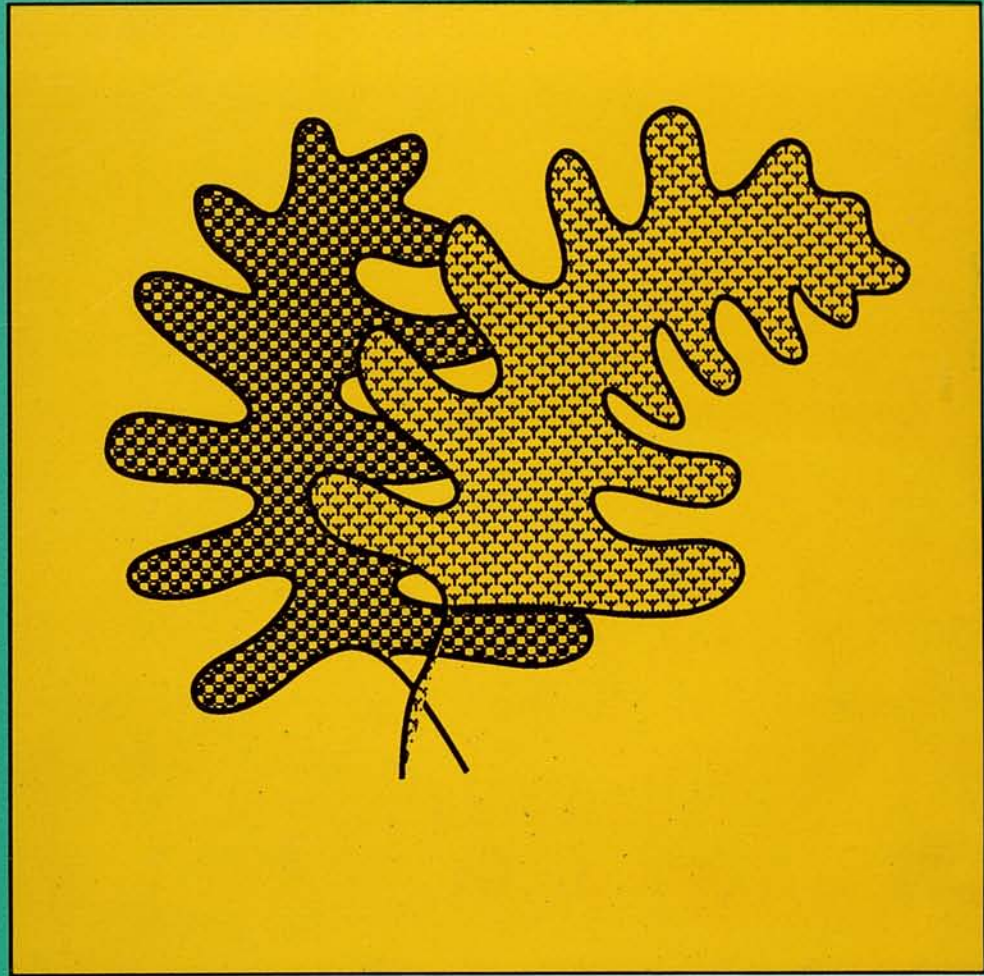


Monografies de la Societat



TAXONOMIA, BIOGEOGRAFIA Y CONSERVACION DE PTERIDOFITOS

Ed. J.Rita

SOCIETAT D'HISTÒRIA NATURAL
DE LES BALEARS



IME

Institut Menorquí d'Estudis

Taxonomía, Biogeografía y Conservación de Pteridófitos

TAXONOMIA, BIOGEOGRAFIA Y CONSERVACION DE PTERIDOFITOS

Editado por

J. Rita

**Dep. de Biologia i Ciències de la Salut
Universitat de les Illes Balears.**

Comunicaciones presentadas al:

Simposio sobre Taxonomía, Biogeografía y Conservación de Pteridófitos
Menorca, 27-30 de Octubre 1988

Coordinadores del Simposio:

A. Enrique Salvo (Universidad de Málaga)
Josep A. Rosselló (Universitat de les Illes Balears)
Juan Rita (Universitat de les Illes Balears)
Josep M. Vidal (Institut Menorquí d'Estudis)

Editor: Juan Rita , Dep. de Biologia i C. de la S., Universitat de les Illes Balears,
07071 Palma de Mallorca.

Edita: Institut Menorquí d'Estudis (IME),
Camí des Castell 28, 07702 Maó.
Societat d'Història Natural de les Illes Balears (SHNB),
Carrer de Sant Roc 4, Palma de Mallorca

Impresión: Impresrapit de Mallorca.c/ Barón Santa María del Sepulcro, 7 Palma de Mallorca

PALMA DE MALLORCA (ESPAÑA), 1990.

DL PM 898 - 1990

ISBN- 84-86752-18-3

LISTA DE AUTORES

P.R. BELL

Department of Botany and Microbiology, University College
London, WC1E 6 BT, England, UK

M.P. BIZZARRI

Dip. di Biologia Vegetale, Lab. di Botanica Agraria e Forestale
Piazzale delle Cascine 28, 50144 Firenze, Italia

A. CASTILLO

Estación Experimental de Zonas Áridas
04001 Almeria, España

P. CUBAS

Dep. de Biología Vegetal II, Fac. de Farmacia, Universidad Complutense
28040 Madrid, España.

A.F.DYER

Dep. of Botany, University of Edinburgh
Edinburgh, EH9 3JH, Scotland, UK

M.V. IBAÑEZ

Dep. de Biología Vegetal, Fac. de Farmacia, Universitat de València
Av. Blasco Ibáñez, 13, 46010 València, España

A.M. IBARS

Dep. de Biología Vegetal, Fac. de Farmacia, Universitat de València
Av. Blasco Ibáñez, 13, 46010 València, España

F. IMPERATO

Dip. di Scienze Chimiche dell' Università di Catania
I-95125 Catania, Italia

J. IRANZO

Dep. de Biología Vegetal, Fac. de Farmacia, Universitat de València
Av. Blasco Ibáñez, 13, 46010 València, España

S. LINDSAY

Dep. of Botany, University of Edinburgh
Edinburgh, EH9 3JH, Scotland, UK

I. NOGUEIRA

Centro de Fitossistemática e Fitoecologia do INIC
Museu, Laboratório e Jardim Botânico. Universidade de Coimbra, Portugal

J. ORMONDE

Centro de Fitossistemática e Fitoecologia do INIC
Museu, Laboratório e Jardim Botânico. Universidade de Coimbra, Portugal

C. OTEO

Lab. de Botánica, Dep. de Biología, Universidad del País Vasco
Bilbao, España

C.N. PAGE

Royal Botanic Garden
Edinburgh, Scotland, UK

E. PANGUA

Dep. de Biología Vegetal I, Universidad Complutense
28040 Madrid, España

C. PRADA

Dep. de Biología Vegetal I, Universidad Complutense
28040 Madrid, España

R.E.G. PICHI-SERMOLLI

Via Cantagrilli 1
50020 Montagnana Val di Pesa (Firenze), Italia

M. QUEIROS

Centro de Fitossistemática e Fitoecologia do INIC
Museu, Laboratório e Jardim Botânico. Universidade de Coimbra, Portugal

G. RENOBALLES

Lab. de Botánica, Dep. de Biología, Universidad del País Vasco
Bilbao, España

A.E. SALVO

Dep. de Biología Vegetal, Universidad de Málaga.
29080 Málaga, España

J.C. VERDUGO

Dep. de Biología Vegetal, Universidad de Málaga.
29080 Málaga, España.

R.L.L. VIANE

Leerstoel voor Morfologie Systematiek en Ecologie van de Planten
9000 Gent, Belgium

M. VILAR

Dep. de Biología Vegetal, Fac. de Farmacia, Universitat de València
Av. Blasco Ibáñez, 13, 46010 València, España

PRESENTACION

La Pteridología está experimentando un notable auge al recibir en la actualidad una continua aportación de estudios de considerable interés. Éstos, afortunadamente, han dejado de centrarse en aspectos meramente florísticos o corológicos. Los rígidos moldes descriptivos de las Floras clásicas han ido suavizándose a medida que se han elaborado trabajos sobre aspectos biológicos de las especies. Las recientes contribuciones sobre evolución del ADN cloroplástico o sobre las distancias genéticas entre poblaciones y taxones, constituyen una nueva perspectiva para afrontar el conocimiento de las interrelaciones evolutivas mediante la aplicación de tecnologías, actualmente ya clásicas, de la genética molecular. Sin embargo, estas nuevas aportaciones no deben hacer olvidar, tal como queda reflejado en las páginas siguientes, que el enfoque clásico en el campo de los Pteridófitos dista todavía de haber finalizado.

La Universitat de les Illes Balears y el Institut Menorquí d'Estudis se mostraron especialmente receptivos ante la idea de organizar un Simposio donde se debatieran los últimos avances en la investigación Pteridológica. Dentro de este marco institucional se celebró en Maó (Menorca), del 27 al 30 de Septiembre de 1988, una reunión sobre "Taxonomía, Biogeografía y Conservación de Pteridófitos". Las Baleares, un tiempo involuntariamente alejadas del centro de atención de los pteridólogos, ofrecía de hecho un marco ideal para el desarrollo de este Simposio. Algunos de sus taxones más interesantes de filicíneas son ya, de alguna manera, ejemplos clásicos de la reciente progresión en la investigación Pteridológica. Al mismo tiempo, epítetos tales como "majoricum", "balearicum" o "sollerense" ligan de modo más o menos permanente la eponimia geográfica de nuestras islas a la Pteridología europea.

Quince comunicaciones de las que fueron presentadas en esta reunión fueron adecuadamente transformadas por sus autores para su publicación y el resultado es el libro que ahora tiene en sus manos.

Los siete primeros artículos representan una síntesis de los últimos avances dentro de una temática general referida a Pteridófitos europeos. Se abordan temas como la taxonomía y nomenclatura pteridológica por el Dr. R. Pichi Sermolli; quimiotaxonomía por el Dr. F. Imperato; ciclos biológicos de los Pteridófitos por el Dr. P. Bell; así como diferentes

aspectos sobre biosistemática, epidermología y palinología que han corrido a cargo, respectivamente, de los Drs. P. Cubas, R. Viane y C. Prada; por último se presenta una visión general sobre biogeografía pteridológica por los Drs. A. E. Salvo y J. Verdugo. Los ocho trabajos restantes se refieren a estudios sobre grupos concretos de pteridófitos europeos. Tres de ellos hacen referencia a diferentes especies del género *Asplenium*: la Dra. C. Oteo y col. hacen una aportación sobre la anatomía del aparato reproductor; la Dra. E. Pangua y col. sobre la presencia de *A. obovatum* en la Península Ibérica y la Dra. M.P. Bizzarri sobre la presencia de *A. balearicum* en Cerdeña. Por su parte la Dra. A.M. Ibars y col. presentan un estudio sobre la epidermis foliar de las Licopodiáceas Ibéricas; la Dra. M. Queiros y col. estudian *Anogramma leptophylla* y el Dr. J. Ormonde trata el género *Ceterach* en Macaronesia. Por su parte el Dr. C.N. Page nos presenta una revisión del género *Equisetum* en Europa. Por último el Dr. S. Lindsay y col. presentan un estudio acerca de los bancos de esporas en el suelo y su importancia en el desarrollo de los gametófitos.

Pensamos que este conjunto de artículos reflejan acertadamente la situación actual e la Pteridología europea: los avances realizados y los temas que permanecen pendientes. Es nuestro deseo que este libro ayude a avanzar aún más rápidamente a esta disciplina.

Desde aquí queremos agradecer al Institut Menorquí d'Estudis, a la Societat d'Història Natural y a la Universitat de les Illes Balears, la ayuda económica y logística que nos prestaron para que el Simposio y este libro pudieran ser una realidad. Y, por su puesto, queremos agradecer a los participantes en dicha reunión sus trabajos, su entusiasmo y, sobre todo, su compañía en unos días que siempre recordaremos con extraordinario agrado.

Los coordinadores del Simposio

INDICE

Presentación	9
Le Pteridofite europeee: la loro tassonomia e nomenclatura oggi. R.E.G. PICHI SERMOLLI	11
Life clicles of European Pteridophytes. P.R. BELL	29
El papel de la Palinología en los estudios actuales sobre Pteridófitos. C. PRADA	39
Chemotaxonomy of European Pteridophytes. F. IMPERATO	47
Epidermology of European Pteridophytes R. VIANE	69
Estudios biosistemáticos en Pteridófitos europeos. P. CUBAS	91
Biogeografía numérica en Pteridología. A.E. SALVO & J.C. VERDUGO	115
Hybrids in the genus <i>Equisetum</i> : an updated annotation. C.N. PAGE	151
O género <i>Ceterach</i> Willd. nas ilhas Macaronésicas. J. ORMONDE	157
Aportaciones a la taxonomía del género <i>Asplenium</i> : Anatomía del aparato productor de esporas. C. OTEO, G. RENOBALLES & A.E. SALVO	171
<i>Asplenium obovatum</i> Viv. en la Península Ibérica. E. PANGUA, C. PRADA, A. CASTILLO & A.E. SALVO	191

Considerazioni su <i>Asplenium balearicum</i> Shivas in relazione alla sua presenza in Sardegna. M.P. BIZZARRI	209
Estudio comparativo de las epidermis foliares de las Licopodiaceas ibéricas. I. Estomas. A.M. IBARS, M.V. IBAÑEZ, M. VILAR & J. IRANZO	225
Contribuição para o estudo citotaxonómico de <i>Anogramma leptophylla</i> (L.) Link. M. QUEIROS, J. ORMONDE & I. NOGUEIRA	235
Fern Spore Banks: Implications for Gametophyte Establishment. S. LINDSAY & A.F. DYER	243

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca. 1990

LE PTERIDOFITE EUROPEE: LA LORO TASSONOMIA E NOMENCLATURA OGGI

RODOLFO E.G. PICHI SERMOLLI, F.M.L.S.

Via Cantagrilli 1, 50020 Montagnana Val di Pesa (Firenze), Italia.

Riassunto.

Gli pteridologi sono tutt'ora in grande disaccordo circa la tassonomia e nomenclatura di alcune famiglie, generi e specie delle Pteridophyta. Esso riguarda anche alcune felci e gruppi affini dell'Europa. Dopo una breve introduzione sulle ragioni di questo disaccordo, viene fatto un confronto (Tab. 1) tra le classificazioni delle famiglie adottate in quattro lavori pertinenti alle pteridofite europee, pubblicati negli ultimi venticinque anni. Il dissenso maggiore esiste tra la classificazione seguita nella Med-Checklist e quelle adottate nei rimanenti lavori. Questi ultimi, tuttavia, discordano principalmente nei riguardi della circoscrizione delle famiglie delle *Pteridineae*, *Dryopteridineae* ed *Ophioglossales*. Le principali differenze tra le famiglie appartenenti a questi taxa sono messe in risalto in alcune illustrazioni (Fig. 1-3) e vengono discusse le differenti possibilità di classificazione di esse. I principali dissensi circa la tassonomia e la nomenclatura dei generi riguardano il trattamento di *Lycopodium*, *Botrychium*, *Cheilanthes*, *Thelypteris* ed *Asplenium*. Gli schemi (Tab. 2-4) mostrano le diverse vedute degli autori di sei opere pubblicate negli ultimi venticinque anni nei riguardi della circoscrizione dei tre generi ultimi nominati. Alcune illustrazioni (Fig. 4-9) mettono in risalto le caratteristiche distintive di *Cheilanthes* ed *Asplenium* dai generi ad essi affini. Viene sostenuta la scissione delle *Cheilanthes* europee (Tab. 2, Fig. 4) in tre generi. Uno di essi è *Notholaena*; il problema della sua tipificazione viene estesamente discusso e si giunge alla conclusione che *N. marantae* deve essere il tipo di questo nome generico. *Thelypteris* (Tab. 3), come rappresentato in Europa, dovrebbe essere scisso in cinque generi; uno di essi è *Oreopteris* denominato in passato *Lastrea*. Viene discusso il problema del trattamento tassonomico dei gruppi satelliti del genere *Asplenium* (Tab. 4, Fig. 5-9) ed il riconoscimento di essi come generi indipendenti (*Ceterach*, *Pleurosorus*, *Phyllitis* e *Phyllitopsis*) viene considerata come la soluzione più giusta. Per quanto riguarda le specie, viene presa in considerazione soltanto la nomenclatura di *Cheilanthes maderensis* e di *Asplenium viride*. Ambedue questi nomi possono essere ancora usati, sebbene alcuni autori li abbiano recentemente rimpiazzati rispettivamente con i nomi *Cheilanthes pteridioides* ed *Asplenium trichomanes-ramosum*.

Parole chiave: Pteridofite, Europa, tassonomia, nomenclatura.

Summary.

Great disagreement is still extant among the pteridologists about the taxonomy and nomenclature of some families, genera and species of the Pteridophyta. It also concerns, of course, some ferns and fern-allies from Europe. After a short introduction on the reasons of this disagreement, a comparison (Tab. 1) is made between the classifications of the families adopted in four works chiefly dealing with the European

Pteridophytes, published in the last twenty-five years. The main dissent exists between the classification followed in the Med-Checklist and those adopted in the remaining works. The latter chiefly disagree, however, with regard to the circumscription of the families of the *Pteridineae*, *Dryopteridineae* and *Ophioglossales*. The main differences among the families belonging to each of these taxa are shown by means of some illustrations (Fig. 1-3). The possible arrangement of them is discussed. The main disagreements about the taxonomy and nomenclature of the genera regard the treatment of *Lycopodium*, *Botrychium*, *Cheilanthes*, *Thelypteris* and *Asplenium*. Three tables (Tab. 2-4) show the different views of the authors of six works published in the last twenty-five years, about the circumscription of the last three genera mentioned. Some illustrations (Fig. 4-9) point out the characteristics of *Cheilanthes* and *Asplenium* which distinguish them from their allied genera. The splitting of the European *Cheilanthes* (Tab. 2, Fig. 4) into three genera is supported. One of them is *Notholaena*; the problem of its typification is discussed at length, and the conclusion is reached that *N. marantae* must be the type of this generic name. *Thelypteris* (Tab. 3), as represented in Europe, ought to be split into five genera; one of them is *Oreopteris* previously named *Lastrea*. The problem of the taxonomic treatment of the satellite groups of the genus *Asplenium* (Tab. 4, Fig. 5-9) is discussed, and the recognition of them as independent genera (*Ceterach*, *Pleurosorus*, *Phyllitis* and *Phyllitopsis*) is regarded as a well-grounded solution. As regards the species, only the nomenclature of *Cheilanthes maderensis* and *Asplenium viride* is taken into account. Both names can be still used, although some authors have recently replaced them with the names *Cheilanthes pteridioides* and *Asplenium trichomanes-ramosum* respectively.

Key words: Pteridophyta, Europa, taxonomy, nomenclature.

E' noto che esistono tra gli pteridologi notevoli divergenze sulla tassonomia e nomenclatura di varie famiglie, generi e specie. Queste divergenze riguardano anche alcune *Pteridophyta* facenti parte della flora europea e ben lungi da essersi appianate, sono andate acuendosi nel corso di questi ultimi anni.

Essendo stato reso noto (AKERROYD, 1988) che nel corso del corrente anno verrà completata la revisione del volume 1 della seconda edizione della "Flora Europaea", è parso opportuno di trarre vantaggio da questa riunione di pteridologi europei e mediterranei per mettere in evidenza dette divergenze e sollecitare, per quanto possibile, l'appianamento di alcune di esse.

Tuttavia, ciò appare molto difficile perché al fondo di queste divergenze stanno due concezioni diverse nel giudicare il valore attribuito alle affinità e differenze tra due gruppi tassonomici: una che tende ad unire in un'unica entità gruppi palesemente affini, ma distinti per alcune importanti caratteristiche, ed una che tende invece a mantenere distinti tali gruppi grazie a queste importanti caratteristiche distintive. Queste due diverse concezioni nel valutare affinità e differenze si manifestano nei lavori sulla sistematica e tassonomia di tutti i taxa del regno vegetale, ma in nessuna divisione esse si dimostrano così palesemente contrastanti come nelle *Pteridophyta*. Queste tendenze ad unire o separare, di cui abbiamo molti esempi anche nelle classificazioni del passato, hanno radici profonde nella storia della pteridologia e si tramandano di generazione in generazione. Basti per questo esaminare la rassegna storica sulla classificazione dei gruppi principali delle *Filicopsida* che pubblicai alcuni anni orsono (PICI SERMOLLI, 1973). Esse sono insite nella personalità e preparazione scientifica di ogni studioso, ma sono in gran parte dovute al grado di approfondimento con cui ciascuno di noi pteridologi studia un determinato gruppo, come pure ad accettare dogmaticamente alcuni principi non sempre risultati attendibili, quali quello di

Le figure che illustrano questa relazione sono in parte originali ed in parte riprodotte con varie modifiche dalle seguenti opere: RABENHORST, L., Kryptogamen-Flora, Band 3, Leipzig 1889; PICHI SERMOLLI, R.E.G., Filicopsida, Enciclopedia Agraria Italiana, vol. 4, 1960; CASTROVIEJO et al., 1986; KURATA S. & NAKAIKE T., Illustrations of Pteridophytes of Japan, vol. 2, 1981; FIORI A., Flora Italica Cryptogama, parte 5. Pteridophyta, 1943; KRAMER et al., 1984.

ammettere che determinate caratteristiche hanno uguale valore in tutte le entità tassonomiche di una determinata divisione o classe. Al contrario, una caratteristica può avere notevole importanza in seno ad un gruppo, come per esempio in una famiglia, ed avere invece scarso valore in un altro, anche se affine.

Altra fonte di divergenze tra pteridologi è la lectotipificazione di nomi di generi o specie, cioè la scelta del tipo quando questo non fu originariamente indicato al momento in cui il genere o la specie fu valevolmente stabilito. Soprattutto è l'applicazione dell'Articolo 8 del Codice Internazionale di Nomenclatura Botanica che non offre garanzie sufficienti di una corretta lectotipificazione. Purtroppo nessun miglioramento di questo Articolo fu fatto nell'ultimo congresso internazionale di botanica a Berlino nel 1987. Anche la proposta di stabilire un punto di partenza per la lectotipificazione fu rigettata, mentre esso sarebbe giusto, oltre che opportuno. Infatti, sebbene l'Articolo 8 rigetti ogni lectotipificazione basata su metodi di scelta meccanici, l'attenersi alla prima lectotipificazione in ordine di tempo senza alcuna discriminazione sulla sua attendibilità o meno, finisce per essere un metodo indubbiamente meccanico; ancor più se la scelta avvenne in tempi remoti quando il concetto di tipo era indubbiamente diverso da quello di oggi ed il principio della tipificazione non era stato ancora introdotto nella nomenclatura botanica. Basti pensare che talora venne scelto come tipo di un nome generico una specie non inclusa in esso al momento della sua pubblicazione. Come già ho messo in evidenza altrove (PICI SERMOLLI, 1981b, 1983), esempi di ciò non mancano nella "Historia Filicum" di J. SMITH (1875), una delle prime opere pteridologiche in cui per ogni nome generico ivi adottato fu designato il tipo. A mio avviso, dovrebbe essere stabilito un punto di partenza ed esso dovrebbe coincidere con il tempo in cui fu introdotto il principio della tipificazione.

Malgrado il numero relativamente scarso di Pteridofite presenti in Europa, molti sono i casi in cui le vedute degli pteridologi discordano. Per tanto, questa relazione tratta soltanto di alcune tra le più evidenti divergenze, prendendo in esame in primo luogo le famiglie, poi i generi ed infine le specie che crescono spontanee in Europa (escluse le Isole Azzorre).

Pic. Ser. 1977 + 1988	Flora Europaea	Checklist Eur. Pterid.	Med- Checklist
Lycopodiaceae	id.	id.	id.
Selaginellaceae	id.	id.	id.
Isoëtaceae	id.	id.	id.
Equisetaceae	id.	id.	id.
Psilotaceae	---	id.	id.
Botrychiaceae	} Ophioglossaceae	id.	id.
Ophioglossaceae			
Osmundaceae	id.	id.	id.
Polypodiaceae	id.	id.	} Polypodiaceae
Sinopteridaceae	id.	} Adiantaceae	
Cryptogrammaceae	id.		
Pteridaceae	id.	id.	
Adiantaceae	id.	} Adiantaceae	
Hemionitidaceae	Gymnogrammaceae		
Parkeriaceae	---	id.	
Marsileaceae	id.	id.	id.
Hymenophyllaceae	id.	id.	id.
Culcitaceae	Dicksoniaceae	id.	id.
Hypolepidaceae	id.	Dennstaedtiaceae	} Polypodiaceae
Thelypteridaceae	id.	id.	
Aspleniaceae	id.	id.	
Onocleaceae	} Athyriaceae	Woodsiaceae	
Woodsiaceae			
Athyriaceae			
Dryopteridaceae	Aspidiaceae	Dryopteridaceae	} Polypodiaceae
Davalliaceae	id.	id.	
Blechnaceae	id.	id.	
Azollaceae	id.	id.	
Salviniaceae	id.	id.	

Tabella 1. - Trattamento riservato alle famiglie delle Pteridofite in alcune opere recenti.

Come ho accennato sopra, notevoli sono le divergenze che riguardano la classificazione delle famiglie delle *Pteridophyta* nei lavori relativi alla flora europea. Esse sono facilmente messe in evidenza quando venga fatto (Tab. 1) un confronto tra l'ordinamento adottato in alcune opere scelte tra quelle comparse negli ultimi venticinque anni, come la prima edizione della "Flora Europaea" (TUTIN et al., 1964), seguita, salvo qualche modifica nomenclaturale, nella terza edizione della "Illustrierte Flora von Mittel-europa" di G. HEGI (KRAMER et al., 1984), la "Med-Checklist" (GREUTER et al., 1984), la "Checklist of European Pteridophytes" (DERRICK et al., 1987), ed infine la classificazione da me proposta nel "Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi" (PICHI SERMOLLI, 1977) con qualche emendamento operato in altri lavori più recenti (PICHI SERMOLLI, 1987b, 1988), adottata nell'"Elenco delle Pteridofite italiane" (PICHI SERMOLLI in FERRARINI et al., 1986) e nella "Flora Ibérica" (CASTROVIEJO et al., 1986).

Le famiglie delle *Lycopodiaceae*, *Selaginellaceae*, *Isoëtaceae*, *Equisetaceae*, *Psilotaceae* sono riconosciute indistintamente in tutte le opere suddette, ma nei riguardi delle *Filicopsida* le divergenze non mancano, soprattutto tra l'ordinamento adottato nella "Med-Checklist" fondamentalmente ispirato al sistema di classificazione di C. CHRISTENSEN (1905-1906) e quelli seguiti nelle rimanenti opere. Esso ha certamente doti notevoli di praticità, ma questo non giustifica l'adozione di un inquadramento delle famiglie delle *Pteridophyta*, tra l'altro disposte in ordine alfabetico, che non tiene conto dei notevoli progressi delle conoscenze acquisite in ottanta anni di ricerche svolte in tutti i campi della pteridologia, a partire dalla citologia fino alla palinologia, alla fitochimica ed altre ricerche ancora più avanzate. E' da augurarsi che nessuno segua tale esempio. Quanto all'ordinamento seguito nei restanti lavori le divergenze maggiori esistono tra la classificazione adottata nella "Checklist of European Pteridophytes" e nelle rimanenti opere nei riguardi delle famiglie delle *Pteridineae* e delle *Dryopteridineae*.

Il sottordine delle *Pteridineae* è rappresentato in Europa da alcuni generi appartenenti a cinque gruppi differenti, i cui apparati sporigeni sono illustrati nella Figura 1. Esistono buoni argomenti per il riconoscimento di questi ultimi come cinque distinte famiglie e sono favorevole a tale trattamento. Tuttavia essi sono affini tra loro e fonderli in un'unica famiglia può al fine essere anche plausibile in una classificazione improntata ad una circoscrizione assai ampia della famiglia. Come pure potrebbe essere giustificato riconoscere due famiglie, ma non certamente circoscritte come quelle riconosciute nella suddetta "Checklist". Infatti, in tal caso, a mio avviso, potrebbero essere fuse insieme le famiglie delle *Sinopteridaceae*, *Cryptogrammaceae* e *Pteridaceae* a formare una prima famiglia con il nome di *Pteridaceae*, e quelle delle *Adiantaceae* ed *Hemionitidaceae* a costituire una seconda famiglia con il nome di *Adiantaceae*.

Le *Dryopteridineae* sono costituite da sei gruppi di generi, di cui solo quattro sono presenti in Europa. Essi mostrano un'indubbia affinità tra loro ma sono al tempo stesso assai bene distinti da varie caratteristiche (Fig. 2). L'unire questi gruppi in un'unica famiglia appare anche giustificato in una classificazione armonicamente improntata ad un'ampia circoscrizione dei ranghi tassonomici, mentre è poco appropriato il riconoscimento di un'unica famiglia risultante dall'unione di *Onocleaceae*, *Woodsiaceae* ed *Athyriaceae*, contrapposta all'altra famiglia, denominata *Aspidiaceae* o *Dryopteridaceae*, come nella "Flora Europaea" e nella "Checklist of European Pteridophytes". In tal modo il grado di affinità dei suddetti gruppi di generi viene ben poco rispettato. In complesso, considerando anche i generi extra-europei, ritengo che la migliore alternativa sia quella di riconoscere quattro famiglie.

Per quanto concerne altri gruppi appare giusto tenere le *Botrychiaceae* distinte dalle *Ophioglossaceae* (Fig. 3) anche in vista della differenza esistente tra loro nel numero cromosomico di base 45, 46 nelle prime e 120 [480] nelle seconde (PICHI SERMOLLI, 1988). Egualmente fondata sembra la distinzione a livello di famiglia delle *Culcitaceae* dalle *Dicksoniaceae*, e delle *Dennstaedtiaceae* dalle *Hypolepidaceae*.

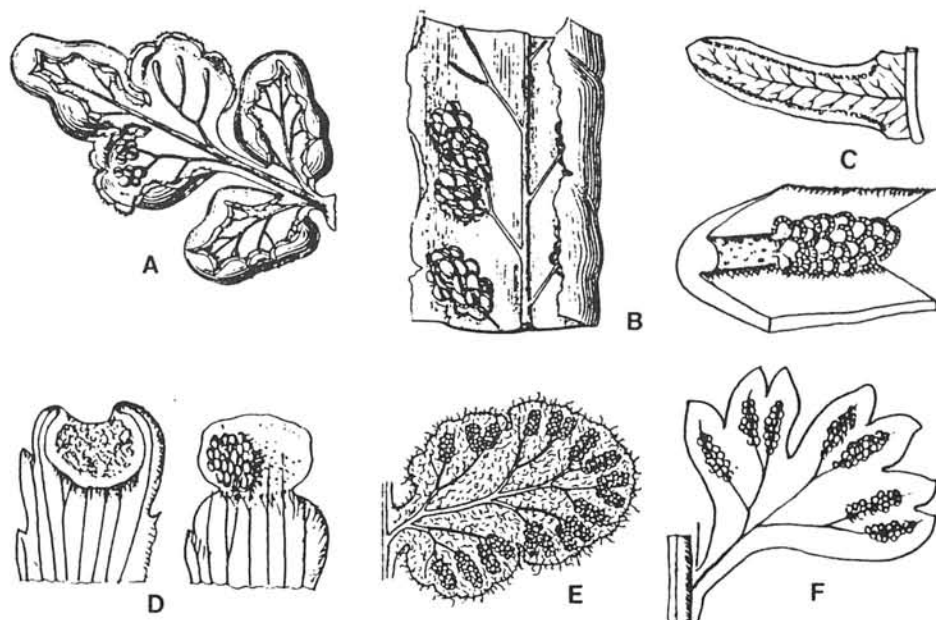


Fig. 1. - Gli apparati sporigeni di alcuni generi delle famiglie delle Pteridaceae presenti in Europa (cfr. Tabella 1). — A. *Cheilanthes* (*Sinopteridaceae*) - B. *Cryptogramma* (*Cryptogrammaceae*) - C. *Pteris* (*Pteridaceae*) - D. *Adiantum* (*Adiantaceae*) - E. *Cosentinia* - F. *Anogramma* (*Hemionitidaceae*).

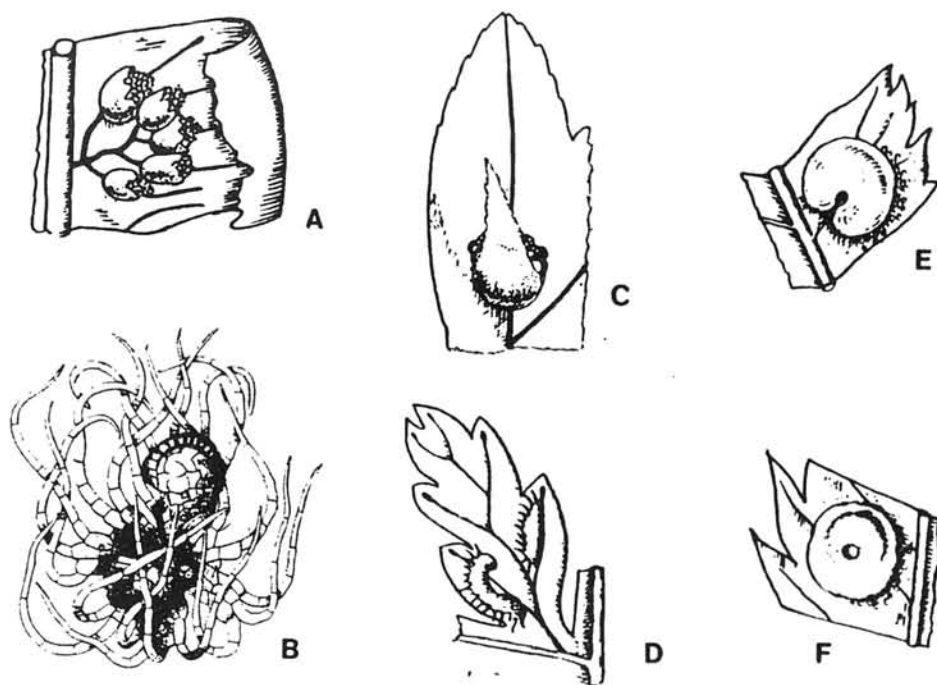


Fig. 2. - Gli apparati sporigeni di alcuni generi delle famiglie delle Dryopteridaceae presenti in Europa (cfr. Tabella 1). — A. *Matteuccia* (*Onocleaceae*) - B. *Woodsia* (*Woodsiaceae*) - C. *Cystopteris* - D. *Athyrium* (*Athyriaceae*) - E. *Dryopteris* - F. *Polystichum* (*Dryopteridaceae*).

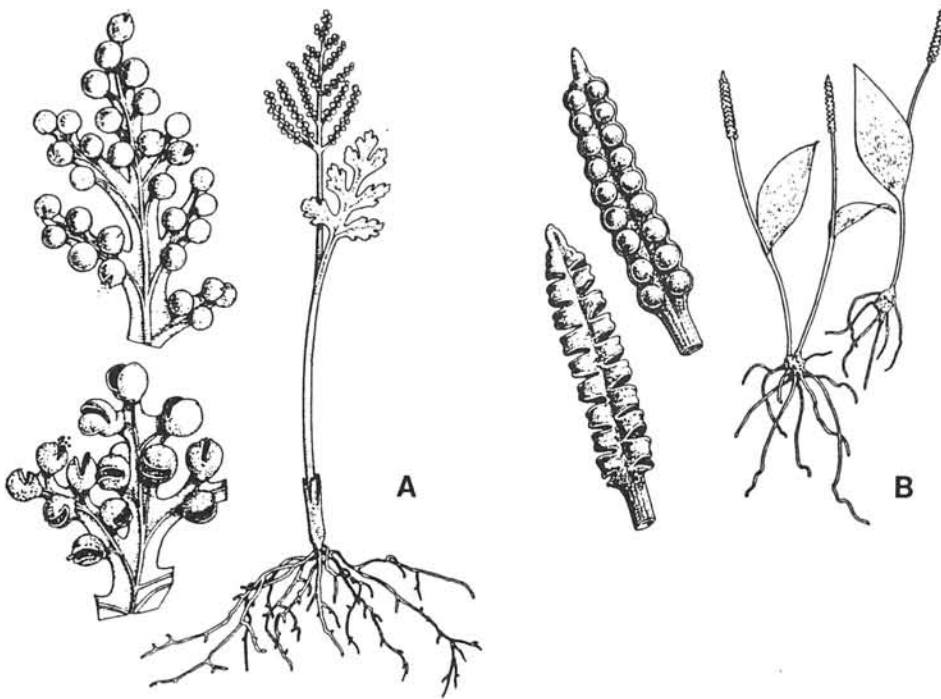


Fig. 3. - Specie delle due famiglie delle *Ophioglossales* presenti in Europa (cfr. Tabella 1) — A. *Botrychium matricariifolium* (*Botrychiaceae*) - B. *Ophioglossum azoricum* (*Ophioglossaceae*).

Passando a trattare dei generi, il confronto è limitato anche in questo caso, al trattamento ad essi riservato nelle sei opere sopra citate a proposito delle famiglie. Varie sono le divergenze riscontrabili in tali opere nei riguardi della circoscrizione e nomenclatura di un determinato genere. Nella "Med-Checklist" tutte le specie delle *Lycopodiaceae* sono riferite ad un unico genere: *Lycopodium* L., mentre nelle rimanenti cinque opere vengono riconosciuti quattro generi distinti di *Lycopodiaceae*: *Huperzia* Bernh., *Lycopodium* L., *Diphasiastrum* Holub e *Lycopodiella* Holub (erroneamente denominata *Lepidotis* P. Beauv. nella "Flora Europaea"). Tuttavia recentemente è stata pubblicata una revisione della classificazione delle *Lycopodiaceae* (ØLLGAARD, 1987) nella quale i quattro suddetti generi sono stati ridotti a tre essendo *Diphasiastrum* incluso nel genere *Lycopodium*. Ciò porta alla necessità di riesaminare se sia più corretto riconoscere tre oppure quattro generi nelle *Lycopodiaceae* europee.

La maggior parte degli pteridologi europei riconosce due soli generi delle *Ophioglossales*: *Ophioglossum* L. e *Botrychium* Sw. Tuttavia accettando le vedute di alcuni pteridologi, soprattutto giapponesi, è anche giustificato suddividere *Botrychium* in due generi: *Botrychium* e *Botrypus* Michx. distinti tra loro da varie caratteristiche come pure dal numero cromosomico: $x = 45$ nel primo e $x = 46$ nel secondo (PICI SERMOLLI in FERRARINI et al., 1986).

Cheilanthes Sw. è circoscritto in senso assai ampio sia nella "Flora Europaea" che nella "Med-Checklist". Infatti in esse sono uniti in un'unica entità generica tre generi che nelle rimanenti opere sono tenuti distinti, anche se con nomi differenti (Tab. 2). Va tuttavia osservato che, mentre nella mia recente pubblicazione sul genere *Cosentinia* (PICI SERMOLLI, 1985) e nella "Flora Ibérica" le specie europee sono riferite ai generi *Cheilanthes*, *Notholaena* R. Br. e *Cosentinia* Tod., nella "Checklist of European Pteridophytes" esse sono riferite ai generi *Cheilanthes*, *Paraceterach* Copel. e *Cosentinia*, essendo l'unica specie europea di *Notholaena* ascritta al genere australiano *Paraceterach*.

E' oggi opinione di molti pteridologi che *Cheilanthes*, come concepito nella "Flora Europaea" e nella "Med-Checklist" è un aggregato di tre entità nettamente differenziate e

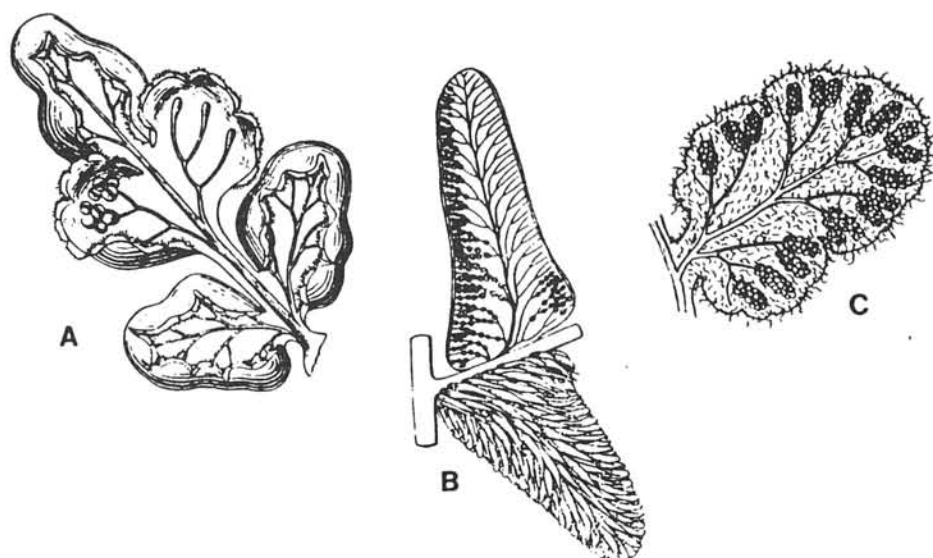


Fig. 4. - Apparatii sporigeni nei generi: A. *Cheilanthes* (*C. acrostica*) - B. *Notholaena* (*N. marantae*) - C. *Cosentinia* (*C. vellea*). cfr. Tabella 2.

Pic. Ser. 1977 + 1985	Flora Europaea	Med- Checklist	Flora Mitt.-Eur.	Flora Ibérica	Checklist Eur. Pterid.
<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i>
<i>Notholaena</i>	<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i>	<i>Notholaena</i>	<i>Notholaena</i>	<i>Paraceterach</i>
<i>Cosentinia</i>	<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i>	—	<i>Cosentinia</i>	<i>Cosentinia</i>

Tabella 2. - Circonscrizione dei generi *Cheilanthes*, *Notholaena* e *Cosentinia* in alcune opere recenti riguardanti le Pteridofite europee.

scarsamente affini tra loro, riferibili a tre generi indipendenti, appartenenti a due famiglie distinte. Le principali differenze che intercorrono tra questi tre generi sono state messe in evidenza nel suddetto lavoro su *Cosentinia* (PICHI SERMOLLI, 1985). Tuttavia, ritengo opportuno farne cenno anche qui, accompagnando la descrizione delle principali caratteristiche distintive con una figura che illustra gli apparati sporigeni di questi tre generi (Fig. 4).

Nel genere *Cheilanthes* (*s. str.*) il margine della lamina è riflesso: in corrispondenza dei sori, la parte revoluta, nella sua porzione esterna è manifestamente modificata sotto forma di un'ala membranacea (pseudoindusio) che difende e nasconde gli sporangi, mentre nella sua porzione interna è inalterata, più o meno estesa, ed esercita un'ulteriore difesa per gli sporangi. Il margine è variabile nel suo contorno e può essere o interrotto in molte porzioni, ciascuna corrispondente ad un soro, oppure continuo da un soro all'altro, ma non di uguale larghezza in tutta la sua estensione. Gli sporangi sono in numero ridotto, raggruppati all'apice slargato delle venule ultime a formare un piccolo soro rotondeggiante e ben delimitato. La fronda è per lo più finemente suddivisa con segmenti ultimi di solito piccoli, senza una costa bene evidente, con venule più o meno flabellate, divaricate, sottili, con apice claviforme terminante lontano dal margine. Le spore (cfr. PICHI SERMOLLI, 1985: tab. 2) sono globose, con ornamentazioni pressoché uguali in ogni parte, in forma di coste crestate, ravvicinate tra loro, irregolari e più o meno discontinue; perina caduca.

