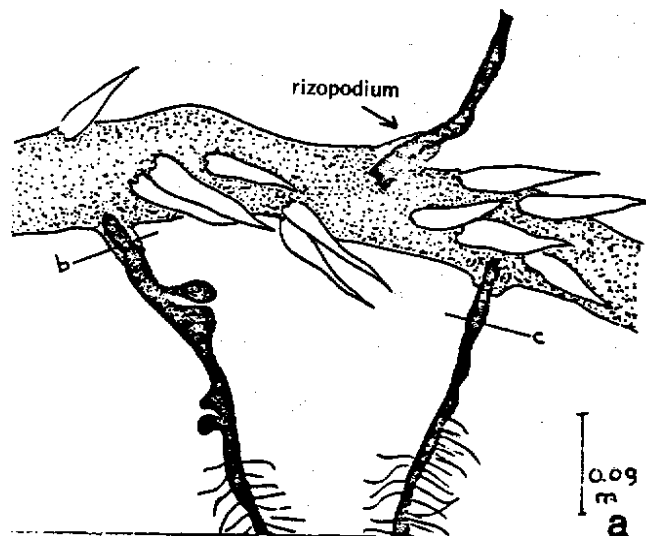


Fig. 1. Rizoma de *Elaphoglossum procurrens* (Mett. ex D. C. Eaton) Moore indicando el "rizopodium".

El tamaño varía de 1 a 12 cm como en *E. procurrens* hasta 45 a 90 cm en *E. amazonicum*.

Las hojas son dimórficas, enteras y carentes de hidátodos. En *Elaphoglossum* existe una marcada distinción entre las estériles (trofófilos) y las fértiles (esporófilos). Las hojas estériles son siempre más largas y anchas, cortamente pecioladas y casi sésiles, mientras que las fértiles son cortas, angostas y conspicuamente pecioladas. La mayoría de las hojas estériles en este complejo tienen una base largamente decurrente, pero su ápice es muy variable. Las hojas juveniles de algunas especies observadas en el vivero muestran una tendencia a ser abovadas con un ápice obtuso y una base prominentemente decurrente.

Los esporangios nacen abaxialmente sobre las hojas fértiles y cubren casi toda la superficie de la lámina.

A. Pecíolo

1. Morfología externa

Los pecíolos son cortos, semiteretes y generalmente tienen dos surcos que recorren su parte ventral. Basalmente se articulan al rizoma mediante un filopodio. Su apariencia varía desde muy delgado como en *Elaphoglossum procurrens* hasta muy grueso como en *E. backhousianum*. La cantidad de indumento presente en el pecíolo varía con la edad y con la especie. Algunas especies están densamente cubiertas con escamas subuladas y pelos glandulares, aunque estos últimos pueden estar ausentes como en *E. backhousianum*.

Hacia la base del pecíolo, donde el filopodio se fija al rizoma, se encuentran dos salientes onduladas llamadas aeróforos (fig. 2) localizados a lo largo de los flancos del filopodio, pasando a través de la zona de transición y desapare-



Fig. 2. Corte transversal de un aeróforo de *Elaphoglossum auripilum* Christ.

ciendo gradualmente en las alas de la lámina decurrente. Esta estructura no fue observada en *E. procurrens* ni *E. backhousianum*.

En la mayoría de las especies de la subsección *Apoda*, la base del pecíolo está diferenciada en un *filopodio*, el cual es variable en longitud y marcadamente coloreado café a negro (fig. 3). Esta región permanece adherida al rizoma después de que la hoja muere. En *Elaphoglossum procurrens* dicho filopodio puede estar o no bien diferenciado.

La zona de desarticulación al final del filopodio cambia abruptamente de color, pero no hay una área de hinchamiento ni una zona de abscisión. La zona de transición sólo es detectable por el cambio de color en sus células. Aunque no hay una capa de abscisión entre el filopodio y el pecíolo propiamente dicho, los cambios fisiológicos que llevan a la muerte de las células transversales pueden ser tenidos en cuenta como una zona de desarticulación.

2. Anatomía interna

El número de haces vasculares del pecíolo varía entre las especies y dentro de una misma planta de acuerdo con la edad y el tamaño de la hoja. En la subsección *Apoda* hay generalmente 3 a 7 haces hacia la base del pecíolo. Cada haz vascular está caracterizado por una banda interna casi elíptica de xilema con protoxilema polar rodeado de parénquima. El floema se encuentra más desarrollado sobre la parte externa que sobre la interna. Cada haz está rodeado por una endodermis. Externamente a la endodermis hay un semianillo prominente de células las cuales envuelven parcialmente los haces vasculares. Adyacente a ese semianillo se encuentra un anillo de células regulares y simétricas las cuales se hallan rodeadas por el córtex.