Nel genere *Notholaena* il margine della lamina è appena modificato e riflesso, ma mai membranaceo, neppure negli stadi giovanili e pertanto mancante di pseudoindusio. Gli sporangi sono assai numerosi e non confinati in un'area definita: molti di essi sono inframarginali, ma altri sono disseminati irregolarmente lungo le venule verso l'interno fin presso la costa. La fronda è da pinnatifida a bipinnata, con pinne o pinnule relativamente larghe, divise da una nervatura centrale

SMITH designò *Pteris trichomanoides* come tipo del nome generico *Notholaena* malgrado il fatto che l'indumento farinoso che riveste la pagina inferiore della fronda di tale specie non fosse menzionato nella descrizione originale del genere. In definitiva, la scelta di SMITH portava a riconoscere *Notholaena* come un genere la cui caratteristica principale era interamente ignorata dal suo autore.

Inoltre SMITH nella sua tipificazione trascurò del tutto la chiara indicazione circa la corretta interpretazione del protologo fornita precedentemente da BAKER (HOOKER & BAKER, 1865-68) nel classificare e denominare le suddivisioni del genere *Notholaena*. In questo egli aveva infatti distinto due taxa: § *Eunothochlaena*, con fronde non farinose inferiormente, e § *Cincinalis*, con fronde coperte inferiormente di polvere bianca o gialla; includendo nella prima *N. marantae* e nella seconda *N. trichomanoides*.

SMITH, infine, non prese in considerazione che *N. trichomanoides* rappresentava un elemento estraneo nel gruppo di specie assegnate da R. BROWN a *Notholaena*.

D'altro lato non è da sottovalutare il fatto che la scelta di SMITH è in netto contrasto con la classificazione di *Notholaena* da lui stesso proposta nella medesima opera (SMITH, 1875) nella quale questo nome generico venne tipificato. Infatti in detta classificazione egli suddivide *Notholaena* in tre sezioni: *Lepichosma*, con fronde densamente squamose, *Eriochosma*, con fronde densamente tomentose, villose od irsute, e *Chrysochosma*, con fronde con faccia inferiore farinosa. Egli assegnò *N. trichomanoides* ad *Eriochosma*, ma essa è una specie aberrante in questa sezione essendo provvista di un indumento farinoso come pure di un indumento tricomatoso. Come tale, essa è intermedia tra *Eriochosma* e *Chrysochosma* ed arbitrario appare il riferimento alla prima piuttosto che alla seconda. Questa constatazione induce quasi a pensare che SMITH nel tipificare lunga e bene evidente, terminante presso il margine, in due metà, quella prossimale spesso più sporangifera della distale. Le vene sono 1-3 volte forcate, le venule sono sottili, spesso ravvicinate le une alle altre, talora parallele tra loro e terminanti molto vicino al margine. Le spore (cfr. PICHİ SERMOLLI, 1985: tab. 2) sono globose, con ornamentazioni pressoché uguali ovunque, in forma di coste crestate, ravvicinate, formanti un reticolo bene evidente, per lo più continuo ma irregolare; perina caduca.

Nel genere *Cosentinia* il margine della lamina è immutato e per lo più leggermente riflesso, mai membranaceo e non mostra traccia alcuna di uno pseudoindusio in alcun stadio di sviluppo. Gli sporangi sono numerosi, raggruppati insieme in un'area definita, inseriti su un ricettacolo allungato che dall'ultima biforcazione delle vene od un poco più in basso di essa si estende verso l'esterno in tutta la lunghezza delle ultime venule, senza però raggiungere il margine della lamina. La fronda è suddivisa, con pinnule piccole, con nervatura principale che subito si divide in vene, che di regola sono tutte fertili e per lo più uniforcate; le venule sono grosse, divaricate e non raggiungono il margine della lamina. Le spore (cfr. PICHİ SERMOLLI, 1985; tab. 1) sono a contorno triangolare; la faccia prossimale è convessa con aree di contatto tra i bracci della laesura subtriangolari tubercolate; l'area equatoriale è formata da tre coste botuliformi prominenti, parallele tra loro e per lo più interrotte per un certo tratto in corrispondenza dei bracci della laesura; la faccia distale è subemisferica, da grossolanamente tuberculata a mammellata, con processi spesso provvisti di minute papille terminali, e più o meno fusi insieme; perina lungamente persistente.

Il nome da adottare per il genere finora denominato *Notholaena* è stato sfortunatamente ed incautamente sostituito nella "Checklist of European Pteridophytes" con quello di *Paraceterach*; questa sostituzione è dovuta all'accettazione di una imperfetta lectotipificazione del nome generico *Notholaena*. Il problema della tipificazione di *Notholaena* è stato da me approfondito in due lavori (PICHİ SERMOLLI, 1983, 1989). Tuttavia, è opportuno riassumere qui gli aspetti più salienti.

Come è noto, *Notholaena* fu descritto nel 1810 da R. BROWN che assegnò ad esso cinque specie. La prima tipificazione del nome generico *Notholaena* fu fatta da J. SMITH (1875) che designò come tipo *Pteris trichomanoides* L. [= *Notholaena trichomanoides* (L.) Desv.]. Però egli fece una scelta che male si accorda con il protologo del nome *Notholaena* e non prende in debita considerazione le caratteristiche distintive del genere messe in evidenza da R. BROWN. Infatti

Notholaena avesse dimendicato che *N. trichomanoides* ha un indumento farinoso oltre che peloso. Le suddette considerazioni, al pari di altre fatte in precedenza (PICHI SERMOLLI, 1981b, 1983) mostrano chiaramente la superficialità con cui SMITH operò nel tipificare i generi nella sua opera e come alcune sue scelte non possano essere accettate.

La tipificazione di SMITH non fu seguita e sulla base di una lectotipificazione di C. CHRISTENSEN (1905-1906), negli anni seguenti *Acrostichum marantae* L. [= *Notholaena marantae* (L.) Desv.] fu accettato come tipo del nome generico dalla grande maggioranza degli pteridologi, compreso R. TRYON (1956, 1964). Malgrado ciò, al fine di risolvere il problema definitivamente, R. e A. TRYON (1980) fecero la proposta di conservare *Notholaena* con *N. trichomanoides* come suo "typus conservandus", con l'intenzione di eliminare definitivamente la possibilità di tipificare *Notholaena* con *N. marantae*. Però la proposta sottoposta all'esame del Comitato speciale per le Pteridophyta non ottenne il numero sufficiente di voti per la sua approvazione (vide PICHI SERMOLLI, 1981a) e pertanto non fu neppure presa in considerazione dal Comitato generale di Nomenclatura (vide VOSS 1982a, 1982b) e dalla Sezione di Nomenclatura del Congresso Internazionale di Botanica del 1981 a Sydney.

Il rigetto della proposta dei TRYON ha notevole importanza e non può essere né sottovalutato né passato sotto silenzio. Infatti esso sancisce che la prima lectotipificazione di *Notholaena* da parte di SMITH può essere sostituita e che non siamo quindi obbligati ad adottare *N. trichomanoides* come lectotipo di detto nome generico. In pratica, sulla base di questo rigetto siamo pienamente autorizzati ad adottare *N. marantae* come lectotipo del nome del genere *Notholaena*, e ad usare questo nome nel suo senso tradizionale, come lo fu quasi unanimemente per molte decine di anni, avanti che i TRYON facessero la loro proposta.

Malgrado il palese significato del rigetto della loro proposta, R. e A. TRYON (1982), adottano *Notholaena trichomanoides* come lectotipo di *Notholaena* ed egualmente fa TRYON nel lavoro (TRYON, 1987) in cui *Acrostichum marantae* è trasferito al genere *Paraceterach*. Stranamente, in nessuno dei due lavori viene ricordato il rigetto della proposta suddetta; se tale informazione fu omessa intenzionalmente o no è dubbio.

Varie caratteristiche distinguono *Paraceterach* da *Notholaena* e vi sono buone basi per ritenere che essi rappresentino due generi distinti. Tuttavia, come chiarito sopra, dovendo *Notholaena* essere tipificato da *Notholaena marantae*, il problema se essi sono da considerare congenerici o no, passa in seconda linea. Infatti anche quando *Notholaena* (tipificato come sopra detto) e *Paraceterach* fossero riuniti in un solo genere, quest'ultimo, per ragioni di priorità, dovrebbe portare il nome di *Notholaena* e tutte le specie di esso trasferite a *Notholaena*. C'è da augurarsi che di questi commenti venga tenuto conto nella preparazione della nuova edizione della "Flora Europaea".

Altre divergenze riguardano i generi delle *Thelypteridaceae*. Questa famiglia è rappresentata in Europa da cinque specie che vengono trattate in maniera assai discordante nelle Flore europee (Tab. 3). Queste specie nella "Flora Europaea" sono riferite a due soli generi, nella "Med-Checklist" ad un solo genere, nella "Flora von Mittel-europa" a tre generi (i soli presenti nel territorio), e nelle rimanenti opere a cinque generi. Queste divergenze sono da imputare in gran parte al diverso valore tassonomico assegnato alle varie caratteristiche, in molti casi microscopiche ma costanti, che contraddistinguono i numerosi gruppi naturali di specie individuabili nella famiglia. Così alcuni autori, forse più per convenienza che per rigore scientifico, riconoscono nelle *Thelypteridaceae* un solo grande genere, *Thelypteris* Schmidel, di circa 1000 specie, suddividendolo in numerosi sottogeneri e sezioni (A. R. SMITH, 1981, R. e A. TRYON, 1982), altri autori tre generi (IWATSUKI, 1964), altri molti generi (HOLTTUM, 1971, PICHI SERMOLLI, 1977).

Per quanto riguarda la nomenclatura dei generi presenti in Europa è da osservare che RAUSCHERT (1974) ritiene che il nome corretto del genere *Oreopteris* stabilito da Holub (1969) è *Lastrea* Bory, affermando che esso è nome legittimo; effettivamente lo era, ed io stesso ho adottato anche recentemente tale nome (PICHI SERMOLLI in FERRARINI et al., 1986). Tuttavia, dopo che *Thelypteris* è stato incluso nella lista dei *Nomina generica conservanda*, il nome *Lastrea*,

che è un suo sinonimo di nomenclatura, non può più essere usato. Pertanto il nome da adottare per questo genere è *Oreopteris* Holub. L'unica specie di esso presente in Europa è *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub. E' da notare che l'autore del basionimo di essa è ALLIONI (non BELLARDI ex ALLIONI) come erroneamente citato in vari lavori tra i quali anche la "Checklist of European Pteridophytes".

Dissensi tra gli pteridologi, anche se dovuti a ragioni differenti, esistono anche nei riguardi dei generi delle *Aspleniaceae* (Tab. 4). Questa famiglia consta di *Asplenium* L. e di alcuni piccoli gruppi di specie strettamente affini ad esso, sul valore sistematico dei quali le vedute degli pteridologi sono nettamente discordi.

Questi piccoli gruppi satelliti, tra i quali si annoverano in Europa *Ceterach* Willd., *Pleurosorus* Fée e *Phyllitis* Hill, si distinguono da *Asplenium* per varie caratteristiche quali la posizione dei sori, la presenza od assenza di indusio, il tipo di indumento e la sua dislocazione ed abbondanza, il modello di venatura, la forma, architettura e suddivisione della fronda ed altre caratteristiche di minore rilievo (Fig. 5). Malgrado queste differenze, indubbiamente assai importanti, alcuni di questi piccoli gruppi hanno la capacità di produrre ibridi naturali con *Asplenium* e tra loro; questa è la ragione principale per cui in alcune Flore, per esempio nella "Med-Checklist", nella "Checklist of European Pteridophytes" ed in un lavoro di SALVO et al. (1982), questi gruppi sono inclusi nel genere *Asplenium*, mentre in altre Flore, quali la "Flora Europaea", la "Flora von Mittel-europa" e la "Flora Ibérica", nel mio "Tentamen" (PICI SERMOLLI, 1977) ed in un lavoro di LELLINGER (1985) tali gruppi sono riconosciuti, per quanto presenti nel territorio studiato, come generi a sé stanti. Tuttavia questa seconda alternativa è, a mio avviso, più fondata della prima.

Phyllitis, pur ibridandosi con *Asplenium* (*x Asplenophyllitis* Alston), è nettamente distinto da quest'ultimo da uno speciale tipo di sori, detti sori scolopendrioidi (Fig. 5), caratterizzati dal fatto, in confronto a quelli di *Asplenium*, che si originano in particolari venature ed i loro indusi si aprono l'uno verso l'altro. Infatti, nel genere *Phyllitis* la lamina della fronda è provvista di una costa centrale ai lati della quale divergono le vene secondarie, ciascuna delle quali si biforca due-tre volte per lo più presso la base, dando origine a tre-sei venule che corrono per un tratto più o meno lungo parallele o quasi tra loro. Soltanto le due venule esterne della vena secondaria sono fertili. I sori pertanto risultano appaiati a due a due (geminati) ed inseriti su due venule adiacenti, appartenenti a due distinte vene secondarie contigue, e precisamente, in ciascun paio, un soro è portato dalla venula acroscopica di una vena secondaria e l'altro soro dalla venula basiscopica della vena secondaria contigua, posta più in alto della prima. I due sori, assai ravvicinati e paralleli per un tratto più o meno lungo tra loro, sono indusiati con indusi lineari e più o meno estesi in lunghezza. Essi, in ciascun paio, si aprono l'uno verso l'altro: quello del soro portato dalla venula acroscopica verso l'alto, quello della venula basiscopica verso il basso. A maturità i due sori, in seguito all'accrescimento degli sporangi, appaiono come un solo soro.

I sori scolopendrioidi si riscontrano in altri piccoli generi delle *Aspleniaceae*, come in *Antigramma* K. Presl e *Sinephropteris* (stabilito recentemente da MICKEL, 1976), che tuttavia non si ibridano con *Asplenium*, né tra loro.

E' importante notare che l'insorgenza dei sori scolopendrioidi non è influenzata dal fatto che in *Phyllitis* la fronda è semplice, indivisa, molto ampia ed allungata e conseguentemente consente il dipartirsi dalla costa di numerose vene secondarie, ravvicinate e parallele tra loro. Sono note infatti specie di *Phyllitis* con fronde molto simili nella forma a specie di *Asplenium* (Fig. 6), basti ricordare la notevole somiglianza tra *Phyllitis sagittata* (DC.) Guinea et Heywood con *Asplenium hemionitis* L., ma le specie di *Asplenium*, abbiano vene libere (*A. africanum* Desv., *A. currori* Hook., *A. holstii* Hieron., ecc.), od unite tra loro da una commissura inframarginale (*A. nidus* L., *A. phyllitidis* D. Don, ecc.), tutte quante hanno i sori tipici di *Asplenium* ed in nessuna si notano sori scolopendrioidi. Questa constatazione è, a mio avviso, assai significativa e porta a concludere che la struttura sorifera di *Phyllitis* è nettamente differenziata da quella di *Asplenium*; essa non è una semplice variante morfologica del modello che contraddistingue le oltre 600 specie del genere *Asplenium*, ma è un modello morfogenetico a sé stante che ha un'origine ed un

significato più profondo nei processi evolutivi cui sono andate incontro le *Aspleniaceae*.

Ceterach si ibrida anch'esso con *Asplenium* (x *Asplenoceterach* D. E. Meyer) e si distingue da questo genere per i sorì per lo più senza indusio o con indusio rudimentale, per la pagina inferiore della fronda densamente coperta di ampie palee nascondenti pressoché totalmente i sorì e la pagina superiore glabra, per le vene manifestamente anastomosate nella zona marginale dei segmenti e per la lamina alternativamente pinnatifida a pinnatipartita con segmenti con base ampia interamente adnata alla rachide, interi a pinnatifidi, divisi l'uno dall'altro da seni profondi più o meno arrotondati, e per altre caratteristiche di minore importanza (Fig. 5, 7).

Forse nessuna di queste caratteristiche distintive è così importante come quelle che distinguono *Phyllitis* da *Asplenium*, ma nessuna di esse si riscontra nelle numerose specie del genere *Asplenium*. In complesso anche *Ceterach* mostra una netta individualità improntata, al pari di quella di *Phyllitis*, ad un modello morfogenetico proprio, ma in *Ceterach* esso riguarda più le parti vegetative che le parti sporigene.

Ceterach e *Phyllitis*, non solo si ibridano con *Asplenium*, ma anche tra loro. Questo fatto era stato messo in evidenza da tempo ma solo in anni recenti è stato dimostrato che i diploidi *Phyllitis sagittata* (DC.) Guinea et Heywood e *Ceterach officinarum* subsp. *bivalens* D. E. Meyer sono capaci di incrociarsi tra loro dando un ibrido che per duplicazione del proprio corredo cromosomico diploide dà origine ad una progenie tetraploide (Fig. 8). Questa progenie, nota in passato come un ibrido (*Phyllitis hybrida* Milde), è fertile e fu riconosciuta da REICHSTEIN (1981) come un genere nuovo denominato *Phyllitopsis*. In effetti, quando *Phyllitis* e *Ceterach* sono tenuti genericamente distinti da *Asplenium*, *Phyllitopsis* non può essere considerato altrimenti che come un genere a sé stante, la cui origine è di grande interesse scientifico (PICI SERMOLLI, 1988).

Pic. Ser. 1977 + 1988	Flora Europaea	Med- Checklist	Flora Mitt.-Eur.	Flora Ibérica	Checklist Eur. Pterid.
<i>Phegopteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Phegopteris</i>	<i>Phegopteris</i>	<i>Phegopteris</i>
<i>Oreopteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Oreopteris</i>	<i>Lastrea</i>	<i>Oreopteris</i>
<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>
<i>Christella</i>	<i>Cyclosorus</i>	<i>Thelypteris</i>	—	<i>Christella</i>	<i>Christella</i>
<i>Leptogramma</i>	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris</i>	—	<i>Stegnogramma</i>	<i>Stegnogramma</i>

Tabella 3. - Circonscrizione dei generi delle *Thelypteridaceae* presenti in Europa in alcune opere recenti.

Pic. Ser. 1977 + 1988	Flora Europaea	Med- Checklist	Flora Mitt.-Eur.	Flora Ibérica	Checklist Eur. Pterid.
<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium</i>
<i>Ceterach</i>	<i>Ceterach</i>	<i>Asplenium</i>	<i>Ceterach</i>	<i>Ceterach</i>	<i>Asplenium</i>
<i>Pleurosorus</i>	<i>Pleurosorus</i>	<i>Asplenium</i>	—	<i>Pleurosorus</i>	<i>Asplenium</i>
<i>Phyllitis</i>	<i>Phyllitis</i>	<i>Asplenium</i>	<i>Phyllitis</i>	<i>Phyllitis</i>	<i>Asplenium</i>
<i>Phyllitopsis</i>	<i>Phyllitis</i>	<i>Asplenium</i>	<i>Phyllitopsis</i>	—	<i>Asplenium</i>

Tabella 4. - Circonscrizione dei generi delle *Aspleniaceae* presenti in Europa in alcune opere recenti.

Pleurosorus differisce da *Asplenium* principalmente per i sori mancanti del tutto d'indusio, provvisti di sporangi da ambo i lati della venula, ma anche per il tipo d'indumento della fronda costituito da lunghi peli articolati, talora insieme a peli ghiandolari (Fig. 9). In confronto a *Phyllitis* e *Ceterach*, questo genere mostra una minore differenziazione morfologica rispetto ad *Asplenium*, ma in compenso, per quanto a mia conoscenza, non sono noti ibridi naturali di *Pleurosorus* con altri generi di *Aspleniaceae*, sebbene un ibrido tra *Pleurosorus hispanicus* (Cosson) C. V. Morton ed *Asplenium petrarchae* (Guérin) DC. subsp. *bivalens* (D. E. Meyer) Lovis sia stato sintetizzato sperimentalmente (LOVIS, 1973).

Le suesposte considerazioni m'inducono a pensare che le *Aspleniaceae* possiedono una spiccata plasticità genetica, che certamente ha giocato un ruolo molto importante nella evoluzione della famiglia. In effetti, da un lato questa plasticità ha portato alla formazione di un alto numero di specie, da un altro essa ha impedito alle nuove entità di raggiungere una completa separazione genetica dai progenitori. In tal modo il processo evolutivo si è concretato nella formazione di un grande genere, *Asplenium*, notevolmente ricco di specie, ma al tempo stesso di ibridi, molti dei quali hanno dato origine a nuove specie per poliploidizzazione, e da una serie di gruppi satelliti, costituiti ciascuno da poche specie, non interamente distinti dal gruppo principale sul piano genetico, ma bene differenziati sul piano morfologico e morfogenetico.

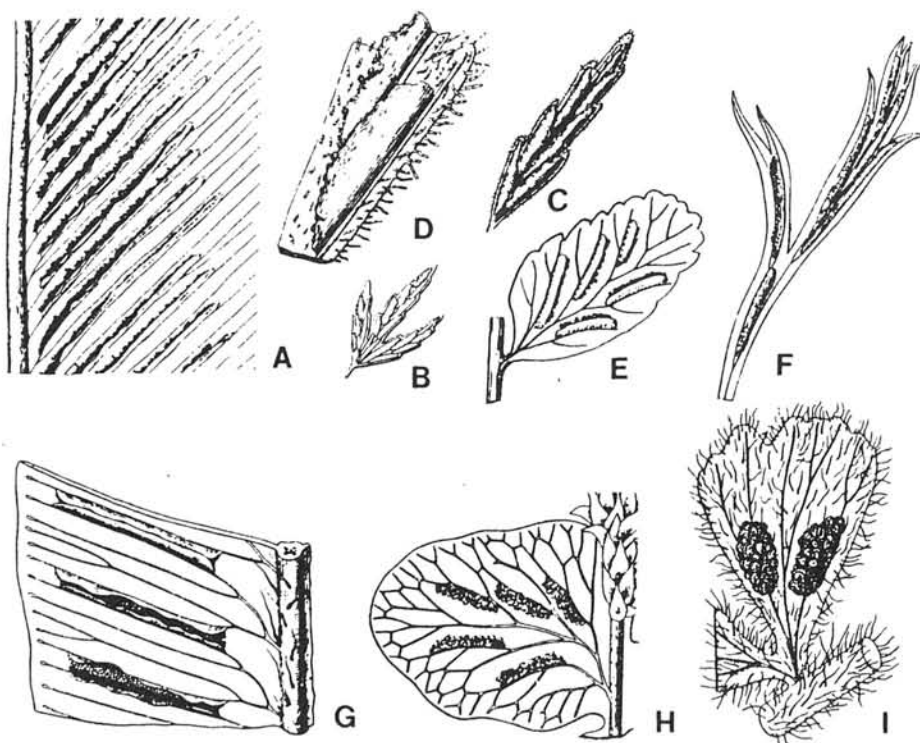


Fig. 5. - Apparati sporigeni dei generi delle *Aspleniaceae* presenti in Europa (cfr. Tabella 4) — A-F. *Asplenium* - G. *Phyllitis* - H. *Ceterach* - I. *Pleurosorus*. (Specie rappresentate: A. *Asplenium nidus* - B-D. *A. seelosii* - E. *A. trichomanes* - F. *A. septentrionale* - G. *Phyllitis scolopendrium* - H. *Ceterach officinarum* - I. *Pleurosorus hispanicus*).

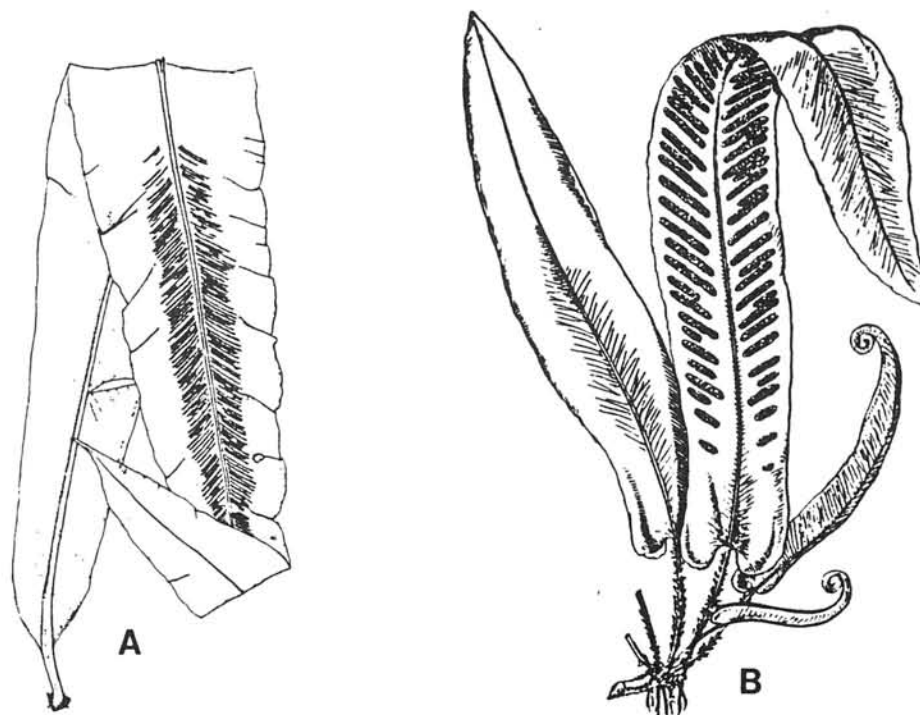


Fig. 6. - Forma della fronda in due specie di *Aspleniaceae*: A. *Asplenium nidus* - B. *Phyllitis scolopendrium*.

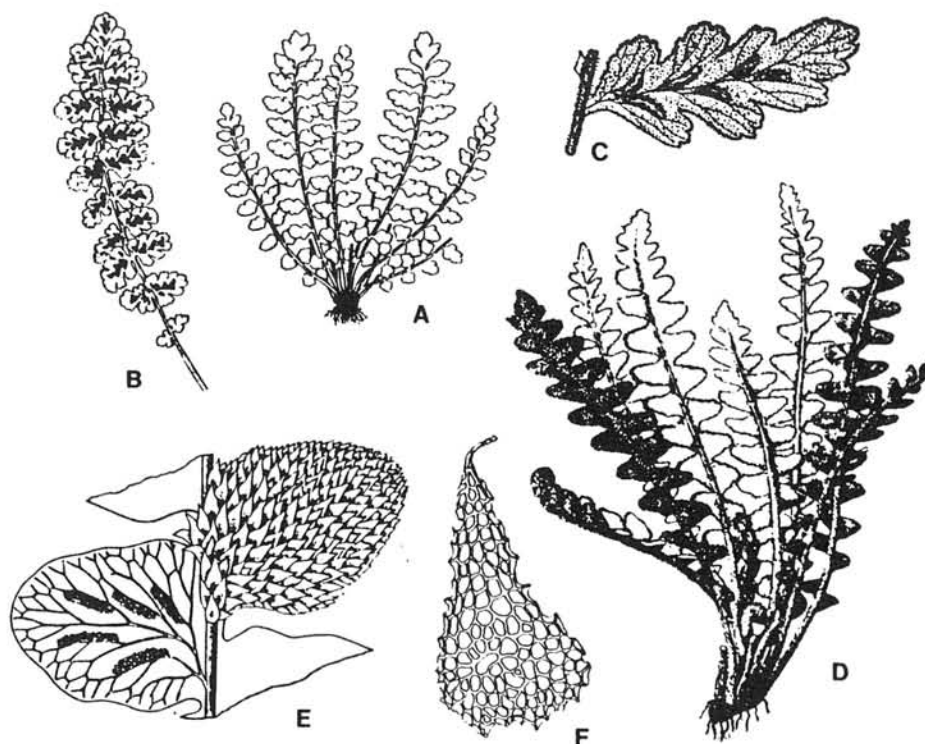


Fig. 7. - Caratteristiche di due specie di *Aspleniaceae* europee (cfr. Tabella 4) — A-C. *Asplenium petraeae* (A. Aspetto della pianta - B. Pagina inferiore della fronda - C. Pagina inferiore di una pinna) - D-F. *Ceterach officinarum* (D. Aspetto della pianta - E. Pagina inferiore di due segmenti della fronda, al sinistro sono state asportate le palee - F. Palee della lamina).

Questi gruppi satelliti nel corso del tempo sono andati incontro ad una differenziazione morfologica e morfogenetica, talora assai marcata, senza per altro riuscire a completare la loro evoluzione con l'insorgenza di una netta differenziazione genetica dai progenitori, fino al punto da mantenere la capacità di formare ibridi con essi e tra loro. In sintesi, in questi gruppi di specie, alla differenziazione morfologica non è seguita una differenziazione genetica dai progenitori.

Queste osservazioni mostrano che al fondo di questi fenomeni vi è una mancanza di correlazione tra l'evoluzione morfologica e l'evoluzione genetica; mancanza di correlazione che è imputabile alla spiccata plasticità genetica caratteristica di questa famiglia che ha ostacolato l'insorgenza di una barriera genetica tra progenitori e discendenti, al pari di quanto avviene, ad un livello tassonomico più basso, nei singameoni, dei quali un esempio ben noto è quello degli abeti circummediterranei, distinti morfologicamente, ma non geneticamente tra loro.

Pertanto, per valutare il rango da adottare per i piccoli gruppi satelliti originatisi in seno alle *Aspleniaceae* come modeste ramificazioni del grande ceppo originario dominato dal genere *Asplenium*, non ci dobbiamo basare sul grado di differenziazione morfologica da questi raggiunto rispetto al ceppo di origine nel corso della evoluzione.

Rimarrebbe, infine, da trattare dei molteplici problemi di tassonomia e nomenclatura riguardanti le specie, ma per ragioni di tempo è d'uopo occuparsi soltanto di due di esse.

Negli ultimi dieci anni il genere *Cheilanthes* è stato oggetto di molte ed accurate ricerche che hanno condotto al riconoscimento di entità precedentemente trattate come sinonimi. Una delle più note è *Cheilanthes maderensis* R. Lo we. Purtroppo questo binomio dovrebbe, per ragioni di priorità, essere sostituito con quello di *Cheilanthes pteridioides* (Reichard) C. Chr. finora usato per designare un'altra specie il cui nome corretto è *Cheilanthes acrostica* (Balb.) Tod. Tale

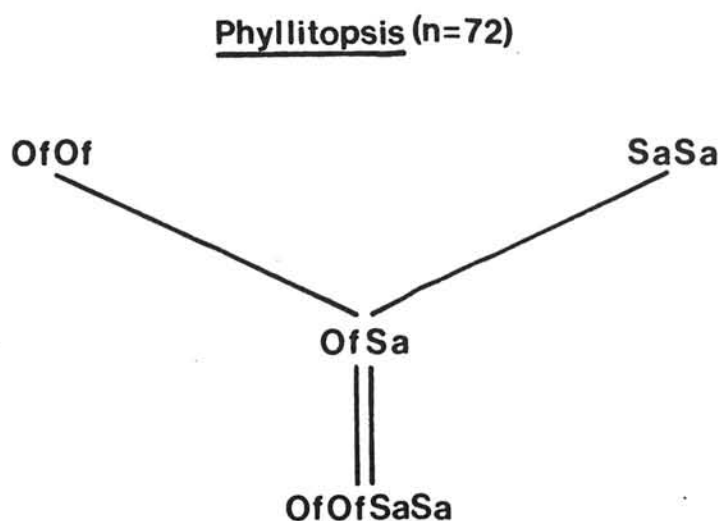


Fig. 8. - Schema della formazione del genere *Phyllitopsis* (OfOf = *Ceterach officinarum* subsp. *bivalens* — SaSa = *Phyllitis sagittata* — OfOfSaSa = *Phyllitopsis hybrida*).



Fig. 9.- Caratteristiche di due specie di *Aspleniaceae* europee (cfr. Tabella 4)-- A-C. *Asplenium lepidum* (A. Aspetto della pianta - B. Pagina inferiore di una pinna - C. Pagina inferiore di una pinnula) - D-F. *Pleurosorus hispanicus* (D. Aspetto della pianta - E. Pagina inferiore di un segmento della pinna - F. Tricomi della lamina).

sostituzione sarebbe indubbiamente fonte di confusione nella nomenclatura delle due specie. Onde evitare ciò, NARDI e REICHSTEIN (1986) avevano proposto il rigetto del binomio *Cheilanthes pteridioides* e del suo basionimo che avrebbe consentito l'uso del nome *Cheilanthes maderensis* come in passato. Tuttavia, tale proposta è stata rigettata (PICHI SERMOLLI, 1987a). In base a questo rigetto, nella "Checklist of European Pteridophytes" il binomio *Cheilanthes maderensis* è stato sostituito con quello di *Cheilanthes pteridioides*, ma l'Articolo 69 come formulato nel nuovo Codice Internazionale di Nomenclatura Botanica (GREUTER, MCNEILL et al., 1988), non consente tale sostituzione finché una proposta di conservazione di *Ch. pteridioides* o di *Ch. maderensis*, o di rigetto di *Ch. pteridioides* è stata approvata o rigettata.

Altro problema riguarda la specie unanimemente denominata *Asplenium viride* Huds. LELLINGER (1981, 1985) ritiene che il nome corretto di essa sia *Asplenium trichomanes-ramosum* descritto da LINNEO nel 1753, ed adotta tale nome trattando la specie di HUDSON come un sinonimo. Tuttavia, avanti di accettare le vedute di LELLINGER, è necessario accertare con sicurezza se le due entità sono effettivamente conspecifiche dal momento che *Asplenium trichomanes-ramosum* è incluso da LINNEO tra le specie con "Fronda decomposita" e citato con il polinomio "*Asplenium frondibus duplicato-pinnatis pinnis obovatis crenatis: foliolis superioris minoribus* Roy. lugdb. 498"; caratteristiche queste che non si addicono ad *Asplenium viride*. D'altro

lato, anche la tipificazione del nome linneano non risulta facile non esistendo alcun esemplare della specie nell'erbario di Linneo a Londra. Pertanto, avanti di adottare il binomio linneano *Asplenium trichomanes-ramosum* al posto di *Asplenium viride* occorrono ulteriori e più approfonditi studi.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI.

- AKERROYD, J. (1988). The revision of "Flora Europaea", volume 1, at the University of Reading. *Optima Newsletter*, 20-24: 49-50.
- CASTROVIEJO, S., LAÍNIZ, M., LÓPEZ GONZÁLEZ, G., MONTSERRAT, P., MUÑOZ GARMENDIA, F., PAIVA, J. & VILLAR, L. (edit.) (1986). *Flora Ibérica*. vol. 1. Lycopodiaceae-Papaveraceae. Madrid.
- CHRISTENSEN, C. (1905-1906) *Index Filicum*. Hafniae.
- DERRICK, L. N., JERMY, A. C. & PAUL, A. M. (1987). Checklist of the European Pteridophytes. *Sommerfeltia*, 6: I-XX, 1-94.
- FERRARINI, E., CIAMPOLINI, F., PICHI SERMOLLI, R. E. G. & MARCHETTI, D. (1986). Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae. *Webbia*, 40: 1-102. f. 1-37. t. 1-71.
- GREUTER, W., BURDET, H. M. & LONG, G. (edit.) (1984). *Med-Checklist. 1. Pteridophyta* (cd. 2), *Gymnospermae, Dicotyledones (Acanthaceae-Cneoraceae)*. Genève.
- GREUTER, W., MCNEILL, J. & al. (1988). *International Code of Botanical Nomenclature*, adopted by the Fourteenth International Botanical Congress, Berlin, July-August 1987. *Regnum Veg.* vol. 118. Königstein.
- HOLTTUM, R. E. (1971). Studies in the family Thelypteridaceae. III. A new system of genera in the Old World. *Blumea*, 19: 17-52. f. 1.
- HOLUB, J. (1969). Oreopteris, a new genus of the family Thelypteridaceae. *Folia Geobot. Phytotax. (Praha)*, 4: 33-53. f. 1-2.
- HOOKER, W. J. & BAKER, J. G. (1865-1868). *Synopsis Filicum; or a Synopsis of all known Ferns*. London.
- IWATSUKI, K. (1964). Taxonomy of the Thelypteroid ferns, with special reference to the species of Japan and adjacent regions. III. Classification. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto. ser. B.*, 31: 11-40.
- KRAMER, K. U. (edit. et auct.), DOSTÁL, J., REICHSTEIN, T. & FRASER-JENKINS, C. F. (1984). G. Hegi, *Illustrierte Flora von Mittel-europa*. 3 Aufl. Pteridophyta Spermatophyta. Band I. Pteridophyta. Berlin-Hamburg.
- LELLINGER, D. B. (1981). Notes of North American ferns. *Amer. Fern Journ.*, 71: 90-94.
- LELLINGER, D. B. (1985). *A field manual of the Fern & Fern-allies of the United States & Canada*. Washington.
- LOVIS, J. D. (1973). A biosystematic approach to philogenetic problems and its application to the Aspleniaceae. In Jermy, A. C., Crabbe, J. A. & Thomas, B. A., (edit.), *The phylogeny and classification of the ferns*. *Bot. Journ. Linn. Soc.*, 67 (Suppl. 1): 211-228. f. 1. t. 1-2.
- MICKEL, J. T. (1976). *Sinephropteris*, a new genus of scolopendrioid ferns. *Brittonia*, 28: 326-328. f. 1-2.
- NARDI, E. & REICHSTEIN, T. (1986). Proposal to reject *Polypodium pteridioides* Reichard and all combinations based on it (Sinopteridaceae, Pteridophyta). *Taxon*, 35: 172-174.
- ØLLGAARD, B. (1987). A revised classification of the Lycopodiaceae s. lat. *Opera Bot.*, 92: 153-178. f. 1-22.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1973). Historical review of the higher classification of the Filicopsida. In Jermy, A. C., Crabbe, J. A. & Thomas, B. A., (edit.), *The phylogeny and classification of the ferns*. *Bot. Journ. Linn. Soc.*, 67 (Suppl. 1): 11-40. f. 1-8. t. 1-19.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1977). Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia*, 31: 313-512. f. 1-20.

- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1981a). Report of the Committee for Pteridophyta. *Taxon*, 30: 161-163.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1981b). The controversial typification of the Linnaean genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae). *Taxon*, 30: 809-815.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1983). Fragmenta Pteridologiae-VIII. *Webbia*, 37: 111-140. f. 1-3.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1985). The fern genus *Cosentinia* Todaro. *Webbia*, 39: 179-189. t. 1-2.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1987a). Report 12 of the Committee for Pteridophyta. *Taxon*, 36: 740-741.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1987b). A look at the chromosome numbers in the families of Pteridophyta. *Webbia*, 41: 305-314. tab. 1.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1988). Recenti progressi e problemi nelle ricerche pteridologiche. *Giorn. Bot. Ital.*, 121: 353-378. f. 1-9. tab. 1-3.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1989). Again on the typification of the generic name *Notholaena* R. Brown. *Webbia* 43:301-310.
- RAUSCHERT, S. (1974). Zur Nomenklatur der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands (IV). *Feddes Repert.*, 85: 641-661.
- REICHSTEIN, T. (1981). Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Bot. Helv.*, 91: 89-139. f. 1-18.
- SALVO, A. E., PRADA, C. & DÍAZ, T. (1982). Revisión del género *Asplenium* L. subgénero *Pleurosorus* (Fée). Salvo, Prada & Díaz. *Candollea*, 37: 457-484. f. 1-11.
- SMITH, A. R. (1981). Flora of Chiapas (Breedlove, D. E., edit.). Part 2. Pteridophytes. San Francisco.
- SMITH, J. (1875). *Historia Filicum*. London.
- TRYON, R. M. (1956). A revision of the American species of *Notholaena*. *Contr. Gray Herb.*, 179: 1-106. f. 1-58. maps 1-67.
- TRYON, R. M. (1964). The ferns of Peru. Polypodiaceae (Dennstaedtieae to Oleandreae). *Contr. Gray Herb.*, 194: 1-253. f. 1-196.
- TRYON, R. M. (1987). Some new names and combinations in Pteridaceae. *Amer. Fern Journ.*, 76: 184-186. ('1986').
- TRYON, R. M. & TRYON, A. F. (1980). (580) Proposal to conserve *Notholaena* with the type *Pteris trichomanoides*. *Taxon*, 29: 160-161.
- TRYON, R. M. & TRYON, A. F. (1982). *Ferns and allied plants with special reference to Tropical America*. New York.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M. & WEBB, D. A. (1964). *Flora Europaea*. vol. 1. Lycopodiaceae to Platanaceae. Cambridge.
- VOSS, E. G. (1982a). Report of the General Committee on Botanical Nomenclature to the Nomenclature Section, XIII International Botanical Congress. *Taxon*, 31: 313-314.
- VOSS, E. G. (1982b). Guidelines for Committee operations. *Taxon*, 31: 314 (cfr. anche Errata, 32: 167. 1983).

Ed. J. Rita <i>Taxonomía, Biogeografía y</i> <i>Conservación de Pteridófitos</i> Soc. Hist. Nat. Bal. - IME Palma de Mallorca, 1990

LIFE CYCLES OF EUROPEAN PTERIDOPHYTES

PETER R. BELL

Department of Botany and Microbiology
University College, London, WC1E 6 BT. England

Summary.

Although the need for water for fertilization restricts the distribution of pteridophytes, some are able to persist in remarkably dry situations. Fertility in the sexual cycle may be further limited by several factors, amongst them errors of fertilization, competition between embryos, self-incompatibility, accumulated sporophytic lethals (genetic load) and, in some species, possible physiological interference between the expression of maleness and femaleness in the same gametophyte.

Aberrant life-cycles are common in the European ferns. All, so far as known, are dependent on the formation of restitution nuclei, leading to sporangia with 8 spore mother cells. Embryos are formed apogamously. A few life cycles involve apospory and apogamy (and perhaps parthenogenesis), but these are maintained solely in cultivation.

Heterosporous cycles are also found in European pteridophytes. In *Marsilea* and *Pilularia* the formation of viable megaspores involves the regular resorption of three spores in each tetrad, similar to the situation in the seed plants. In *Selaginella* megasporogenesis is less regular, involving loss of both megaspore mother cells and meiotic products. The formation of the megaspores in *Isoetes* appears to follow simply from the many fewer mother cells in the megasporangium. Both *Selaginella* and *Isoetes* seem to represent attempts at heterosporous cycles of limited evolutionary success.

Key words: fertility, incompatibility, apogamy, heterospory.

Resumen.

Pese a que la necesidad del agua para la fecundación restringe la distribución de los pteridófitos, algunas especies son capaces de vivir en situaciones de notable sequedad. La fecundación en el ciclo sexual puede, por otra parte, estar limitada por otros factores, entre ellos: errores en la fecundación, competencia entre embriones, autoincompatibilidad, acumulación de factores letales esporofíticos (carga genética), y, en algunas especies, posibles interferencias entre la expresión de la masculinidad y femineidad en el mismo gametófito.

Los ciclos vitales aberrantes son frecuentes en los helechos europeos. Todos, por lo que se conoce hasta este momento, dependen de la formación de núcleos de restitución, que dan lugar a esporangios con ocho células madres de las esporas. Los embriones son formados apogámicamente. Unos pocos ciclos vitales presentan aposporia y apogamia (y quizás partenogénesis), pero estos casos únicamente se mantienen en cultivo.

Los ciclos heterosporicos también se encuentran en los pteridófitos europeos. En *Marsilea* y *Pilularia* la formación de megásporas viables implica la reabsorción regular de tres esporas en cada tétrada,

de forma similar a lo que ocurre en los espermatófitos. En *Selaginella* la megasporogénesis es menos regular, presentándose la pérdida tanto de las células madre de las esporas y como los productos de la meiosis. La formación de megásporas en *Isoetes* parece seguir un proceso simple a partir de un número menor de células madres en el esporangio. Tanto *Selaginella* como *Isoetes* parecen representar intentos dirigidos hacia ciclos heterospóricos de un éxito evolutivo limitado.

Palabras clave: Fecundación, Incompatibilidad, Apogamia, Heterosporia.

INTRODUCTION.