Fig. 3. Detalle de la parte basal del pecíolo de *Elaphoglossum apodum* (Kaulf.) Schott mostrando el filopodium.

El córtex consta de varias capas de células parenquimáticas ricas en contenido celular. Contiguo al córtex se encuentra una capa de células esclerenquimáticas las cuales varían en tamaño y forma. Finalmente, se encuentra la epidermis que consiste en una capa de células rectangulares, simétricas y con paredes muy delgadas.

B. Lámina foliar

Como se mencionó anteriormente, en *Elaphoglossum* existe una diferencia muy marcada entre las hojas fértiles y las estériles. Wagner y Wagner (1977), han sugerido que esto se debe al papel que desempeña cada una de ellas.

Las hojas estériles (trofófilos) en este grupo de especies, son enteras, ascendentes o raramente péndulas, densamente escamosas a lo largo del nervio principal y la margen.

El contorno de la lámina en la mayoría de los especímenes estudiados varía desde oblanceolado a ligeramente linear-lanceolado, como en *Elaphoglossum auripilum* var. *longipilosum*. El ápice es bastante variable: redondeado, obtuso o subagudo en *E. procurrens*, *E. backhousianum* y *E. cubense*; acuminado o largamente cuspidado en *E. apodum*, *E. auripilum* y *E. latum* o largamente caudado en *E. amazonicum* y *E. raywaense*. La base varía desde cuneada a ligeramente redondeada en *E. backhousianum* y *E. auripilum*, a largamente decurrente como en el resto de las especies.

La textura de la lámina es generalmente cartácea o subcoriácea como en *E. procurrens* y *E. cubense* o subcoriácea como en *E. amazonicum*, *E. backhousianum* y *E. latum*.

Las hojas fértiles (esporófilos) varían desde oblanceoladas en *E. amazonicum*, *E. cubense*, *E. latum*, *E. procurrens* y *E. raywaense* a linear-lanceoladas en *E. apodum* y *E. backhousianum*. Todos los miembros de la subsección *Apoda* se caracterizan por poseer una vena prominente en la parte ventral, la cual es especialmente notoria en *E. backhousianum*, *E. amazonicum*, *E. latum* y *E. raywaense*.

La nervadura principal de las hojas parece una continuación del pecíolo. A partir de ella se originan las venas secundarias las cuales forman un ángulo de 60 a 90° con relación a la nervadura principal. Las venas secundarias a menudo se bifurcan cerca de la base y también cercanamente a la margen. Esta última bifurcación se extiende paralelamente con la margen a una corta distancia de ella y se une ocasionalmente con venas adyacentes para formar un borde cartilaginoso sobre el cual nacen las escamas. En algunas especies, el punto de inserción de las escamas coincide con la terminación de las bandas traqueoidales de las

venas secundarias. Las venas marginales están ausentes en los esporófilos.

1. Patrones estomáticos

Los estomas en *Elaphoglossum* son hipostomáticos (confinados a la superficie abaxial) y tienen sus ejes longitudinales paralelos a las venas laterales. Ellos se encuentran menos concentrados cerca a la terminación de las nervaduras y no están presentes en los esporófilos. Claessens y Van Cotthem (1973), describen este tipo de estoma como eupolo y copolomesoperígeno, basados en el patrón de las células subsidiarias.

Las diferencias estomáticas entre las especies no fueron muy marcadas por lo cual no fueron útiles como un carácter comparativo.

2. Células epidérmicas

Se encontró muy poca variación en el patrón de las células epidérmicas. Las células epidérmicas abaxiales son generalmente menos convolutas que las de la superficie adaxial. El patrón común en las células adaxiales es irregular, rectangular y con las paredes onduladas.

Una sección transversal de la lámina mostró escamas y pelos glandulares esparcidos sobre ambas superficies. Las células epidérmicas son rectangulares, casi isodiamétricas y cubiertas por una delgada cutícula. El mesófilo consiste en cuatro capas de células no diferenciadas y clorenquimatosas.

IV. Indumento

A. Escamas del pecíolo y la lámina

Las escamas localizadas sobre el pecíolo, la nervadura principal y la margen de la lámina crecen perpendicularmente a la superficie sobre la cual están adheridas. Ellas son generalmente persistentes y difieren en tamaño y forma de las del rizoma. Todas las especies de este complejo tienen escamas subuladas sobre el pecíolo y la lámina. Ambas superficies de los trofófilos y la superficie adaxial de los esporófilos están cubiertas con escamas subuladas deciduas y con pelos glandulares. Estos últimos están ausentes en *E. backhousianum*. Las escamas peciolares conjuntamente con las del rizoma, son una de las estructuras de mayor valor taxonómico dentro de este complejo.