The life cycle of the pteridophyte is one of the best known examples of the "Alternation of Generations". The two generations (sporophyte and gametophyte) are, except for the sporophyte in its embryonic phase, entirely independent of each other. The regular cycle involves fusion of spermatozoid and egg. This is one of the reasons why many pteridophytes flourish where moisture promotes the opening of antheridia and archegonia, and the spermatozoids are able to swim to the egg. Some pteridophytes with normal cycles are nevertheless able to persist in remarkably dry situations. Their reproduction is then dependent on seasonal rainfall or heavy dew. A familiar example is the ubiquitous fern *Anogramma leptophylla*. The sporophyte here is unusual in being ephemeral. The gametophyte, which is partly tuberous and subterranean, is able to withstand the dryness of summer. Fertilization depends upon the moisture of autumn and winter.

FEATURES OF SEXUAL CYCLES.

Examination of gametophytes of the fern *Pteridium* after they have placed in a suspension of spermatozoids shows that many more eggs have been fertilized than yield embryos. The reason for the failure of many zygotes to develop is not known. It may be that the period of viability of the egg cell is very short, and only one, or very few, are capable of further growth at the time of fertilization. Another possible cause may lie in errors of fertilization. If the spermatozoid penetrates the egg obliquely, the sperm nucleus may pass to one side of the egg nucleus instead of directly into it (BELL, 1979). The two nuclei then seem to lie quietly side by side with no attempt at fusion. Finally, competition or hormonal interaction between zygotes may cause a number to regress. Evidence that influences of this kind exist is provided by experiments with dimethyl sulphoxide (DMSO). The presence of a low concentration of DMSO in the medium does not interfere with the growth of the gametophytes of *Pteridium*. After flooding with a suspension of spermatozoids such gametophytes yield, instead of one or two, up to five vigorous sporophytes (SHEFFIELD, 1984). DMSO is known to affect membrane permeability and it may produce its effect by limiting inter-zygotic interaction.

An interesting aspect of the normal homosporous life-cycle is the possibility of self-incompatibility tending to restrict intragametophytic fertilization. The first investigation of this question was undertaken by CZAJA (1921). He concluded that both self- and cross-fertilization were frequent in the species he studied (all non-European ferns). The first European fern to be subjected to careful experimentation was *Pteridium*. WILKIE (1956) investigated three Scottish populations of bracken, gathering his spores from a single frond in each instance. In a preliminary experiment he isolated gametophytes and grew them to sexual maturity. He then compared the effects of flooding one series of isolated gametophytes with water, and a second series with mixed

spermatozoids from the original dense culture. With gametophytes from one population, flooding with water yielded embryos in only 15% of the cultures, whereas spermatozoids were effective in 83%. The results from other populations were equally impressive. In further experiments pairs of gametophytes, randomly selected, were isolated in petri dishes, and when sexually mature flooded with water. In about half the pairs (50-63%) each gametophyte produced a sporophyte. The remainder were either barren (30-50%), or in a few instances (0-9%) only one gametophyte produced a sporophyte. Further experiments with clones raised from the original gametophytes confirmed these results. The indications are therefore that WILKIE's population of *Pteridium* possessed a 1-gene, 2-allele, incompatibility system which severely restricted, but did not entirely eliminate the possibility of self-fertilization. Subsequently KLEKOWSKI (1972) obtained similar results from a population of *Pteridium* in Australia, but results from elsewhere were variable, ranging from indications of a 2-gene incompatibility system to complete self-fertility. In view of these wide divergences KLEKOWSKI prefers to hold recessive sporophytic lethals responsible for infertility in *Pteridium*, and not genetic self-incompatibility. More recently SCHNELLER (1988), working with *Athyrium filix-femina*, provided evidence for the inadequacy of both self-incompatibility and genetic load, acting either separately or together, to explain completely the results of breeding experiments. He concludes that other factors, as yet unidentified, may play a role in determining the fertility. The extent to which the results obtained with *Pteridium* and *Athyrium* relate to other European ferns is not known.

A possibility not taken into consideration by WILKIE and KLEKOWSKI is that in *Pteridium* oogenesis may not be successfully completed if antheridia are differentiating on the same gametophyte. The gametophytes are initially male. Some (the "ameristic" gametophytes) remain male indefinitely, but the remainder become cordate and begin to bear archegonia. Antheridia, if any, are then confined to basal proliferations. Renewed production of antheridia on the main prothallus is usually associated with cessation of activity of the apical meristem. The apical notch disappears and the production of archegonia ceases. Sporophytes emerging from late-formed archegonia in gametophytes in this condition are often ill-formed. It seems likely that both the production of viable egg cells in *Pteridium* and normal embryogeny depend upon the gametophyte having an active apical meristem. It is not clear whether WILKIE and KLEKOWSKI in setting up their experiments were always dealing with gametophytes which were reproductively normal. A similar uncertainty applies to SCHNELLER's experiments, but oogenesis in *Athyrium* has not been investigated as extensively as in *Pteridium*. In some tropical ferns (e.g. *Lygodium*) antheridia and archegonia are regularly intermixed but so far as known this is not a feature of any European species.

Despite these observations, the evidence from the electrophoresis of extractable proteins is that the reproduction of *Pteridium* is predominantly by outcrossing (WOLF et al., 1987). The explanation may however lie in the temporal separation of antheridia and archegonia in the development of the gametophyte. In European ferns generally *Pteridium* is probably not unique in showing individual variations in the development of the gametophytes. Although most of the gametophytes in a culture of a given species may show one of the sequences of sex-expression recognized by KLEKOWSKI (1969) and MASUYAMA (1975), it is likely that there would always be sufficient deviation to provide for cross-fertilization. Selfing would seem to be improbable in natural conditions without invoking self-incompatibility.

Numerous hybrids between species, and even some between genera (for example, between *Asplenium* and *Phyllitis*) are known in ferns. Nevertheless in many instances hybridity seems to be prevented by the foreign spermatozoid reaching, but failing to penetrate, the egg cell (HOYT, 1910). In some instances in attempting to cross genera (for example *Athyrium* and *Dryopteris*) SCHNELLER (1981) has found that the foreign spermatozoids, although chemotactically attracted to the opened archegonium, are immobilized as they enter the mucilage emerging from the canal. In consequence none reaches the egg cell. The behaviour of spermatozoids in the archegonial mucilage is however complex. In *Pteridium* SHEFFIELD (personal communication) has found that even native spermatozoids are immobilized in the mucilage which first issues from the canal. Only those which arrive later as the first mucilage disperses find a free passage to the egg cell.

ABERRANT LIFE CYCLES.

Some European ferns maintain themselves by aberrant cycles. Particularly notable are *Dryopteris affinis* subsp. *affinis* and associated forms formerly placed under *D. borrieri*. The cycle of these ferns, first worked out by the German pteridologist DÖPP (1932; 1939), involves an imperfect mitosis in the final division of the sporogenous lineage. In this mitosis telophase is omitted. Consequently when the nuclear envelope reforms it encloses a doubled number of chromosomes, forming a so-called *restitution nucleus*. Interestingly the cell makes an attempt to divide, but the transverse wall which grows in from the margins of the cell, and which may even pinch the nucleus, is rapidly resorbed (SHEFFIELD et al., 1983). The consequence is that a large spore mother cell is formed, 8 taking up the space which would be occupied by 16 in a normal sexual fern. The spores are correspondingly larger: those of *D. affinis* subsp. *affinis*, for example, may reach a diameter of about 80 µm, compared with about 40 µm in *D. oreades*. Meiosis in *D. affinis* subsp. *affinis*, which has two sets of chromosomes in its nucleus before restitution, is fairly regular. Other apogamous forms related to *D. affinis* have three, four or five sets of chromosomes, and the events in the sporangium are correspondingly less regular. As well as those containing 8 spore mother cells, other sporangia contain 4 or 16. These are mostly barren. An occasional viable spore may be produced. This aspect has not been studied in detail, but persistence might lead to valuable information about the origin of the apogamous species (MANTON, 1950).

The spores of *D. affinis* subsp. *affinis* germinate freely. They pass through a brief male phase, in which perfect spermatozoids are formed, and then become cordate. The apogamous embryo arises in the position in which archegonia would appear in a sexual fern. Subspecies of *D. affinis* containing more than two sets of chromosomes may have arisen by archegonia of a related sexual species having been fertilized by spermatozoids from *D. affinis* subsp. *affinis*. DÖPP (1941) carried out such a hybridization with *D. filix-mas* and found that the progeny was also apogamous. Gametophytes of *D. affinis* subsp. *affinis* and of other apogamous ferns occasionally produce archegonia (LAIRD & SHEFFIELD, 1986). There is no evidence that they are functional, but they have been little studied.

Another form of apogamous cycle, detected in the *Hymenophyllaceae*, *Polypodiaceae* and *Aspleniaceae*, involves the formation of 32 diplospores in place of 64 normal spores (WALKER, 1985). The nucleus of the spore mother cell enters meiosis, but synapsis is entirely absent. Only the second division of meiosis takes place. In consequence the diplospores contain an unreduced chromosome number. So far as is known this form of cycle is not represented in Europe, but it may yet be found.

A third form of cycle involving apogamy is found in Europe, but only in varieties maintained in cultivation. An example is provided by *Athyrium filix-femina* var. *clarissima*. The fertile frond fails to produce perfect sporangia, but gametophytic outgrowths occur in the soral region. If the frond is in contact with soil they become established and provided a means of propagation. New sporophytes arises either directly from the gametophyte, or (in one form) parthenogenetically from egg cells (FARMER & DIGBY, 1907). Unfortunately this variety is now very rare and it has not been possible to re-investigate it by current techniques.

Apart from the cycles described in the foregoing, aberrations of the normal cycle are not uncommon in experimental conditions. Fronds, or portions of fronds, for example, particularly those that are first formed, will produce gametophytes if detached and laid on soil, or on a mineral-agar medium in sterile conditions (SHEFFIELD & BELL, 1981). Sometimes apospory will occur if the frond is still attached, especially if the petiole is damaged (SHEFFIELD et al., 1982). Aposporous gametophytes are perfect in function. The chromosome number is unreduced, and the gametes can be used to generate triploid or tetraploid sporophytes. It is possible that this has occurred occasionally in Nature, leading to the production of auto- and allotetraploids. Alternatively tetraploids may have been arisen by the chance production of unreduced spores (GASTONY, 1986) or by chance somatic doubling. The latter has been detected in the fronds of haploid plants of

Athyrium filix-femina (SCHNELLER, 1983), and in hybrids between *A. filix-femina* and *A. distensifolium* (SCHNELLER & RASBACH, 1984).

In soil cultures the apogamous development of sporelings from the gametophytes of sexual ferns is usually induced by prolonged culture with watering solely from below so that no gametes are released. By careful control of hydration it is sometimes possible to obtain normal and apogamous sporelings from the same gametophyte, as, for example, with the diploid gametophytes of *Asplenium septentrionale* (D. E. MEYER, 1952).

If such apogamous sporelings can be brought to maturity an analysis of the behaviour of the chromosomes at meiosis is likely yield insight into the origin of the tetraploid forms. MANTON & WALKER (1954), for example, found only univalents in the prophase of meiosis in apogamous sporelings of *Dryopteris dilatata* and *D. filix-mas*, confirming the allotetraploid nature of these species. Results with supposed autotetraploids have been particularly interesting. Species such as the tetraploid *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrialeans* show only bivalents at normal meiosis and behave as diploids (LOVIS, 1977). However, although apogamous sporelings of this subspecies also show bivalents at meiosis, they tend to fall apart at the end of prophase (BOUHARMONT, 1972). This, together with the absence of quadrivalents in normal meiosis, suggest imperfect homology. Tetraploid forms such as *A. trichomanes* subsp. *quadrialeans* may have arisen by chromosome doubling of hybrids between slightly different genotypes, possibly formed at sites of overlap of different ecotypes. Perfect autotetraploids raised from aposporously generated gametophytes show quadrivalents at meiosis (VIDA, 1970) and their growth (as in *Pteridium*, K. I. MEYER, 1945; personal observations) is often irregular. It seems unlikely that such forms would become established in the wild. The mechanism by which a perfect autotetraploid could become "diploidized" is also unknown.

Present evidence suggest that the successful production of apogamous forms by ferns with a sexual cycle depends upon the gametophytic nucleus being at least diploid and possibly hybrid. Certainly in a species such as *Pteridium*, which behaves genetically as a diploid (WOLF et al., 1987), apogamy can be achieved only with difficulty (WHITTIER & STEEVES, 1960) and the outgrowths fail to become established. *Phyllitis scolopendrium* provides an apparent exception and deserves further study. Although believed to be a simple diploid (MANTON, 1950), apogamous sporeling can be obtained relatively easily and even occur in Nature (REEKMANS, 1959). The readiness with which *Phyllitis* throws crested varieties (ANDERSSON-KOTTÖ, 1929) and forms with abnormal reproduction (ANDERSSON-KOTTÖ & GAIRDNER, 1936) may indicate some kind of genetic instability which also affects the normal cycle.

In the homosporous fern allies the life cycles, so far as known, are sexual. Apogamy may occur in cultures, but the cytological relationships are not clear.

HETEROSPORUS CYCLES.

Pilularia and *Marsilea* display true heterospory. The developing megasporangium in these ferns contains several megaspore mother cells. Each undergoes meiosis, and in the electron microscope the four megaspores in each newly-formed tetrad are visually identical (Fig. 1). Nevertheless, selective degeneration begins in the tetrad (Fig. 2) and continues as the tetrad opens. Only one spore in each tetrad survives. Competition between the surviving megaspores reduces their number still further. When the megasporangium is ripe, it normally contains only one large megaspore filled with food reserves (BELL, 1985). Regular resorption of three of the meiotic products in each tetrad seems to represent a distinct jump in evolution. It is not a feature likely to have been arrived at progressively from simple inequalities in spore size. The same kind of heterospory is found in the seed plants. Some of the earliest seed plants, like *Marsilea* but unlike the living forms, also produced their megaspores in tetrahedral tetrads (PETTITT, 1969).

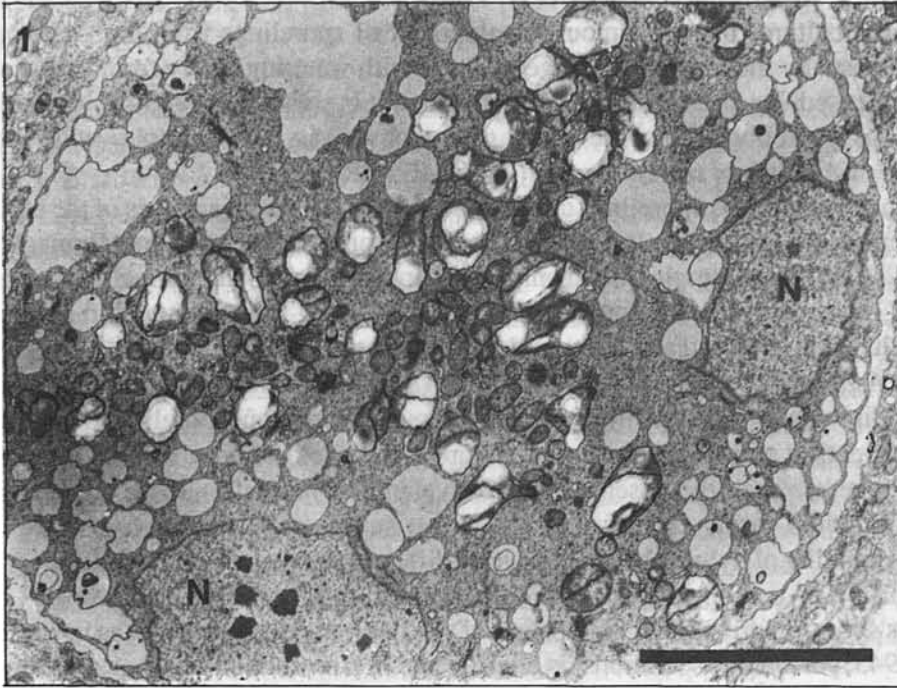


Fig. 1. *Marsilea vestita*. Section of a very young tetrad of megaspores before the formation of dividing walls. Two nuclei (N) are visible. The mitochondria and plastids (which contain starch and which appear white) are congregated at the cleavage planes (three of which are sectioned). No differences are evident between the spores. Scale 5 μ m.

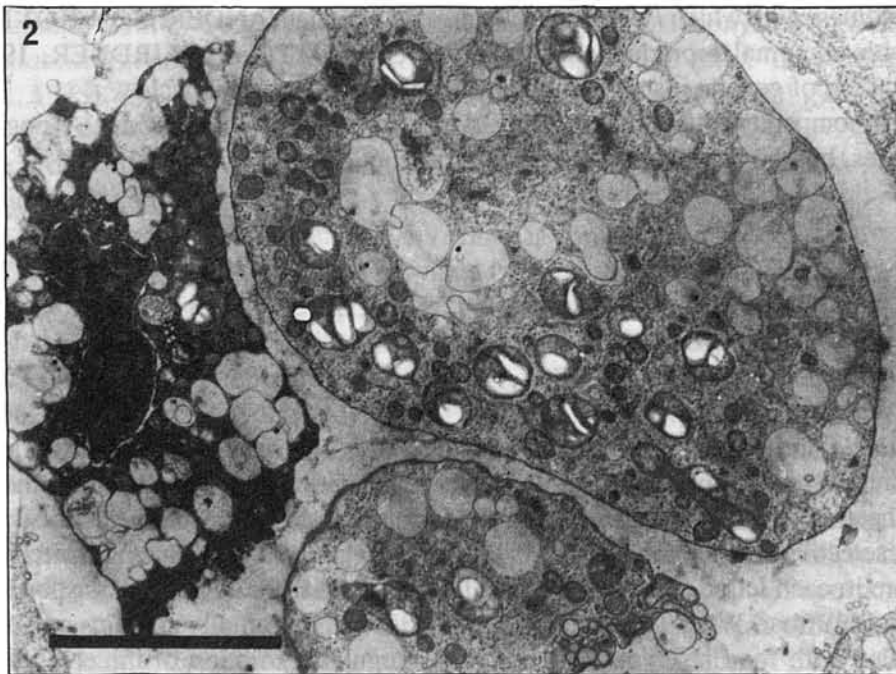


Fig. 2. *Marsilea vestita*. Section of a later tetrad. One megaspore (left) has begun to degenerate before the spores of the tetrad separate. Scale 5 μ m.

Parthenogenesis occurs in *Marsilea* and *Pilularia* in experimental conditions (NATHANSON, 1900), but it is not known whether it is a feature of European species in Nature. It is however found in species of *Marsilea* frequenting seasonal pools in North India (BHARDWAJA & ABDULLAH, 1972; BHARDWAJA, personal communication). The cytology has still to be worked out.

Megasporogenesis in *Selaginella* is less regular than in *Marsilea*. Some of the megaspore mother cells fail to complete meiosis, and not all the megaspores reach maturity (PETTITT, 1971, 1977). In *Isoetes* megasporangia and microsporangia differ sharply in the number of spore mother cells, and there is no ordered degeneration of meiotic products on the female side (although there may be resorption of archaespore tissue earlier in the female lineage). Both *Selaginella* and *Isoetes* seem to be experiments in alternative forms of heterospory of limited evolutionary success.

CONCLUSIONS.

The life cycles of the European pteridophytes provide a wealth of material for experimental investigation both in the laboratory and in the field. It is not known, for example, whether antheridiogens, which are produced and liberated by young gametophytes of ferns, and which tend to hold *in vitro* cultures in the male phase. (NÄF, 1979), are equally effective in the field. In natural conditions they may be rapidly destroyed by soil organisms. The origins and genomic constitutions of the apogamous ferns such as *Dryopteris affinis* and *Pteris cretica* have still to be firmly established. Although the apogamous ferns are generally thought to be of hybrid origin (MANTON, 1950), this has been questioned (GASTONY & GOTTLIEB, 1985; GASTONY, 1985). Electrophoretic evidence indicates that apogamous forms of *Pellaea* native to the United States may have had an autopolyploid origin. Study of the Pteridophyta can also contribute significantly to solving the problems of the Alternation of Generations. Advances in electron microscopy such as immunogold cytochemistry applied to sporogenesis and gametogenesis, for example, will begin to reveal why spores grow into gametophytes and zygotes into sporophytes.

All the materials necessary for research into these fundamental areas of plant biology are available to the European pteridologist.

REFERENCES

- ANDERSSON-KOTTÖ, I. (1929). A genetical investigation in *Scolopendrium vulgare*. *Hereditas*, 12: 109-178.
- ANDERSSON-KOTTÖ, I. & GAIRDNER, A.E. (1936). Inheritance of apospory in *Scolopendrium vulgare*. *J. Gen.*, 32: 189-228.
- BELL, P.R. (1979). Gametogenesis and fertilization. In A.F. Dyer (ed.), *The experimental biology of ferns*, pp. 471-503. Academic Press, London.
- BELL, P.R. (1985). Maturation of the megaspore in *Marsilea vestita*. *Proc. r. Soc. London*, B223: 485-494.
- BHARDWAJA, T.N. & ABDULLAH, S. (1972). Some observations on parthenogenetic sporelings of the water fern *Marsilea*. *Nova Hedwigia*, 21: 521-528.
- BOUHARMONT, J. (1972). Meiosis and fertility in apogamously produced diploid plants of *Asplenium trichomanes*. In C.D. Darlington and K.R. Lewis (eds.), *Chromosomes today*, vol. 3, pp. 253-258, Longman, London.

- CZAJA, A.Th. (1921). Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. *Z. Bot.*, 13: 545-589.
- DÖPP, W. (1932). Die Apogamie bei *Aspidium remotum*. *Al. Br. Planta*, 17: 86-152.
- DÖPP, W. (1939). Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Dryopteris*. *Planta*, 29: 481-533.
- DÖPP, W. (1941). Über *Dryopteris paleacea* Christensen. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, 59: 423-426.
- GASTONY, G.J. (1985). The origins of apogamous ferns. *Amer. J. Bot.*, 72: 917-918.
- GASTONY, G.J. (1986). Electrophoretic evidence for the origin of fern species by unreduced spores. *Amer. J. Bot.*, 73: 1563-1569.
- GASTONY, G.J. & GOTTLIEB, L.D. (1985). Genetic variation in the homosporous fern *Pellaea andromedifolia*. *Amer. J. Bot.*, 72: 257-267.
- HOYT, W.D. (1910). Physiological aspects of fertilization and hybridization in ferns. *Bot. Gaz.*, 49: 340-370.
- KLEKOWSKI, E.J. Jr. (1969). Reproductive biology of the Pteridophyta. II. Theoretical considerations. *Bot. J. Linn. Soc.*, 62: 347-359.
- KLEKOWSKI, E.J. Jr. (1972). Evidence against genetic self-incompatibility in the homosporous fern *Pteridium aquilinum*. *Evolution*, 26: 66-73.
- LAIRD, S. & SHEFFIELD, E. (1986). Antheridia and archegonia of the apogamous fern *Pteris cretica*. *Ann. Bot.*, 57: 139-143.
- LOVIS, J.D. (1977). Evolutionary patterns and processes in ferns. *Adv. Bot. Res.*, 4: 230-415.
- MANTON, I. (1950). *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. University Press, Cambridge.
- MANTON, I. & WALKER, S. (1954). Induced apogamy in *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray and *D. filix-mas* (L.) Schott emend. and its significance for the interpretation of the two species. *Ann. Bot.*, 18: 377-383.
- MASUYAMA, S. (1975). The sequence of the gametangium formation in homosporous fern gametophytes. *Sci. Rep. Kyoiku Daigaku Tokyo Sec.*, B 16: 47-69.
- MEYER, D.E. (1952). Untersuchungen über Bastardierung in der Gattung *Asplenium*. *Bibliotheca Bot.*, 123: 1-33.
- MEYER, K.I. (1945). Apospory and polyploid forms in *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Bull. Soc. Nat. Moscow, Sect. Biology*, 50: 74-87.
- NÄF, U. (1979). Antheridiogens and antheridial development. In A.F. Dyer (ed.), *The experimental biology of ferns*, pp. 436-470. Academic Press, London.
- NATHANSON, A. (1900). Ueber Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, 18: 99-109.
- PETTITT, J.M. (1969). Pteridophytic features in some Lower Carboniferous seed megaspores. *Bot. J. Linn. Soc.*, 62: 233-239.
- PETTITT, J.M. (1971). Developmental mechanisms in heterospory. I. Megasporecyte degeneration in *Selaginella*. *Bot. J. Linn. Soc.*, 64: 237-246.
- PETTITT, J.M. (1977). Developmental mechanisms in heterospory: Features of post-meiotic regression in *Selaginella*. *Ann. Bot.*, 41: 117-125.
- REEKMANS, M. (1959). Contribution à l'étude de l'apogamie chez *Asplenium scolopendrium* L. *Lejeunia*, 21: 21-28.
- SCHNELLER, J.J. (1981). Evidence for intergeneric incompatibility in ferns. *Pl. Syst. Evol.*, 137: 45-56.
- SCHNELLER, J.J. (1983). Haploid sporophytes in *Athyrium filix-femina* (L.). Roth and evidence for somatic diploidization in one of them. *Bot. Helvetica*, 93: 85-90.
- SCHNELLER, J.J. (1988). Remarks on reproductive biology of homosporous ferns. *Pl. Syst. Evol.*, 161: 91-94.
- SCHNELLER, J.J. & RASBACH, H. (1984). Hybrids and polyploidy in the genus *Athyrium* (Pteridophyta) in Europe. *Bot. Helvetica*, 94: 81-89.
- SHEFFIELD, E. (1984). Effects of dimethyl sulphoxide on the gametophytic and sporophytic phases of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Ann. Bot.*, 54: 531-536.

- SHEFFIELD, E. & BELL, P.R. (1981). Experimental studies of apospory in ferns. *Ann. Bot.*, 47: 187-195.
- SHEFFIELD, E., BELL, P.R. & LAIRD, S. (1982). Tracheary occlusions in fronds of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn showing apospory. *New Phytol.*, 90: 321-325.
- SHEFFIELD, E., LAIRD, S. & BELL, P.R. (1983). Ultrastructural aspects of sporogenesis in the apogamous fern *Dryopteris borrieri*. *J. Cell. Sci.*, 63: 125-134.
- VIDA, G. (1970). The nature of polyploidy in *Asplenium rutamuraria* L. and *A. lepidum* C. Presl. *Caryologia*, 23: 525-547.
- WALKER, T.G. (1985). Some aspects of agamospory in ferns- the Braithwaite system. *Proc. r. Soc. Edin.*, 86B: 59-66.
- WHITTIER, D.P. & STEEVES, T.A. (1960). The induction of apogamy in the bracken fern. *Canad. J. Bot.*, 38: 925-930.
- WILKIE, D. (1956). Incompatibility in bracken. *Heredity*, 10: 247-256.
- WOLF, P.G., HAUFLER, C.H. & SHEFFIELD, E. (1987). Electrophoretic evidence for genetic diploidy in the bracken fern (*Pteridium aquilinum*). *Science*, 236: 947-949.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

EL PAPEL DE LA PALINOLOGÍA EN LOS ESTUDIOS ACTUALES SOBRE PTERIDÓFITOS

CARMEN PRADA

Departamento de Biología Vegetal I. Universidad Complutense. MADRID

Resumen.

Se comentan brevemente algunos aspectos relacionados con la forma, tamaño, estructura y ornamentación de las esporas de pteridófitos, destacando el interés que presentan desde el punto de vista biológico, taxonómico y filogenético.

Palabras clave: Pteridophyta, esporas.

Summary.

From a general point of view some features concerning shape, size, structure and ornamentation of pteridophytes' spores are treated, pointing out their biological, taxonomical and phylogenetic value.

Key words: Pteridophyta, spores.

INTRODUCCION.

Los caracteres relacionados con las esporas de pteridófitos no han sido tomados en consideración con fines taxonómicos hasta tiempos relativamente recientes (cf. BROWN, 1960); es a partir de la década de los 50 cuando los estudios palinológicos sobre pteridófitos empiezan a incrementarse, obteniéndose resultados cada vez más satisfactorios gracias al perfeccionamiento de los medios de observación. El uso del microscopio electrónico de barrido se ha generalizado para el estudio de la ornamentación de las esporas, y el microscopio electrónico de transmisión ha sido un instrumento imprescindible para conocer la génesis y ultraestructura de las paredes que integran la esporodermis.

Los caracteres esporales han servido también en ocasiones para establecer posibles relaciones filogenéticas entre táxones de diferentes rangos, y han permitido detectar anomalías en los procesos reproductivos de algunas especies, fundamentalmente en relación con la hibridación y apogamia.

En términos generales, cada especie de pteridófito presenta un esporotipo fijo, dentro de ciertos límites, y muchas veces característico hasta el punto de poder diferenciar las especies de algunos géneros utilizando casi exclusivamente los caracteres esporales.

Desde el punto de vista taxonómico, los caracteres más relevantes son los que se refieren a la forma, tamaño, estructura y ornamentación de las esporas.

FORMA.

En los pteridófitos se encuentran dos tipos básicos de esporas, unas con simetría radial (esporas triletas o tetraédricas), y otras con simetría bilateral (esporas monoletas). En ambos casos presentan una abertura única o lesura situada en la cara proximal, que en las esporas triletas es trirradiada, formada por tres brazos que convergen en el polo proximal, mientras que en las monoletas es linear. Estas dos formas se originan por la diferente orientación de los planos de división de la célula madre de las esporas y por la diferente disposición de las esporas en la tétrade.

Las esporas triletas son las más frecuentes en la mayor parte de las familias de pteridófitos y parecen corresponder al tipo más primitivo.

A estos dos tipos básicos hay que añadir las esporas esferoidales de *Equisetum*, que tienen la peculiaridad de poseer eláteres; inicialmente se pensó que eran aletas, pero LUGARDON (1975) indica que presentan una abertura casi circular próxima al punto de inserción de los eláteres, formada por el adelgazamiento a ese nivel de las dos capas del exosporio y con un obturador subapertural en forma de lente biconvexa, de la misma naturaleza que el exosporio.

Las esporas triletas pueden tener diversas formas; su contorno en vista polar (amb) varía de circular a más o menos triangular, con estados intermedios. NAYAR & DEVI (1966) ilustraron las posibles formas de estas esporas atendiendo al contorno, tanto en vista polar como ecuatorial. En las esporas monoletas se observan también formas variadas; NAYAR & DEVI (1964), intentando establecer una terminología precisa para las descripciones esporales, indicaron como formas más frecuentes de esporas monoletas las ovadas, oblongas y elípticas, refiriéndose al contorno en vista polar, y las plano-convexas o cóncavo-convexas, cuando se observan en vista ecuatorial longitudinal.

Un género dado tiene como carácter fijo el tipo de espора (monoleta o trileta), salvo en algunos casos como *Lindsaea*, *Gleichenia*, *Vittaria*, *Antrophyum* y *Loxogramme*, donde aparecen ambas formas, dependiendo de las especies (cf. TRYON & TRYON, 1982; WAGNER, 1985). En relación con el tipo de espора hay que señalar que en algunas especies se han detectado ocasionalmente, o con frecuencia, esporas monoletas entre las típicas triletas de la especie y a la inversa.

NAYAR & DEVI (1965) encontraron muchas esporas monoletas mezcladas con las triletas de *Ctenopteris brevivenosa*; en este mismo género WAGNER (1985) señala la presencia de esporas bilaterales, la mayoría monoletas, pero otras con una lesura trirradiada algo modificada. Así mismo, DEVI (1974) encontró que en plantas cultivadas de *Pteris longifolia* se formaban, junto con las esporas normales triletas, algunas monoletas; a lo largo de tres años consecutivos el porcentaje de esporas monoletas se fue incrementando, fenómeno que fue interpretado como una posible mutación inducida por el cultivo, que pone de manifiesto una tendencia evolutiva hacia la transformación de esporas triletas en monoletas.

En sentido inverso, CHANDRA (1973) observó gran número de esporas triletas mezcladas con las típicas monoletas de *Lastrea tenericaulis*, así como varias formas esporales intermedias; según este autor, la presencia de esporas triletas en esta especie, considerada como primitiva en la familia *Thelypteridaceae*, podría apoyar la hipótesis de una relación filogenética con *Cyatheaceae*. Estas alteraciones en el tipo de esporas que implican irregularidades en la forma general y en la lesura, se han encontrado con frecuencia en especies apógamas y en ciertos híbridos; WAGNER & al. (1986) describen algunos de los síntomas esporales y esporangiales por los que se pueden detectar híbridos interespecíficos, como son la aparición de esporangios pequeños y mal

desarrollados, esporas colapsadas o arrugadas, muy variables en la forma, a veces dobles y conectadas por un istmo, generalmente oscuras, con protoplastos diminutos o muy grandes y perisporio casi siempre muy desarrollado. Así mismo, resulta un carácter especialmente útil en muestras que ya han descargado las esporas, la aparición en los esporangios de los híbridos de depósitos de glóbulos de material oscuro cuyo color recuerda a la sustancia del perisporio.

En estos híbridos, aparentemente estériles debido a la meiosis irregular que origina esporas abortivas, se ha visto que la capacidad de germinación de esas esporas, en géneros como *Dryopteris* o *Asplenium*, puede resultar inesperadamente alta. WHITTIER & WAGNER (1971) realizaron un estudio detallado en un grupo de híbridos de *Dryopteris*, algunos de los cuales resultaron fértiles, posiblemente debido a la formación de esporas viables no reducidas. En estos casos es frecuente que los gametófitos originados sean capaces de producir esporófitos apógamos, y también puede ocurrir que se formen en ellos anteridios funcionales cuyos espermatozoides se ha comprobado que intervienen en el retrocruzamiento con uno de los parentales, proporcionando una interesante vía de formación de nuevos táxones (MORZENTI, 1962; GASTONY, 1986).

La formación de diplósporas por diversos mecanismos, tiene una gran importancia en la especiación de ciertos grupos de pteridófitos, particularmente en relación con los fenómenos de poliploidía y apogamia.

Finalmente, señalaremos que el fracaso en la formación de esporas viables no siempre se debe a la hibridación; KANAMORI (1969) y WAGNER & al. (1986) indican que puede haber factores genéticos, como la aparición de mutantes, que influyen en la formación de esporas abortivas, o bien, pueden ser factores ambientales como un cambio brusco de temperatura o un período extremadamente seco durante la esporogénesis, los que condicionen en una especie sexual normal la aparición de esporas abortivas.

TAMAÑO.

Habitualmente las esporas de una especie poseen dimensiones más o menos uniformes, y las medidas presentan una curva de distribución normal.

Al analizar la literatura disponible referente a las esporas de pteridófitos se observa que en muchas ocasiones los autores no especifican en qué posición consideran las esporas para efectuar las medidas, ni tampoco si en ellas incluyen o no el perisporio; la falta de método estandarizado en el medio de montaje y en la realización de las medidas ha planteado serias dificultades al comparar los datos ofrecidos por diferentes autores. Este problema ya fue puesto de manifiesto, entre otros, por LOVIS (1964) quien, al estudiar los tamaños esporales en el complejo europeo de *Asplenium trichomanes*, encontró un 30% de discrepancia entre sus datos y los aportados anteriormente por MEYER (1962).

A diferencia de lo que ocurre con el estudio del polen, la acetólisis no suele aplicarse a las esporas de helechos, salvo en algunos trabajos específicamente palinológicos, con el inconveniente de que en muchos casos el perisporio se destruye, se fragmenta o se desprende durante el proceso acetolítico. Las medidas de las esporas acetolizadas y no acetolizadas pueden variar; según indican NAYAR & DEVI (1964), en la familia *Aspidiaceae* la acetólisis provoca un incremento de tamaño en las esporas de algunas especies, siendo este incremento un carácter aparentemente específico determinado por la diferente estructura de las paredes esporales en cada especie. En otros grupos las medidas no se ven afectadas por el tratamiento.

El aumento de tamaño de las esporas en una especie dada o en un grupo de especies, puede estar en relación con dos situaciones, la poliploidía y la adaptación a ciertos medios ecológicos (WAGNER, 1974). En cuanto a la poliploidía, hay en la actualidad numerosas evidencias en diferentes géneros de que el tamaño esporal aumenta con el nivel de ploidía, si bien puede ocurrir que dos especies diploides de un mismo género tengan tamaños esporales muy diferentes, como se ha visto en *Dryopteris* (BRITTON, 1968); esto puede deberse a diversos factores entre los cuales BARRINGTON & al. (1986) mencionan la adaptación a la dispersión, razones nutricionales, o

factores ambientales, por lo que el tamaño esporal está determinado, al parecer, no sólo por el nivel de ploidía sino también por la biología reproductiva y el régimen ambiental de cada taxon.

No es frecuente que los datos de los tamaños esporales incluyan análisis estadísticos, que son particularmente útiles en los complejos poliploides, sobre todo cuando las diferencias morfológicas entre los táxones no son muy marcadas, como ocurre habitualmente con los autopoliploides y sus ancestros diploides. La aplicación de métodos estadísticos al estudio de tres complejos de especies pertenecientes a tres familias distintas de pteridófitos ha permitido concluir a BARRINGTON & al. (1986), entre otras cosas, que los tamaños esporales de los poliploides dependen del tamaño celular de los progenitores diploides y del nivel de ploidía.

Así mismo, sostienen que se puede predecir el tamaño esporal de un alotetraploide a partir de los tamaños conocidos de sus progenitores diploides, multiplicando la media de los dos volúmenes esporales por una constante que refleja el incremento en volumen o en dimensión lineal debido a la poliploidía, aceptando que la duplicación en el número de cromosomas provoca una duplicación del volumen celular.

En sentido inverso, en aquellos complejos en los que se conocen las dimensiones esporales de un tetraploide y de uno de sus progenitores diploides podría inferirse el tamaño esporal del diploide desconocido implicado en el origen de ese poliploide.

Los indicios que pueden proporcionar estos datos acerca de las posibles relaciones entre los miembros de un complejo de especies no son desdeñables, si se tiene en cuenta que son datos fáciles de obtener, accesibles cuando se estudia material de herbario y cuyo análisis puede conducir al planteamiento de hipótesis de trabajo mejor orientadas en aquellos complejos de especies aún no bien conocidos.

Al igual que ocurre con la forma, la presencia de esporas extremadamente variables en tamaño puede ser un síntoma de hibridación, e igualmente se ha comprobado que las especies apógamas son más irregulares que las sexuales.

En relación con los tamaños esporales señalaremos, por último, que en el género monotípico australiano *Platyzoma*, de esporas triletas, se encuentra habitualmente una distribución bimodal en los diámetros ecuatoriales de las esporas; las de menor tamaño, producidas en número de 32 por esporangio, originan gametófitos masculinos filamentosos, mientras que las más grandes (aproximadamente el doble que las anteriores), originan gametófitos espatulados que inicialmente son femeninos, si bien pueden llegar a producir anteridios en una fase más avanzada de su desarrollo. La incipiente heterosporia de este género, junto con la presencia de hojas trimórficas, sirvieron de base a TRYON & TRYON (1981) para situarlo en una tribu separada (*Platyzomateae*) dentro de la familia *Pteridaceae*; este tratamiento sistemático se ha visto reforzado con los resultados del estudio de flavonoides por WOLLENWEBER & al. (1987).

ESTRUCTURA.

El conocimiento de la génesis y estructura de las paredes esporales ha experimentado un avance considerable en los últimos veinte años, gracias a los trabajos de GULLVAG (1968), PETTITT (1971, 1979), ROBERT & al. (1973) y LUGARDON (1972, 1974, 1975), entre otros; este último autor ha estudiado detalladamente la ultraestructura de la esporodermis en especies representativas de todos los grupos de pteridófitos, aportando una terminología precisa para la descripción de las paredes esporales.

En síntesis, los resultados obtenidos hasta el momento permiten afirmar que, en general, las esporas de los pteridófitos tienen la esporodermis formada por tres paredes, exosporio, perisporio y endosporio.

El exosporio es la pared principal de la espora, acetorresistente, continua y con una diferenciación apertural en la cara proximal; es la pared que se organiza en primer lugar tras la meiosis, salvo en el caso de las micrósporas de algunas especies de *Selaginella* e *Isoetes* en las

que existe otra pared, el paraexosporio, más externa y cuya formación se inicia antes que la del exosporio y acaba simultáneamente.

Los estudios realizados en *Botrychium lunaria* por PETTITT (1979) revelan que la morfogénesis de esta pared lleva consigo la formación de varios depósitos distintos, el primero de los cuales se produce por actividad de la propia célula, al parecer mediante la incorporación y fusión de vesículas procedentes del aparato de Golgi, y los otros, por actividad del periplasmodio resultante de la degradación del tapete, que proporciona materiales para la elaboración de la pared esporal.

En la mayoría de los pteridófitos el exosporio es liso por tener un espesor constante, o puede estar muy débilmente ornamentado; los casos de exosporio fuertemente ornamentado se interpretan como indicio de mayor especialización. El perisporio es la pared más externa; en ciertos casos es acetoresistente mientras que en otros se destruye con la acetolisis o es afectado en mayor o menor medida. Es frecuente que se separe fácilmente de la espora, por completo o en fragmentos.

El término perisporio se aplicó en principio a la cubierta esporal más o menos desprendida del cuerpo de la espora, que tenía un aspecto semejante a un saco; es una pared extraordinariamente variable, a veces muy voluminosa, a veces muy tenue, lo que hace que en ocasiones pueda pasar desapercibida.

Al igual que el exosporio, el perisporio está formado por esporopolenina; la elaboración de esta pared comienza siempre después de que el exosporio ha terminado de organizarse y, en la mayor parte de los casos, es responsable de la ornamentación característica de cada especie. Parece ser general que el perisporio deriva directamente del periplasmodio.

GOMEZ & WALTER (1980) detectaron en algunos especímenes de *Macroglossum alidae* la presencia de un tipo de esporas especiales mezcladas con las normales de la especie; tales esporas, a las que denominaron angiósporas, tenían un aspecto semejante a las normales, pero estaban encerradas en una pared externa de iguales características morfológicas que el perisporio, dando la impresión de que éste era doble. El mismo fenómeno lo han observado en *Botrychium* pero aún no se conoce su significado biológico ni si las angiósporas pueden aparecer en helechos leptosporangios.

El endosporio es una pared de poco espesor y se destruye con la acetolisis, por ser de naturaleza celulósica. Está presente sólo en las esporas maduras de algunos pteridófitos y concretamente en las filicneas, esta pared no se forma hasta las primeras fases de la germinación esporal, por lo que las esporas maduras de este grupo no poseen ninguna pared organizada entre el exosporio y el citoplasma de la espora. En *Ophioglossales*, *Osmundales*, *Hymenophyllaceae* y *Psilotales* se ha observado (LUGARDON, 1975) la presencia de una pared infraesporal, el pseudo-endosporio, que ocupa el lugar del endosporio pero que no tiene la función de éste en el momento de la germinación.

Los trabajos de LUGARDON (1974, 1975) han puesto de manifiesto que los datos que proporciona la ultraestructura de las paredes esporales tienen un valor considerable desde el punto de vista filogenético, y su ontogenia puede ser, en algunos grupos de especies, un indicador más fiable de las relaciones sistemáticas entre especies que la propia ornamentación de la espora (RANKER, 1989).

ORNAMENTACION.

Entendemos por ornamentación el conjunto de los elementos esculturales que recubren la parte externa de la espora. Actualmente se dispone de datos precisos en un elevado número de géneros de pteridófitos gracias al empleo generalizado del microscopio electrónico de barrido. Como ya se ha señalado, la ornamentación de las esporas está determinada, en la mayor parte de los casos, por el perisporio.

En condiciones normales, cada especie tiene una ornamentación peculiar, y las variaciones

en el espesor y relieve superficial que se encuentra a veces en una muestra dada hay que atribuir las, generalmente, a que representan diferentes estados en la maduración del perisporio.

En algunos casos se han señalado diferencias en la ornamentación de las esporas de ciertas especies. HILL (1979) encontró en diferentes especímenes de *Anemia oblongifolia* (subgen. *Anemia*) dos ornamentaciones esporales distintas, una de ellas más próxima a la que poseen las especies incluidas en el subgen. *Coptophyllum*; esta variación en la ornamentación esporal, junto con algunas diferencias en los caracteres vegetativos de las plantas, hacen suponer al autor que se trata de un complejo en el que posiblemente hay más de una especie. Una situación semejante comentan PRADA & al. (1990) en *Asplenium serra*, indicando que es necesario revisar un mayor número de muestras de este grupo para explicar adecuadamente el fenómeno.

TRYON (1971) en su estudio sobre *Thelypteris palustris* observó también gran variabilidad en la ornamentación esporal de esta especie, lo que fue atribuido a las adaptaciones estructurales de las esporas a las diferentes condiciones ecológicas o climáticas a lo largo del amplio rango geográfico de este taxon.

Igualmente, HICKEY (1986), refiriéndose a la ornamentación de las megásporas de las especies neotropicales de *Isoetes*, menciona ciertos casos de polimorfismo infraespecífico, algunos de los cuales representan una variación clinal debida a factores geográficos o ecológicos mientras que otros, más difíciles de interpretar, suponen una variación en poblaciones individuales, en una misma planta o incluso en un mismo megasporangio.

Estas observaciones subrayan la necesidad de efectuar estudios palinológicos detallados de cada taxon a partir del análisis de gran número de poblaciones en diferentes puntos de su área de distribución, a fin de precisar los límites de variación esporal que pueden presentar las distintas especies.

Los tipos de ornamentación que aparecen en el conjunto de los pteridófitos son enormemente variados y, en ciertos casos, resulta difícil su descripción, no sólo por la complejidad que pueden presentar, sino también por la aún escasa terminología disponible, que en su mayor parte está tomada de la que se aplica al polen. En este sentido, hay que alabar el esfuerzo de síntesis que suponen trabajos como el de FERRANINI & al. (1986), quienes aportan un glosario de términos palinológicos referentes a esporas de pteridófitos que, sin duda, resulta de gran utilidad. Las características de la ornamentación del perisporio se utilizan habitualmente con fines taxonómicos; son numerosos los ejemplos en los que se comprueba la validez de estos caracteres para diferenciar especies dentro de un género y para evidenciar las afinidades de los géneros dentro de una familia. Así mismo, han servido para apoyar la ubicación de algunos géneros en familias diferentes a las que tradicionalmente estaban asignados, como es el caso del género *Cosentinia*, recientemente segregado de la familia *Sinopteridaceae*, debido fundamentalmente a que presenta una morfología esporal más próxima a la de *Hemionitidaceae*, en la que actualmente se incluye (PICI SERMOLLI, 1985).

De todo lo anterior se puede concluir que los datos obtenidos del estudio palinológico en pteridófitos suponen una aportación muy apreciable, tanto desde el punto de vista taxonómico como filogenético, por lo que el interés creciente que este tipo de estudios ha suscitado entre los pteridólogos está, a nuestro juicio, plenamente justificado.

BIBLIOGRAFIA.

- BARRINGTON, D. S., PARIS, C. A. & RANKER, T. A. (1986). Systematic inferences from spore and stomate size in the ferns. *Amer. Fern J.*, 76 (3): 149-159.
- BRITTON, D. M. (1968). The spores of four species of spinulose wood ferns (Dryopteris) in eastern North America. *Rhodora*, 70: 340-347.
- BROWN, C. A. (1960). What is the role of spores in fern taxonomy?. *Amer. Fern J.*, 50 (1): 6-14.
- CHANDRA, P. (1973). Tetrahedral spores in another species of *Lastrea*. *Amer. Fern J.*, 63 (1): 9-11.
- DEVI, S. (1974). On the occurrence of bilateral spores in cultivated *Pteris longifolia* L. *Grana*

Palynol., 14: 1-3.

FERRARINI, E., CIAMPOLINI, F., PICHI SERMOLLI, R. E. G. & MARCHETTI, D. (1986). Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae. *Webbia*, 40 (1): 1-202.

GASTONY, G. J. (1986). Electrophoretic evidence for the origin of fern species by unreduced spores. *Amer. J. Bot.*, 73 (11): 1563-1569.

GOMEZ, L. D. & WALTER, K. S. (1980). A double spore wall in *Macroglossum*. *Amer. Fern J.*, 70 (2): 45-46.

GULLVAG, B. M. (1968). On the fine structure of the spores of *Equisetum fluviatile* var. *verticillatum* studied in the quiescent, germinated and non-viable state. *Grana Palynol.*, 8 (1): 24-69.

HICKEY, R. J. (1986). Isoetes megaspore surface morphology: nomenclature, variation and systematic importance. *Amer. Fern J.*, 76 (1): 1-16.

HILL, S. R. (1979). Spore morphology of *Anemia* subgenus *Anemia*. *Amer. Fern J.*, 69 (3): 71-79.

KANAMORI, K. (1969). Studies on the sterility and size variation of spores in some species of Japanese *Dryopteris*. *J. Jap. Bot.*, 44: 207-217.

LOVIS, J. D. (1964). The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. *Brit. Fern Gaz.*, 9 (5): 147-160.

LUGARDON, B. (1972). La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isosporées. I. Generalités. Eusporangiées et Osmundales. *Pollen et Spores*, 14 (3): 227-261.

LUGARDON, B. (1974). La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isosporées. II. Filicales. Commentaires. *Pollen et Spores*, 16 (2): 161-226.

LUGARDON, B. (1975). Sur le sporoderme des isosporées et microspores des Ptéridophytes, et sur la terminologie appliquée à ses parois. *Soc. Bot. Fr.*, Coll. Palynologie, 155-167.

MEYER, D.E. (1962). Zur zytologie der Asplenien Mitteleuropas. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 74: 449-461

MORZENTI, V. M. (1962). A first report on pseudomeiotic sporogenesis, a type of spore reproduction by which "sterile" ferns produce gametophytes. *Amer. Fern J.*, 52 (2): 69-78.

NAYAR, B. K. & DEVI, S. (1964). Spore morphology of Indian ferns. I. Aspidiaceae. *Grana Palynol.*, 5 (1): 80-120.

NAYAR, B. K. & DEVI, S. (1965). Spore morphology of Indian ferns. *Grana Palynol.*, 6 (1): 121-127.

NAYAR, B. K. & DEVI, S. (1966). Spore morphology of the Pteridaceae. I. The Pteridoid ferns. *Grana Palynol.*, 6 (3): 476-502.

PETTITT, J. M. (1971). Some ultrastructural aspects of sporoderm formation in Pteridophytes. In G. ERDMAN & P. SORSA (Eds.), *Pollen and Spore Morphology/Plant Taxonomy*, pp. 227-251. Almqvist and Wiksell. Stockholm

PETTITT, J. M. (1979). Ultrastructure and Cytochemistry of spore wall morphogenesis. In A. F. DYER (Ed.), *The experimental Biology of ferns*, pp. 213-252. *Internat. Series Monogr.*, 14. Univ. Sussex. England.

PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1985). The fern genus *Cosentinia* Todaro. *Webbia*, 39 (1): 179-189.

PRADA, C., PANGUA, E., BLANCO, P., CUBAS, P. & PARDO, C. (1990). Las Aspleniaceas de los herbarios de Mutis e Isern. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 46 (2) (en prensa).

RANKER, T. A. (1989). Spore morphology and generic delimitation of New World *Hemionitis*, *Gymnopteris* and *Bommeria* (Adiantaceae). *Amer. J. Bot.*, 76 (2): 297-306.

ROBERT, D., ROLAND-HEYDACKER, F., DENIZOT, J., LAROCHE, J., FOUGEROUX, P. & DAVIGNON, L. (1973). Étude de la paroi siliceuse chez la mégaspore d'*Isoetes setacea* Delille. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276: 2521-2524.

TRYON, A. F. (1971). Structure and variation in spores of *Thelypteris palustris*. *Rhodora*, 73: 444-460.

TRYON, R. & TRYON, A. (1981). Taxonomic and nomenclatural notes on ferns. *Rhodora*, 83: 133-137.

TRYON, R. & TRYON, A. (1982). *Ferns and allied plants*. Springer-Verlag. New York.

WAGNER, F. S. (1985). Bilateral spores in New World Grammitid ferns. *Amer. Fern J.*, 75 (1):

6-11.

WAGNER, W. H. (1974). Structure of spores in relation to fern phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61: 332-353.

WAGNER, W.H., WAGNER, F. S. & TAYLOR, W. C. (1986). Detecting abortive spores in herbarium specimens of sterile hybrids. *Amer. Fern J.*, 76 (3): 129-140.

WHITTIER, D. P. & WAGNER, W. H. (1971). The variation in spore size and germination in *Dryopteris* taxa. *Amer. Fern J.*, 61 (3): 123-127.

WOLLENWEBER, E., SCHEELE, C. & TRYON, A. (1987). Flavonoids and spores of *Platyzoma microphyllum*, an endemic fern of Australia. *Amer. Fern J.*, 77 (1): 28-32.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990.

CHEMOTAXONOMY OF EUROPEAN PTERIDOPHYTA

F. IMPERATO

Department of Chemical Sciences, University of Catania,
I- 95125 Catania, Italy

Summary.

The biochemical systematics in the European Pteridophyta is reviewed. The main biochemical characters (flavonoids and related compounds, acylphloroglucinol derivatives, terpenoids) and other biochemical characters (amino acids, fatty acids, alkaloids, proteins, nucleic acids) are discussed mainly in connection with taxonomic and phylogenetic relationships. The utility of chemical analysis for solving the origin of hybrids is discussed.

Key words: European pteridophyta; chemotaxonomy; phylogeny.

Riassunto.

I costituenti di maggior interesse chemotassonomico delle Pteridofite Europee (flavonoidi e composti ad essi correlati, derivati dell'acilfloroglucina, terpenoidi) ed altri gruppi di costituenti chimici (amminoacidi, acidi grassi, alcaloidi, proteine, acidi nucleici) sono discussi principalmente in funzione di correlazioni tassonomiche e filogenetiche. Inoltre é descritto il contributo fornito dall'analisi dei costituenti chimici alla determinazione dell'origine degli ibridi.

Parole chiave: Pteridofite europee, chemotassonomia, filogenia.

INTRODUCTION.

In 1962 data on chemotaxonomy of Pteridophyta were reviewed for the first time (HEGNAUER, 1962); six years later a review dealing with the chemical constituents of ferns was published (BERTI and BOTTARI, 1968). These two reviews gave information of limited value from the systematic point of view. Subsequently many interesting works on the distribution of chemical constituents of Pteridophyta have appeared and these results have been reviewed (SWAIN and COOPER-DRIVER, 1973; GIANNASI, 1974; COOPER-DRIVER, 1980).

In the present review, data of chemotaxonomic and phylogenetic interest on European Pteridophyta are emphasized. The most interesting biochemical characters (flavonoids and related compounds, acylphloroglucinol derivatives, terpenoids) as well as other biochemical characters (amino acids, fatty acids, alkaloids, proteins, nucleic acids) are discussed mainly in relation to the possible utility in systematic problems.

FLAVONOIDS AND RELATED COMPOUNDS.

It is well known that plant flavonoids are easily isolated even from herbarium tissue; these compounds are widespread in Pteridophyta and may be identified by not expensive instruments. Flavonoid evolution in plants shows two steps: elaboration of structure and, secondarily, reduction of structure (Tab. 1). Hence these compounds have a considerable structure diversity which may be of interest in the study of taxonomic and phylogenetic relationships.

The skeletons for the classes of flavonoids and related compounds discussed in this review are shown (I-VIII) in Fig. 1.

Flavonoid chemistry of fern allies is of interest from the systematic point of view. Biflavonyl compounds (e.g. amentoflavone (IX)) have been found (VOIRIN, 1970) in *Selaginella*; these compounds (which are considered primitive biochemical character) are absent (VOIRIN, 1970) from *Lycopodium*, *Isoetes* and *Equisetum*; these results show that *Selaginella* may not be closely related to other members of the *Lycopsidea* (SWAIN and COOPER-DRIVER, 1973). *Lycopodium* and *Isoetes* have (VOIRIN et al., 1976; VOIRIN and JAY, 1978a and b) the rare flavones chrysoeriol (X), selgin (XI) and triclin (XII). In addition *Isoetes* contain (VOIRIN et al., 1975) luteolin (XIII) bearing an extra hydroxyl group in 6-, 8- or 2'- position and it is of interest that these compounds are absent from *Lycopodium*.

Among fern allies flavonols have been found (VOIRIN, 1970) only in *Equisetum*; the presence of these compounds represents an advancement from the evolutionary point of view since it has been suggested (SWAIN, 1979) that flavonols may be protective agents against phytopathogens and predators. Table 2 shows that flavonol glycosides of some European species of *Equisetum* have differences in their glycosylation patterns.

Flavonol glycosides based on kaempferol (XIV) and quercetin (XV) are widespread in *Equisetum*. However some species have (COOPER-DRIVER, 1980) gossypetin (XVII) and herbacetin (XVIII) which are flavonols with an hydroxyl group in position 8; in addition the flavanone naringenin (XIX) has been isolated by Russian workers (SYRCHINA et al., 1975; 1978). In ferns flavonols (III) and proanthocyanidins (IV) are common and flavones (I) are also present. Among flavonols kaempferol (XIV) and quercetin (XV) are common (VOIRIN, 1970) but myricetin (XVI) is near absent as it has been identified only in two species one of which is the European fern *Cheilanthes fragrans* (IMPERATO, 1986). By contrast, myricetin is present in 10% of angiosperms (VOIRIN, 1970) and it has been suggested (BATE-SMITH, 1969) that the presence of the B-ring vicinal trihydroxyl grouping may be considered a primitive biochemical character whereas the absence of this grouping may be regarded as an advanced biochemical character. In addition the B-ring vicinal trihydroxyl grouping (XVI) may be (BATE-SMITH and SWAIN, 1965; WILLIAMS and SWAIN, 1971) a remnant of a primitive biosynthetic pathway different from pathway leading to flavonoids with an hydroxyl group in 4' position or two hydroxyl groups in 3' and

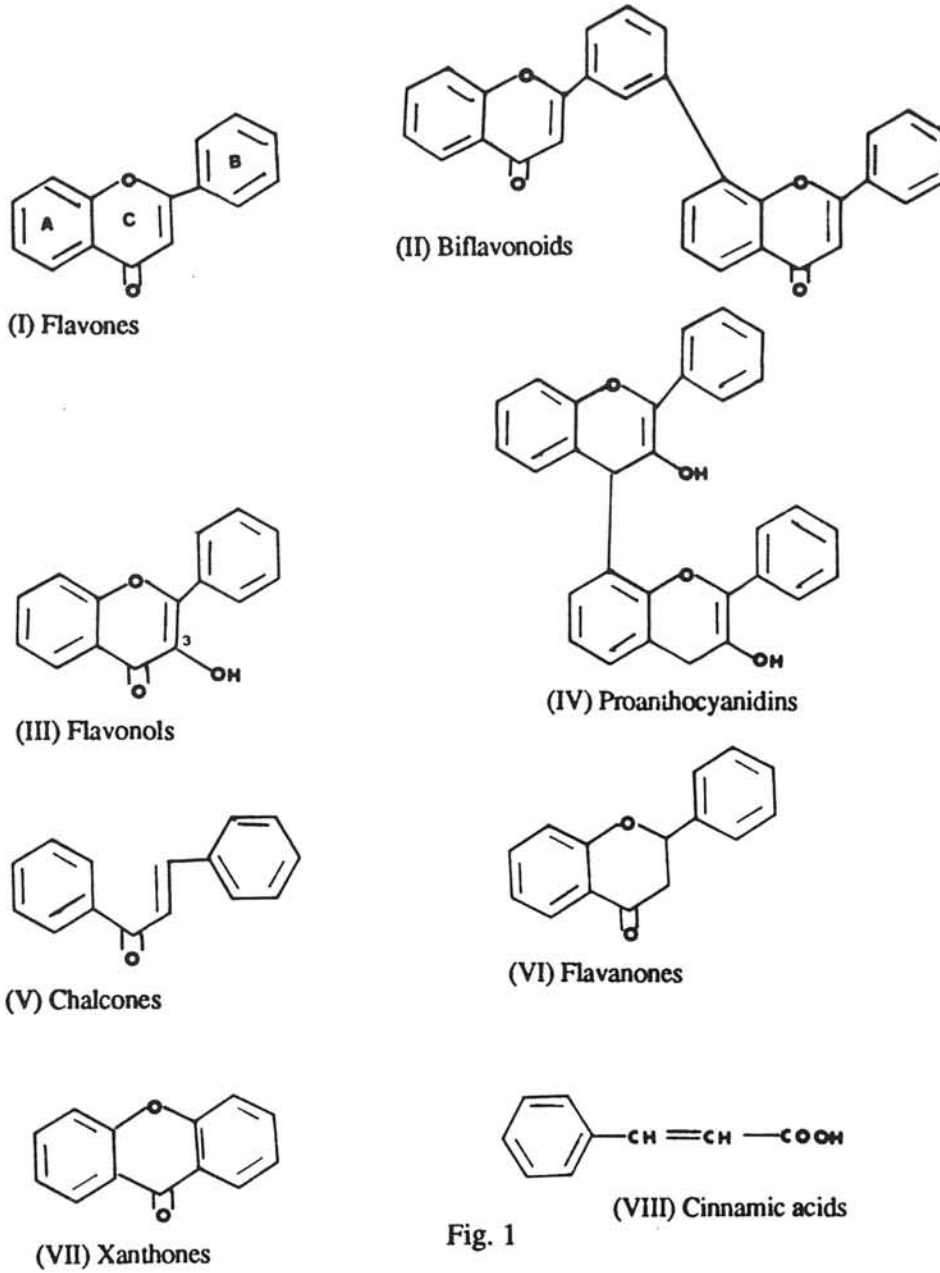
Elaboration of structure

- Oxidation in 3-position
- Change from C-glycosylation to O-glycosylation
- 6-, 8- and 2'-Hydroxylation

Reduction of structure

- Replacement of flavonols by flavones
- Elimination of trihydroxylation in flavonol B-ring
- Presence of xanthenes, chalcones and flavanones

Table 1. Flavonoid Evolution within the Pteridophyta



Species	Kaempferol Glycosides			Quercetin Glycosides
	3-glycosides	7-glycosides	3, 7-diglycosides	3, 7-diglycosides
<i>Equisetum telmateia</i> ¹	+	+	+	
<i>E. ramosissimum</i> ²	+		+	
<i>E. palustre</i> ³			+	
<i>E. silvaticum</i> ⁴			+	+

Table 2. Variations in Glycosylation Patterns of Flavonol Glycosides from some European *Equisetum* species.

¹Data from Geiger et al., 1978; ²Data from Saleh and Abdalla, 1980; ³Data from Beckmann and Geiger, 1963; ⁴Data from Aly et al., 1975.

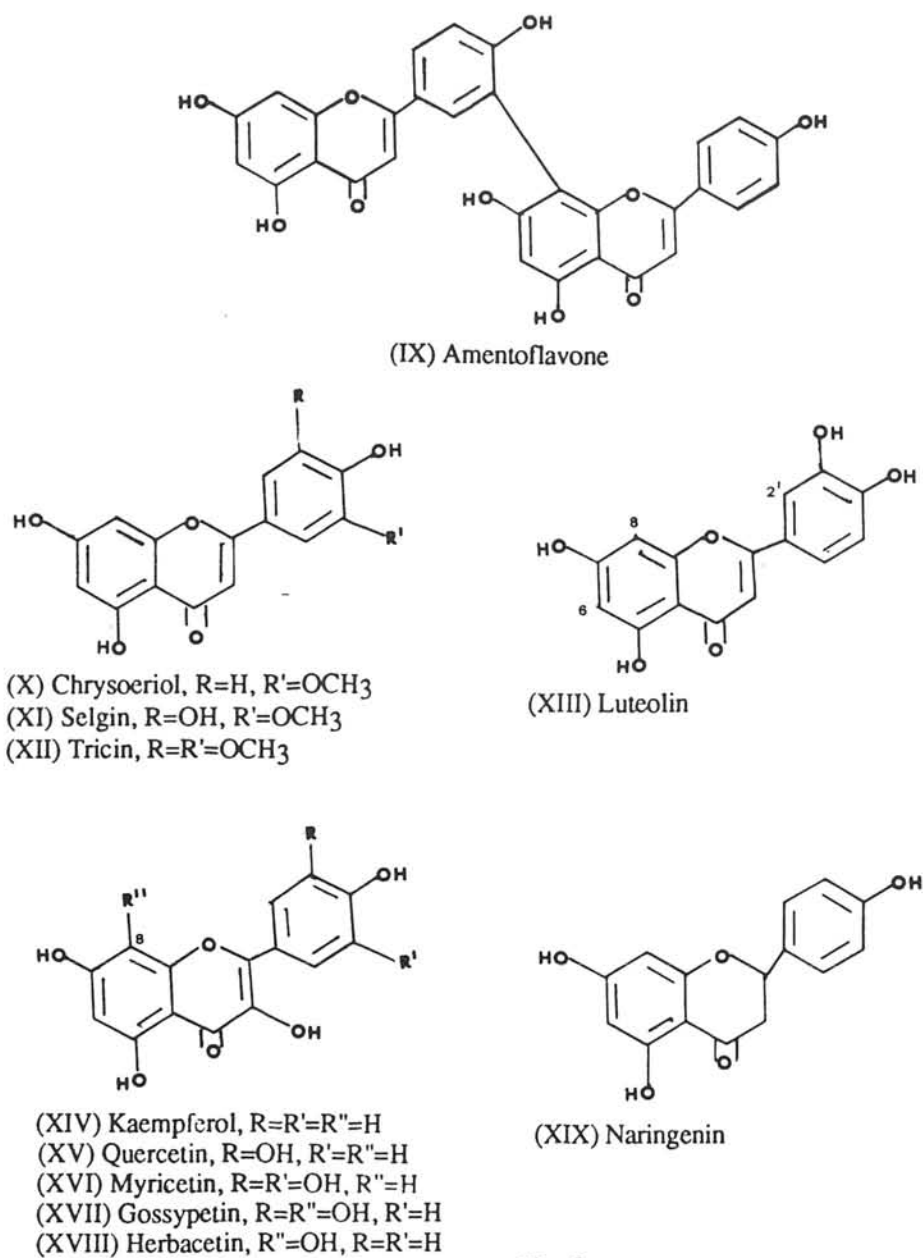


Fig. 2

Species	Kaempferol Glycosides			Quercetin Glycosides	
	3, 7-diglycosides	3-glycosides	3-(sulphate)-glycosides	3-glycosides	3-(sulphate) glycosi
<i>Asplenium trichomanes</i>	+				
<i>A. septentrionale</i>	+	+	+	+	+
<i>A. filix-foemina Bernh</i>	+				
<i>A. fontanum Bernh</i>		+	+		

Table 3. Differences in the Glycosylation Patterns of Flavonol Glycosides from some European *Asplenium* species. Data from Imperato, 1989.

4' positions of B-ring.

Biflavonyl compounds (II) are completely absent from ferns and it has been suggested (GEIGER and QUINN, 1975) that the ability to form these substances was lost during evolution leading to ferns. Chemical investigation (HARBORNE, 1966) on red pigments of the juvenile fronds of several fern species has led to isolation of 3-deoxyanthocyanidins (e.g. apigenidin 5-O-glucoside (XX) and luteolinidin 5-O-glucoside (XXI)) from ferns including *Osmunda regalis* and *Pteris vittata*; these substances may be regarded (HARBORNE, 1966) as primitive biochemical character since they are simpler than 3-hydroxylated anthocyanins and have been found in mosses and are of rare occurrence in higher plants.

According to COOPER-DRIVER, the most ancient fern families accumulate only flavonols (III) and proanthocyanidins (IV) whereas the most advanced families have also flavanones (VI), chalcones (V), xanthenes (VII) and often flavones (I). In this connection it is of

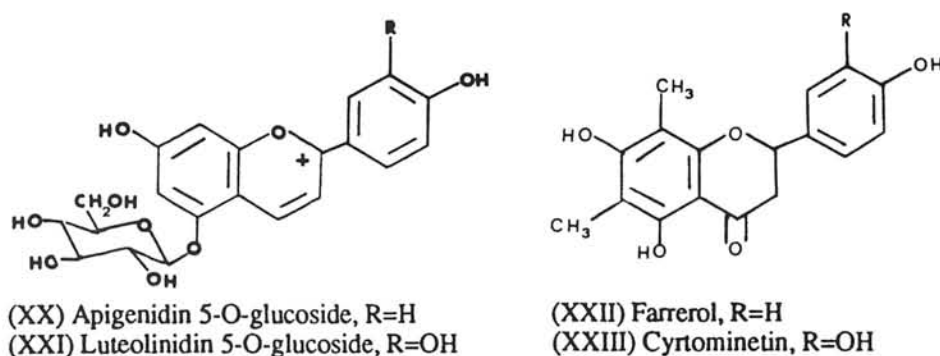


Figura 3.-

Aglycone	European species	Species from New World
Kaempferol	+	+
Quercetin	+	
Kaempferol 4'-methyl ether		+
Kaempferol 3, 4'-dimethyl ether		+

Table 4. Geographical Distribution of Aglycones of Flavonol Glycosides from *Asplenium* species. Data from Imperato, 1989.

interest that two rare flavanones (farrerol (XXII) and cyrtominetin (XXIII)) bearing C-methyl substituents in 6- and 8- position have been isolated (ARTHUR and KISHIMOTO, 1956; KISHIMOTO, 1956a, b and c) from *Cyrtomium falcatum*; since these rare substances have been found in *Pinus* and *Rhododendron* their presence in the above fern suggests a link between ferns and higher plants.

Flavonol glycosides of ferns may provide species-specific markers for taxonomic purposes; for example, differences at the species level exist (Table 3) in the glycosylation as well as in the aglycone patterns of four European species belonging to the genus *Asplenium*.

It is also of note that flavonol glycosides of European *Asplenium* ferns show differences (IMPERATO, 1989) from those of *Asplenium* ferns of the New World as some of these (*A. platyneuron* and *A. bulbiferum*) contain glycosides based on O-methylated flavonols (Table 4); in addition complex or rare glycosylation patterns have been encountered in some *Asplenium* ferns of the New World (*A. nidus*, *A. rhizophyllum* and *A. platyneuron*) but such patterns are absent (Table 5) from European *Asplenium* ferns so far examined (IMPERATO, 1989).

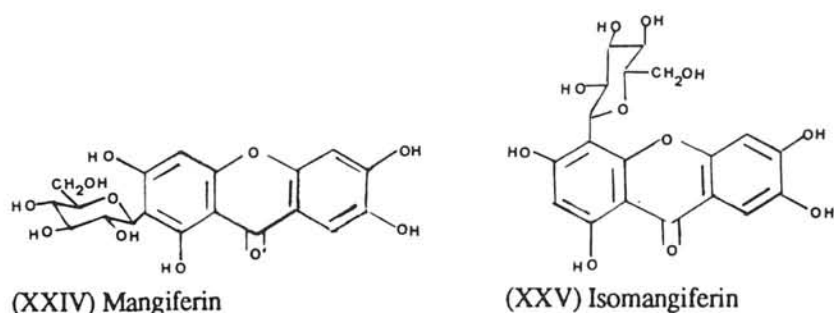


Fig. 4

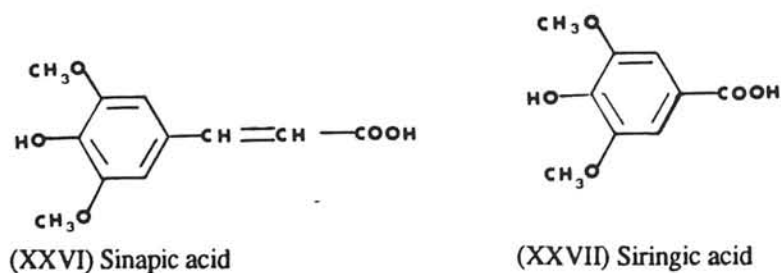


Fig. 5

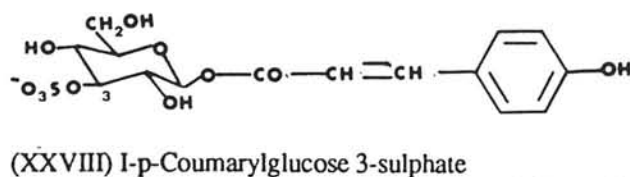


Fig. 6

The distribution of flavonoids in ferns may show taxonomic relationships between various genera. In a survey of a number of ferns belonging to six genera of the Athyriaceae, it has been shown (HIRAOKA, 1978) that the flavonoid composition separates onocleoid ferns (e.g. *Matteuccia*, *Onoclea*) from athyreoid ferns (e.g. *Athyrium*, *Diplazium*); the former group contains complex flavonol glycosides and flavone C-glycosides and flavanones (from *Matteuccia*) whereas the latter group has kaempferol and quercetin 3-O-glycosides. In spite of the fact that onocleoids have morphologically advanced characters (green spores and dimorphic leaves) and biochemical advanced character (methylated flavanones), Hiraoka claimed that they are more primitive than athyreoids since this group of ferns has lost the capacity to synthesize complex flavonol glycosides and a great range of flavonoid structures.

A further example of the utility of flavonoid chemistry is the study (COOPER-DRIVER, 1976) of many varieties of *Pteridium aquilinum* collected world-wide; since no variation has been observed in flavonoid patterns of these varieties it has been suggested that this is a monospecific genus.

Xanthenes (e.g. mangiferin (XXIV) and isomangiferin (XXV)) may be considered advanced biochemical characters since the biosynthesis of these compounds involves only two malonate units. Xanthenes are not of considerable interest from the taxonomic point of view at higher level as they have an erratic occurrence in ferns and are absent from fern allies; however these substances are of interest in the study of relations between diploids and allopolyploids (RICHARDSON, 1984).

Xanthone analysis has shown (RICHARDSON and LORENZ-LIBURNAU, 1982) that *Asplenium adiantum-nigrum* L. is an allotetraploid derived from *Asplenium cuneifolium* Viv and *A. onopteris* L.: in addition *Asplenium balearicum* Shivas is a tetraploid whose diploid parents are *Asplenium onopteris* L. and the other diploid *Asplenium obovatum* Viv. It is interesting to note that a parallel situation exists in the chemistry of a group of Nord American *Asplenium* ferns (SMITH and LEVIN, 1963) which provide a classic example of additive inheritance of chemical characters. Common hydroxycinnamic acids and hydroxybenzoic acids are widespread in ferns as in angiosperms (BOHM and TRYON, 1967; BOHM, 1968; GLASS and BOHM, 1969); however sinapic acid (XXVI) and siringic acid (XXVII) are of rare occurrence in ferns whereas these compounds are widespread in angiosperms. This observation is of interest since a relation has been found between the hydroxylation-methoxylation pattern of cinnamic acids (and benzoic acids) and that of benzaldehyde obtainable (by mild oxidation) from lignin of plant in which these acids occur (IBRAHIM et al., 1962).

Glycosylation Pattern	European species	Species from New World
3, 7-Diglycosides	+	+
3-Glycosides	+	+
3, 7, 4'-Triglycosides		+
4'-Glycosides		+
7-Glycosides		+

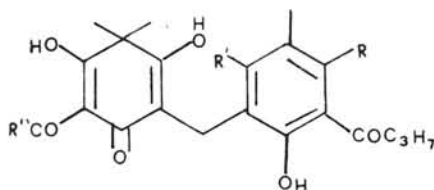
Table 5. Geographical Distribution of Glycosylation Patterns of Flavonol Glycosides from *Asplenium* species. Data from Imperato, 1989.

In recent years sulphate esters of hydroxycinnamic acid-sugar derivatives (with sulphate attached to the carbohydrate moiety) have been isolated (COOPER-DRIVER and SWAIN, 1975) from *Pteridium aquilinum* and some *Adiantum* species; subsequently these substances have been isolated from ferns belonging to the family Aspleniaceae (*Asplenium septentrionale* (IMPERATO, 1984), *A. filix-foemina* Bernh and *Ceterach officinarum* (IMPERATO, 1981)). These compounds (e.g. XXVIII) are advanced biochemical characters; in addition they are useful taxonomic markers because they may easily be detected by colour reactions and paper electrophoresis.

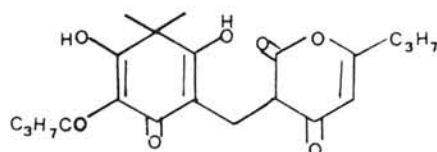
ACYLPHLOROGLUCINOL DERIVATIVES.

From the chemical point of view, these substances are characterized by the presence of two or more rings joined by methylene groups; at least one of these rings (which in most cases carry an acetyl, propionyl or butyryl group) has the phloroglucinol hydroxylation pattern. Examples are aspidin (XXIX), paraspidin (XXX), flavaspidic acids (XXXI-XXXIII), and phloropyrone (XXXIV).

Acylphloroglucinol derivatives have been intensively investigated because some of these compounds are of pharmacological interest (antielmintic action). Acylphloroglucinol derivatives have been found in angiosperms (SWAIN and COOPER-DRIVER, 1973); however they are of restricted distribution in ferns and recent work (WIDEN et al., 1983) has shown that they are present exclusively in species belonging to the family Aspidaceae always in connection with typical unicellular internal or external secretory glands; among European Pteridophyta these substances have been found only in the genus *Dryopteris*.



- (XXIX) Aspidin, R=OCH₃; R'=H; R''=C₃H₇
 (XXX) Paraspidin, R=H; R'=OCH₃; R''=C₃H₇
 (XXXI) Flavaspidic acid AB, R=R'=OH; R''=CH₃
 (XXXII) Flavaspidic acid BB, R=R'=OH; R''=C₃H₇
 (XXXIII) Flavaspidic acid PB, R=R'=OH; R''=C₂H₅



(XXXIV) Phloropyrone

Fig. 7

Species	Aspidin	Paraspidin	Phloropyrone	Flavaspidic acids		
				AB	BB	PB
<i>Dryopteris cristata</i>		+	+	+	+	+
<i>D. spinulosa</i>	+	+	+		+	+
<i>D. assimilis</i>	+	+	+		+	
<i>D. dilatata</i>	+	+	+	+	+	
<i>D. intermedia</i>	+			+	+	

Table 6. Differences in acylphloroglucinol patterns of European species of the *Dryopteris spinulosa* complex. Data from Wieffering et al., 1965.

The chemotaxonomic value of these compounds is shown by the following examples. The five European species of *Dryopteris spinulosa* complex (Table 6) may be identified by their phloroglucinol derivatives (WIEFFERING et al., 1965).

Examination of acylphloroglucinol derivatives has led to the conclusion (WIDEN et al., 1971) that the allotetraploid *Dryopteris filix-mas* s. str. originated from a hybrid of *D. abbreviata* (DC.) Newm. with *D. villarii* (Bellardi) Woynar (with doubling of chromosomes), the triploid *D. borrieri* is a hybrid of diploid *D. borrieri* and *D. abbreviata* whereas the apogamous triploid *D. remota* (A. Br.) Druce originated from a hybrid of *D. assimilis* S. Walter and diploid *D. borrieri* Newm. These conclusions do not agree with genome analysis with a single exception (the origin of *D. remota*).

Analysis of phloroglucinols of species and synthesized hybrids of the *Dryopteris carthusiana* complex has shown (WIDEN et al., 1978) that hybrids apparently show the influence of either, or both, of the parental species.

ISOPRENOIDS.

In spite of the fact that monoterpenes are widespread in bryophytes and gymnosperms, data relating to the presence of these compounds in Pteridophyta are scanty and there is no report dealing with the presence of monoterpenes in European Pteridophyta. However some monoterpenes have been identified (SWAIN and COOPER-DRIVER, 1973) in *Thelypteris patens*, *Pteris straminea* Mett and *Ctenitis* species; in addition a sesquiterpene alcohol has been found (BERTI and BOTTARI, 1968) in *Paesia scaberula*. Among diterpenes, gibberellin-like compounds have been found in ferns including the European species *Dryopteris spinulosa*, *D. linneana* and *Athyrium filix-foemina* (BERTI and BOTTARI, 1968); in addition gibberellic acid (XXXV) is present in *Anemia phyllitidis* (SCHRAUDOLF, 1966).

Very recently (MURAKAMI, 1987) examination of a large number of Pteropsida has shown that sesqui- and diterpenes are widely distributed in Copeland's Pteridaceae but are absent from other families with the exception of a single species; these results agree with Copeland's suggestion that Pteridaceae are an unified natural group.

A number of triterpenes and sterols have been found in ferns and many of such compounds (BERTI and BOTTARI, 1968) are absent from angiosperms and gymnosperms.

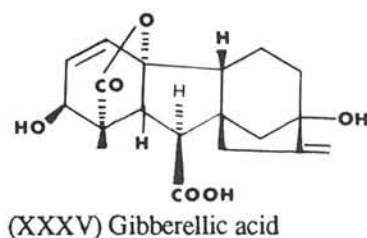


Fig. 8

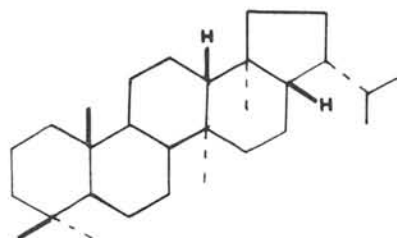
Species	% of total triterpenoids		
	Hop- 22(29)-ene (XXXVII)	Fern- 9(11)-ene (XXXVIII)	Other types
<i>Marsilea quadrifolia</i>	66	25	9
<i>Blechnum spicant</i>	16	13	66
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	90	0	5
<i>A. trichomanes</i>	100	0	0
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	89	0	9
<i>Dryopteris filix-mas</i>	82	0	7

Table 7. Distribution of triterpenoid hydrocarbons in some European ferns. Data from Bottari et al., 1972.

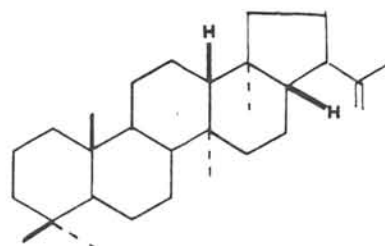
Typical fern triterpenoids are hydrocarbon derivatives of hopane (XXXVI) (or its rearrangement products) generally with one double bond. Examples are hop-22(29)ene (XXXVII) and fern-9(11)ene (XXXVIII).

These triterpene hydrocarbons occur in a variety of ferns (BERTI and BOTTARI, 1968) including some European species (e.g. *Scolopendrium vulgare* and *Adiantum capillus-veneris*) and may be considered a primitive character since they are widespread in mosses (MARSILI et al., 1968; 1970; 1971) and have been identified in algae and bacteria (BIRD et al., 1971). Quantitative examination of these compounds (BOTTARI et al., 1972) has shown that differences of taxonomic interest exist at the species level (Table 7).

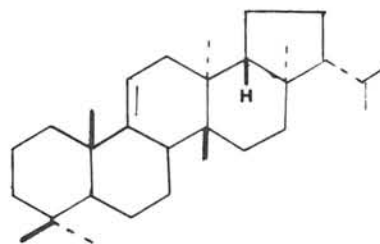
Other triterpenoids isolated from European ferns include 3 α , 4 α -epoxyfilicane (XXXIX) (BERTI et al., 1963a), 29-nor-22-hopanone (XL) (BERTI et al., 1963b), 21 β -hydroxy-29-nor-22-hopanone (XLI) (ZAMAN et al., 1966) which are present in *Adiantum capillus-veneris* and cyclolaudenol (XLII) (BERTI et al., 1964) which has been found in *Ceterach officinarum*,



(XXXVI) Hopane



(XXXVII) Hop-22(29)ene



(XXXVIII) Fer-9(11)ene

Fig. 9

Asplenium trichomanes, *A. adiantum-nigrum*, *Dryopteris filix-mas*, *Blechnum spicant* and *Marsilia quadrifolia*. Cyclolaudenol (XLII), cycloartanol (XLIII) and the corresponding nor-compounds (without methyl group at position 4) are fern terpenoids of biosynthetic interest because they are precursors of ecdysone and related compounds (XLVIII-LIII) which are moulting hormones isolated from ferns.

Chemotaxonomical investigation (TSUDA et al., 1974) of a number of *Lycopodium* plants (including some European species) has shown that examined plants contained triterpenoids of the serratane (XLIV) group or its assumed precursor, α -onocerin (XLV). These plants may be divided into three groups according to the major triterpenoids: α -onocerin (XLV) group (including *L. clavatum* and *L. inundatum*), serratenediol (XLVI) group (including *L. cernuum*) and 21-episeratriol (XLVII) group (including *L. annotinum*).

An interesting group of fern sterols are ecdysone and related compounds (XLVIII-LIII) which have been isolated also from European species (e.g. *Pteridium aquilinum* and *Onoclea sensibilis*) and may be ubiquitous in ferns (IMAI et al., 1968); these compounds may induce metamorphosis in insects and crustacea (HEROUT, 1970). It is not known if ecdysones are important in the growth of ferns but it has been shown that they are a defence against insect attack (REES, 1971).

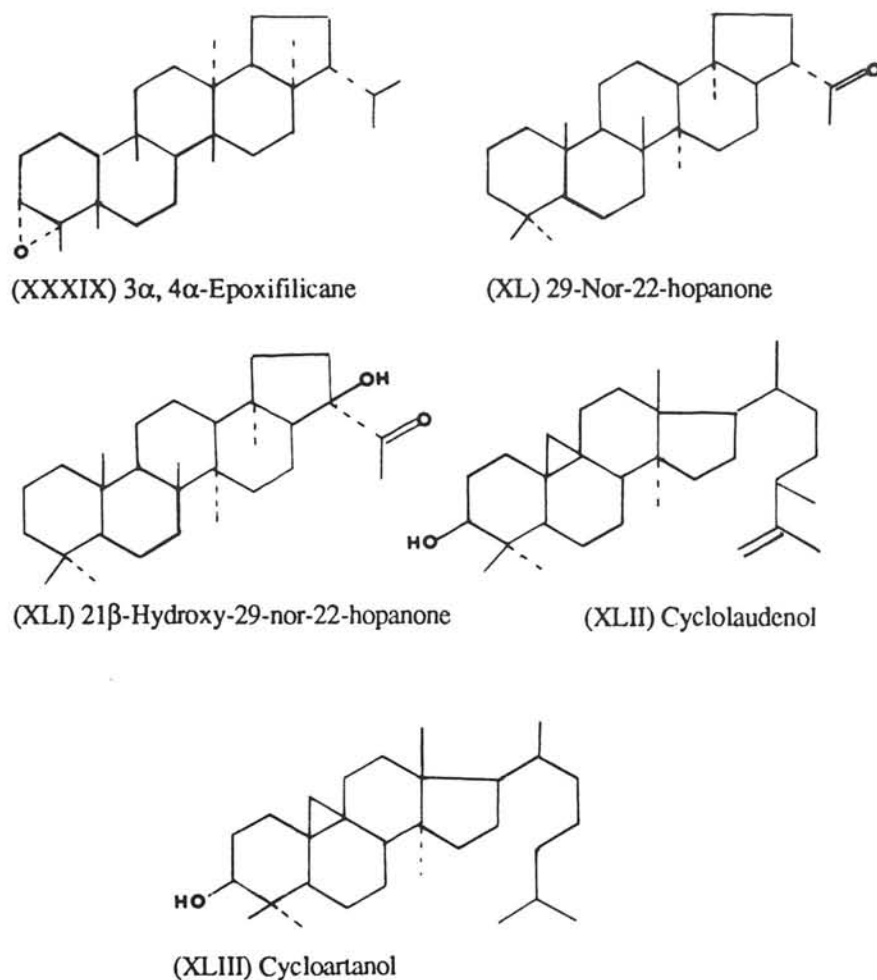


Fig 10

Species	24-Ethylcholest-5-enol		24-Ethylcholest-5-, 22-dienol ²		24-Methylcholest-5-ol	
	24- α	24- β	24- α	24- β	24- α	24- β
<i>Lycopodium cernuum</i>	100	0	100	0	40	60
<i>L. clavatum</i>	100	0	100	0	40	60
<i>L. complanatum</i>	100	0	100	0	30	70
<i>Equisetum arvense</i>	100	0	100	0	80	20
<i>E. ramissimum</i>	100	0	100	0	80	20
<i>Blechnum orientale</i>	100	0	100	0	90	10

Table 8. C-24 Epimeric Composition of 24-Ethylcholest-5-enol, 24-ethylcholest-5, 22-dienol and 24-methylcholest-5-enol in some European Pteridophyta Data from Chiu et al., 1988.