Dos especies *E. backhousianum* y *E. latum* pueden distinguirse por el tipo de escamas del pecíolo y de la lámina, mientras que el resto de especies, *E. apodum*, *E. amazonicum*, *E. auripilum*, *E. cubense*, *E. procurrens* y *E. raywaense* pueden ser distinguidas sobre la base de las escamas del rizoma.

Las escamas peciolares y marginales de *E. backhousianum* son particularmente distintas. Son ampliamente subuladas y abruptamente anchas hacia la base, la cual tiene una margen laciniada. Su ápice es filiforme y curvado hacia la base de la lámina. Su color tiene un rango de café oscuro a marrón y sus células son fuertemente esclerificadas (fig. 4 A-C).

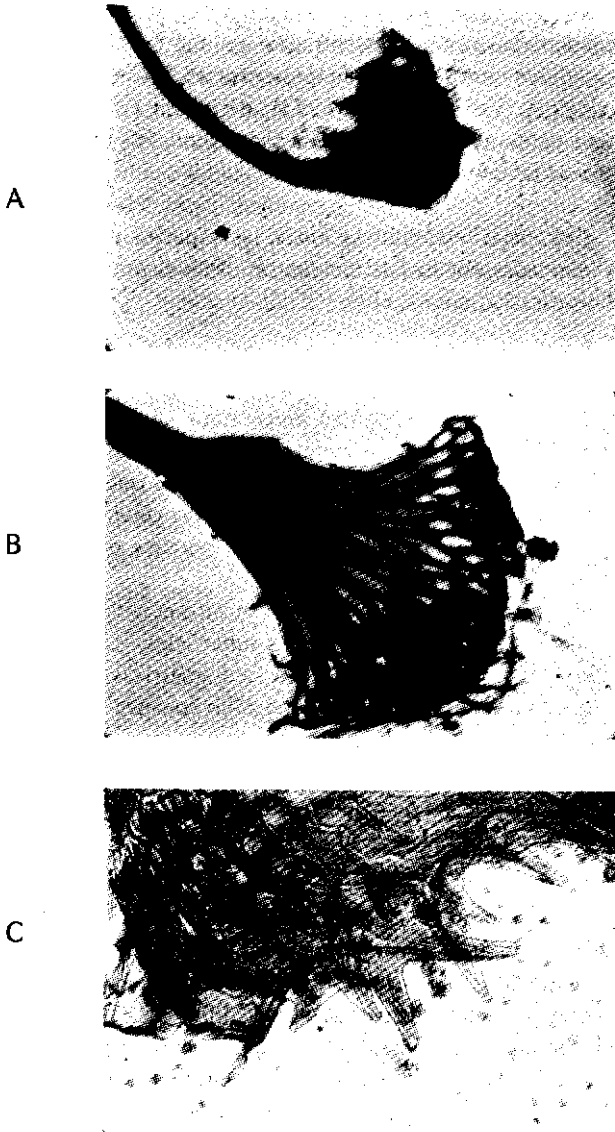


Fig. 4. Detalle de las escamas peciolares de *Elaphoglossum backhousianum* Moore (A, B, C).

En *E. latum* las escamas peciolares basales a menudo muestran un ápice abruptamente amplio con células de paredes irregulares (fig. 5). En el resto de especies, las escamas peciolares y laminares son subuladas con las bases y las márgenes ligeramente dentadas, sus bases profundamente cocleariformes y auriculadas y la base de las aurículas a menudo cubierta con pelos glandulares y estrechamente compactada a la superficie del peciolo y la lámina. Generalmente la aurícula es sésil o cortamente pedicelada.

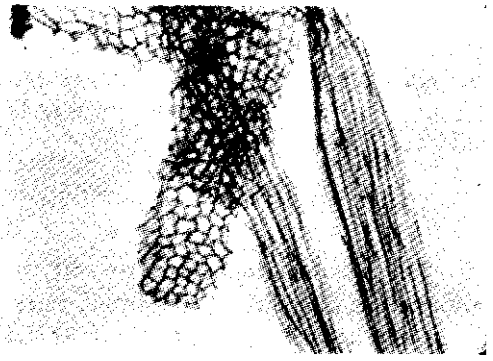
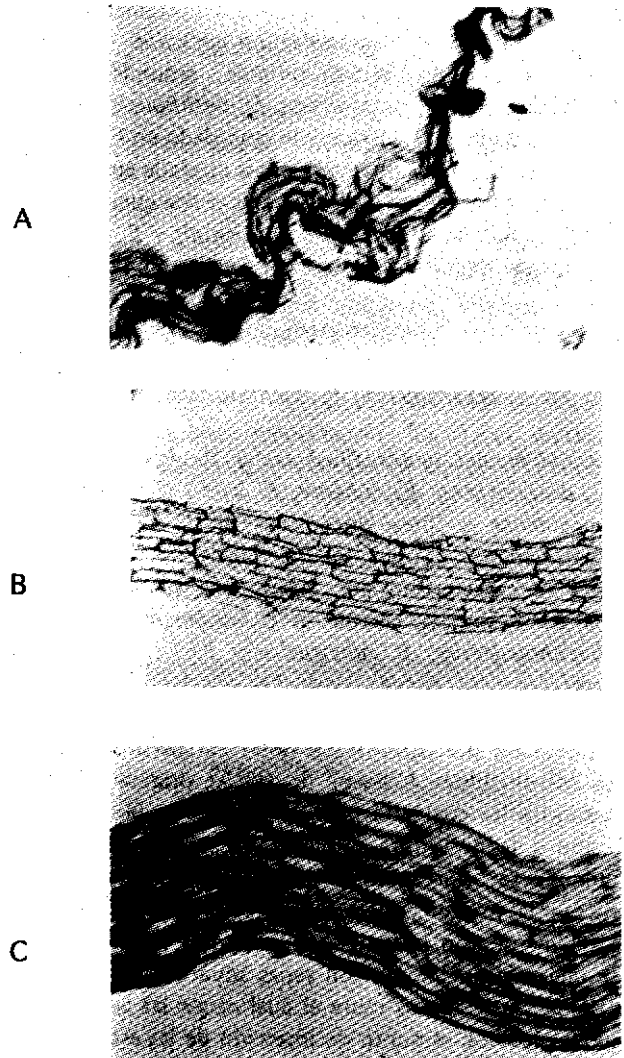


Fig. 5. Detalle del ápice de las escamas peciolares de *Elaphoglossum latum* (Mickel) Atehortúa.

La tabla 1 y la figura 6 (A - F) ilustran las características morfológicas y la estructura de las escamas del rizoma para las especies de este complejo.



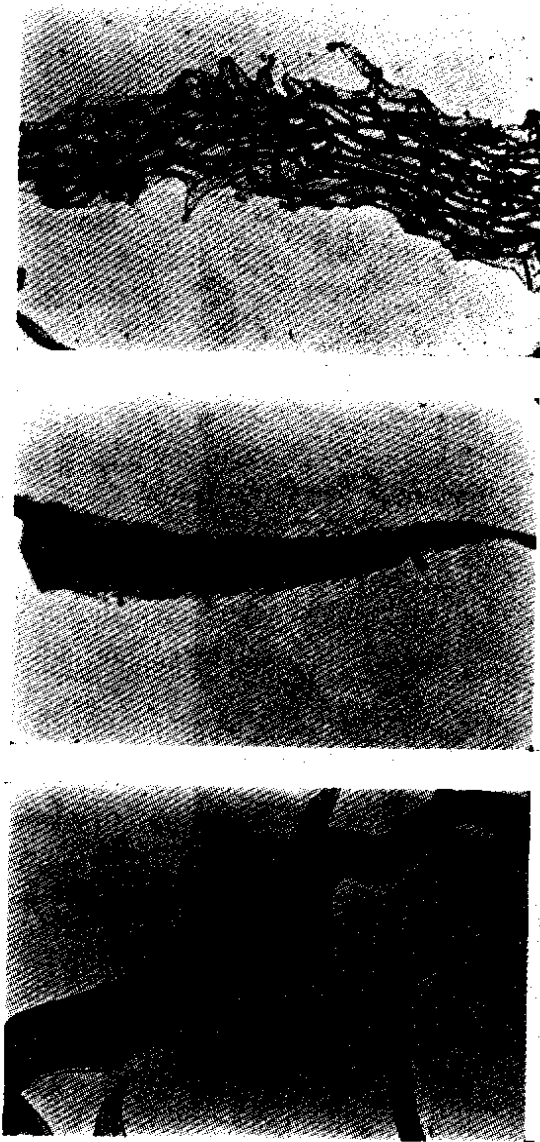


Fig. 6. Detalle de las escamas del rizoma de: A. *Elaphoglossum amazonicum*; B. *E. apodum*; C. *E. auripilum*; D. *E. cubense*; E. *E. procurrens*; F. *E. raywaense*.