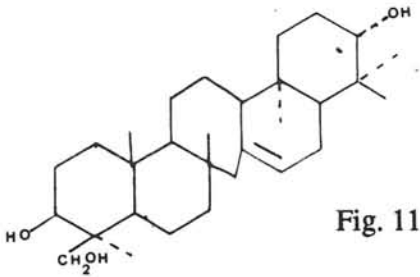
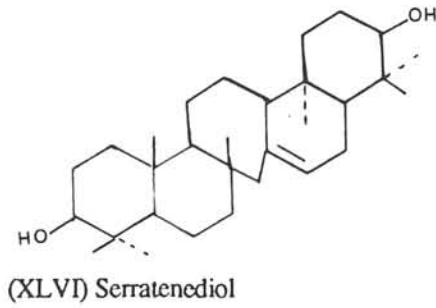
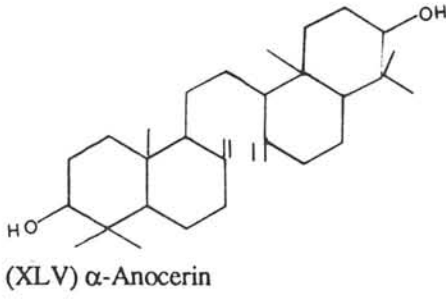
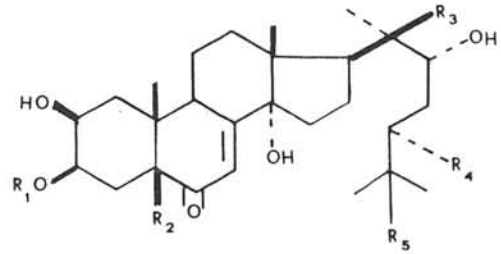


Fig. 11



- (XLVIII) Ecdysone, $R_1=R_2=R_3=R_4=H$; $R_5=OH$
- (XLIX) Ecdysterone, $R_1=R_2=R_4=H$, $R_3=R_5=OH$
- (L) Ponasterone A, $R_1=R_2=R_4=R_5=H$; $R_3=OH$
- (LI) Ponasteride A, $R_2=R_3=R_4=R_5$; $R_1=glucose$
- (LII) Pterosterone, $R_1=R_2=R_5=H$; $R_3=R_4=OH$
- (LIII) Polypodine B, $R_1=R_4=H$; $R_2=R_3=R_5=OH$

Fig 12

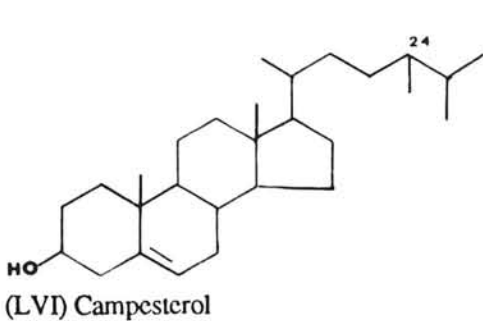
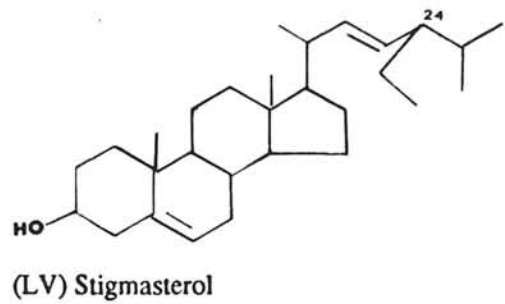
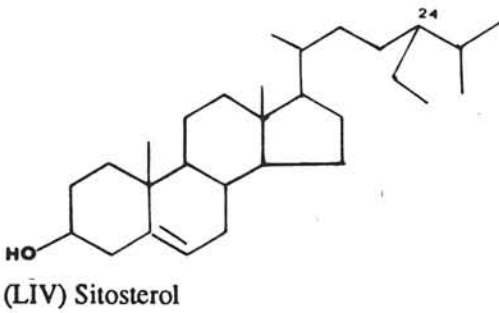
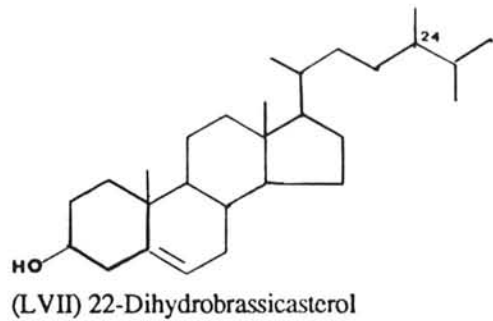


Fig 13



Very recently (CHIU et al., 1988), investigation of the configuration of substituents at C-24 of sterols from a number of Pteridophyta (including (Table 8) some European species) has led to results of phylogenetic interest. C-24 Epimeric composition of 24-ethylcholest-5-enol, 24-ethylcholest-5, 22-dienol and 24-methylcholest-5-enol shows that the 24-ethylsterols are present exclusively as the 24- α -epimers sitosterol (LIV) and stigmasterol (LV) whereas the 24-methylsterols are present as epimeric mixture in which the 24- α -epimer (campesterol) (LVI) dominates with the exceptions of the genera *Lycopodium* and *Selaginella* in which the 24- β -epimer (22-dihydrobrassicasterol) (LVII) dominates. Data relating to 24-ethylsterols show that Pteridophyta are similar to Spermatophyta and different from Bryophyta; in addition results on the 24-methylsterols show that true ferns resemble Spermatophyta whereas *Lycopodium* and *Selaginella* are similar to mosses.

Data relating to carotenoids of Pteridophyta are scanty. The amount of β -carotene in bracken fronds at different stages of growth has been studied (SMITH and FENTON, 1944); in addition it has been shown that the content of carotenoids increases with the maturation of reproductive organs in ferns (SAMORODOVA-BIANKI, 1960). Recently (CZECZUGA, 1985) 27 carotenoids have been detected in a survey of 66 representatives of Pteridophyta; the carotenoids characteristic of club moss and horsetail species are β -carotene, β -cryptoxanthin, lutein epoxide and zeaxanthin whereas the carotenoids characteristic of fern species are β -cryptoxanthin, lutein epoxide, zeaxanthin, violaxanthin and rhodoxanthin.

OTHER BIOCHEMICAL CHARACTERS.

Investigation of free protein amino acids has shown that these compounds may be of interest in systematic problems. Ferns belonging to the genus *Thelypteris* (including the European species *T. palustris* Schott) have differences (PANVISAVAS et al., 1968) in free protein amino acid patterns at the species level. Examination (KHANDELWAL and GOSWAMI, 1976) of ferns of the genus *Ophioglossum* (including *O. vulgatum*) has shown that cysteine and ornithine are present in rhizome but are absent from trophophyllum, petiole and spike; arginine is the main amino acid of the rhizome of *Pteridium aquilinum* and *Aspidium aculeatum* (BERTI and BOTTARI, 1968) while the amido amino acids predominate in aerial parts.

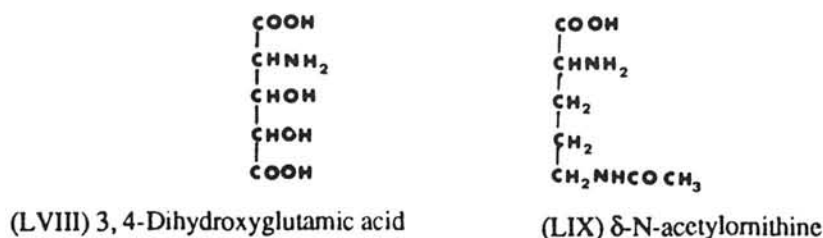


Fig. 14



(LX) Arachidonic acid

Fig. 15

Many of free non protein amino acids of ferns are substituted glutamic acids; some of these compounds have unusual structures (e.g. 3,4-dihydroxyglutamic acid (LVIII) from *Struthiopteris filicastrum* (VIRTANEN and ETTALA, 1957)). Several species of the genus *Asplenium* (including *A. septentrionale* and *A. trichomanes*) have δ -N-acetylmithine (LIX) as one of the main constituents but this compound is absent from other genera of Polypodiaceae (e.g. *Dryopteris*, *Pteridium*, *Woodsia* and *Athyrium*) (VIRTANEN and LINKO, 1955).

Some species of ferns contain diastereoisomeric 4-substituted acidic amino acids in characteristic association (MEIER and SORENSEN, 1979). For example, several *Asplenium* ferns (including *A. septentrionale*, *A. trichomanes*) have (Table 9) 2(S), 4(R)-4-methylglutamic acid, the two diastereoisomers of 2(S)-4-hydroxy-4-methylglutamic acid and the two diastereoisomers of 2(S)-4-hydroxy-2-aminopimelic acid in a typical concentration ratio. In addition all of the Aspidiaceae examined also have 4-substituted acidic amino acids with the exception of a single species. However these ferns (including *Polystichium munitum* Pr and *P. acrostichoides* Schott) contain only one of the two diastereoisomers of 2(S)-4-hydroxy-4-methylglutamic acid and of 2(S)-4-hydroxy-2-aminopimelic acid whereas both diastereoisomers of 2(S)-4-methylglutamic acid are absent.

Spore proteins of ferns may be examined by serological and electrophoretic techniques (PETERSON and FAIRBROTHER, 1971); by using these techniques it has been shown that *Osmunda cinnamomea* L. is closer to *O. claytoniana* L. than to *O. regalis*. Very recently (CONANT and DE MAGGIO, 1987), analysis of spore storage proteins of aspidioid and cyatheoid ferns have revealed the existence of strong similarities among genera within these groups; in addition it has been shown that similarity between groups is little.

A comparative study of isozymes has led to new results on the evolution of *Dryopteris spinulosa* complex (WERTH, 1987); *D. cristata* and *D. carthusiana* seem to have in common an extinct ancestral genome although such result is limited by "orphan" alleles, multiple origins and apparent silencing of duplicate gene expression. The presumed antiquity of these two allotetraploids is confirmed by the substantial level of gene silencing which may have an interest from the evolutionary point of view.

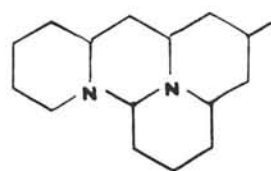
Examination of fatty acids of the lipids of Pteridophyta has led to results of phylogenetic interest. *Equisetum arvense* and some fern species (e.g. *Matteuccia struthiopteris* and *Cyrtomium falcatum*) have some polyunsaturated fatty acids (HITCHCOCK and NICHOLS, 1971) which are absent from angiosperms (Table 10); in addition one of these compounds (arachidonic acid (LX)) may be considered a primitive character since it is present in the lipids of red and brown algae (NICHOLS, 1970).

Plant	Aspartic acid	Glutamic acid	4-Methylglutamic acid		4-Hydroxy-4-methylglutamic acid		4-Hydroxy-2-aminopimelic acid	
			1	1'	2	2'	3	3'
<i>Asplenium septentrionale</i>	+	+++			(-)	++	+	(-)
<i>A. trichomanes</i>	+	++	++		++	+	+	(-)
<i>Polystichium munitum</i> Pr.	++	++++			(-)	(-)	(-)	+
<i>P. acrostichoides</i> Schott	++	+++			(-)	++	(-)	+

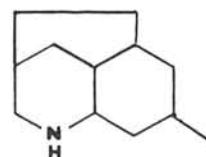
Table 9. Acidic Amino Acids of some European Ferns. Data from Meier and Sorensen, 1979;

(-)=not detectable; +=weak; ++=medium; +++=strong; ++++=very strong.

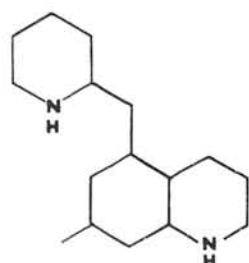
1=2(S), 4(R)-4-methylglutamic acid. The absolute configuration at C-2 in 2, 2', 3 and 3' is 2(S). The absolute configuration of 2, 2',3 and 3' is unknown.



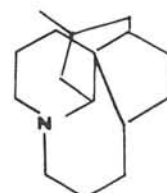
(LXI) Cemuane



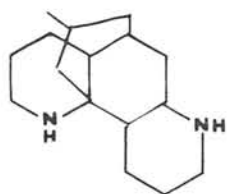
(LXII) Lucidulane



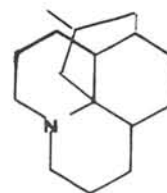
(LXIII) Phlegmarane



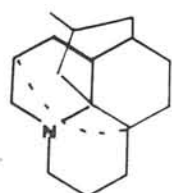
(LXIV) Fawcettidane



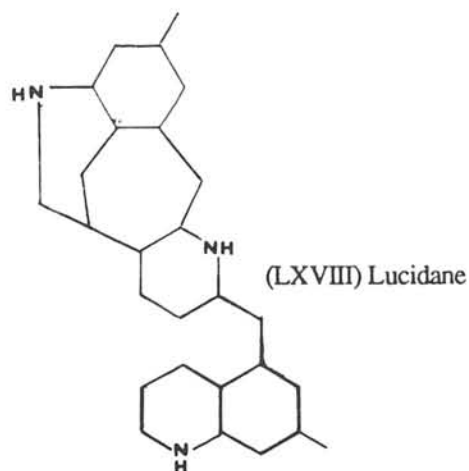
(LXV) Lycodane



(LXVI) Lycopodane



(LXVII) Inundatane



(LXVIII) Lucidane

Fig. 16

Species	Fatty Acids (% total) ²				
	16:0	16:3	18:2	18:3	20:4
<i>Equisetum arvense</i>	28.2	9.4	11.5	43	2.1
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	17.6	4.1	6.8	54.2	8.2
<i>Onoclea sensibilis</i>	21.1	5.3	5.4	47.9	8.0
<i>Cyrtomium falcatum</i>	24.9		31.2	14.9	5.2

Table 10. Major Fatty Acids Composition of some European Pteridophyta¹¹ Data from Hitchcock and Nichols, 1971.² The numbers indicate the number of carbon atoms and the number of double bonds; for example 20:4 has 20 carbon atoms and 4 double bonds and is arachidonic acid.

In spite of the fact that only about 10% of the extant *Lycopodium* species have been examined for alkaloids, a large number of these substances (about 100) have been found in these plants.

It has been shown (BRAECKMAN et al., 1980) that lysine-derived alkaloids may be used as markers for the classification of species belonging to the genus *Lycopodium* (s. l.); these authors suggest that the distribution of the above compounds separate this genus in three groups: *Hupertia* (A), *Lycopodiella* (B) (with the exclusion of *L. volubile* and *L. deuterodensum*) and *Lycopodium* s. str. (C).

The first group (*Hupertia*) (A) has skeletons LXII-LXVII (Fig. 16); in addition most species contain skeleton LXVIII. The second group (*Lycopodiella* s. l.) (B) has skeletons LXIII, LXIV and LXVI; in addition this group is characterized by the presence of skeleton LXI or LXVII. The third group (*Lycopodium* s. str.) (C) is characterized by the presence of a large number of alkaloids having skeleton LXVI. This group may be divided in three sections. In the first section (*Lycopodium*) (C-1) alkaloid skeleton LXVI is present; moreover skeletons LXIII-LXV may be present. The second section (*Fastigiatum* group) (C-2) also is characterized by the presence of skeleton LXVI; in addition skeleton LXIV may be present. The third section (*Complanata* section sensu Wilce) (C-3) is characterized by the presence of large quantities (90%) of lycopodine with two exceptions (*L. thyoides* and *L. fawcettii*).

It is interesting to note that flavonoid analysis (VOIRIN, 1978b) has led to conclusion which agree with the above results based on the alkaloid distribution. Data relating to alkaloid skeletons of some European species are collected in Table 11.

A GC/MS method for the rapid screening of *Lycopodium* extracts for their alkaloids has been used (GERARD and MACLEAN, 1986) in the examination of four *Lycopodium* species (including *Lycopodium clavatum*). New alkaloids have been discovered by this method; in addition alkaloids which has not been previously observed, have been revealed. Data relating to *Lycopodium clavatum* var. *borbonicum* are reported in Table 12. In a previous examination of alkaloids of this species by conventional method nine alkaloids (B, C, D, F, G, J, K, L (Table 12) and lycodiflexine) were identified. By GC/MS, lycodiflexine may not have been detected because of its involatility;

Species	Skeleton of alkaloid present							
	LXI	LXII	LXIII	LXIV	LXV	LXVI	LXVII	LXVIII
A <i>Lycopodium selago</i> L.					2	3		
B <i>L. cernuum</i> L.	4		1				1	
<i>L. inundatum</i> L.				2		2	3	
C-1 <i>L. annotinum</i> L. var. <i>annotinum</i>					2	4		
<i>L. clavatum</i> var. <i>borbonicum</i> Bory			1	1		4		
<i>L. clavatum</i> var. <i>clavatum</i>			1	1	1	4		
var. <i>megastachyum</i> Fern. & Bissel						4		
C-3 <i>L. alpinum</i> L.					1	5		
<i>L. issleri</i> (Rouy) Lawalrée						5		
<i>L. thyoides</i> Humb. & Bompl. ex Willd					1	4		
<i>L. tristachyum</i> Pursh					1	5		

Table 11. Distribution of major skeletons of lysine-derived alkaloids in some European *Lycopodium* species. Data from Braeckman et al., 1980.

Table 12. Alkaloids of *Lycopodium clavatum* variety *borbonicum* ¹

Component	Alkaloid	% of total
A	Lycodine	} 3.5
B	Anhydrolycodiline	
C	Lycopodine	} 80.5
D	Dihydrolycopodine	
E	Flabelliformine	0.4
F	Acetyldihydrolycopodine	10.0
G	Lycodoline	1.6
H	L 20	0.7
I	Unknown	0.9
J	Lycoflexine	0.2
K	Borbonicine	0.5
L	N α -acetyl-N β -methylphlegmarine	1.4

¹ Data from Gerard and MacLean, 1986.

Table 12. Alkaloids of *Lycopodium clavatum* var. *borbonicum*. Data from Gerard and MacLean, 1986.

by contrast lycodine, flabelliformine, alkaloid L 20 and alkaloid of m/z 279 (whose identity has not been firmly established) have been found for the first time in *Lycopodium clavatum* var. *borbonicum* by GC/MS method.

In recent years some interesting results have been obtained using RNA or DNA from Pteridophyta.

Determination of nucleotide sequences of 5S rRNA from *Equisetum arvense* and *Dryopteris acuminata* has shown that these sequences are more related to those of Bryophyta than to those of seed plants (HORI et al., 1984).

Analysis of chloroplast DNA fragments produced by restriction endonuclease has been used (STEIN and YATKIEVIYCH, 1987) to examine evolutionary relationship between closely related genera (including *Polystichium* and *Cyrtomium*) and to assess levels of divergences among members of each group.

ACKNOWLEDGEMENT.

The author thanks the Board of Education (Rome) for financial support.

REFERENCES.

- ALY, H. F., GEIGER, H., SCHUECKER, U., WALDRUM, H., VANDER VELDE, G. AND MABRY, T.J.(1975). Flavonol Glycosides from *Equisetum silvaticum*. *Phytochemistry*, 14:1613-1615.
- ARTHUR, H. R. AND KISHIMOTO, Y. (1956). Cyrtopterinetin and farrerol. *Chemistry & Industry*, (London) 738.

- BATE-SMITH, E. C. (1969). Flavonoid pattern in the Monocotyledons. In J. B. Harborne and T. Swain (Eds.), *Perspectives in phytochemistry*: 167-177. London: Academic Press.
- BATE-SMITH, E. C. AND SWAIN, T. (1965). Recent developments in the chemotaxonomy of flavonoid compounds. *Lloydia*, 28: 313-331.
- BECKMANN, S. AND GEIGER, H. (1963). Two kaempferol glycosides from the marsh horsetail (*Equisetum palustre*). *Phytochemistry*, 2: 281-287.
- BERTI, G., BOTTARI, F. & MARSILI, A. (1963a). Costituenti del capelvenere, nota II. Ricerche sulla struttura dell'adiantossido. *Farmaco* (Pavia) Ed. Sci. 18: 441-452.
- BERTI, G., BOTTARI, F., MARSILI, A. & MAZZANTI, L. (1963b). Costituenti del capelvenere. Nota I. Estrazione, frazionamento e ricerche sulla struttura dell'adiantone. *Farmaco* (Pavia) Ed. Sci. 18: 424-440.
- BERTI, G., BOTTARI, F., MACCHIA, B., MARSILI, A., OURISSON, G. & PIOTROWSKA, H. (1964). Cyclolanostanic triterpenes isolated from ferns. *Bull. Soc. Chim. France*: 2359-2360.
- BERTI, G. & BOTTARI, F. (1968). Constituents of ferns. In L. Rheinhold and Y. Liwschitz (Eds.), *Progress in Phytochemistry*, 1: 589-685. London: Interscience.
- BIRD, C. W., LYNCH, J. M., PIRT, S. J. & REID, W. (1971). Identification of hop22 (29) -ene in prokaryotic organisms. *Tetrahedron Letters*: 3189.
- BOHM, B. A. & TRYON, R. M. (1967). Phenolic compounds in ferns. I. A survey of some ferns for cinnamic acid and benzoic acid derivatives. *Can. J. Bot.*, 45: 585-593.
- BOHM, B. A. (1968). Phenolic compounds in ferns. III. An examination of some ferns for caffeic acid derivatives. *Phytochemistry*, 7: 1825-1830.
- BOTTARI, F., MARSILI, A., MORELLI, I. & PACCHIANI, P. (1972). The distribution of fatty acids and triterpenes in ferns. *Phytochemistry*, 11: 2519-2523.
- BREAKMAN, J. C., NYEMBO, L. & SYMOENS, J. J. (1980). Chimiotaxonomie des Lycopodiales: distribution des alcaloïdes. *Phytochemistry*, 19: 803-807.
- CHIU, P. L., PATTERSON, G. W. & SALT, T. A. (1988). Sterol composition of Pteridophytes. *Phytochemistry*, 27: 819-822.
- CONANT, D. S. & DE MAGGIO, A. E. (1987). Utilizing spore storage proteins in systematic investigations of ferns. *XIV International Botanical Congress. Berlin (West)*. Abstract Book, p. 272.
- COOPER-DRIVER, G. A. (1976). Chemotaxonomy and phytochemical ecology of bracken. *Bot. Jour. Linn. Soc.*, 73: 35-46.
- COOPER-DRIVER, G. A. (1980). The role of flavonoids and related compounds in fern systematics. *Torrey Bot. Club*, 107: 116-127.
- COOPER-DRIVER, G. A. & SWAIN, T. (1975). Sulphate esters of caffeoyl- and p-coumarylglucose in ferns. *Phytochemistry*, 14: 2506-2507.
- CZECZUGA, B. (1985). Investigations on carotenoids in Embriophyta. Part. 5. Carotenoids in sixty-six representatives of the Pteridophyta. *Biochem. Syst. Ecol.*, 13: 221-230.
- GEIGER, H. & QUINN, C. (1975). Biflavonoids. In J. B. Harborne, T. J. Mabry and H. Mabry (Eds.), *The Flavonoids*: 692-742. London: Chapman and Hall.
- GEIGER, H., LANG, U., BRITSCH, E., MABRY, T. J., SUHR-SCHUCKER, U., VANDERVELDE, G. & WALDRUM, H. (1978). Die flavonolglykoside von *Equisetum telmateja*; *Phytochemistry*, 17: 336-337.
- GERARD, R. V. AND MACLEAN, D. B. (1986). GC/MS examination of four *Lycopodium* species for alkaloid content. *Phytochemistry*, 25: 1143-1150.
- GIANNASI, D. E. (1974). Phytochemical aspects of fern systematics. *Ann. Missouri Bot. Gar.*, 61: 386-378.
- GLASS, A. D., AND BOHM, B. A. (1969). A further survey of ferns for cinnamic and benzoic acids. *Phytochemistry*, 8: 629-632.
- GOAD, L. J. (1967). Aspects of phytosterol synthesis. In J. B. Pridham (Ed), *Terpenoids in plants*. London: Academic Press.
- HARBORNE, J. B. (1966). Comparative Biochemistry of Flavonoids- II. 3-Desoxyanthocyanins and their systematic distribution in ferns and Gesnerads. *Phytochemistry*, 5: 589-600.

- HEFTMAN, E. (1968). The biosynthesis of plant steroids. *Lloydia*, 31: 293.
- HEGNAUER, R. (1962-1960). *Chemotaxonomie der Pflanzen*, 1-5. Basel: Birkhauser Verlag.
- HEROUT, V. (1970). Some relations between plant insects and their isoprenoids. In Reinhold, L. and Liwschitz, Y. (Eds.), *Progress in Phytochemistry*, 2. London: Interscience.
- HEWLINS, M. J. E., EHRHARDT, J. D., HIRTH, L. AND OURISSON, G. (1969). Incorporation of cycloartenol into plant sterols. *Europ. J. Biochim.*, 8: 184.
- HIRAOKA, A. (1978). Flavonoid patterns in Athyriaceae and Dryopteridaceae. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6: 171-175.
- HITCHCOCK, C. AND NICHOLS, B. W. (1971). *Plant lipid biochemistry*. London: Academic Press.
- HORI, H., OSAWA, S., TAKAIWA, F. AND SUGIURA, M. (1984). The nucleotide sequences of 5S rRNA from a fern *Dryopteris acuminata* and a horsetail *Equisetum arvense*. *Nucleic acids Res.*, 12: 1573-1576.
- IBRAHIM, R. K., TOWERS, G. H. N. AND GIBBS, R. D. (1962). Syringic and sinapic acid as indicators of differences between major groups of vascular plants. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 58: 223-230.
- IMAI, S., TOYOSATO, T., FUJIOKA, S., SAKA, M. AND SATO, Y. (1968). Screening of plants for compounds with insect moulting activity. *Chem. Pharm. Bull.*, (Tokyo) 17: 335.
- IMPERATO, F. (1981). New sulphate esters of hydroxycinnamic acid-sugar derivatives in ferns. *Chemistry & Industry (London)*, 19: 691-692.
- IMPERATO, F. (1984). Two new phenolic glycosides in *Asplenium septentrionale*. *Am. Fern J.*, 74: 14-17.
- IMPERATO, F. (1986). A new flavonol 3,7-diglycoside from the fern *Cheilanthes fragrans*. *Chemistry & Industry (London)*, 24: 878-879.
- IMPERATO, F. (1989). Flavonol glycosides from ferns of the genera *Asplenium* and *Cheilanthes*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 17: 161-166.
- KHANDELWAL, S. AND GOSWAMI, H. K. (1976-). Amino acid differentiation in *Ophioglossum* L. by paper chromatography. *Curr. Sci.*, 45: 62-63.
- KISHIMOTO, Y. (1956a). Pharmaceutical studies on ferns. XI. Flavonoids of *Cyrtomium* species. 3. Constitution of cyrtominetin and cyrtopterinetin. *J. Pharm. Bull. (Japan)*, 4: 24-28.
- KISHIMOTO, Y. (1956b). Pharmaceutical studies on the ferns. IX. Flavonoids of *Cyrtomium* species. 1. Flavonoids aglycones. *J. Pharm. Bull. (Japan)*, 4: 246-250.
- KISHIMOTO, Y. (1956c). Pharmaceutical studies on the ferns. Flavonoids of *Cyrtomium* species. 2. Flavonoid glycosides. *J. Pharm. Bull. (Japan)*, 4: 250-253.
- MARSILI, A. AND MORELLI, I. (1968). The occurrence of 22(29)hopene in *Thamniun alopecurum*. *Phytochemistry*, 7: 1705-1706.
- MARSILI, A. AND MORELLI, I. (1970). Triterpenes from *Thuidium tamariscifolium*. *Phytochemistry*, 9: 651-653.
- MARSILI, A., MORELLI, I. AND IORI, A. M. (1971). 21-Hopene from *Pseudoscleropodium purum*. *Phytochemistry*, 10: 432-433.
- MEIER, L. K. AND SORENSEN, H. (1979). Diastereoisomeric 4-substituted amino acids in ferns. *Phytochemistry*, 18: 1173-1175.
- MURAKAMI, T. (1987). *Chemosystematics of di- and sesquiterpenoids in Polypodiaceous ferns*. XIV International Botanical Congress. Berlin (West). Abstract book, pag. 272.
- NICHOLS, B. W. (1970). Comparative lipid biochemistry of photosynthetic organisms. In J. B. Harborne (Ed.), *Phytochemical phylogeny*, 105-118. London: Academic Press.
- PANVISAVAS, R., WORTHEN, L. R. AND BOHM, B. A. (1968). The distribution of free amino acids and alkaloids in selected species of ferns. *Lloydia*, 31: 63-69.
- PETERSON, R. L. & FAIRBROTHER, D. E. (1971). North American *Osmunda* species. *Am. Midl. Nat.*, 85: 437.
- REES, H. H. (1971). Ecdysones. In T. Goodwin (Ed.), *Aspects of terpenoid chemistry and biochemistry*. London: Academic Press.
- RICHARDSON, P. M. (1984). The taxonomic significance of xanthenes in ferns. *Biochem. Syst. Ecol.*, 12: 1-6.

- RICHARSON, P. M. & LORENZ-LIBURNAU, E. (1982). C-glycosylxanthenes in the *Asplenium adiantum nigrum* complex. *Amer. Fern J.*, 72: 103-106.
- SALEH, N. A. M. (1975). Glycosidic nature of *Equisetum* flavonoids. *Phytochemistry*, 14: 286-287.
- SALEH, N. A. M. & ABDALLA, M. F. (1980). The flavonoids of *Equisetum ramosissimum*. *Phytochemistry*, 19: 987.
- SAMORODOVA-BIANKI, G. B. (1959). Carotene and carotenoids in reproductive organs of plants. *Vitaminy, Akad. Ukr. Nauk S. S. R., Ist. Biokhim.* 4: 218-221.
- SCHRAUDOLF, H. (1966). The isolation of gibberellic acid from *Anemia phyllitidis*. *Naturwissenschaften*, 53: 412.
- SMITH, A. M. & FENTON, E. W. (1944). The composition of bracken fronds and rhizomes at different times during the growing season. *J. Soc. Chem. Ind.*, 63: 218-219.
- SMITH, D. M. & LEVIN, D. A. (1963). A chromatographic study of reticulate evolution in the Appalachian *Asplenium* complex. *Amer. J. Bot.*, 50: 952-958.
- STEIN, D. B. & YATSKIEVYCH, G. (1987). *Chloroplast DNA evolution and phylogeny of Polystichoid ferns*. XIV International Botanical Congress. Berlin (West). Abstract book, pag. 272.
- SWAIN, T. (1979). Phenolics in the environment. In T. Swain, J. B. Harborne and C. Van Sumere (Eds.), *Biochemistry of Plant Phenolics*. Rec. Adv. Phytochem. 12: 557-581.
- SWAIN, T. & COOPER-DRIVER, G. A. (1973). Biochemical systematics in the filicopsida. In *The Phylogeny and Classification of the Ferns*. A. C. Jermy, J. A. Crabbe and B. Thomas eds. *Bot. Jour. Linn. Soc.*, 67: 111-134.
- SYRCHINA, A. I., VORONKOV, M. G. & TYUKAVKINA, N. A. (1975). Naringenin, dihydrokaempferol, dihydroquercetin of *Equisetum arvense*. *Khim. Prir. Soed.*, 11: 424-425.
- SYRCHINA, A. I., VORONKOV, M. G. & TYUKAVKINA, N. A. (1978). Phenolic acids and flavonoids of sporogenous stems of *Equisetum arvense*. *Khim. Prir. Soed.*, 6: 803-804.
- TSUDA, Y., FUJIMOTO, T., ISOBE, K., SANO, T. & KOBAYASHI, M. (1974). Chemotaxonomical studies on the triterpenoids of *Lycopodium* plants. *Yakugaku Zasshi*, 94: 970-990.
- VIRTANEN, A. I. & ETTALA, T. (1957). Dihydroxyglutamic acid in plants. *Acta Chem. Scand.*, 11: 182-184.
- VIRTANEN, A. I. & LINKO, P. (1955). The occurrence of free Ornithine and its N-acetyl Derivative in Plants. *Acta Chem. Scand.*, 9: 531-554.
- VOIRIN, B. (1970). *Recherches chimiques, taxinomiques et physiologiques sur les flavonoïdes des Pteridophytes*. Thèse. Docteur-Science. L'Université de Lyon.
- VOIRIN, B., JAY, M. & HAUTEVILLE, M. (1975). Isoetine, nouvelle flavone isolée de *Isoetes delilei* et de *Isoetes durieui*. *Phytochemistry*, 14: 257-260.
- VOIRIN, B., JAY, M. & HAUTEVILLE, M. (1976). Selagine, nouvelle flavone isolée de *Huperzia selago*. *Phytochemistry*, 15: 840-841.
- VOIRIN, B. & JAY, M. (1978a). Apport de la Biochimie Flavonique à la systématique du genre *Lycopodium*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6: 95-97.
- VOIRIN, B. & JAY, M. (1978b). Etude chimiosystématique des Lycopodiales, Isoetales Selaginellales et Psilotales. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6: 99-102.
- WERTH, C. R. (1987). New evidence from isozyme variability on the evolution of the fern genus *Dryopteris*. XIV International Botanical Congress. Berlin (West). Abstract book, p. 272.
- WIDEN, C. J., VIDA, G., VON EUW, J. & REICHSTEIN, T. (1971). Die Phloroglucide von *Dryopteris villarii* (Bell.) Woynar und anderer Farne der Gattung *Dryopteris* sowie die mögliche Abstammung von *D. filix-mas* (L.) Schott. *Helv. Chim. Acta* 54: 2824-2850.
- WIDEN, C. J., WIDEN, H. K. & GIBBY, M. (1978). Chemotaxonomic studies of synthesized hybrids of the *Dryopteris carthusiana* complex. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6: 5-9.
- WIDEN, C. J., SARVELA, J. & BRITTON, D. M. (1983). On the location and distribution of phloroglucinols (filicin) in ferns. New results and review of the literature. *Ann. Bot. Fenn.*, 20: 407-417.
- WIEFFERING, J. H., FIKENSCHER, L. H. & HEGNAUER, R. (1965). Chemotaxonomic

investigation of *Dryopteris* species. VI. *Dryopteris spinulosa* strains. *Pharm. Weekblad*, 100: 737-754.

WILLIAMS, C. & SWAIN, T. (1971). The role of phenylalanine in flavonoid biosynthesis. *Phytochemistry*, 10: 2115.

ZAMAN, A., PROKASH, A., BERTI, G., BOTTARI, F., MACCHIA, B., MARSILI, A., MORELLI, A. & MORELLI, I. (1966). A new nortriterpenoid ketol from two *Adiantum* species. *Tetrahedron Letters*: 3943-3944.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

EPIDERMOMOLOGY OF EUROPEAN FERNS

R.L.L. VIANE

Leerstoel voor Morfologie Systematiek en Ecologie van de Planten
9000 GENT

Summary.

A definition of epidermology, a historical background, a method to prepare fern leaflets and a computer program to make measurements are given. A more general formula to calculate cell dimensions for plants with a particular genome and polyploidisation factor "P" is presented. The importance of micro-characteristics in *Asplenium (Ceterach)* and in the *Dryopteris villarii* aggregate is shown, two keys are given.

Key words: Epidermology, *Asplenium*, *Dryopteris*.

Resumen.

Se presenta una definición y una revisión histórica de la epidermología, así como un método para preparar pinnas de helechos y un programa informático para la realización de medidas. Se incluye, asimismo, una fórmula más general para el cálculo de las dimensiones de las células para plantas con genomas particulares y poliploidización factor "P". Además se muestra la importancia de las microcaracterísticas en *Asplenium (Ceterach)* y en el agregado *Dryopteris villarii*.

Palabras clave: Epidermología, *Asplenium*, *Dryopteris*.

1. DEFINITION.

Micromorphology is the study of the shape of structures too small to investigate scientifically with the naked eye or by simple optical means such as a hand lens. Depending on the structure or the object that one wants to study, a microscope or even a scanning electron microscope is needed, and preliminary preparation of the material is necessary. Any tissue (epidermis, parenchym, vascular strands, etc.), both from gametophytes and from sporophytes, can be studied. "Epidermology" is the discipline of micromorphology dealing only with epidermal structures; the one dealing with spores is usually called "palynology", but an acceptable correct name would also be "sporology".

2. MICROMORPHOLOGY, A SHORT HISTORICAL SKETCH.

In the sixteenth century, when microscopes became effectively used, spores and epidermal appendages were illustrated for the first time. In the first books with mainly fern illustrations (PLUMIER, 1703) small structures such as hairs, glands, sporangia and spores, were only rarely figured; HOFFMANN (1796) already distinguished species in *Gymnocarpium* by the presence (not by the form) or absence of glands. Many excellent figures of spores, sporangia, indusia, epidermal appendages (hairs and scales) and of venation patterns are found in the early eighteenth century books on ferns by HEDWIG (1799), SCHKUHR (1809), HOOKER and GREVILLE (1828-1831), KUNZE (1840-1851), BRACKENRIDGE (1854), etc. During this period microscopic structures became used in taxonomy. Thus, FÉE (1844-1866) in France was probably the first to use spore characteristics in fern classification; the middle European "school" of PRESL (1836) in Prague and of METTENIUS (1857-1859) in Leipzig also played an important role, yielding concepts such as anadromy and catadromy. METTENIUS divided several fern families into three groups: "Polystichoideae" with all 'last order' veins anadromous, "Phegopteroideae" with the lower part of the frond anadromous, but the upper part catadromous, and "Cyatheoideae" with mainly catadromous venation. MILDE, a student of METTENIUS, boiled plant parts for microscopical study (1867), and attached much importance to the indument and to venation patterns. Many later authors have (occasionally) used (the easily visible, or the presence/absence of) micro structures to distinguish taxa (CHRIST, 1899). Few comparative, micromorphological studies of entire genera or families have been done, but since the advent of the scanning electron microscope smaller plant structures get more attention again. To date, new cytological and other data should be regularly used to permit an improved evaluation of micro-characteristics for taxonomical purposes; modern micromorphology should be based on precisely measured and accurately illustrated structures, so that it yields repeatable results. Micromorphology is not just a scientific discipline on its own; it needs not only information from other fields, but it also feeds back and exchanges its own results and helps to induce new investigations elsewhere.

3. METHOD.

The following is a simple method to prepare dried leaf segments from herbarium material for microscopical observation. Segments should be as big as possible, and may be entire pinnae as long as these are mountable; too much fragmentation of the leaves results in a loss of information.

1. Boiling.

Depending on the thickness and toughness of the material, boiling lasts from one to several minutes or until the material has about the same consistency it had in the fresh state.

2. Clearing in sodium hydroxide and hypochlorite.

After boiling the material is put in a 2,5% NaOH solution for 24 hours, and is rinsed afterwards in running water during 15 minutes. Clearing is completed in a 50% solution of commercially available, concentrated (47/50) NaOCl; it takes from less than one minute, for thin leaflets, to possibly half an hour or even more for thick, coriaceous segments. This final bleaching should be followed carefully, as thin material tends to dissolve if it is kept too long in the NaOCl solution. Afterwards the objects are rinsed in running water for about one hour, then treated for 30 minutes in a 0,5% acetic acid (CH_3COOH) solution to remove remaining hypochlorite, and rinsed in running water again (one hour).

3. Staining.

The material is put in a fresh, dark reddish-purple, Ruthenium red [Ru₂(OH)₂Cl₄·7NH₃·3H₂O] solution until it is stained medium to dark red. Depending on the consistency of the leaf, the dyeing will take from half to several hours, and should be checked regularly to avoid over staining. Overnight staining should also be avoided, or only exceptionally done in a more diluted solution, as the material easily becomes too dark. The coloured segments are then passed through the classical alcohol and xylene series, before mounting in Canada Balsam.

4. Why?

In epidermis preparations (prepared as indicated) several new (microscopic) characteristics become available for study (VIANE, 1988; RASBACH et al., 1989):

- the size, distribution and form of the epidermal cells;
- the size of guard cells, and stomatal types;
- indument types and sizes;
- the structure and the size of the indusium, and of its cells;
- the form and size of paraphyses;
- the form, structure, and condition of the sporangium;
- the presence and size of glands or hairs on the sporangium;
- the condition and size of the spores.

In comparative, morphological studies of uniseriate multicellular hairs on leaves, the following size characteristics (mean values) can be used (VIANE, 1986):

- Lt: the total length;
- Lc: the length of the upper cells;
- Wc: width of upper cells;
- Lt/Wc: the ratio of Lt to Wc;
- N: the number of cells in the hair.

Unicellular, stipitate or capitate, and clavate glands are typified (VIANE, 1986) by measuring:

- Lt: the total length ($Lt = dA + Ls$);
- dA: the apex diameter;
- dB: the diameter at the base;
- Ls: the length of the stalk;
- dA/Ls;
- dA/dB.

The thickness of the leaf, the presence of a hypodermis, the form and size of the cells and of their intercellular spaces can be studied in the mesophyll.

The venation pattern can be observed precisely if whole (or carefully cut) pinnae are mounted, since then the exact place of acroscopic and basiscopic branching is visible.

Micromorphology becomes an indispensable tool when important, old and incomplete, herbarium (type) material of closely related taxa (complexes or aggregates, which are otherwise best identified by studying their chromosome numbers), needs investigation.

The following alphabetical list is a selection of modern (after 1950) authors who used epidermological data in their (published) taxonomical work.

<u>Author(s)</u>	<u>Subject or taxon</u>	<u>Year</u>
Atkinson	-Gametophytes	-1973
Baayen and Hennipman	-Paraphyses (Polypodiaceae)	-1987
Barrington, Paris & Ranker	-Spore and stomata size	-1986
Bhambie and Madan	-Venation (Ophioglossaceae)	-1982
Bir and Trikha	-Scales (<i>Lepisorus</i>)	-1974
Chandra	- <i>Stenosemia</i> (Tectarioids)	-1983
Hauke	- <i>Equisetum</i> stem surface	-1979
Hennipman	- <i>Austrogramme</i>	-1975
Hennipman	- <i>Bolbitis</i>	-1977
Hennipman and Roos	- <i>Platynerium</i>	-1982
Hettterscheid and Hennipman	-Microsoroid Polypodiaceae	-1984
Holttum	-Various groups	-1959-1981
Holttum and Edwards	- <i>Dryopsis</i>	-1986
Hoshizaki	-Rhizome scales <i>Platynerium</i>	-1970
Hovenkamp	- <i>Pyrrosia</i>	-1986
Lellinger	- <i>Niphidium</i> scales	-1972
Lellinger	- <i>Campyloneurum</i>	-1988
Lommasson and Young	-Vascularization	-1971
Loyal	- <i>Pronephrium</i> & <i>Ampelopteris</i>	-1977
Mickel	- <i>Elaphoglossum</i>	-1987
Mickel and Atehortua	- <i>Elaphoglossum</i>	-1980
Mickel and Votava	-Leaf epidermis (<i>Marsilea</i>)	-1971
Moran	- <i>Olfersia</i>	-1986
Page	-Epidermis (SEM) in <i>Equisetum</i>	-1974
Payne and Peterson	-Leaf hypodermis	-1973
Pearson	-Rhizoids and root hairs	-1969
Phiri and Launert	- <i>Marsilea</i>	-1985
Rolleri	- <i>Lycopodium</i> epidermis	-1975, 1977
Roos	-Drynarioids	-1985
Sen and Hennipman	-stomata in Polypodiaceae s.s.	-1981
Sen and Sen	- <i>Oleandra</i> and <i>Nephrolepis</i>	-1973
Shing	- <i>Pyrrosia</i>	-1983
Smith	- <i>Thelypteris</i> subg. <i>Amauropelta</i>	-1974
Van Cotthem	-Typology of stomata	-1968-1973
Viane	-Several groups	-1975-1988
Wagner	- <i>Diellia</i>	-1952
Walker	-venation (<i>Polybotrya</i>)	-1985
Wiggins	-Cheilantheoids (Baja Californ.)	-1973

Excluding some more general investigations and studies on gametophytes and on spores and sporangia, it is striking that in only a few studies of European Pteropsida (numerical) epidermal characteristics were used:

Nardi, Rasbach and Reichstein	- <i>Cheilanthes</i>	-1979
Rasbach and Reichstein	- <i>Cheilanthes</i>	-1982
Vida, Mayor and Reichstein	- <i>Cheilanthes</i>	-1983
Rasbach, Reichstein and Schneller	- <i>Cheilanthes</i>	-1983
Viane	- <i>Dryopteris</i>	-1986, 1988

[Fortunately more are in progress, some were even represented during this congress (IBARS et al.; OTEO), while others (Strosse, 1987; Vervalcke, 1983) are published elsewhere].