B. Pelos glandulares

En esta subsección, los pelos glandulares están ampliamente distribuidos sobre las superficies de la lámina y el pecíolo, pero se encuentran especialmente concentrados alrededor de la parte abaxial de la nervadura principal o media. Los pelos glandulares constan de una célula elongada con el ápice redondeado o ampliamente expandido para formar una cabeza terminal. El tipo más simple consiste de un pelo glandular capitado y el más complejo de varias líneas de células cortamente erectas con ramificaciones en diferentes direcciones. El tipo más común consiste de un pelo bifurcado cuyo eje está a menudo orientado hacia la vena principal o media y paralelo a las venas secundarias.

En *Elaphoglossum auripilum* los pelos glandulares son especialmente abundantes y viscosos.

V. Esporangios y esporas

Los esporangios nacen sobre la superficie abaxial de los esporófilos cubriendo casi toda la superficie de la lámina con excepción de unas pequeñas áreas a lo largo de la margen y en la parte basal y central del nervio principal.

Los esporangios son pedicelados, erectos y ligeramente ovados a globosos. Su tamaño varía entre 156 a 203 μ de largo y 146.9 a 171.6 μ de ancho. El annulus (anillo) es vertical y consiste en 11 a 12 células rectangulares con paredes gruesas y un estomio con paredes más delgadas. El estomio está conformado por siete células elongadas y pequeñas. Las células del esporangio son irregulares en tamaño y forma y el pedicelo está formado por dos líneas de células.

Las esporas de las especies de la subsección *Apoda* son bilaterales, monoletes y ligeramente trapezoidales en su vista lateral, con una base amplia con varias áreas colaterales y rectangulares las cuales están apicalmente conectadas por una cresta. Su forma varía de elíptica a ovada en una vista polar y están cubiertas por una perispora prominente. El color varía de café a amarillo. La variación en el tamaño no fue suficientemente distintiva como para considerarla de valor taxonómico.

Tryon y Tryon (1982), han puntualizado que la perispora en el género *Elaphoglossum* consta de tres estratos: superficial, central y basal. En la subsección *Apoda*, la perispora está formada por una serie de crestas estrechas, lisas, convolutas o espinadas, las cuales se hallan interconectadas formando valles en la parte central. Estas áreas centrales están a menudo cubiertas con perforaciones finas y prominentes como en *Elaphoglossum procurrens*, *E. latum*, *E. auripilum* y *E. raywaense*, algunas veces están discretamente perforadas como en *E. cubense* o las crestas que rodean las áreas centrales internas están cubiertas por protuberancias pequeñas y finamente perforadas. *Elaphoglossum backhousianum* tiene su propio y peculiar tipo de espora con crestas que incluyen áreas trapezoidales las cuales están conectadas por crestas muy finas (figs. 7 y 8).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Al evaluar los resultados de los estudios anatómicos y morfológicos comparados como fuente de nuevos caracteres para la correcta identificación de las especies de los helechos del género *Elaphoglossum*, subsección *Apoda*, se puede concluir que en general la anatomía se conserva relativamente uniforme a nivel interespecífico y por lo tanto es poco útil como fuente de caracteres taxonómicos confiables para la