One of the reasons is that only a few "difficult" complexes exist in the relatively poor European fern flora (*Asplenium*, *Cheilanthes*, *Cystopteris*, *Dryopteris*), that seem to warrant such a study. Another reason is the relative inaccessibility of micro-characteristics (one must be prepared or able to use a microscope!) to field-botanists and amateurs, which severely limits their in keys and floras.

5. NUMERICAL DATA AND THE USE OF COMPUTERS.

Future micromorphological research will not be possible without the use of (personal) computers to make measurements, calculate mean values and other statistics, and to store data.

Instead of using the old, tedious, time consuming method of measuring with a calibrated ocular micrometer, preparations for micromorphological study can, much faster and more accurately, be investigated and measured using a microscope equipped with a drawing tube, connected to a digitising tablet and to a computer. To make this modern technique more widely available (avoiding a sophisticated and expensive program), a simple program written in GWBASIC is given below. "MM" consists of two parts, the first is a 'driver', steering the computer (any IBM compatible). In the second part, the distance between consecutive sets of two points is calculated, followed by some statistics. Since output is directed to a printer all lines with "LPRINT"-commands (460-530, 720, etc.), and lines 20, 36- must be eliminated if such a device is not available. The printer must be in "draft" mode, and if "letter quality" is desired line 360 must be adapted (see GWBASIC manuals).

```

10 'MM: Name of the program: is to be "loaded" at the start
20 X$=DATE$: LPRINT TAB(70) X$
30 CLS
40 PRINT"YELLOW—>DIGITISE"
50 PRINT"GREEN—>IMPORT"
60 PRINT"BLUE—>FINISH"
70 PRINT"WHITE—>ERASE": PRINT
80 PRINT"***IMPORTANT!** FIRST measurement must=***STANDARDLENGTH****"
90 'PART 1: DRIVER for digitising tablet ("SUMMAGRAPHICS") (by D&P Informatics,
    Brugge-Gent 1987)
100 OPEN"COM1: 9600,N,8,1,RS,DS" FOR OUTPUT AS # 2 LEN=1024
110 OUT ADR+1,1
120 PRINT #2,"S";CHR$(13)
130 PRINT#2,"i";CHR$(13)
140 CLOSE 2
150 ADR=&H3F8: DIM B(10): DIM XX(4096): DIM YY(4096): PO=0
160 OFX=0: OFY=0
170 OPEN"COM1: 9600,N,8,1,DS" FOR INPUT AS # 2 LEN=8092
180 OUT ADR+1,1
190 B=ASC(INPUT$(1,#2)): IF B=153 GOTO 250
200 IF B=217 THEN LOCATE 8,1: PRINT"OUT OF RANGE";CHR$(7): GOTO 190
210 IF B=155 THEN: GOTO 330
220 IF (B=156 AND C<>B) THEN C=B: PO=PO+1: XX(PO)=X: YY(PO)=Y: PRINT
    PO,X,Y
230 IF (B=154 AND C<>B) THEN LOCATE 9,1: C=B: PO=PO-1: PRINT
    PO,XX(PO),YY(PO)

```

```

240 GOTO 190
250 A$=INPUT$(8,#2): C=B
260 FOR T=1 TO 4: B(T)=ASC(MID$(A$,T,1)): NEXT T
270 X=(B(1)+B(2)*128)/20!-OFX: Y=(B(3)+B(4)*128)/20!-OFY
280 IF (X>300 OR Y>300) THEN GOTO 190
290 LOCATE 7,1: PRINT"X COORDINATE";: PRINT USING"####.#";X
300 LOCATE 8,1: PRINT"Y COORDINATE";: PRINT USING"####.#";Y
310 LOCATE 9,1: PRINT"          "
320 GOTO 190
330 CLOSE 2
340 PRINT
350 'PART 2: Data management and calculations (R. Viane)
355 'INPUT OF VOUCHER REFERENCES
360 WIDTH "lpt1:",130
370 LINE INPUT "NAME          =";A$
380 LINE INPUT "COLLECTOR + NR + HERB =";B$
390 LINE INPUT "ORIGIN          =";C$
400 LINE INPUT "CHARACTER MEASURED =";D$
410 LINE INPUT "REMARKS          =";R$
420 LINE INPUT "STANDARD LENGTH (µm) =";STANDARD
430 WHILE ABS(STANDARD)<1
440 GOTO 420
450 WEND
460 IF LEN(A$)=0 AND LEN(B$)=0 AND LEN(C$)=0 AND LEN(D$)=0 AND LEN(R$)=0
   GOTO 530
470 IF LEN(A$)=0 THEN GOTO 480 ELSE LPRINT TAB(40) A$
480 IF LEN(B$)=0 THEN GOTO 490 ELSE LPRINT TAB(40) B$
490 IF LEN(C$)=0 THEN GOTO 500 ELSE LPRINT TAB(40) C$
500 IF LEN(D$)=0 THEN GOTO 510 ELSE LPRINT TAB(40) D$
510 IF LEN(R$)=0 THEN GOTO 520 ELSE LPRINT TAB(40) R$
520 LPRINT " STANDARD LENGTH =";STANDARD: GOTO 550
530 LPRINT TAB(50) "IDEM"
535 'CALCULATION
540 OPEN "O",1,"POINTS"
550 PRINT#1,STANDARD;
560 FOR T=1 TO PO
570 PRINT#1,T,XX(T);YY(T);
580 NEXT T
590 RESET: CLS: SCALE=1: SUM=0:TL%=0
600 OPEN "I",1,"POINTS"
610 OPEN "A",3,"ALL"
620 OPEN "O",2,"DISTANCE"
630 INPUT#1,STANDARD: PRINT "standard length:"STANDARD
640 INPUT#1,I1,X1,Y1
650 INPUT#1,I2,X2,Y2
660 DX=X2-X1:DY=Y2-Y1
670 DISTANCE=SQR(DX*DX+DY*DY)*SCALE
680 IF I2=2 THEN SCALE=STANDARD/DISTANCE: GOTO 640
690 PRINT#2,DISTANCE;
700 PRINT#3,DISTANCE;

```

```

710 PRINT DISTANCE "µm"
720 LPRINT CINT(DISTANCE) "-";
730 X1=X2: Y1=Y2
740 SUM=SUM+DISTANCE: TL%=TL%+1
750 IF NOT EOF(1) GOTO 640
760 MEAN=SUM/TL%: PRINT TAB(5) "mean      : "MEAN
770 LPRINT TAB(1) "Number of measurements :";TL%
780 LPRINT USING " * Mean      = ####.## µm";MEAN
790 RESET
800 OPEN "I",2,"DISTANCE"
810 DEV=0: MIN=1000: MAX=-1: DIM TIMES(500): TIMES(DISTANCE)=0
820 INPUT#2, DISTANCE
830 DISTANCE=CINT(DISTANCE)
840 DEV=(DISTANCE - MEAN)^2 + DEV
850 IF DISTANCE<MIN THEN MIN=DISTANCE
860 IF DISTANCE>MAX THEN MAX=DISTANCE
870 TIMES(DISTANCE)=TIMES(DISTANCE)+1
880 IF NOT EOF(2) GOTO 820
890 STDDEV=SQR(DEV/(TL%-1)): PRINT TAB(5) "standard deviation : "STDDEV
900 LPRINT USING " * Standard deviation = ####.## µm";STDDEV
910 PRINT TAB(30)"min= "MIN;" max= "MAX;
920 LPRINT"Range: " ("CINT(MIN)")" - "CINT(MEAN-STDDEV)" - "CINT(MEAN)"
  - "CINT(MEAN+STDDEV)" - ""("CINT(MAX)")"
930 GOSUB 1340
940 RESET
950 PRINT
960 PRINT TAB(50) " **< ENTER >** = YES"
970 INPUT "save THIS LAST series of values (0=no)";E$
980 IF E$<>"0" THEN INPUT "give code ";F$ ELSE GOTO 1000
990 NAME "DISTANCE" AS F$: LPRINT: LPRINT "code ="F$
1000 INPUT "CALCULATION OF OVERALL MEAN, etc. (0=no)";G$
1010 IF G$="0" GOTO 1230
1020 OPEN "I",3,"ALL"
1030 SUMM=0: MEANN=0: N%=0: DEV=0: MIN=1000: MAX=-1: TIMES(DISTANCE)=0
1040 INPUT#3,DISTANCE
1050 SUMM=SUMM+DISTANCE: N%=N%+1:
1060 IF DISTANCE<MIN THEN MIN=DISTANCE
1070 IF DISTANCE>MAX THEN MAX=DISTANCE
1080 MEANN=SUMM/N%
1090 DEV=(DISTANCE-MEANN)^2+DEV
1100 TIMES(DISTANCE)=TIMES(DISTANCE)+1
1110 IF NOT EOF(3) GOTO 1040
1120 PRINT TAB(5) "overall mean : "MEANN
1130 PRINT TAB(5) "total number of measurements ="N%: LPRINT: LPRINT
1140 LPRINT TAB(50) "TOTAL NUMBER of MEASUREMENTS = "N%
1150 LPRINT TAB(50) USING " * OVERALL MEAN =####.##µm";MEANN
1160 SD=SQR(DEV/(N%-1)): PRINT TAB(1) "standard deviation= "SD
1170 LPRINT TAB(50) USING " * STANDARD DEVIATION= ####.##µm";SD
1180 PRINT "min= "MIN;" max= "MAX
1190 LPRINT TAB(1) "FOR ALL: ("CINT(MIN)")" - "CINT(MEANN-SD)"-

```

```

"CINT(MEANN)"-"CINT(MEANN+SD)"-"("CINT(MAX))"
1200 GOSUB 1340
1210 RESET: PRINT
1220 PRINT TAB(50) " **< ENTER >** = YES "
1230 INPUT "Are you finished with ALL measurements of this SERIES (0=no)";H$
1240 IF H$<>"0" THEN INPUT "save ALL-values (0=no,)";ANT$ ELSE GOTO1300
1250 IF ANT$<>"0" THEN INPUT "new code for ALL-file=";CODE$ ELSE GOTO 1280
1260 LPRINT: LPRINT TAB(50) "Code of file with above values:"CODE$
1270 NAME "ALL" AS CODE$: LPRINT: GOTO 1300
1280 INPUT "dispose of ALL-file (0=no)";DIS$
1290 IF DIS$<>"0" THEN KILL "ALL" ELSE GOTO 1300
1300 INPUT "RUN THIS PROGRAM AGAIN (0=no;)";K$
1310 IF K$<>"0" THEN RUN
1320 ELSE GOTO 1330
1330 CLS: END
1340 PRINT: FOR M%=MIN TO MAX
1350 IF TIMES(M%)<>0 THEN PRINT USING "times(#):";M%;
1355 PRINT STRING$(TIMES(M%), ".")
1360 NEXT M%
1370 PRINT TAB(50) " **< ENTER >** = YES "
1380 INPUT "print histogram (0=no)";N$
1390 IF N$="0" GOTO 940
1400 FOR O%=MIN TO MAX
1410 IF TIMES(O%)<>0 THEN LPRINT USING "times(#):";O%;
1415 LPRINT STRING$(TIMES(O%),"*)
1420 NEXT O%
1430 RETURN
1440 END

```

The above program can be used to measure lengths, widths, diameters etc. of any microscopical or macroscopical structure. For accurate microscopical measurements precise scaling needs to be done first, a chart with "standard units" (e.g. of 10 or 100 μm) for each setting of the microscope should result. When the program is started such "standard unit", corresponding to the microscopic enlargement used, must be "measured" first. At least a "four button cursor" must be connected to the digitizer.

The values of means and standard deviations given here are all rounded to the nearest digit, statistically this is not always correct, but I prefer this because the precision of each measurement is 0.5 μm using a digitiser and computer, and only 2-4 μm by more classical means; using decimals would then given an over stressed impression of more accuracy.

6. THE POLYPLOIDY FACTOR.

Within a species that consists of diploid and (several) (auto)polyploid subspecies, but also within groups of related (allopolyploid) species, cell dimensions, such as stomatal and exospore length, are highly correlated with the ploidy level; when cytological methods cannot be used they are among the most important characteristics to give a reliable estimation of the ploidy. The

correlation between cell dimensions and ploidy must be checked in each group (complex, genus...) investigated, using cytologically studied reference material (see also a.o. MORAN, 1982, and BARRINGTON et al., 1986 for a review).

When two (diploid) taxa (e.g. with genome formula AA and BB) hybridise, and their hybrid (AB) by polyploidisation forms a fertile allo(tetra)ploid plant (AABB), then the cell dimensions of this plant (AABB) are not exactly medial between those of the parental taxa (AA and BB), but are slightly larger by a ratio called the polyploidy factor "P" [VIANE, (1986), the 'value' of cell dimensions is indicated between straight lines (|)].

[1]

$$|AABB| = \frac{|AA| + |BB|}{2} \times P$$

Thus, by definition, the value of "P" (for a particular characteristic and a particular taxon) is the ratio of two times the cell dimensions of a n-ploid taxon to the sum of the cell dimensions of its n/2-ploid ancestor(s):

$$P = 2 \frac{|AABB|}{|AA| + |BB|}$$

P has values between 1.01 and 1.40. If doubling of the genome also yields doubling of the cell volume, BARRINGTON et al. (1986) point out that then in more or less spherical structures such as spores and stomata, a doubling of the cell volume corresponds to an increase of the diameter (=length) with a 'constant' of 1.26 (=P-factor). Evidently only in few cases such a 'theoretical' P-value is correct (see also the examples given below), but it is a good (average) approximate value, when "P" can not be calculated.

For autotetraploids P is simply the ratio of the cell dimensions of the autotetraploid taxon to the cell dimensions of its diploid ancestor:

$$|AAAA| = \frac{|AA| + |AA|}{2} \times P$$

or $|AAAA| = |AA| \times P$ [2]

and thus $P = \frac{|AAAA|}{|AA|}$

When we use a different notation, and put AA=2A and AAAA=2A2A=4A then:

$|4A| = |2A| \times P$; and similarly for a diploid:

$$|AA| = |A| \times P \quad \text{or} \quad |2A| = |A| \times P \quad [3]$$

and also: $|AAAA| = |2A| \times P$
 $= |A| \times P^2 \quad \text{or} \quad |4A| = |A| \times P^2 \quad [4]$

Where |A| stands for the value (of cell length, width, etc.) in the 'haploid plant' with genome A; as long as a diploid (AA) and an autotetraploid (AAAA) are known and if we accept that P keeps the same value (from A to AA as from AA to AAAA), this value can be calculated.

The general formula for an auto-n-ploid taxon, with known P and known |A|, is then:

$$\ln A| = |A| \times P^{\log_2 n} \quad [5]$$

or also

$$\ln A = |AA| \times P^{(\log_2 n)-1}$$

If P is unknown, it can be calculated (for such an autopolyploid!), by the general formula:

$$P = \sqrt[\log_2 z]{\frac{|zA|}{|AA|}} \quad \text{or} \quad P = (\log_2 z) - 1 \sqrt[\log_2 z]{\frac{|zA|}{|AA|}}$$

After some calculations the following general formula, can be deduced:

$$\boxed{\ln A \dots nX = \frac{i|A| + \dots + n|X|}{i + \dots + n} \left(\frac{iP_A + \dots + nP_X}{i + \dots + n} \right)^{\log_2 (i + \dots + n)} \quad [6]}$$

where 'i' to 'n', are the number of genomes (A to X) present; P_A to P_X are the P factors (for genomes A to X respectively), if these P-values are unknown and if almost spherical to elliptical structures are studied, $P=1.26$ may be used. This formula is different from BARRINGTON'S (1986) in the use of the logarithm (with base 2!) for the power of "P".

That this is a general formula can be shown by the following simple (but common) cases, where [6] converts to the formulas already deduced, thus:

1. For AB, the hybrid between AA and BB

$$\begin{aligned} |AB| &= \frac{|A| + |B|}{2} \times \frac{(P_A + P_B)^{\log_2 2}}{2} \quad (\text{with } \log_2 2 = 1) \\ &= \frac{|A| + |B|}{2} \times \frac{P_A + P_B}{2} \end{aligned} \quad [7]$$

for $A=B$ and $P_A=P_B=P$, this gives formula [3] again.

$$\text{If } |A| = \frac{|AA|}{P} \quad \text{and} \quad |B| = \frac{|BB|}{P}, \quad \text{then:} \quad |AB| = \frac{|AA| + |BB|}{P} \quad \text{thus [7] also}$$

shows that cell dimensions in a hybrid are intermediate (average) between the dimensions of their parents (if $P_A=P_B!$), as is often found in nature.

2. For an allotetraploid AABB, with $P_A P_B$.

$$|AABB| = |2A2B|$$

$$= \frac{2|A| + 2|B|}{2 + 2} \times \left(\frac{2P_A + 2P_B}{2 + 2} \right)^{\log_2 (2+2)} \quad [8]$$

$$= \frac{|A| + |B|}{2} \times \left(\frac{P_A + P_B}{2} \right)^2 \quad \text{and if } P_A + P_B = 2P$$

$$= \frac{|A| + |B|}{2} \times P^2 \quad [9]$$

This is the same as formula [1], since substituting in [1] of |AA| or |2A| and |BB| or |2B| with [3] gives:

$$[1] = \frac{|A|P + |B|P}{2} \times P = [9]$$

3. For autopolyploids, the (general) autopolyploid formula [5] is immediately evident as substitution of $i + \dots + (n-1) = n$, $A = \dots = X = A$, and of $P_A = \dots = P_X = P$ shows.

The general formula [6] can be used in predicting cell dimensions of unknown polyploids and hybrids with any genome combination, as long as the dimensions of the ancestral genomes and the "P"-factors, are known or can be calculated. Predictions will be closer the more polyploid series are available for study, and the less cell dimensions are influenced by the environment (stomata, exospore).

The P-factor, together with cell dimensions can also be used to test relationships (BARRINGTON et al., 1986; VIANE, 1986); when P_x is smaller than 1.00 or bigger than 1.50 for several characteristics, the proposed ancestry of the taxa studied should be re-investigated.

7. RESULTS OF MICROMORPHOLOGICAL STUDIES IN *ASPLENium* (INCL. *CETERACH*).

The following is an example, taken from a recent study (H. & K. RASBACH & VIANE, 1989) of the type of *Asplenium x badense* (Meyer) Jermy, the putative hybrid of *A. ceterach* L. and *A. ruta-muraria* L., which is compared to *A. aureum* Cav. and other related ferns. In table I, the number of measurements (n), the mean length of the stomata (sto-length) and of the exospore (exo-length), their standard deviation (sd) in μm , and the polyploidy factor (P), are given:

TAXON	PLOIDY	n	STO-LENGTH	sd	P-factor
<i>A. aureum</i> s.l.	4n	50	41	3	1.34
	6n	109	45	5	
	8n	70	55	6	
<i>A. ceterach</i>	2n	204	36	5	1.14
	4n	157	41	4	
<i>x A. badense</i>	4n?	104	56	4	
<i>A. ruta-muraria</i>	2n	120	40	4	1.25
	4n	158	50	6	

TAXON	PLOIDY	n	EXO-LENGTH	sd	P-factor
<i>A. aureum</i> s.l.	4n	81	37	2	1.24
	6n	73	38	3	
	8n	64	46	4	
<i>A. ceterach</i>	2n	153	31	3	1.22
	4n	100	38	3	
<i>x A. badense</i>	4n?	142	45	4	
<i>A. ruta-muraria</i>	2n	118	39	2	1.15
	4n	294	45	4	

TABLE. I

Using the appropriate P-values (see above), some more guard cell and exospore lengths have been calculated (=followed by "!" for interesting genome combinations discussed further below. (Au=of 1 genome of *A. aureum*, Ce=of 1 genome of *A. ceterach*, and Ru=of 1 genome of *A. ruta-muraria*; original dimensions, from table I, are in bold and underlined).

Below the diagonal, in the lower left half, are the guard cell lengths; above the diagonal are exospore lengths! Each cell represents one genome combination, which can be found by adding the

genome	EXO	Au	2Au	4Au	8Au	Ce	2Ce	4Ce	Ru	2Ru	4Ru
STO	* * *	24!	30!	37	46	25!	31	38	34!	39	45
Au	23!	* * *				30!					
2Au	31!	37!	* * *	42! 38			37!	42!			■
4Au	41		49! 45	* * *			42!	46!			
8Au	55				* * *						
Ce	32!	34!	38!			* * *			(35)		
2Ce	36	39!	42!	49!		39!	* * *			41!	
4Ce	41		47!	52!		43!	45!	* 48! * 47! *			49!
Ru	32!					38!			* * *		
2Ru	40						46!			* * *	
4Ru	50							55!			* * *

TABLE. II.

combinations shown for that particular row and column. Thus in the cell marked " ■ ", the exospore would be given for genome 2Au+4Ru [a plant that could originate from a 3-ploid hybrid between diploid "aureum" and tetraploid "ruta-muraria", followed by chromosome doubling (2Au x 4Ru → AuRuRu → 2Au4Ru)].

Using the appropriate Pg.cell and Pexosp., we have calculated that the (probably fertile) allotetraploid fern (CeCeRuRu) originating (after chromosome doubling) from the hybrid (CeRu) between diploid *A. ruta-muraria* ssp. *dolomiticum* (RuRu) and diploid *A. ceterach* ssp. *bivalens* (CeCe) (both not recorded for the type locality of *A. badense*!) would have guard cells c.46 µm and exospores c.41 µm long. The (probably sterile) tetraploid hybrid [CeCe'RuRu'=*A. x badense* sensu

Meyer (1957)], that originates from a direct cross between tetraploid *A. ruta-muraria* (RuRuRu'Ru') and tetraploid *A. ceterach* (CeCeCe'Ce') (both present at the locus classicus), would have guard cells also c.46 μm long, but should have mostly aborted spores; the allo-octoploid (CeCeCe'Ce'RuRuRu'Ru') that would originate (after polyploidisation) from this sterile tetraploid hybrid, would have guard cells 55 μm and exospores 49 μm long. Since the calculated cell dimensions, for the allotetraploid (CeCe'RuRu') are significantly smaller than what we actually find in the plant described as *A. x badense*, this fern can not have the genome that was postulated by Meyer. From its cell dimensions, it can then either be a (partly fertile) auto-octoploid *A. ceterach* or also a (partly fertile) allo-octoploid hybrid ("*xAsplenioceterach*"), however since non of the other character is intermediate (contrary to Meyers indications, 1957) between those of its presumed parents, *A. x badense* can not be the hybrid between *A. ceterach* and *A. ruta-muraria*! Its overall morphology shows that it belongs the *A. ceterach* group, micromorphology not only confirms this, but strongly indicates that the plant could well be a hitherto unknown octoploid cytotype of *A. ceterach*.

The origin of *A. aureum* and its status still require further study (see MANTON et al., 1986); for simplicity and in anticipation of more evidence in the future, I have considered *A. aureum* ssp. *parvifolium* an auto-octoploid here, (if it is an "allo", then the true auto-octoploid should have guard cells c.58 μm long, with $P=1.43$ and $|Aul|=20$ μm ; and its exospore would have to be 47 μm long, with $P=1.28$ and $|Aul|=23$ μm). The cell dimensions of spores and stomates of the hexaploid cytotype are smaller than those calculated (followed by "!" in table II), this is also true when ssp. *parvifolium* is treated as an allopolyploid! Hitherto no diploid cytotype of *A. aureum* has been described; if it ever existed, it must now be either extremely rare or extinct. If *A. ceterach* and *A. aureum* are considered distinct species there are several possible ways of origin for the hexaploid; three possible genome formulas are:

1. AuAuAuAuAuAu or 6Au for an 'auto'polyploid, either via polyploidisation (->>>) in a triploid (2Au x 4Au -> 3Au ->> 6Au) or via a direct cross (4Au x 8Au -> 6Au), with guard cells 49 and exospore 42 μm long (table II).
2. AuAuAuAuCeCe or 4Au2Ce, also via polyploidisation of a triploid hybrid (4Au x 2Ce -> 2AuCe ->> 4Au2Ce) or as the result of a direct cross (8Au x 4Ce -> 4Au2Ce), with guard cells 49 and exospore 42 μm long (table II).
3. AuAuCeCeCeCe or 2AuCe, again either via polyploidisation (2Au x 4CeCe -> Au2Ce ->> 2Au4Ce) or direct (4Au x 8Ce -> 2Au4Ce), with guard cells 47 and exospore 42 μm long (table II). Obviously, cell dimensions are of little help here, but they do show that the three genome formulas have equal potential.

8. MICROMORPHOLOGICAL STUDIES IN *DRYOPTERIS*.

A. *Dryopteris x gomerica* in Spain.

When, in 1986, *D. x gomerica* was discovered in Asturias (VIANE, 1988), its indument was first studied and distinguished from that of its ancestors: *D. aemula* and *D. guanchica*. Later cytological study confirmed these micromorphological findings.

B. The *D. pallida-villarii* group.

This group consists of a complex of at least four related taxa: two ancestral diploids and

two (allo)tetraploids. Its taxonomy has recently been studied by several authors (a.o. FRASER-JENKINS, 1977, 1982, 1986; FRASER-JENKINS & REICHSTEIN, 1975), but here only the results of an epidermological study of the following 'mediterranean' taxa are given (genome formula between brackets):

1. *D. pallida* (Bory) Fomin, a diploid (PP) with four subspecies:

ssp. <i>balearica</i> (Litard.) Fraser-Jenkins	(PbPb)
ssp. <i>libanotica</i> (Rosenst.) Fraser-Jenkins	(PIPI)
ssp. <i>pallida</i>	(PpPp)
ssp. <i>raddeana</i> (Fomin) Fraser-Jenkins	(PrPr)

2. *D. submontana* (Fraser-Jenkins & Jermy) Fraser-Jenkins, an (allo)-tetraploid (PPVV) that (probably) originated from a hybrid (*D. vidae* Fraser-Jenkins & Gibby) between *D. pallida* (PP) and *D. villarii* (VV);

3. *D. tyrrhena* Fraser-Jenkins & Reichstein, an allotetraploid (OOPP), assumed to have formed originally from a diploid hybrid between *D. oreades* Fomin (OO) and *D. pallida* (PP);

4. *D. villarsii* (Bell.) Woyнар ex Schinz & Thell., an (alpine) diploid (VV);

5. *D. oreades* Fomin, an ancestral diploid (OO).

The taxa (1-4) have often been confused in the past; the diploids, (easily) distinguished on gross morphology, are also ecologically separated. The tetraploids are (sometimes) differentiated with great difficulty (even from the diploids); they are so similar to each other that identification of (poor) specimens is almost impossible, even for specialists. The taxonomy of the group is not yet clear: in a recent publication about the genus *Dryopteris*, FRASER-JENKINS (1986) puts *D. pallida* and *D. submontana* (!) in *D.* section *Pallidae*, but *D. tyrrhena* (!), *D. villarii*, *D. oreades*, etc. in section *Dryopteris*. If this classification is adopted it should be modified first so that both *D. submontana* and *D. tyrrhena* are in one (intermediate) section of their own.

For this study glands have been measured on the dorsal side of the lamina. I have found no significant size differences among glands from above various parts of the vascular tissue (costa, costula, veins), nor between these and those from the non vascularised parts of the lamina. Glands on indusia are usually distinctly smaller and their dimensions are not used here. The results are presented in the tables below. The values given are the mean and the standard deviation, all in μm (abbreviations see under 4).

1. Subspecific taxa in *D. pallida*.

If these "MEAN"-values of micro-characteristics are closest to the original "ancestral" values that existed in the ancestral stock from which the subspecies evolved, then the subspecies with values closest to those of the above "MEAN", might also be closest to this ancestor. Therefore I consider the most widespread subspecies: ssp. *pallida*, that to date has values closest to the "MEAN", to represent the most original condition in the group. This is more clear when the percent change (%), the absolute cumulated change () and its mean "M", and the number of changes "N", in relation to the "MEAN" are given (TABLE 2). The coefficient of variation "CV" (CV=standard deviation/mean x 100; SOKAL & ROHLF, 1980), enabling us to compare the relative amounts of variation of the characters, [but see LEWONTIN (1966) and SOKAL & BRAUMANN (1980) for a statistical discussion!], is included.

TAXON	Lt	dA	dB	Ls	dA/Ls	dA/dB	Lstom	Lexo
<i>D. pallida</i> <i>ssp. balearica</i>	70±10	27±3	17±3	43±7	0.6	1.6	38±4	34±3
<i>ssp. libanotica</i>	65±9	34±6	17±3	31±9	1.1	2.0	41±5	32±2
inter <i>ssp.</i> <i>libanotica</i> & <i>pallida</i>	66±8	32±5	17±2	34±8	0.9	1.9	39±2	33±2
<i>ssp. pallida</i>	73±8	32±5	18±3	41±8	0.8	1.8	39±4	34±2
<i>ssp. raddeana</i>	83±10	32±4	19±2	51±9	0.6	1.7	42±4	35±2
"MEAN"	71±10	31±5	18±3	40±10	0.8	1.8	40±4	34±2

TABLE 1. Micromorphological values in subspecies of *D. pallida*.

TAXON	Lt	dA	dB	Ls	Lstom	Lexo	Σ&M	N
<i>D. pallida</i> <i>ssp. balearica</i>	-1%	-13%	-6%	+7.5%	-5%	0%	Σ32.5 5.4%	5
<i>ssp. libanotica</i>	-8%	+10%	-6%	-22.5%	+2.5%	-6%	Σ55 9.2%	6
<i>ssp. pallida</i>	+3%	+3%	0%	+2.5%	-2.5%	0%	Σ11 1.8%	4
<i>ssp. raddeana</i>	+17%	+3%	+6%	+27.5%	+5%	+3%	Σ61.5 10.3%	6

TABLE 2. Changes in relation to the "MEAN".

Just as in many other fern groups, "CV" shows that exospore and stomata length are less variable than the other characteristics. That the dimensions vary least in ssp. *raddeana* but most in ssp. *libanotica*, can be explained in several ways:

1. of ssp. *raddeana* only one specimen has been studied, and the "CV" of a single plant is usually less than the "CV" of the whole population and of the species (many populations)! This is contrary to some statements in the recent literature, but there the "wrong standard deviation" (the standard error) had repeatedly been used. Study of more specimens of this rather rare plant should be done.
2. The lower "CV" of ssp. *raddeana* could also be due to more stable ecological conditions in its (restricted) habitat(s) compared to possibly more diverse conditions at the localities of the more widespread ssp. *pallida*. An ecological study should be made to confirm this.
3. However, the characters of ssp. *raddeana* might be more "stabilised" due to its longer and wider isolation from the other taxa; they may be more variable in ssp. *libanotica* because this might be a more recent, still diversifying, and less "isolated" subspecies (intermediates between ssp. *libanotica* and ssp. *pallida* exist, see above, and FRASER-JENKINS, 1977).

If ssp. *pallida* is considered to be most similar to the ancestral stock, micromorphology seems to show that *D. pallida* s.l. is diverging into three lines. *D. pallida* ssp. *pallida* and ssp. *balearica* are micromorphologically very close (according to FRASER-JENKINS, 1982, intermediate plants exist). Thus it seems as if in the western part of the range, *D. pallida* ssp. *balearica* became isolated and developed more densely glandular fronds and glands with smaller apex. At the eastern limits of the range two microscopically more diverse taxa developed. *D. pallida* ssp. *libanotica* lost the glands on its indusium, its gland length decreased while the apex enlarged, it developed more marginal sori, and smaller spores evolved. Fertile, intermediate plants between ssp. *libanotica* and ssp. *pallida* exist in Turkey. The fourth, and geographically most isolated, taxon *D. pallida* ssp. *raddeana*, is microscopically as different from ssp. *pallida* as is ssp. *libanotica*; its glands and other cells are bigger (acc. to FRASER-JENKINS this is a bigger plant on the whole).

Cytological, chemical, and the present epidermological study show that none of the taxa within *D. pallida* does deserve specific status (NARDI, 1976); it would even be better to recognise them only at the varietal level.

Key (microscopical) to the subspecies (using mean values in μm).

- | | |
|-------------------------------------|------------------------|
| 1. dA<30 | ssp. <i>balearica</i> |
| dA>30 | 2 |
| 2. Ls<35, indusium eglandular | ssp. <i>libanotica</i> |
| 35<Ls<45, indusium glandular | ssp. <i>pallida</i> |
| Ls>45, indusium glandular | ssp. <i>raddeana</i> |

2. Indument differences between the species in the *D. villarii* complex.

Data of a fifth taxon, the diploid *D. oreades* Fomin, one of the putative ancestors of *D. tyrrhena* are included.

The present epidermal study shows only minor differences between the diploids: *D. pallida* and *D. villarsii*; these species might be more closely related than recent cytological investigations seem to suggest (FRASER-JENKINS & GIBBY, 1980). One of the main microscopical differences (next to stomatal and exospore size) not yet mentioned, is the absence of a gland on the relatively

TAXON	Lt	dA	dB	Ls	dA/Ls	dA/dB	Lstom	Lexo
<i>D. oreades</i>	64±9	35±5	16±3	29±4	1.2	2.2	47±4	35±3
<i>D. pallida</i>	71±10	31±5	18±2	40±10	0.8	1.7	40±4	34±2
<i>D. submontana</i>	73±11	35±4	20±2	38±10	0.9	1.8	53±4	40±3
<i>D. tyrrhena</i>	90±9	40±4	18±2	50±9	0.8	2.2	50±4	38±3
<i>D. villarii</i>	72±9	34±4	18±2	38±9	0.9	1.9	47±4	37±2

TABLE III.

short-sporangium stalk of *D. villarsii*. Both taxa probably evolved from the same ancestral stock as *D. oreades*. Considering the differences both in gross morphology, micromorphology, ecology and cytology they are best treated as two separate species.

Though they have only one parent in common, the tetraploids *D. submontana* (PPVV) and *D. tyrrhena* (OOPP) are very similar both in gross morphology (see also RASBACH et al., 1982) and in their chemical composition. This might also be another indication that *D. oreades* (OO) is (distantly) related to *D. villarii* (VV) as suggested by FRASER-JENKINS (1986). Microscopically *D. submontana* and *D. tyrrhena* can be distinguished by their different gland dimensions; the sporangium stalk is always glandular in *D. tyrrhena* but in *D. submontana* stalks without gland may also be present.

Key (microscopical) to the species (using mean values in μm).

1. Lstom smaller than 50 μm 2
 Lstom equal or more than 50 μm 4
2. Lstom < 45, sporangium stalk glandular 3
 Lstom > 45, sporangium stalk not glandular *D. villarsii*
3. Lamina glabrous to sparsely glandular, indusium with only
 marginal glands, Ls < 35 *D. oreades*
 Lamina and indusium always glandular (excl. ssp. *libanotica*),
 Ls > 35 *D. pallida*
4. Ls < 45, Lt < 80, some sporangium stalks without gland *D. submontana*
 Ls > 45, Lt > 80, sporangium stalk always glandular *D. tyrrhena*

Micromorphology is at its best when other techniques fail to give answers, and when it can exchange information with a.o. general morphology, cytology, chemistry, ecology and geography. Thus, one result of the present study is that the range of *D. tyrrhena* may have to be enlarged, since a specimen (Wolff sn.) deposited in Brussels (BR) under *D. villarsii* seems to be *D. tyrrhena*; according to its label the specimen was collected in northern Yugoslavia: "Fiume, Mte. Magiore (1340 m), Istria", an area where the species has not been recorded before. Further investigations should be undertaken by local botanists. A rather poor, infertile specimen collected by Font Quer (N° 72556 - BC) in NE Spain, (Vall de la Monrela, C. Horta de Tarragona) has stomata $50 \pm 4 \mu\text{m}$, glands with $L_t=67$, $dA=30$, $dB=15$ and $L_s=37 \mu\text{m}$ long; which key it out to *D. submontana* (as suggested by L. Sáez, on one label), and not to *D. pallida* (as shown on another label). This locality is not mentioned in FRASER-JENKINS (1982) nor in the Flora Ibérica (CASTROVIEJO et al., 1986).

A complete list of studied specimens is available from the author.

ACKNOWLEDGEMENTS.

I wish to thank the organisers of the conference "Taxonomía, Biogeografía y Evolución de Pteridófitos" for their generous help (and patience); Prof. T. REICHSTEIN for supplying many herbarium specimens; the directors and curators of BC, BR and GENT for the use of their material; and H. SÁEZ and J. VICENS for sending a sample of the Font Quer material from BC.

REFERENCES

- ATKINSON, L.E. (1973). The gametophyte and family relationships. In: JERMY, A.C., CRABBE, J.A. & THOMAS, B.A.; The phylogeny and classification of the ferns. Bot. J. Lin. Soc., 67 (suppl. 1): 73-90.
- BAAYEN, R. & HENNIPMAN, E. (1987). The paraphyses of the Polypodiaceae (Filicales). *Beitr. Biol. Pflanzen*, 62: 251-316.
- BARRINGTON, D.S., PARIS, C.A. & RANKER, T.A. (1986). Systematic inferences from spore and stomate size in ferns. *Amer. Fern J.*, 76: 149-159.
- BHAMBIE, S. & MADAN, P. (1982). Observations on the venation patterns in Ophioglossum, Botrychium and Helminthostachys. *Fern. Gaz.*, 12: 215-223.
- BIR, S.S. & TRIKHA, C.K. (1974). Taxonomic revision of the Polypodiaceous genera of India-VI. *Lepisorus excavatus* group. *Amer. Fern J.*: 49-63.
- BRACKENRIDGE, W.D. (1855). *United States Exploring Expedition 1838-1842, Atlas*. Botany. Cryptogamia. Filices. Sherman, Philadelphia.
- CASTROVIEJO, S., LAINZ, M., LÓPEZ GONZÁLEZ, G., MONTSERRAT, P., MUÑOZ GARMENDIA, F., PAIVA, J. & VILLAR, L. (1986). *Flora Ibérica*, Vol. I. Real Jardín Botánico, Madrid.
- CHANDRA, S. (1983). Contributions to the morphology of the Tectarioid fern *Stenosemia*. *Fern Gaz.*, 12: 275-282.
- CHRIST, H. (1899). Monographie des Genus *Elaphoglossum*. *Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Naturf. Ges. Gesamten Naturwiss.*, 36: 1-159.
- FÉE, A.L.A. (1844-1866). *Mémoires sur la Famille des Fougères*, I-XI. Strasbourg.
- FRASER-JENKINS, C.R. (1977). Three species in the *Dryopteris villarii* aggregate (Pteridophyta, Aspidiaceae). *Candollea*, 32: 305-319.
- FRASER-JENKINS, C.R. (1982). *Dryopteris* in Spain, Portugal and Macaronesia. *Bol. Soc. Brot.*

Sér., 2, 55: 175-336.

FRASER-JENKINS, C.R. (1986). A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae). *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Bot.)*, 14: 183-218.

FRASER-JENKINS, C.R. & GIBBY, M. (1980). Two new hybrids in the *Dryopteris villarii* aggregate (Pteridophyta, Dryopteridaceae), and the origin of *D. submontana*. *Candollea*, 35: 305-310.

FRASER-JENKINS, C.R. & REICHSTEIN, T. (1975). *Dryopteris tyrrhena* nom.nov. - A misunderstood western Mediterranean species. *Fern Gaz.*, 11: 177-198.

HAUKE, R.L. (1979). *Equisetum ramosissimum* in North America. *Amer. Fern J.*, 69: 1-5.

HEDWIG, J. & HEDWIG, R. (1799). *Filicum Genera et Species*. Impensis bibliopolii Schaeferiani, Leipzig.

HENNIPMAN, E. (1975). A re-definition of the Gymnogrammoid genus *Austrogramme* Fournier. *Fern Gaz.*, 11: 61-72.

HENNIPMAN, E. (1977). *A monograph of the fern genus Bolbitis (Lomariopsidaceae)*. Leiden University Press. Leiden.

HENNIPMAN, E. & ROOS, M. (1982). *A monograph of the fern genus Platycerium (Polypodiaceae)*. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. (afd. Natuurk., 2 ser.), 80.

HETTERSCHIED, W.L.A. & HENNIPMAN, E. Venation patterns, soral characteristics, and shape of the fronds of the microsorioid Polypodiaceae. *Bot. Jahrb. Syst.*, 105: 11-47.

HOFFMANN, G.F. (1796). *Deutschland Flora 2*. Palm, Erlangen.

HOLTTUM, R.E. (1959-1982). Pteridophyta. In: VAN STEENIS, C.G.G.J. & HOLTTUM, R.E. (Eds.), *Flora Malesiana*, Ser. II, vol. 1. Nijhoff/Junk, The Hague.

HOLTTUM, R.E. & EDWARDS, P.J. (1986). Studies in the fern-genera allied to *Tectaria* II. *Dryopsis*, a new genus. *Kew Bull.*: 171-204.

HOOKER, W.J. & GREVILLE, R.K. (1827-1832). *Icones Filicum*. Treutel & Würtz, London.

HOSHIZAKI, B.J. (1970). The rhizome scales of *Platycerium*. *Amer. Fern J.*, 60: 144-160.

HOVENKAMP, P. (1986). *A monograph of the fern genus Pyrrosia (Polypodiaceae)*. Brill/Leiden University Press. Leiden.

IBARS, A.M., IBÁÑEZ, M.V., VILLAR, M. & TRANZO, J. (1988). Estudio comparativo de las epidermis foliares de las Licopodiáceas Ibéricas. In: RITA, J., ROSSELLÓ, J.A., VIDAL, J.M. & SALVO, A.E. (Eds.), *Simposio sobre "Taxonomía, Biogeografía y Conservación de Pteridófitos"*: 87.

KUNZE, G. (1840-1851). *Die Farrnkräuter in kolorirten Abbildungen*. Fleischer, Leipzig.

LELLINGER, D.B. (1972). A revision of the fern genus *Niphidium*. *Amer. Fern J.*, 62: 101-120.

LELLINGER, D.B. (1988). Some new species of *Campyloneurum* and a provisional key to the genus. *Amer. Fern J.*, 78: 14-34.

LEWONTIN, R.C. (1966). On the measurement of relative variability. *Syst. Zool.*, 15: 141-142.

LOMMASSON, R.C. & YOUNG, C.H. (1971). Vascularization of fern leaves. *Amer. Fern J.*, 61: 87-93.

LOYAL, D.S. (1977). Two unusual features in Thelypteroid ferns and their evolutionary significance. *Amer. Fern J.*, 67: 53-57.

MANTON, I., LOVIS, J.D., VIDA, G. & GIBBY, M. (1986). Cytology of the fern flora of Madeira. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.*, 15: 123-161.

MEYER, D.E. (1957). Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (I-XV). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 72: 37-48.

METTENIUS, G. (1857-1859). *Über einige Farngattungen*. I-VI. H.L. Brönnner, Frankfurt, a/ Main.