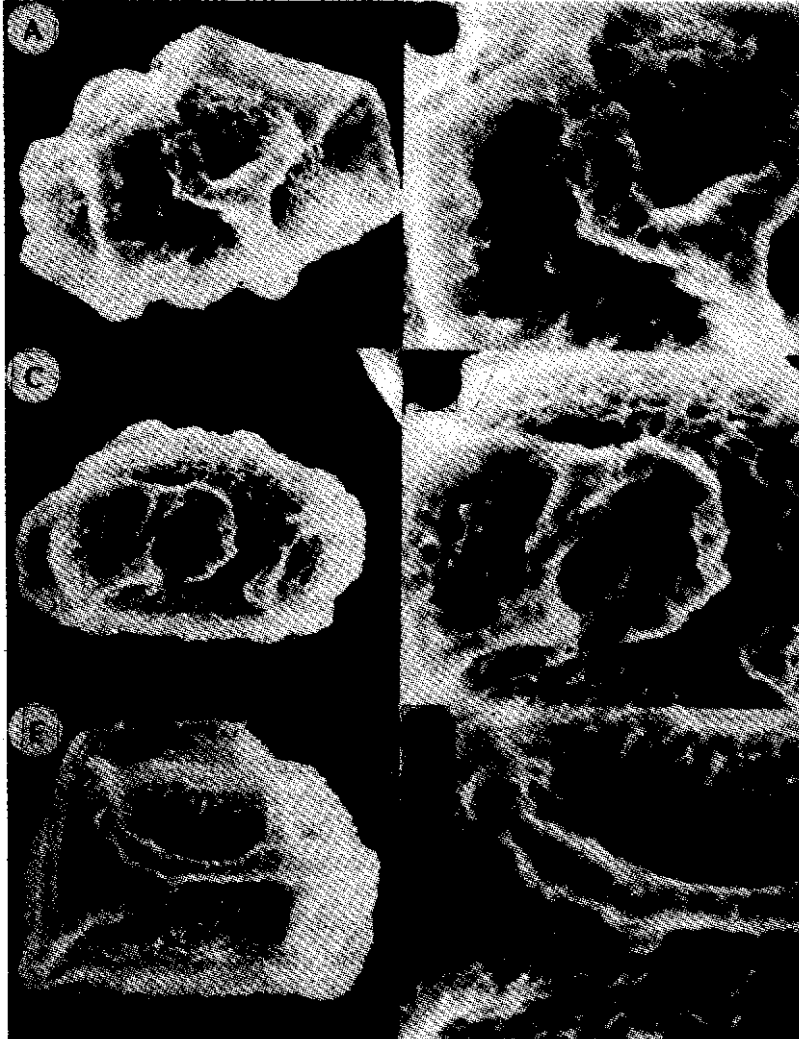


Fig. 7. Fotografías al microscopio electrónico de esporas de *Elaphoglossum*. A. *E. latum* (3000X); B. (6000X); C. *E. auripilum* (3000X); D. (6000X); E. *E. back-nousianum* (2800X); F. (6000X).

presente clasificación. Sin embargo, este estudio reveló la presencia de una estructura no descrita previamente, el "rizopodium". A pesar de que esta última estructura no mostró una variación significativa entre las especies, podría ser tomada en cuenta para interpretaciones filogenéticas dentro del género. Es necesario un estudio comparativo más detallado en otras secciones de este género.

Por otra parte, los caracteres morfológicos mostraron mayor variación y por consiguiente pueden ser considerados de gran valor taxonómico. La morfología de las hojas, las escamas del rizoma y en menor grado las escamas del pecólo y la lámina al igual que la ornamentación de las esporas, pueden ser utilizadas para diferenciar las especies de este complejo.

La tabla I resume las diferencias básicas entre las escamas del rizoma. La figura 9 (A-H) muestra las ocho especies involucradas en este complejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad de Antioquia que me apoyó durante mi permanencia en el Jardín Botánico de New York donde llevé a cabo mis estudios de posgrado. Igualmente deseo expresar mis más sinceros agradecimientos al Jardín Botánico de New York que me otorgó la beca para dichos estudios y me brindó el espacio y las facilidades adecuadas para llevar a cabo esta investigación. Particularmente deseo agradecer al Dr. J. T. Mickel, consejero académico y científico de este estudio.

Tabla I

Características de las escamas del rizoma del complejo *Elaphoglossum*
Subsección Apoda

<i>Elaphoglossum</i>	Tamaño largo x ancho (mm)	Forma	Margen	Base	Apice	Forma de las células	Color
<i>E. amazonicum</i>	0.5–15 0.1–10	linear lanceolada	dentada	basifija	cuspidado	rectangular flexuosa	café marrón (concolor)
<i>E. apodum</i>	0.5–15 0.3–0.8	triangular lanceolada	dentada	basifija	acuminado	grande rectangular	amarillo-oro (concolor)
<i>E. auripilum</i>	10–25 0.1–0.5	linear lanceolada	entera	basifija	acuminado	largamente rectangular	rojo-naranja café (concolor)
<i>E. backhouslanum</i>	0.5–25 0.1–0.8	linear lanceolada	entera	basifija	acuminado	rectangular hexagonal	oro-café (concolor)
<i>E. cubense</i>	3.0–6.0 0.8–1.2	triangular lanceolada	irregular dentada	cordada	largamente acuminado	romboide rectangular	amarillo-oro (concolor)
<i>E. latum</i>	0.8–4.0 0.8–1.2	linear lanceolada	levemente dentada	basifija	largamente cuspidado	hexagonal rectangular	naranja-rojizo amarillo-oro (concolor)
<i>E. procurrens</i>	3.0–1.0 0.05	triangular lanceolada	entera	basifija	largamente cuspidado	irregular rectangular	café-rojizo (concolor)
<i>E. raywaense</i>	2.0–8.0 0.1	linear lanceolada	dentada	basifija	largamente caudado	rectangular ondulada	café-amarillo ferruginoso (bicolor)

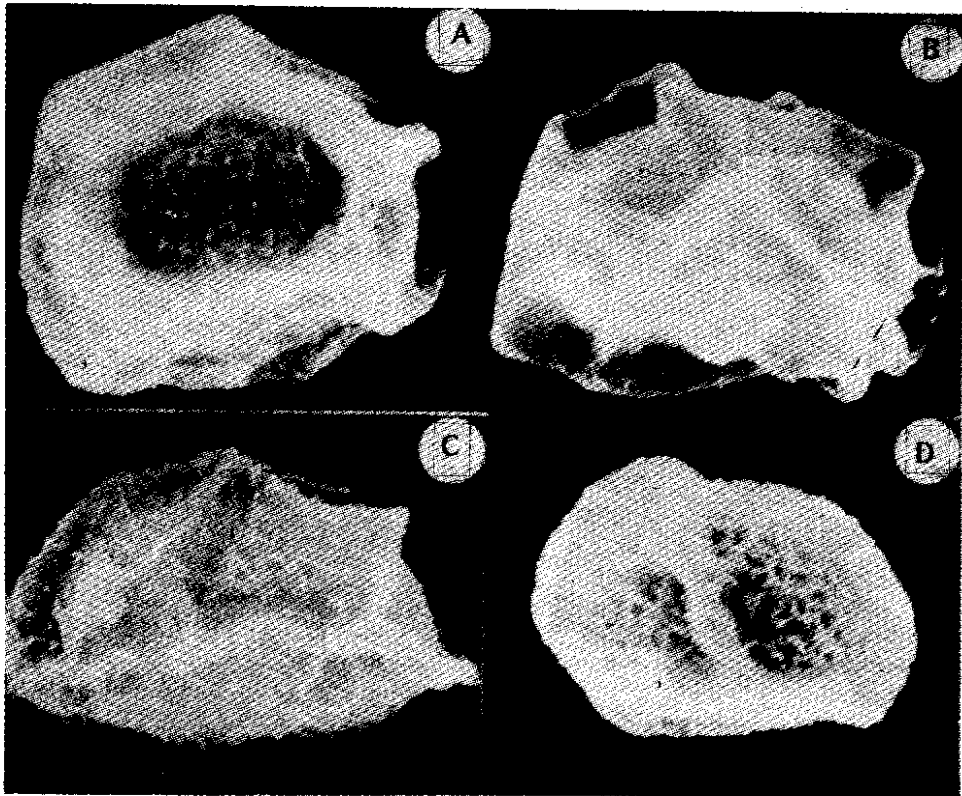


Fig. 8. Fotografías al microscopio electrónico de esporas de *Elaphoglossum*. A. *E. cubense* (2800X); B. *E. procurrens* (3000X); C. *E. raywaense* (2400X); D. *E. amazonicum* (2600X).