MICKEL, J.T. (1987). New species of *Elaphoglossum* (Elaphoglossaceae) from northern South America. *Brittonia*, 39: 313-339.

MICKEL, J.T. & ATEHORTÚA, L. (1980). Subdivision of the genus *Elaphoglossum*. *Amer. Fern J.*, 70: 47-68.

- MICKEL, J.T. & VOTAVA, F.V. (1971). Leaf epidermal studies in Marsilea. *Amer. Fern J.*, 61: 101-109.
- MILDE, J. (1867). *Filices Europae et Atlantidis, Asiae Minoris et Sibiriae*. A. Felix, Leipzig.
- MORAN, R.C. (1982). The *Asplenium tricomanes* Complex in the United States and adjacent Canada. *Amer. Fern J.* 72:5-11.
- MORAN, R.C. (1986). The Neotropical fern genus *Olfersia*. *Amer. Fern J.*, 76: 161-178.
- NARDI, E. (1976). La distribuzione italiana di "*Dryopteris pallida*" (Bory) Fomin. *Webbia*, 30: 3-32.
- NARDI, E., RASBACH, H. & REICHSTEIN, T. (1979). *Cheilanthes tinai* Tod. an earlier name for *C. corsica* Reichstein and Vida and related species in Sicily. *Webbia*, 33: 449-456.
- OTEO MIRANDA, C. (1988). Aportaciones a la taxonomía del género *Asplenium*: Anatomía del aparato productor de esporas. In: RITA, J., ROSSELLÓ, J.A., VIDAL, J.M. & SALVO, A.E. (Eds.), *Simposio sobre "Taxonomía, Biogeografía y Conservación de Pteridófitos"*: 75-76.
- PAGE, C.N. (1974). *Equisetum* subgenus *Equisetum* in the Sino-Himalayan region - A preliminary taxonomic and evolutionary appraisal. *Fern Gaz.*, 11: 25-47.
- PAYNE, W.W. & PETERSON, K.M. (1973). Observations of the hypodermises of ferns. *Amer. Fern J.*, 63: 34-42.
- PEARSON, H.M. (1969). Rhizoids and root hairs of ferns. *Amer. Fern J.*, 59: 107-122.
- PHIRI, P.S.M. & LAUNERT, E. (1985). A morphological study of the hairs of *Marsilea L. Garcia de Orta* (ser. Bot.), 7: 19-32.
- PLUMIER, P. (1703). *Filicetum Americanum, seu Filicum, Polypodiorum, Adiantorum, &c.* in America nascentium, icones. Paris.
- PRESL, C. (1836). *Tentamen Pteridographiae seu Genera Filicacearum*. Prague.
- RASBACH, H., RASBACH, K. & VIANE, R. (1989). A new look at the fern described as *x Asplenoceterach badense* (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Willdenowia*, 18:483-496.
- RASBACH, H., REICHSTEIN, T. (1982). Four natural hybrids in the genus *Cheilanthes* (Sinopteridaceae, Pteridophyta). *Webbia*, 35: 261-273.
- RASBACH, H., REICHSTEIN, T. & SCHNELLER, J. (1982). Cytological examination of *Dryopteris villarii* (Bell.) Woyнар ex Schinz et Thellung from the locus classicus (type locality). *Bot. Helv.*, 92: 33-40.
- RASBACH, H., REICHSTEIN, T. & SCHNELLER, J. (1983). Five further natural hybrids in the genus "*Cheilanthes*" Sw. (Sinopteridaceae, Pteridophyta). *Webbia*, 37: 43-62.
- ROLLERI, C. (1975). New species of *Lycopodium* from the Peruvian Andes. *Amer. Fern J.*, 65: 3-6.
- ROLLERI, C. (1977). The correlation of morphology and geographical distribution in *Lycopodium saururus*. *Amer. Fern J.*, 67: 109-120.
- ROOS, M. (1985). *Phylogenetic systematics of the Drynarioideae (Polypodiaceae)*. Universiteitsdrukkerij. Utrecht.
- SCHKUHR, C. (1804-1809). *Vier and zwanzigste Klasse der Linnéischen Pflanzensystems oder Kryptogamische Gewächse*, vol. 1-3. Wittenberg.
- SEN, U. & HENNIPMAN, E. (1981). Structure and ontogeny of stomata in Polypodiaceae. *Blumea*, 27: 175-201.
- SEN, U & SEN, T. (1973). Anatomical relationships between the *Oleandra* and *Nephrolepis* groups. In: JERMY, A.C., CRABBE, J.A. & THOMAS, B.A.; The phylogeny and classification of the ferns. *Bot. J. Lin. Soc.*, 67 (suppl. 1): 73-90.
- SHING, K.H. (1983). A reclassification of the fern genus *Pyrrosia*. *Amer. Fern J.*, 73: 73-78.
- SMITH, A.R. (1974). A revised classification of *Thelypteris* subgenus *Amauropelta*. *Amer. Fern J.*, 64: 83-95.
- SOKAL, R.R. & BRAUMANN, C.A. (1980). Significance tests for coefficients of variation and variability profiles. *Syst. Zool.*, 29: 50-66.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1981). *Biometry*, 2nd. Ed. Freeman and Co., New York.
- STROSSE, V. (1987). *Vergelijkende micromorfologische studie van de epidermis van enkele Europese Dryopteris soorten*. Unpublished thesis, Rijksuniversiteit Gent.

- VAN COTTHEM, W. (1970). Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 40: 81-239.
- VERVALCKE, P. (1983). *Een vergelijkende micromorfologische studie van het genus Dryopteris (Pteridophyta)*. Unpublished thesis. Rijksuniversiteit, Gent.
- VIANE, R. (1986). Taxonomical significance of the leaf indument in *Dryopteris* (Pteridophyta): I. Some North American, Macaronesian and European taxa. *Pl. Syst. Evol.*, 153: 77-105.
- VIANE, R. (1988). *Dryopteris x gomerica* (Dryopteridaceae: Pteridophyta) new for Europe. *Fern Gaz.*, 13: 247-249.
- VIDA, G., MAJOR, A. & REICHSTEIN, T. (1983). Relations and evolution in *Cheilanthes* (Sinopteridaceae, Pteridophyta) in Macaronesia and the mediterranean area, deduced from genome analysis of their hybrids. *Acta Bot. Malac.*, 8: 101-126.
- WAGNER, W.H. (1952). The fern genus *Diellia*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 26: 1-212.
- WALKER, T.G. (1985). Anomalous fronds and venation in *Polybotrya cervina*. *Fern Gaz.*, 13: 13-16.
- WIGGINS, I.L. (1973). Notes on three ferns from Baja California, Mexico. *Amer. Fern J.*, 63: 152-157.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
 Conservación de Pteridófitos*
 Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
 Palma de Mallorca, 1990

ESTUDIOS BIOSISTEMATICOS EN PTERIDOFITOS EUROPEOS

PALOMA CUBAS

Departamento de Biología Vegetal II, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense,
 28040 Madrid, ESPAÑA.

Resumen.

Desde el trabajo de Irene Manton (1950) *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*, gran parte de la investigación en helechos ha estado fuertemente influenciada por el enfoque biosistemático de esta autora. Algunos ejemplos pueden poner de manifiesto el estado actual de los conocimientos y los problemas que aún quedan por resolver:

I) Se han establecido las relaciones genéticas existentes entre las tres especies ampliamente distribuidas en Europa de *Polypodium* (*P. cambricum*, *P. vulgare* y *P. interjectum*), y el origen de sus tres híbridos silvestres. Sin embargo, aún están sin aclarar las relaciones que existen entre *P. cambricum* y las poblaciones diploides de Macaronesia (*P. azoricum* y *P. macaronesicum*).

II) La taxonomía del género *Cheilanthes* en Europa y Macaronesia se ha esclarecido gracias al estudio de numerosos híbridos, tanto silvestres como producidos en laboratorio. A pesar de ello, sería conveniente confirmar la naturaleza alopoliploide de *C. tinaei*, mediante la síntesis de un híbrido amplio (i.e. un híbrido entre *C. tinaei* y un diploide o tetraploide no relacionado).

III) Aunque se han realizado numerosos trabajos sobre *Cystopteris fragilis* aggr., las relaciones genéticas dentro de este complejo permanecen oscuras y la taxonomía está lejos de estar resuelta.

IV) *Asplenium* es uno de los géneros mejor conocidos y más estudiados de Europa. No obstante, quedan aspectos por resolver, en particular los relacionados con el complejo *A. trichomanes*, en el cual la autoploidía y la diversificación ecológica han generado táxones poco diferenciados en su morfología y genética.

Palabras clave: Biosistemática, citogenética, pteridófitos, *Asplenium*, *Cheilanthes*, *Cystopteris*, *Polypodium*.

Summary.

Since the book of Irene Manton (1950) *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*, and greatly influenced by her biosystematic approach, much work has been done on ferns in Europe. Some examples can help to clarify how far are we now from these early days, and what remains to be done regarding the European ferns under a biosystematic point of view:

I) The genetic relationships between the three widespread species of *Polypodium* in Europe (*P. cambricum*, *P. vulgare* and *P. interjectum*) and the origin of their three wild hybrids have been established. Nevertheless, experimental work is still needed to clarify the relationship between *P. cambricum* and diploids populations from Macaronesia (*P. azoricum* and *P. macaronesicum*).

II) Based on the study of both, wild and synthesized hybrids, the taxonomy of the genus *Cheilanthes* of Europe and Macaronesia has been almost completely disentangled.

III) Even if much work on the biosystematics of *Cystopteris fragilis* aggr. has been done, the genetic relationships within the complex and its taxonomy are still an unsettled matter. Several levels of ploidy (from 4x to 8x) have been found in European plants, however, the diploids ancestors are still missing. This adds difficulties to the experimental work needed to cope with this troublesome group.

IV) *Asplenium* is one of the most studied and best known genus of Europe. Nevertheless, some aspects remain insufficiently known, in particular those related to the *A. trichomanes* complex, in which, autoploidity together with ecological diversification have resulted in taxa poorly differentiated regarding morphology and genetics.

Key words: Biosystematics, cytogenetics, pteridophytes, *Asplenium*, *Cheilanthes*, *Cystopteris*, *Polypodium*.

INTRODUCCION.

Los estudios biosistemáticos tratan de delimitar y describir unidades biológicas naturales a través de sus características reproductivas, variación genotípica y fenotípica en relación con el ambiente y mecanismos evolutivos: hibridación, poliploidía, etc. Desde el inicio de estos estudios (por los años 20-30) se ha puesto énfasis en el uso de métodos experimentales, tanto en los estudios de campo como en los cultivos controlados. En la actualidad la biosistemática está orientada evolutivamente y se basa en cuatro fuentes principales:

A) Estudios citológicos y genéticos: números cromosómicos, cariotipos, análisis genómicos a través del comportamiento de los cromosomas durante la meiosis, herencia del conjunto de caracteres, sistemas reproductivos, barreras al intercambio genético, interfertilidad, hibridación y reconstrucción de especies poliploides.

B) Estudios de desarrollo y morfogénesis: inducción de la germinación y desarrollo del gametofito, factores que afectan la gametogénesis y la fecundación, esporogénesis y desarrollo del esporofito (meristemo apical, yemas laterales y frondes...).

C) Estudios ecológicos y biogeográficos: diseminación de esporas y condiciones ambientales de germinación, análisis de clines, transplante de ecotipos, análisis de areales, endemismos...

D) Estudios moleculares y fitoquímicos: comparación de contenidos de DNA, pigmentos, proteínas y enzimas.

De todos estos aspectos, los citogenéticos fueron uno de los principales objetivos de los estudios biosistemáticos iniciales en helechos y continúan siendo una pieza clave en el conocimiento de las unidades biológicas naturales en este grupo.

BIOSISTEMATICA Y CITOGENETICA DE HELECHOS.

La Biosistemática de los helechos puede considerarse fundada con la publicación en 1950 de la obra de la Profesora Irene Manton: "Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta". En este trabajo se aborda el estudio de los principales grupos de helechos europeos y se sientan las bases metodológicas del estudio de los pteridófitos. Las técnicas y la metodología desarrolladas por la Prof. Manton y su escuela en Leeds (U.K.) y continuadas por diversos investigadores, muchos de ellos en colaboración con el Prof. Reichstein de Basel (Suiza), han sido y siguen siendo de gran importancia en el desarrollo de la Pteridología europea. Los aspectos clave en que se basan los estudios citogenéticos en helechos se pueden resumir en:

A) El uso del método de aplastamiento ("squash") para establecer el número cromosómico gamético (n) y, sobre todo, para el análisis del comportamiento de los cromosomas durante la meiosis.

Las técnicas anteriormente utilizadas, en especial los cortes seriados, daban mal resultado para el estudio de células con elevado número de cromosomas. Con el uso del aplastamiento de células madres de las esporas (en suspensión en una gota de carmín-acético) se obtienen recuentos absolutamente fiables, incluso de números cromosómicos muy elevados. Además, se puede, aunque no siempre es sencillo, analizar la meiosis de los híbridos que suele ser compleja.

B) La importancia dada al estudio de los híbridos para la comprensión de las relaciones existentes entre los distintos táxones.

Se emplean y estudian híbridos silvestres (formados espontáneamente en el campo) y especialmente híbridos sintéticos, producidos experimentalmente en el laboratorio a partir de progenitores conocidos. Las técnicas empleadas para obtener estos últimos híbridos han sido descritas detalladamente en Lovis (1968). La posibilidad de producir experimentalmente híbridos entre especies de helechos muy alejadas tanto morfológica como geográfica o ecológicamente, es uno de los factores que ha convertido a estas plantas en un material altamente favorable para estudios citogenéticos experimentales.

El análisis de estos híbridos ha permitido poner de manifiesto los principales mecanismos citogenéticos que han operado en la evolución y especiación de los helechos i.e. la hibridación seguida por poliploidía (Manton, 1950; Lovis, 1977), y ha permitido establecer las relaciones genéticas existentes entre las especies. Además ha puesto de relieve el peso de otros factores, como el aislamiento ecológico o geográfico, que están en la base de la divergencia y de la especiación (Tryon, 1985).

Complementariamente, el análisis morfológico de los híbridos sintéticos ha permitido ver el grado de aditividad y/o dominancia-recesividad de los caracteres. Esto ha facilitado la interpretación de los numerosos híbridos existentes en la naturaleza y su empleo en los casos en que determinadas combinaciones genómicas no se han obtenido artificialmente y eran necesarias para entender las relaciones de parentesco entre algunas especies.

C) El empleo de plantas dihaploides inducidas artificialmente a partir de tetraploides.

La capacidad de los protalos, bajo determinadas condiciones ambientales, de formar esporofitos sin que se haya producido fecundación (apogamia) se da naturalmente en algunas especies. Al no existir fecundación, los esporofitos resultantes de este proceso tienen el mismo número cromosómico que el gametofito (Manton, 1950; Lovis, 1977, entre otros).

La inducción de este proceso bajo condiciones controladas en plantas tetraploides permite obtener plantas dihaploides en las que se puede ver el grado de homología existente entre los genomas que estaban presentes por duplicado en el tetraploide original (Manton & Walker, 1954). El empleo de estas plantas dihaploides ha resultado de gran interés para esclarecer el origen autoploide de diversos helechos e.g. *A. ruta-muraria*, *A. septentrionale*, *A. trichomanes*, poniendo de manifiesto diversos grados de autoploidía (Bouharmont, 1972 a, b, c).

D) El análisis genómico, a través del estudio del comportamiento de los cromosomas durante la meiosis, en los híbridos artificiales y silvestres y en las plantas dihaploides.

Este tipo de estudios parte de la consideración, bien establecida en la mayor parte de los helechos estudiados, de que cuando en una planta se presentan varios genomas (varios conjuntos de cromosomas) los cromosomas tienden a formar bivalentes con los que son más semejantes, es decir en las primeras fases de la meiosis se aparean cromosomas de genomas homólogos. Si por el contrario, los genomas presentes no son homólogos, los cromosomas no pueden asociarse por falta de semejantes y se observan como cuerpos individuales, como univalentes, en metafase I. Así, si en una planta triploide se reúnen tres genomas (dos procedentes de un parental tetraploide y uno aportado por el otro parental diploide), los cromosomas tienden a asociarse con los semejantes independientemente de que procedan de uno u otro parental. Esto se expresa diciendo que está más favorecido el apareamiento por homología que por autosindesis (procedencia del mismo parental).

Por ello, el número de bivalentes (II) y univalentes (I) que se observa en metafase I y fases previas en distintos híbridos permite deducir la relación existente entre los genomas de los parentales del híbrido. El fundamento del análisis genómico y la interpretación de los resultados que pueden obtenerse en diversos híbridos se presenta en la figura 1.

Como se observa en esta figura, se puede deducir el origen auto- o aloploide de una planta viendo el comportamiento meiótico de los cromosomas de los híbridos producto del cruce del tetraploide en estudio con un diploide no relacionado. Si los híbridos presentan n bivalentes y

n univalentes en la meiosis (Fig. 1 A) cabe deducir que el tetraploide es autopoliploide y su genoma está formado por dos pares de conjuntos de cromosomas idénticos (AAAA), o al menos muy semejantes (AAA'A'), que forman bivalentes entre sí en la meiosis; los cromosomas del diploide no relacionado (BB) no tienen homólogos y se presentan desapareados en la meiosis. Si el híbrido presenta $3n$ univalentes en metafase I (Fig. 1 B), esto indica que los tres genomas presentes (A, B y C) no son homólogos, por tanto los dos genomas (A y B) aportados por el tetraploide tampoco lo son; la deducción directa es que el tetraploide se ha originado por aloploidía y puede representarse por AABB, y además no está relacionado con el diploide CC, tal como se suponía.

También se prueba el origen aloploidía de dos tetraploides si el híbrido tetraploide que resulta de cruzarlos entre sí (Fig. 1 B) presenta en la metafase I todos los cromosomas desapareados, es decir $4n$ univalentes. Esto indica que ninguno de los cuatro genomas presentes en el híbrido presenta homología con otro genoma y, por tanto, los dos parentales son aloploidios (AABB y CCDD).

Una vez establecido el origen auto- o aloploidía de una planta, se puede investigar cual o cuales fueron sus ancestros mediante el estudio de los híbridos que forman con diferentes diploides. Como ejemplo se puede señalar que si el híbrido triploide producido del cruce del alotetraploide en estudio con un diploide (Fig. 1 B) presenta n bivalentes y n univalentes, se puede deducir que el genoma del diploide es homólogo de uno de los genomas del tetraploide. Por tanto, este diploide es uno de los parentales que intervinieron en la formación del alotetraploide.

Analogamente el estudio de la meiosis de los dihaploides (Fig. 1 C) inducidos mediante apogamia ayuda a establecer el origen auto- o aloploidía de una planta. Los dihaploides (AB) derivados de alotetraploides (AABB) no presentan bivalentes en la meiosis, ya que sus genomas A y B no son homólogos; sin embargo si el tetraploide es de origen autopoliploide, por tanto AAA'A', el dihaploide que se obtiene tiene de fórmula AA' y formará en meiosis un elevado número de bivalentes, hasta el máximo de n .

La combinación de estos estudios, iniciados por la Prof. Manton y seguidos por un gran número de colaboradores, ha permitido que hoy día se conozcan con gran detalle la mayoría de los géneros de helechos europeos, tanto desde el punto de vista evolutivo (relaciones mutuas y procesos que han intervenido en su formación) como del taxonómico clásico. Para la taxonomía este tipo de estudios ha sido de fundamental importancia ya que, sin una comprensión general de las relaciones entre los táxones, la taxonomía de helechos se hace sumamente confusa debido a la gradación de caracteres que se observa en muchas plantas como consecuencia de su gran capacidad de hibridación y de los procesos de evolución reticulada que están en la base de su diversificación.

En algunos ejemplos se pondrá de relieve como se han utilizado este enfoque y esta metodología para estudiar los helechos europeos.

POLYPODIUM ($x = 37$).

Las especies europeas del género *Polypodium* fueron de las primeras en ser estudiadas usando estas técnicas y enfoque. Manton (1950) puso de manifiesto la existencia de tres citotipos ($2x$, $4x$, $6x$) en Europa, que podían diferenciarse morfológica, ecológica y geográficamente, y que forman además híbridos silvestres $3x$ y $5x$. En este caso como en muchos otros, quedó de manifiesto la ventaja del squash para obtener células con cromosomas bien separados y fáciles de contar.

Shivas (1956, 1961), continuando los trabajos de Manton (1950) y sobre todo con la obtención de híbridos experimentales, aclaró las relaciones genéticas existentes entre los tres citotipos europeos. Además de sintetizar experimentalmente los híbridos que se forman espontáneamente en Europa (*P. x font-queri*, $3x$; *P. x shivasiae*, $4x$; *P. x mantoniae*, $5x$), produjo híbridos entre polipodios europeos y polipodios americanos (*P. virginianum*, $2x$ y $4x$; *P. glycyrrhiza*, $2x$). El esquema de sus experimentos y la interpretación de sus resultados se muestra en las figuras 2 y 3. Con sus trabajos quedaron esclarecidas las relaciones existentes entre los tres polipodios

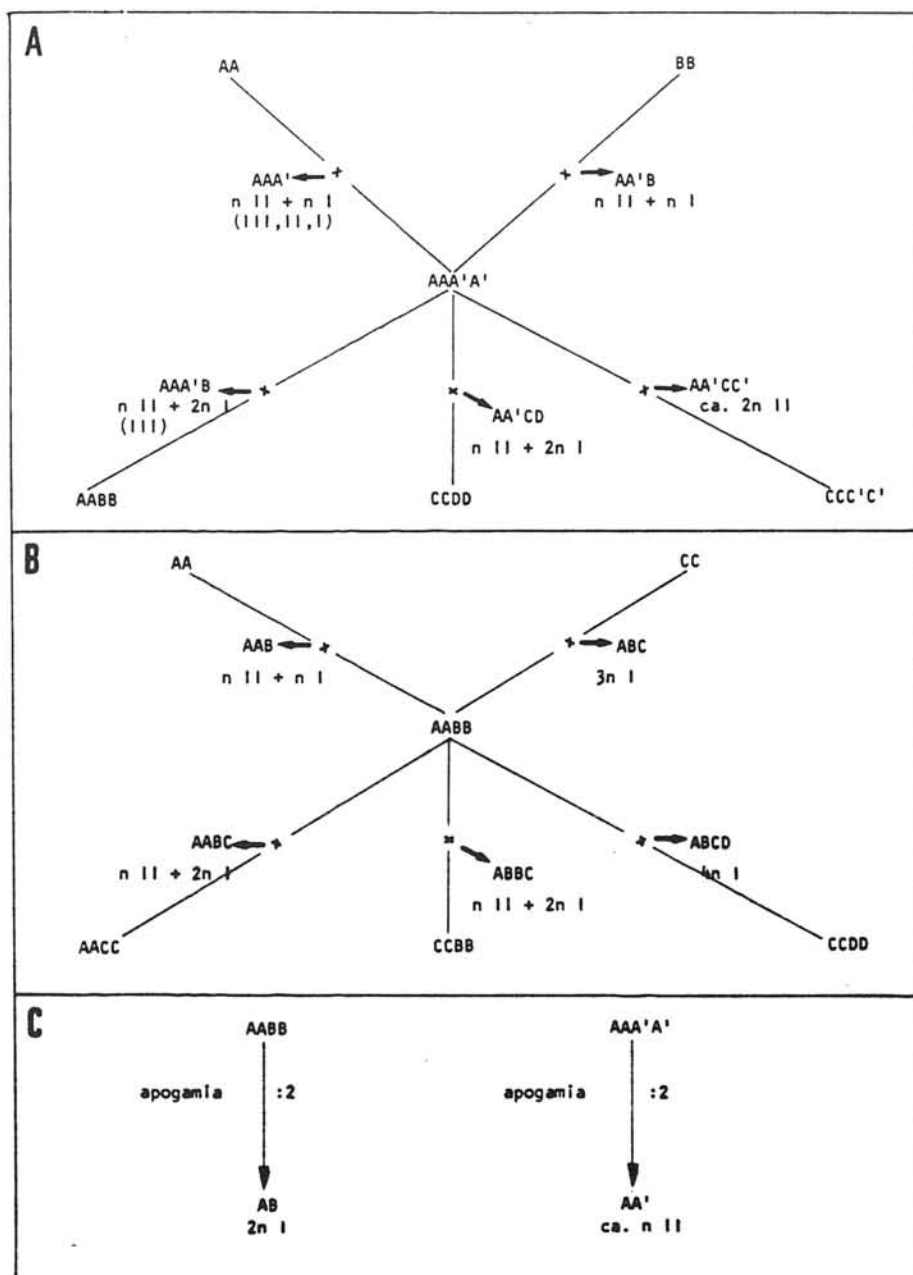


Fig. 1. Comportamiento esperado de los cromosomas en la meiosis de diferentes plantas: número de bivalentes (II) y univalentes (I) que se observan en: A) Híbridos entre una planta autotetraploide (AAA'A') con un diploide relacionado (AA), un diploide no relacionado (BB), un allotetraploide relacionado (AABB), un allotetraploide no relacionado (CCDD) y un autotetraploide no relacionado (CCC'C'); B) Híbridos entre un allotetraploide (AABB) con un diploide relacionado (AA), un diploide no relacionado (CC), un allotetraploide (AACC) con el que tiene el genoma A en común, un allotetraploide (CCBB) con el que comparte el genoma B y un allotetraploide no relacionado (CCDD); C) Plantas dihaploides obtenidas mediante apogamia a partir de un allotetraploide (AABB) y un autotetraploide (AAA'A').

Europeos y sus híbridos, aunque no completamente su origen. En forma resumida los resultados de Shivas (1961) muestran (Fig. 3):

1- El único diploide representado en Europa, *P. cambricum* (*P. australe*), no está directamente relacionado con el tetraploide *P. vulgare*, como lo pone de manifiesto la ausencia total (o prácticamente total) de bivalentes en la meiosis del híbrido *P. x font-queri*.

2- *P. vulgare* es alotetraploide, ya que en *P. x font-queri* no se forman bivalentes (o en número demasiado reducido) como cabría esperar si *P. vulgare* tuviera dos genomas iguales.

3- *P. interjectum* es alohexaploide: tiene dos genomas semejantes a los de *P. vulgare*, según muestra la meiosis de *P. x mantoniae* con 74^{II} . El otro genoma es semejante al de *P. cambricum* como se desprende del comportamiento meiótico de *P. x shivasiae*, donde se forman 37^{II} procedentes del apareamiento de los cromosomas del genoma de *P. cambricum* con los de un genoma de *P. interjectum*, quedando 74 cromosomas desapareados (los procedentes de los otros dos genomas de *P. interjectum*). La explicación más verosímil para el origen de *P. interjectum* es que se formó mediante duplicación cromosómica de un híbrido triploide de *P. cambricum* por *P. vulgare*. Es decir, a partir de una planta estéril semejante a *P. x font-queri* que por algún mecanismo duplicó su complemento cromosómico y produjo plantas hexaploides con fertilidad restablecida.

4- En el origen de *P. vulgare* debieron intervenir plantas diploides actualmente no existentes en Europa y semejantes a algunos polipodios que hoy viven en Norteamérica (*P. virginianum* y *P. glycyrrhiza*). Esto se deduce de los híbridos sintéticos producidos (Fig. 2): *P. vulgare* x *P. virginianum* (2x) presenta 37^{II} , que deben formarse debido a la homología de los cromosomas de *P. vulgare* con los de *P. virginianum* (ya que *P. vulgare* es alotetraploide). El híbrido *P. interjectum* x *P. virginianum* (2x) también presenta 37^{II} , que igualmente pueden explicarse por la presencia de un genoma común en *P. interjectum* y *P. virginianum*.

El otro ancestro de *P. vulgare* bien pudo ser *P. glycyrrhiza*. Esta planta también tiene un genoma muy semejante a uno de los de *P. vulgare* ya que el híbrido de estas dos plantas presenta 37^{II} en la meiosis. Además, sus características morfológicas concuerdan con lo que cabría esperar en un ancestro de *P. vulgare*. Sin embargo, falta la prueba citológica de que *P. glycyrrhiza* y *P. virginianum* sean genéticamente diferentes y no meras razas geográficas, lo que invalidaría la consideración de *P. glycyrrhiza* como el otro ancestro de *P. vulgare*.

Como conclusión de estos trabajos biosistemáticos los polipodios europeos que en una primera aproximación parecen un grupo difícil con límites imprecisos, hoy pueden ser atribuidos a reales entidades biológicas (Fig. 4) cuya taxonomía está bien establecida y fundamentada (Shivas, 1961; 1970):

Taxon	Ploidía	Fórmula genómica
<i>P. cambricum</i>	2x	CC
<i>P. vulgare</i>	4x	AABB
<i>P. interjectum</i>	6x	AABBCC
<i>P. x font-queri</i>	3x	ABC
<i>P. x shivasiae</i>	4x	ABCC
<i>P. x mantoniae</i>	5x	AABBC

Un problema queda aún pendiente en las especies europeas de este género: la relación genética existente entre el complejo *P. vulgare* europeo y los polipodios macaronésicos. En Azores y Canarias existen poblaciones de polipodios diploides que presentan ligeras diferencias morfológicas con el *P. cambricum* europeo (*P. australe*). Estas poblaciones han recibido atención desde el punto de vista morfológico y nomenclatural (Vasconcellos, 1968; Fernandes, 1968; Nardi, 1977; Díaz Garretas & Salvo Tierra, 1979; Roberts, 1980) pero no existen datos genéticos experimentales que señalen si estas poblaciones están diferenciadas genéticamente entre sí (lo que apoyaría la separación de *P. azoricum* y *P. macaronesticum*), ni su grado de divergencia genética respecto a *P. cambricum* del resto de Europa.

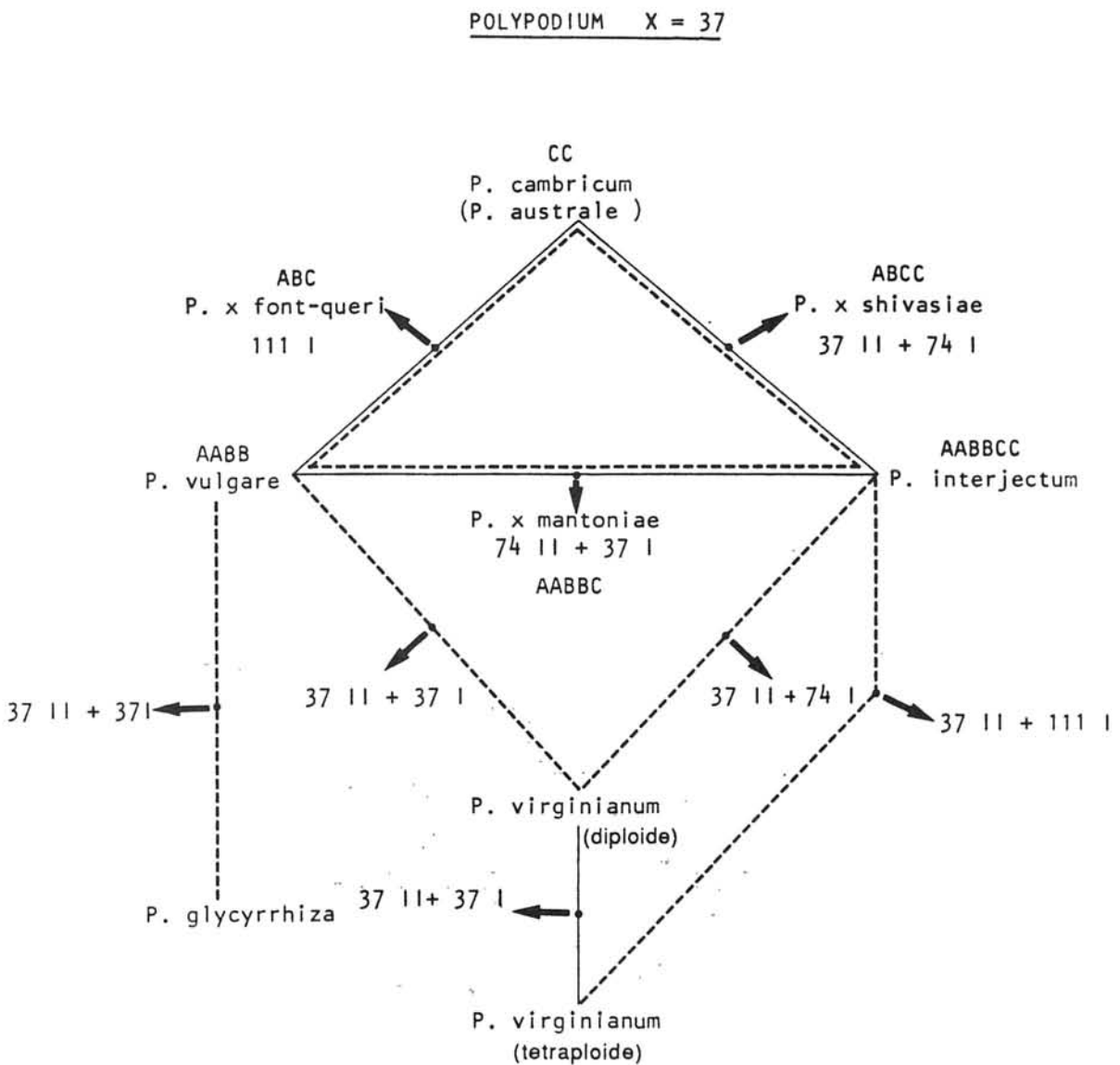


Fig. 2. Resultados obtenidos en la meiosis de híbridos silvestres (línea continua) y sintéticos (línea discontinua) del género *Polypodium* (Shivas, 1961).

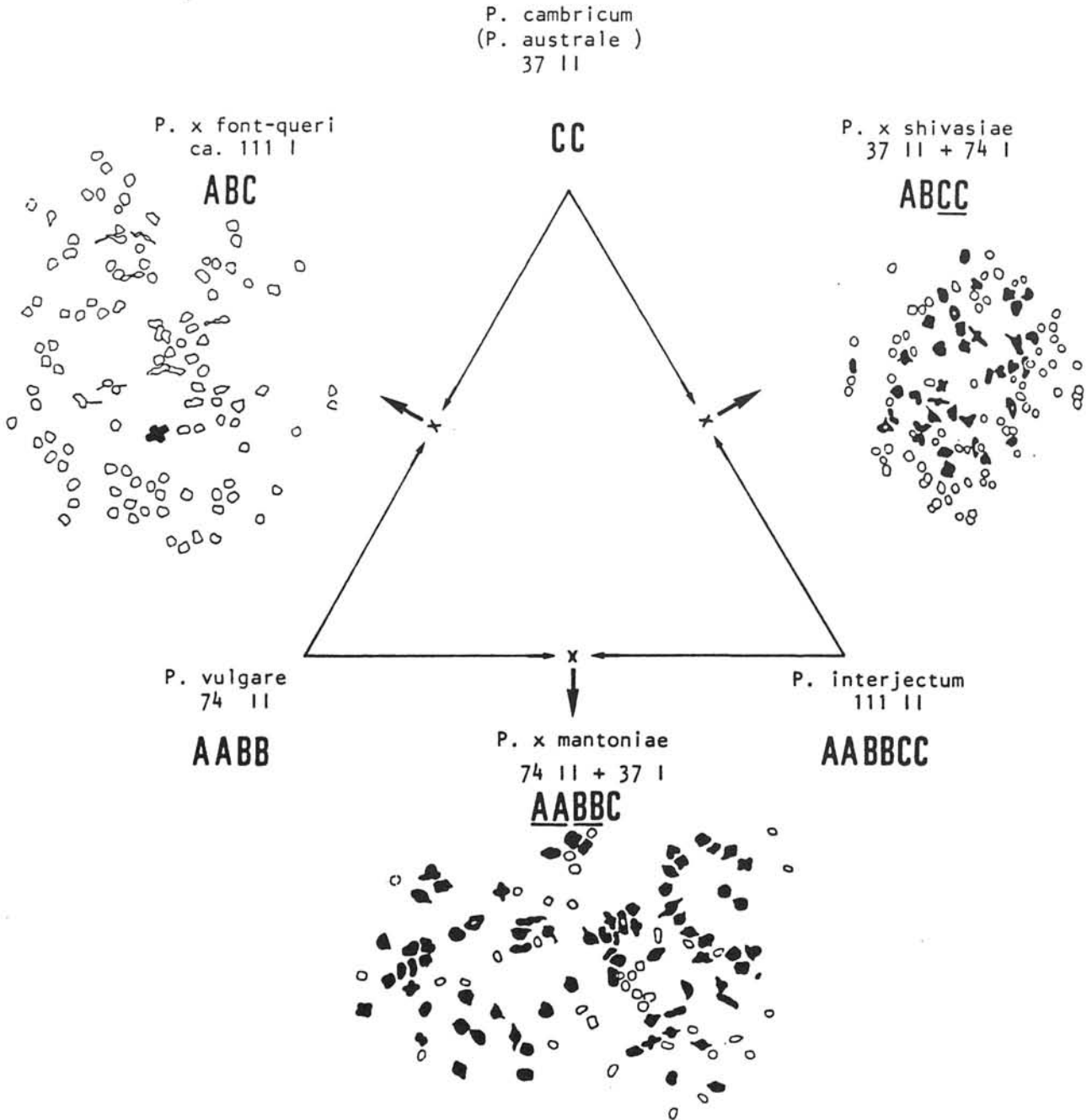


Fig. 3. Origen, fórmula genómica y comportamiento meiótico de los híbridos europeos del género *Polypodium* (diagramas meióticos tomados de Shivas, 1961).

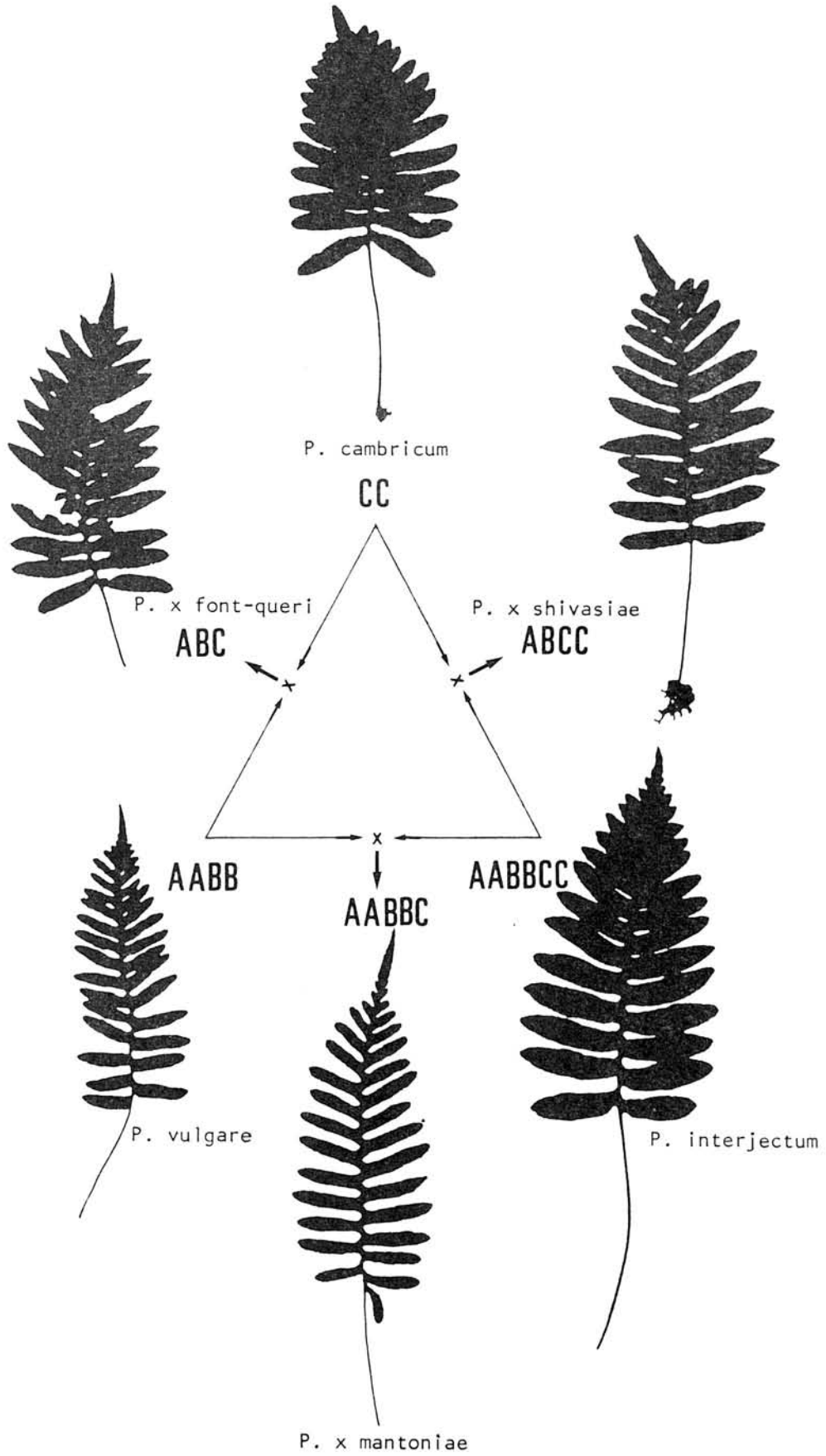


Fig. 4. Siluetas representativas de las especies e híbridos europeos del género *Polypodium* (siluetas tomadas de Manton, 1950; Shivas, 1961).

CHEILANTHES.

El género *Cheilantes* también ha sido intensivamente estudiado en Europa desde el punto de vista genético, y las relaciones entre las distintas especies europeas y macaronésicas están prácticamente aclaradas. También en este caso la utilización de híbridos formados bajo condiciones controladas ha marcado los principales avances (Fig. 5). A partir de los trabajos de Vida et al. (1971; 1972; 1983) se ha podido establecer que existen cuatro especies diploides (*C. hispanica*, *C. maderensis*, *C. persica* y *C. pulchella*) y tres especies tetraploides relacionadas (*C. acrostica*, *C. guanchica* y *C. tinaei*). *C. acrostica* y *C. guanchica* son alotetraploides derivados respectivamente de *C. maderensis* x *persica* y *C. maderensis* x *pulchella*. Fue fundamental para establecer este hecho la síntesis de dos híbridos triploides (Vida et al., 1983): *C. acrostica* x *pulchella* y *C. guanchica* x *persica*. Ambos híbridos mostraron 90^l en meiosis, con total ausencia de apareamiento entre cromosomas, lo que indica que los tres genomas presentes en esas plantas son distintos. La deducción directa es que tanto *C. guanchica* como *C. acrostica* tienen en su composición genética dos genomas no homólogos y son por tanto alotetraploides.

La identificación de sus ancestros se logró en ambos casos mediante cruzamiento con especies diploides (Vida et al., 1983). *C. acrostica* cruzado con *C. maderensis* y con *C. persica* formaba híbridos triploides con 30^{II} y 30^I en la meiosis. La interpretación más simple es que en el primer caso el genoma aportado por *C. maderensis* encuentra un homólogo procedente de *C. acrostica*, y en el segundo caso los pares corresponden a la unión de los cromosomas de *C. persica* con un genoma homólogo presente en *C. acrostica*. Por tanto, *C. acrostica* reúne los genomas de *C. maderensis* y *C. persica*. De modo semejante se pudo establecer que *C. guanchica* es un alotetraploide derivado de *C. maderensis* y *C. pulchella*. Una prueba adicional de que *C. acrostica* y *C. guanchica* comparten un genoma es el híbrido tetraploide formado al cruzar ambas especies. Este híbrido presenta 30^{II} y 60^I.