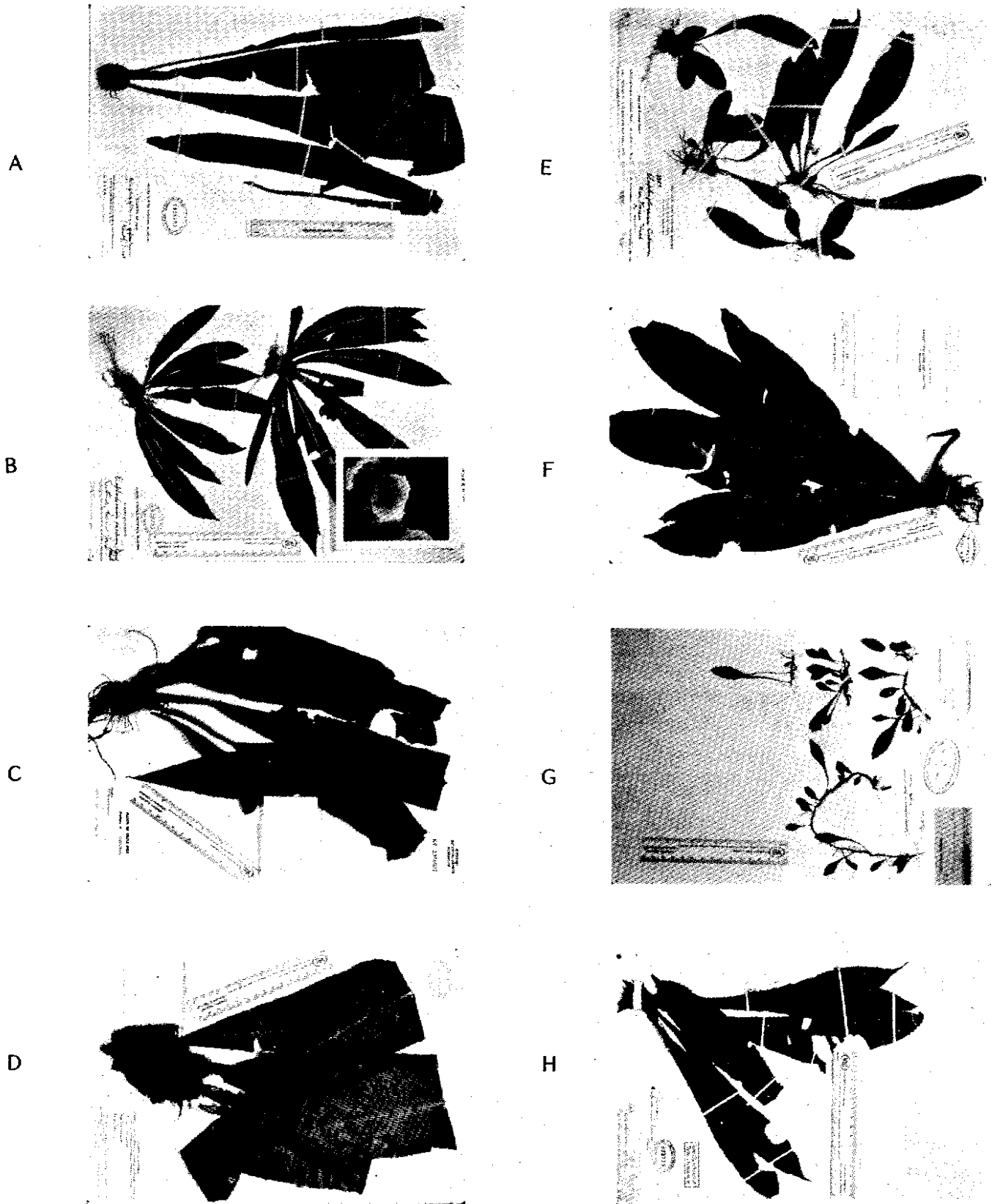


Fig. 9. Fotografías de muestras de herbario de las ocho especies que componen este complejo.

A. *Elaphoglossum amazonicum*; B. *E. apodum*; C. *E. auripilum*; D. *E. backhousianum*; E. *E. cubense*; F. *E. latum*; G. *E. procurrens*; H. *E. raywaense*.

LITERATURA CITADA

- Alston, A. H. G. 1956. The subdivision of the Polypodiaceae. *Taxon* 5: 25.
- Anderson, L. E. 1954. Hoyer's solution as a permanent mounting medium for Bryophytes. *Bryologist* 57: 242-244.
- Bell, P. R. 1950. Studies in the genus *Elaphoglossum* Schott. I. Stelar Structure in relation to habit. *Ann. Bot. (London)* n. s. 14: 545-555.
- Bower, F. O. 1928. *The Ferns*. Vol. 3. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ching, R. C. 1940. On natural classification in the family "Polypodiaceae". *Sunatsenia* 5: 21-265.
- Christensen, C. 1938. Filicinae. En: F. Verdoorn. *Manual of Pteridology*. Martin Nijhoff. The Hague.
- Claessens, E. F. y W. R. van Cotthem, 1973. A new classification of ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev. (Lancaster)* 39: 71-137.
- Copeland, E. B. 1947. *Genera Filicum*. *Chronica Botanica*. Waltham, Mass.
- Crabbe, J.A., A. C. Jermy y J. T. Mickel. 1975. A new generic sequence for the pteridophyte herbarium. *Fern. Gaz.* 11(2/3): 141-162.
- Foster, A.S. 1934. The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissue. *Stain Technol.* 9:91-92.
- Grant, V. 1971. *Plant Speciation*. Columbia Univ. Press. New York.
- Henning, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. of Illinois Press, Urbana.
- Herter, W. G. 1949. Flora del Uruguay I. Pteridophyta. Elaphoglossaceae. *Rev. Sudam. Bot.* 9: 21.
- Hooker, W. J. 1863-1864. *Species Filicum* 5.
- Mickel, J. T. y L. Atehortúa. 1980. Subdivision of the genus *Elaphoglossum*. *Amer. Fern J.* 7 (2): 47-67.
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1968. Adumbratio Florae Aethiopicae 15. Elaphoglossaceae. *Webbia* 23: 29-246.
- Tryon, R. M. y A. F. Tryon. 1982. *Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America*. Springer Verlag. New York.
- Wagner, W. H. 1980. Origin and philosophy of the groundplan divergence method of cladistics. *Syst. Bot.* 5: 173-193.
- y F. S. Wagner. 1977. Fertile-Sterile leaf dimorphism in ferns. *Gard. Bull. Singapore* 3: 251-267.