Con respecto a *C. tinaei*, el otro tetraploide, falta la prueba final de que es alotetraploide, la cual podría obtenerse cruzando esta planta con un diploide o tetraploide no relacionados. Sin embargo, en base a la morfología y comportamiento citológico de diversos híbridos silvestres (Fig. 5) la interpretación más probable es que también se trata de una planta originada por aloploidía, siendo sus probables ancestros *C. hispanica* y *C. maderensis* (Rasbach & Reichstein, 1982; Rasbach et al., 1983; Vida et al., 1983). Esta interpretación de las relaciones genómicas existentes es la que mejor explica la morfología y el comportamiento meiótico observado en los numerosos híbridos silvestres encontrados.

Como consecuencia de estos trabajos citogenéticos, unidos a estudios morfológicos, corológicos y nomenclaturales (Pichi-Sermolli, 1977; Nardi et al., 1978, 1979; Saenz & Rivas Martínez, 1979; Rocha Afonso, 1981; Perez Carro et al., 1985), las relaciones genómicas y la taxonomía de las distintas especies e híbridos europeos y macaronésicos del género *Cheilantes* están hoy bien fundadas:

Taxon	Ploidía	Fórmula genómica
<i>C. hispanica</i>	2x	HH
<i>C. maderensis</i>	2x	MM
<i>C. persica</i>	2x	SS
<i>C. pulchella</i>	2x	PP
<i>C. tinaei</i>	4x	HHMM
<i>C. acrostica</i>	4x	MMSS
<i>C. guanchica</i>	4x	MMPP

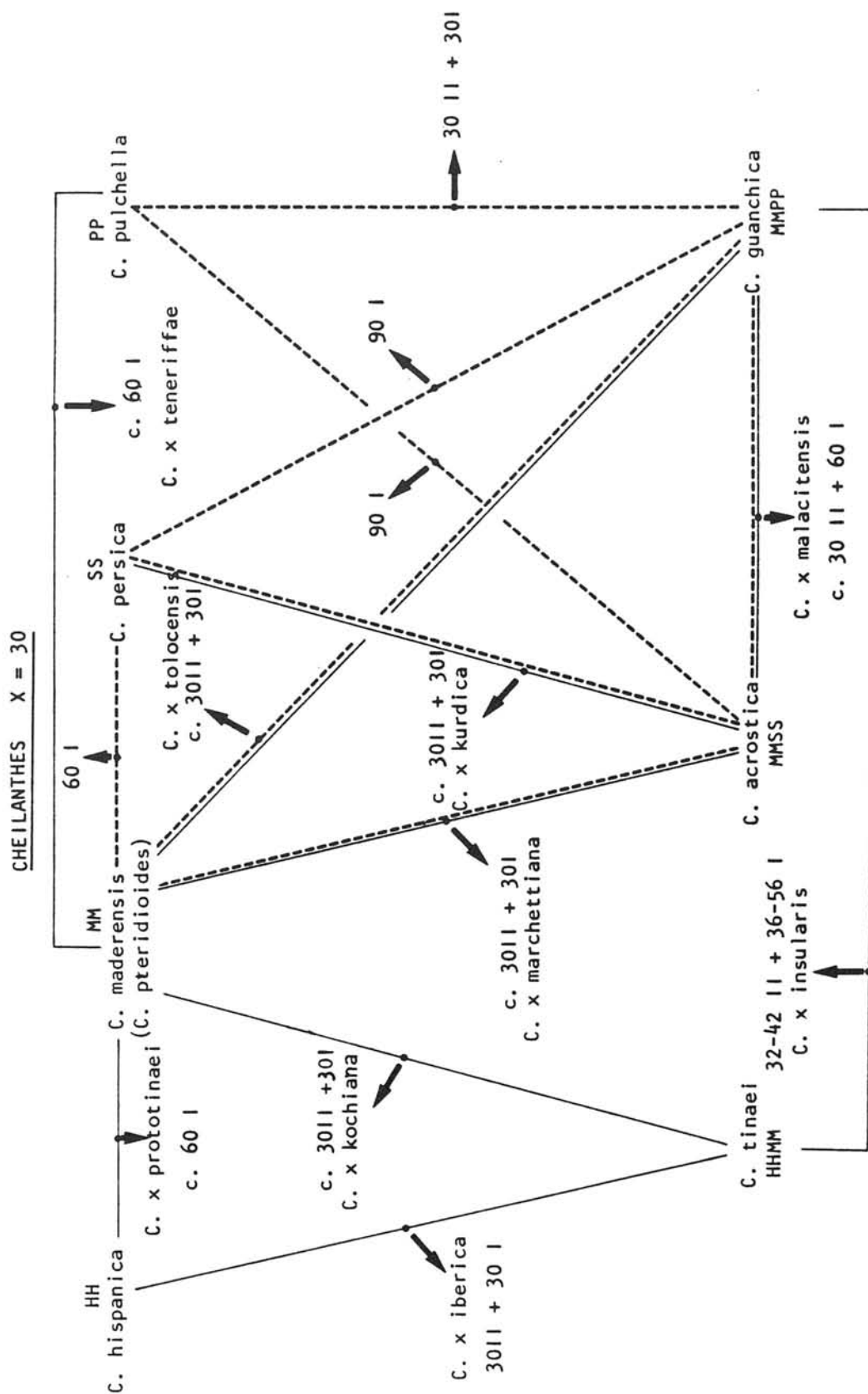


Fig. 5. Diagrama del origen y comportamiento meiótico de híbridos silvestres (línea continua) y sintéticos (línea discontinua) del género *Cheilanthes* (datos de Rasbach & Reichstein, 1982; Rasbach et al., 1983; Vida et al., 1983).

<i>C. x prototinaei</i>	2x	HM
<i>C. x teneriffae</i>	2x	MP
<i>C. x iberica</i>	3x	HHM
<i>C. x kochiana</i>	3x	HMM
<i>C. x marchettiana</i>	3x	MMS
<i>C. x kurdica</i>	3x	MSS
<i>C. x tolocensis</i>	3x	MMP
<i>C. x insularis</i>	4x	HMMP
<i>C. x malacitensis</i>	4x	MMSP

CYSTOPTERIS.

El género *Cystopteris*, y en particular *Cystopteris fragilis* aggr., es uno de los grupos que todavía presenta numerosas incógnitas genéticas y problemas dentro de los helechos europeos, a pesar de los trabajos taxonómicos realizados en este grupo (Blasdell, 1963; Jermy & Harper, 1970; Rocha Afonso, 1982; Prada, 1986, entre otros). En Europa se reconocen varios táxones dentro de este agregado: *C. alpina* (*C. regia*), *C. dickieana*, *C. fragilis* y *C. viridula* (Greuter et al., 1984).

Desde el punto de vista genético, este grupo parece un complejo poliploide antiguo, con escasos representantes diploides actuales y altos niveles de ploidía (Lovis, 1977). *C. viridula* se conoce sólo en el nivel hexaploide, *C. fragilis* s.str. presenta tres niveles de ploidía (4x, 6x y 8x), de *C. alpina* sólo se ha encontrado el citotipo 6x y *C. dickieana* presenta niveles de ploidía 4x y 6x. Las relaciones de parentesco entre los distintos táxones están parcialmente establecidas gracias a los trabajos de hibridación experimental (Vida, 1974; Vida & Mohay, 1980) (Fig. 6). Cabe destacar por su gran trascendencia la formación de una planta dihaploide a partir del citotipo 4x de *C. fragilis* mediante apogamia (formación de un esporofito sin que medie fecundación, por tanto con el mismo número de cromosomas que el gametofito i.e. diploide). Esta planta presentó hasta 12^{II} en su meiosis, lo que permitió ver que *C. fragilis* es básicamente de naturaleza alopoliploide segmental, es decir presenta dos genomas distintos pero que conservan un pequeño grado de homología residual. Gracias a este dato se pueden interpretar los resultados obtenidos en los híbridos sintéticos triploides de *C. fragilis* (4x) y *C. dickieana* (4x) con *C. protusa* (diploide norteamericano). Ambos híbridos presentan cierto número de bivalentes en la meiosis (13 - 15). En el primer híbrido (*C. fragilis* x *C. protusa*) se considera que este bajo número de bivalentes resulta del apareamiento autosindético (es decir, entre los cromosomas procedentes del mismo parental) de los cromosomas de los genomas parcialmente homólogos de *C. fragilis*. Análogamente, aunque ésto no está tan claramente probado, se interpretan los resultados obtenidos en el híbrido de *C. dickieana* x *C. protusa*. Se considera que *C. dickieana* es también alotetraploide segmental, no emparentado con *C. protusa*, y por tanto en el híbrido se observa cierto apareamiento autosindético de cromosomas parcialmente homólogos procedentes de los dos genomas de *C. dickieana*.

Otro híbrido, de gran importancia para interpretar las relaciones que existen entre los táxones de este complejo, fué el obtenido al cruzar los citotipos tetraploides de *C. fragilis* y *C. dickieana*. En esta planta se observaron hasta un máximo de 54 bivalentes, quedando los demás cromosomas desapareados. La interpretación más simple de este resultado es que *C. fragilis* y *C. dickieana* tienen un genoma homólogo, cuyos cromosomas forman 42 bivalentes; los otros 12 bivalentes observados pueden deberse a un cierto grado de homología (parcial) entre los cromosomas de los otros genomas de *C. fragilis* y *C. dickieana*.

CYSTOPTERIS X = 42

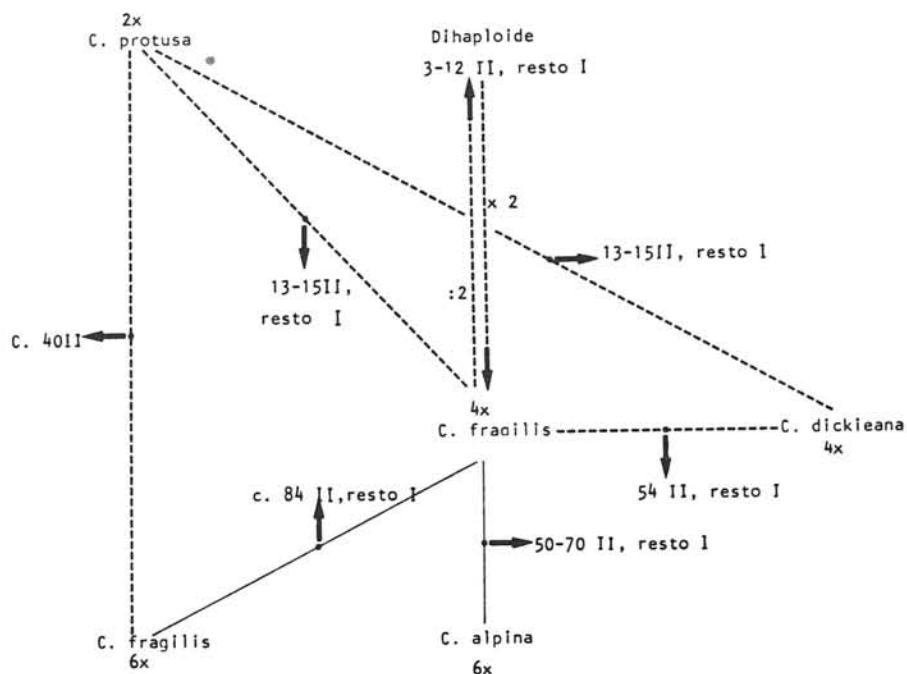


Fig. 6. Resultados citogenéticos obtenidos en híbridos sintéticos del género *Cystopteris* (datos de Vida, 1974; Vida & Mohay, 1980).

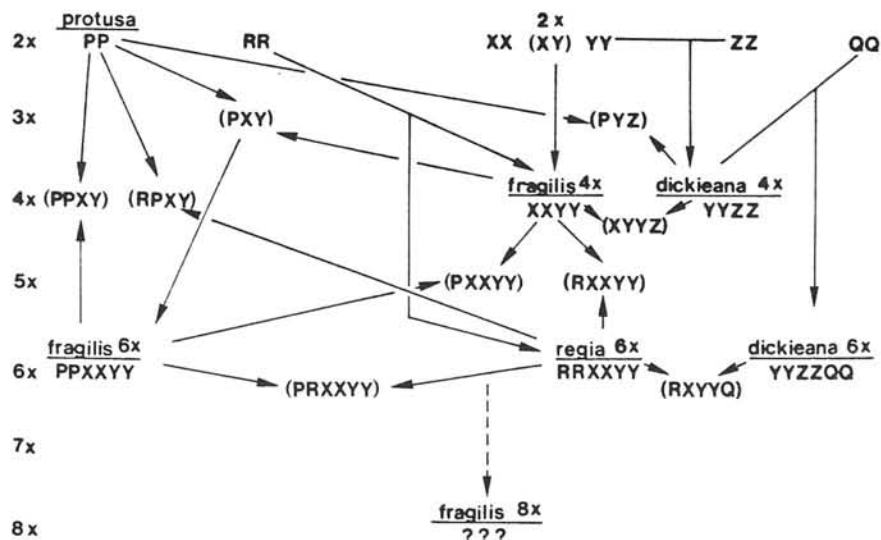


Fig. 7. Relaciones genómicas dentro del complejo *Cystopteris fragilis* (Vida & Mohay, 1980).

La interpretación dada por Vida & Mohay (1980) (Fig. 7) requiere:

- 1- Postular la existencia , en algún momento, de al menos seis especies diploides parcialmente diferenciadas para explicar la formación de los taxones actuales (PP, RR, XX, YY, ZZ y QQ).
- 2- Formación de los citotipos tetraploides de *C. fragilis* (XXYY) y *C. dickieana* (YYZZ) por hibridación de algunos de los diploides postulados y posterior doblamiento del número cromosómico del híbrido resultante. Estos tetraploides se comportan como alotetraploides segmentales.
- 3- Formación de los hexaploides (*C. fragilis*, *C. dickieana* y *C. alpina*) a partir de híbridos formados entre los citotipos tetraploides con diferentes diploides no relacionados y posterior duplicación cromosómica.

La complejidad genética existente en este grupo deja abierta la posibilidad, que debe ser estudiada, de que existan más entidades biológicas p. e. tetraploides del tipo QQYY, hexaploides QQXXYY, etc..., que presentarían pequeñas diferencias morfológicas. Así, táxones como *C. fragilis* subsp. *huteri* (Prada & Salvo, 1986) o *C. fragilis* subsp. *pseudoregia* (Rivas Martínez et al., 1984:263) no pueden ser descartados a priori.

En resumen, debido a la amplia distribución y complejidad de este grupo, se requiere todavía mucho trabajo experimental y de campo antes de que puedan darse por resueltas y esclarecidas las relaciones entre los distintos táxones:

Taxon	Ploidía	Fórmula genómica
<i>C. protusa</i>	2x	PP
<i>C. fragilis</i>	4x, 6x, 8x	XXYY, PPXXYY, ?
<i>C. alpina</i>	6x	RRXXYY
<i>C. dickieana</i>	4x, 6x	YYZZ, QQYYZZ
<i>C. viridula</i>	6x	?

ASPENIUM.

El género *Asplenium* es uno de los más estudiados en Europa desde el punto de vista citogenético. Presenta diploides, tetraploides y hexaploides, aunque estos últimos son muy escasos. La diferenciación de sus especies es de los mejores ejemplos de evolución reticulada, en la que han intervenido procesos de hibridación, autopoliploidía y aloploidía. El conocimiento de las

relaciones genéticas entre los distintos táxones ha sido de fundamental importancia para establecer una taxonomía clara en el grupo y para identificar los numerosos híbridos (más de 50, sólo en Europa, cf. Reichstein, 1981) intra e interespecíficos que han sido encontrados en la naturaleza. La figura 8 recoge las relaciones existentes entre distintos taxones europeos, y pone de manifiesto los principales mecanismos que han operado en la diversificación de las especies europeas: hibridación, auto- y aloploidía y cierto grado de divergencia ecológica y/o geográfica.

Como ejemplo de diversificación y especiación a través de auto- y aloploidía, se puede citar el grupo de especies relacionadas con *A. adiantum-nigrum* y *A. billotii* (Fig. 9). Este grupo ha sido muy estudiado y hoy se conoce bien, gracias fundamentalmente a los trabajos de Manton (1950), Manton & Reichstein (1962), Shivas (1956, 1969), Sleep (1966, 1983) y Lovis et al. (1972): *A. adiantum-nigrum*, *A. onopteris* y *A. cuneifolium* están íntimamente relacionados ya que el primero es un alotetraploide derivado de los otros dos. *A. obovatum* y *A. billotii* también están muy relacionados pues *A. billotii* parece haber derivado por autoploidía de *A. obovatum* o de algún diploide muy próximo. *A. balearicum* relaciona ambos grupos ya que es un alotetraploide derivado de *A. onopteris* y *A. obovatum*.

Estas especies (tres diploides y tres tetraploides) se cruzan entre sí con relativa frecuencia, dando híbridos estériles que pueden ser identificados en base a su morfología y comportamiento citológico. El diagrama de la figura 9 recoge la información citológica existente y el origen de algunos híbridos de este grupo. Por ejemplo, el híbrido triploide silvestre *A. x tyrrhenicum* (ObOnOn) se considera derivado del cruzamiento entre *A. balearicum* (ObObOnOn, 4x) y *A. onopteris* (OnOn, 2x) (Cubas et al., 1987, 1988). En meiosis forma 36 bivalentes, como resultado de la asociación de los cromosomas de los genomas On y 36 univalentes procedentes del genoma Ob, presentes en su constitución genética (Fig. 10). Una situación parecida se observa en *A. x ticinense* (Meyer, 1960), también triploide y con el mismo comportamiento citológico (36^{II} y 36^I; Reichstein & Vida in Reichstein, 1981; Cubas et al., en prensa); así mismo, su morfología refleja que deriva de *A. adiantum-nigrum* y *A. onopteris* (Fig. 11), lo que es compatible con las evidencias citológicas. En otros casos, como *A. x joncherei* (*A. billotii* x *A. onopteris*) no hay datos citológicos de su comportamiento meiótico, aparte de la presencia de esporas abortadas, por lo que su origen se ha propuesto en base a su morfología (Meyer, 1960) (Fig. 11).

Un problema diferente se presenta en el híbrido tetraploide *A. x sarniense* (Fig. 11) derivado del cruce entre *A. adiantum-nigrum* y *A. billotii* (Sleep, 1971; Sleep & Ryan, 1972). El comportamiento meiótico esperado sería la formación de 36 bivalentes y 72 univalentes: los bivalentes formados por asociación autosindética de los cromosomas procedentes del autotetraploide *A. billotii* y los univalentes provenientes de los genomas On y Cu aportados por *A. adiantum-nigrum*. Sin embargo, los resultados obtenidos (Sleep & Cubas, en prep.) muestran la formación de un número de bivalentes mucho más elevado del esperado y una disminución en el número de univalentes. Estos datos son de gran interés a la hora de valorar la diferenciación genética existente entre los diploides *A. cuneifolium* y *A. onopteris*, que quizás no sea tan grande como generalmente se admite.

Esta cuestión enlaza con otro problema pendiente: la existencia de dos formas ecotípicas de *A. adiantum-nigrum*. Una de ellas, que crece asociada a substratos serpentinícolas como *A. cuneifolium*, fue durante mucho tiempo confundida con este último taxon. Se ha podido demostrar que en realidad se trata de una forma de *A. adiantum-nigrum* que presenta diferencias morfológicas y ecológicas que no se reflejan en grandes cambios genéticos. De hecho esta forma de serpentina es también alotetraploide y los híbridos que se han obtenido con la forma típica tienen una meiosis regular (Sleep et al., 1978; Sleep, 1980, 1983, 1985). Cabe preguntarse si estas dos formas de *A. adiantum-nigrum* se diferenciaron con posterioridad a la formación de esta especie o por el contrario ambas formas se originaron independientemente.

Otro grupo que vale la pena comentar es el complejo *A. trichomanes*. En Europa presenta dos citotipos diploides, dos tetraploides y esporádicamente uno hexaploide. Los diploides, subsp. *inexpectans* y subsp. *trichomanes* parecen tener requerimientos edáficos diferentes, asociándose el primero a substratos calcáreos, mientras que el segundo parece no tolerarlos. Los tetraploides, subsp. *quadrivalens* y subsp. *pachyrachis* están más diferenciados morfológicamente pero no tanto

ASPLENIUM X = 36

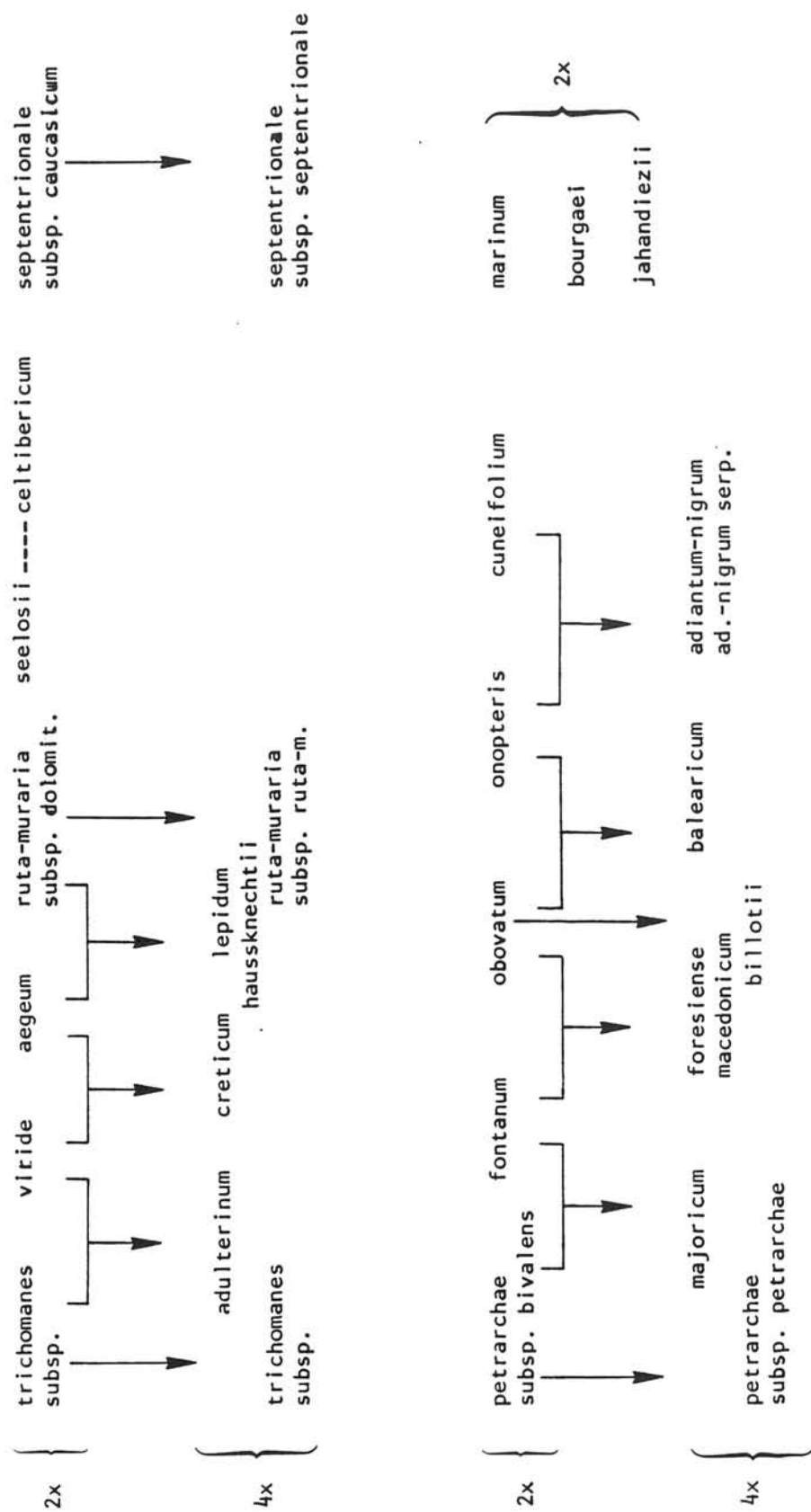


Fig. 8. Relaciones entre las especies europeas del género *Asplenium* (basado en Reichstein, 1981).

ASPLENIUM $X = 36$

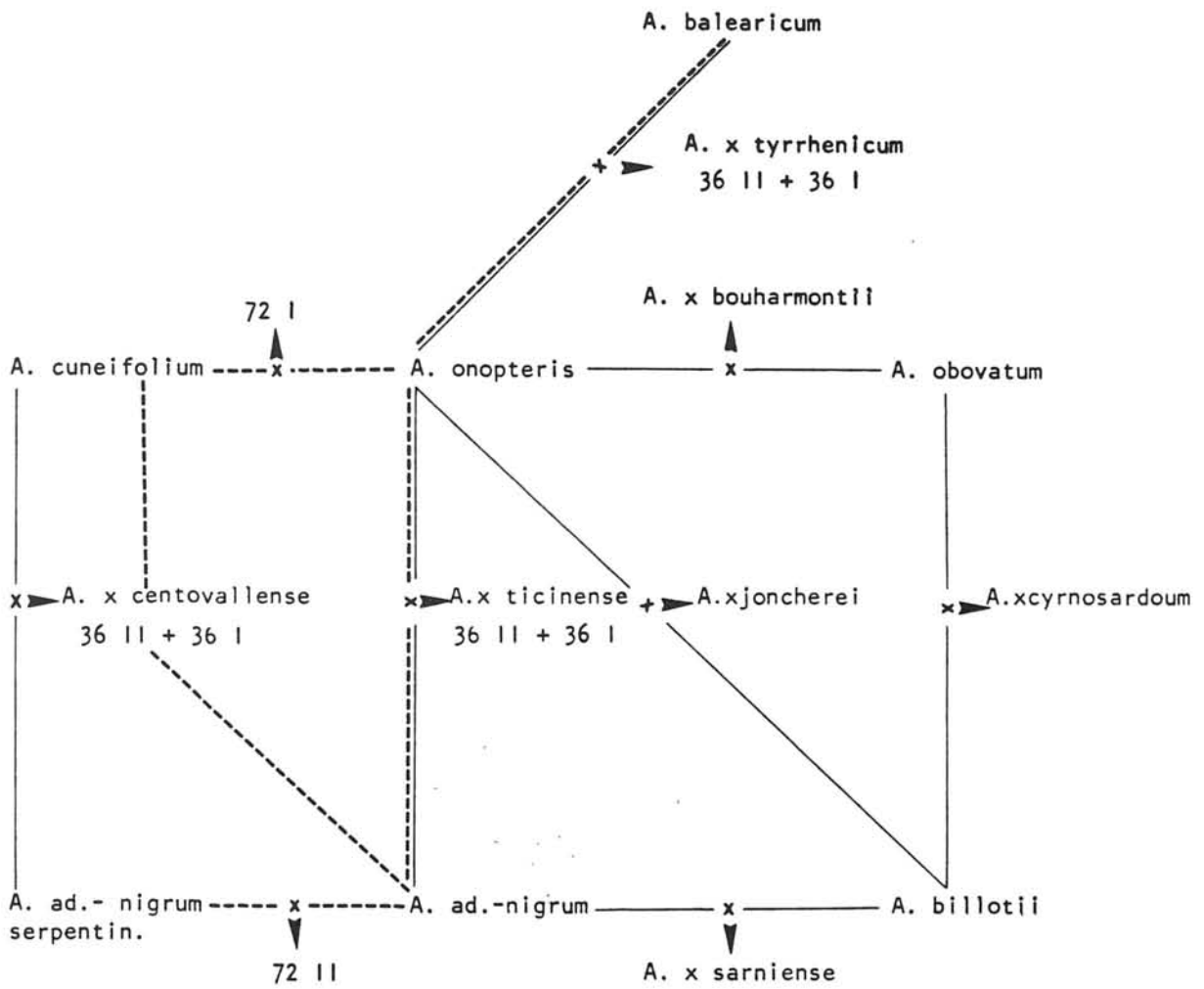


Fig. 9. Origen y comportamiento meiótico de híbridos silvestres (línea continua) y sintéticos (línea discontinua) formados entre especies de los complejos *A. adiantum-nigrum* y *A. billotii*.

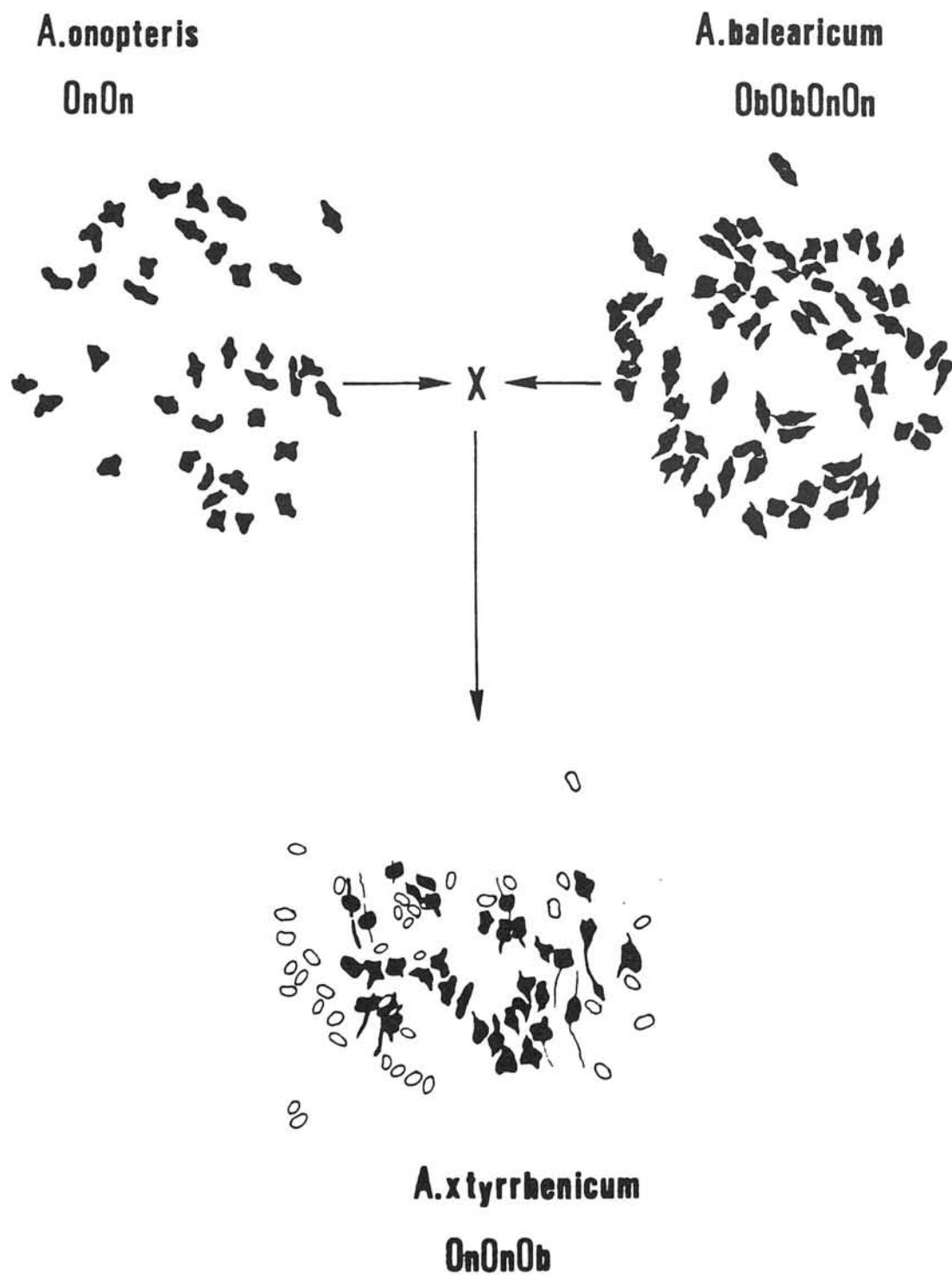


Fig. 10. Diagramas de los cromosomas en metafase I meiótica en *A. x tyrrhenicum* y sus parentales *A. balearicum* y *A. onopteris*.

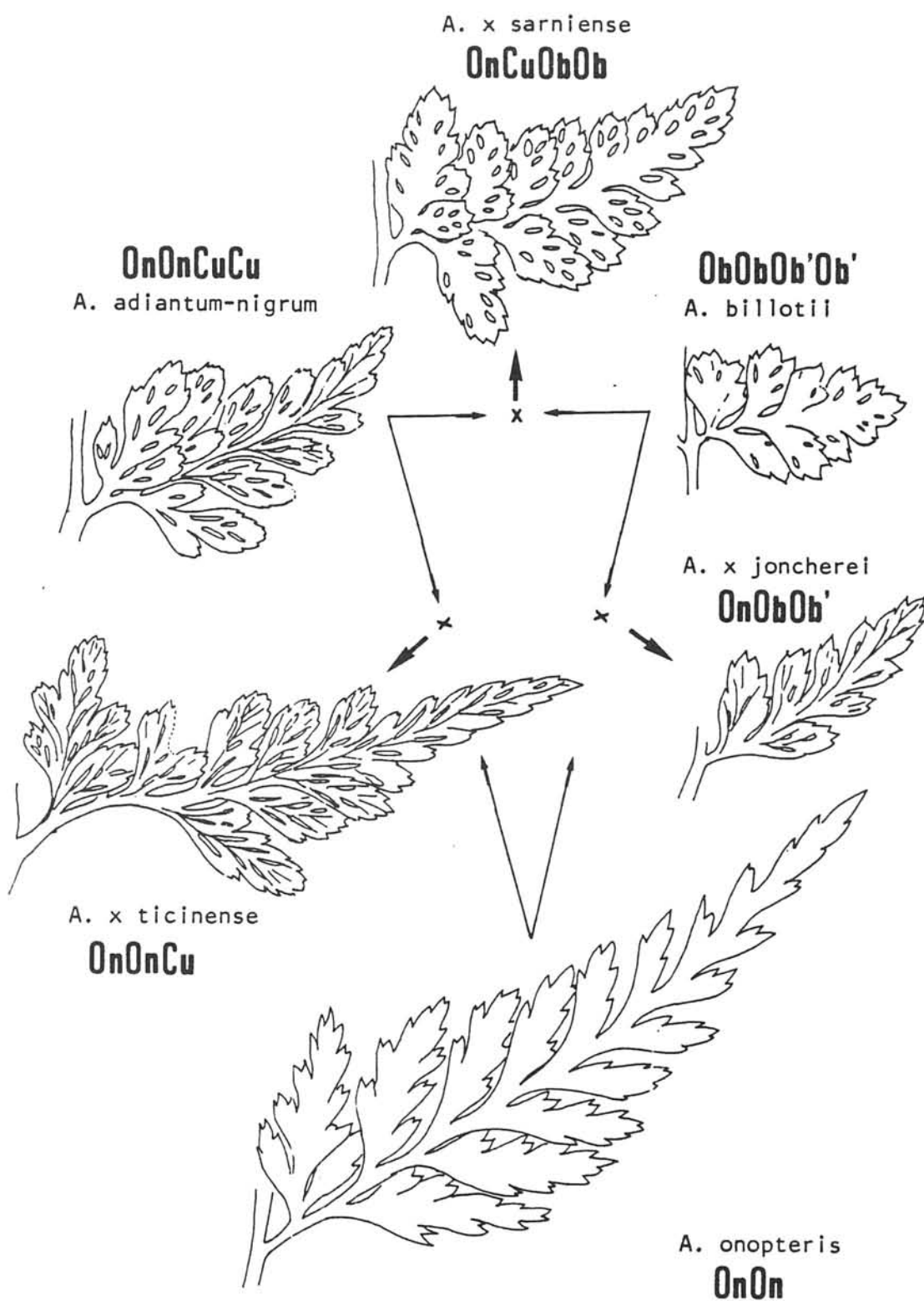


Fig. 11. Relaciones genómicas y morfológicas entre *A. adiantum-nigrum*, *A. onopteris*, *A. billotii* y sus híbridos.

ecológicamente (Lovis, 1964, 1977; Lovis & Reichstein *in* Greuter, 1980; Lovis & Reichstein, 1985).

Los tetraploides se consideran originados básicamente por autoploidía en base al estudio de numerosos híbridos naturales y experimentales, pero la relación precisa entre los diploides y tetraploides aún no está completamente establecida. Las principales evidencias se resumen en la figura 12.

Del taxon que se tiene más información es la subsp. *quadrivalens*. En este caso la inducción de un esporofito haploide mediante apogamia (Bouharmont, 1972 b), permitió ver que sus genomas se comportan como prácticamente homólogos, formando gran número de bivalentes en la meiosis. Igualmente en los híbridos silvestres o experimentales de este taxon con especies diploides o alotetraploides no relacionados, los cromosomas procedentes de subsp. *quadrivalens* forman bivalentes, lo que señala la homología de los dos genomas (cf. Reichstein, 1981). Sin embargo, en las plantas que reúnen más de dos genomas homólogos Tr, como en los híbridos intraspecíficos entre los citotipos 2x y 4x o en híbridos con alotetraploides relacionados (p. ej. *A. adulterinum*, derivado de *A. trichomanes* y *A. viride*), cabría esperar la formación de numerosas asociaciones multivalentes de cromosomas (III y IV). Esto se ha observado esporádicamente en algunos híbridos intraespecíficos de *A. trichomanes* (Lovis, 1955; Cubas et al., 1989) y ocasionalmente en híbridos con *A. adulterinum* (Lovis, 1958), pero el número de multivalentes es muy bajo; igualmente los tetraploides naturales fértiles presentan meiosis completamente regular, lo que induce a pensar que existen mecanismos genéticos que controlan la formación de asociaciones multivalentes de cromosomas.

La información de que se dispone respecto al otro citotipo tetraploide, subsp. *pachyrachis*, es más escasa. El híbrido entre las subsp. *quadrivalens* y *pachyrachis* (*A. x staufferi*) presenta entre 55-60ⁿ y la meiosis es irregular resultando en la formación de esporas en su mayoría abortivas (Lovis & Reichstein, 1985). Esto indica que la homología entre los genomas presentes en subsp. *quadrivalens* y subsp. *pachyrachis* dista mucho de ser completa.

CONCLUSIONES.

Como ya señaló Lovis (1958), todos los estudios presentados parten de un supuesto básico que merece ser mencionado: que el grado de sinapsis (apareamiento) que se observa en meiosis entre los cromosomas de dos genomas puede interpretarse como un medida aproximada del grado de homología existente entre dichos genomas. Esta homología no debe interpretarse como que los genomas son completamente idénticos, citológica ni genéticamente. Lo más que puede decirse es que los cromosomas son lo suficientemente parecidos como para formar pares en los primeros estados de la meiosis y para mantenerse reunidos hasta la metafase.

Aunque esta presunción básica ha sido discutida por algunos autores en ciertos casos (Klekowski, 1973), en conjunto ha demostrado ser la mejor interpretación posible para las numerosas evidencias obtenidas en el estudio de complejos poliploides tanto en las plantas superiores como en los helechos. Hay que señalar, no obstante, que se requieren métodos y herramientas más poderosos para dilucidar los casos más complejos en los que es necesaria una medida más precisa de la semejanza entre los genomas, es decir aquellos casos en los que la diversificación morfológica, ecológica o geográfica no ha sido acompañada por fuertes cambios genéticos, que se reflejen en una pérdida de la capacidad de formación de bivalentes en la meiosis. Esto se requiere especialmente en los grupos considerados aloploidios segmentales y autoploidios (p. ej. *Polystichum*, *Cystopteris*, *A. trichomanes*, etc.)

Otro aspecto que requiere mayor estudio, combinando estudios biosistemáticos con aspectos bio- y paleogeográficos, es la cuestión aún abierta de si los taxones poliploides de amplia distribución se han originado una sola vez, extendiendo su area a partir de ese punto de origen, o se han originado en distintos momentos y lugares. Esta última alternativa podría implicar que en

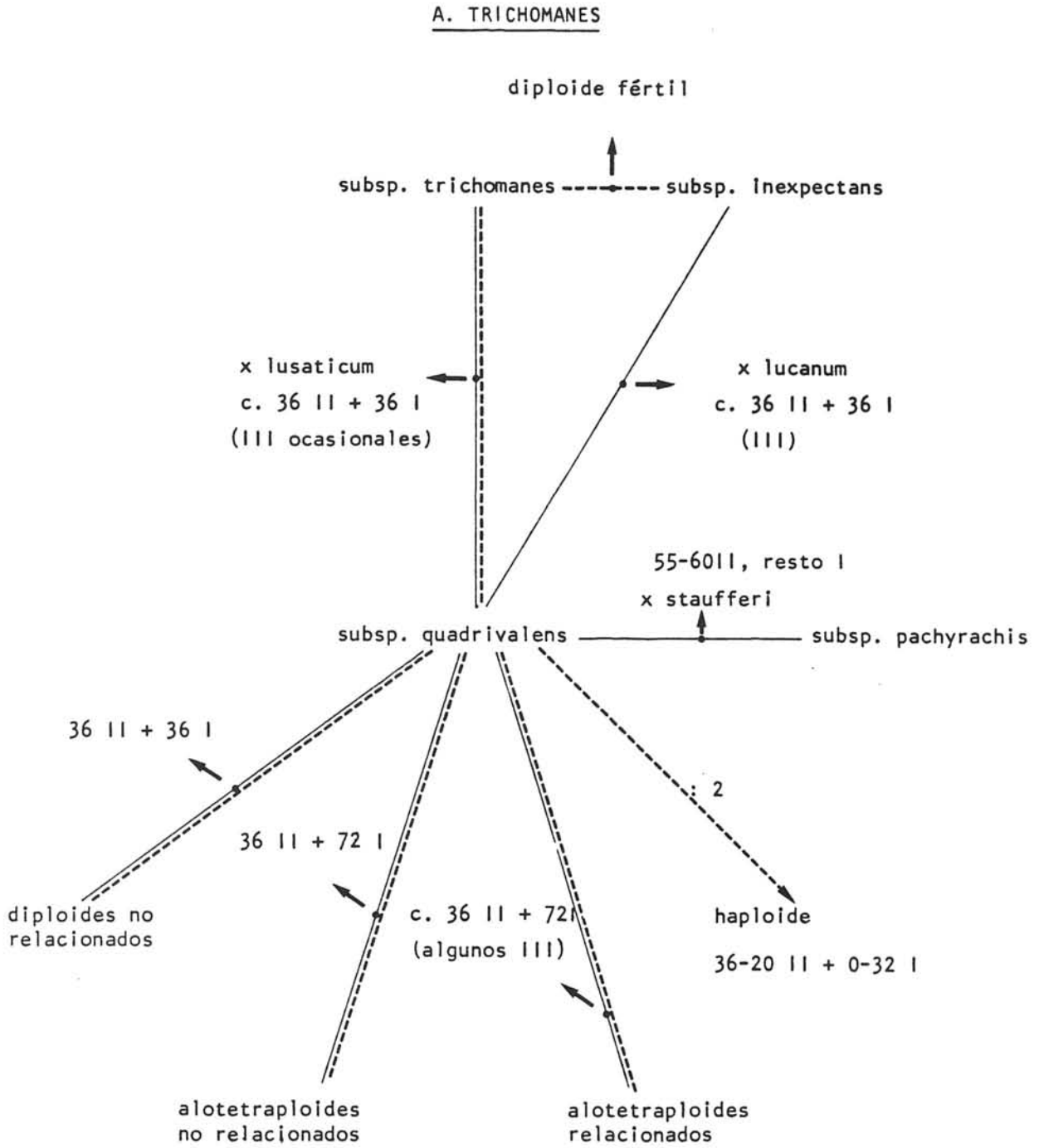


Fig. 12. Resultados meióticos observados en híbridos silvestres (línea continúa) y sintéticos (línea discontinua) en híbridos inter e intraespecíficos de *A. trichomanes* (datos de Lovis, 1955, 1958, 1977; Bouharmont, 1972 b; Lovis & Reichstein, 1985; Cubas et al., 1989; entre otros).

su origen habrían intervenido plantas, ya parcialmente diferenciadas, con lo que los poliploides formados en distintos lugares podrían estar parcialmente diferenciados, genética, morfológicamente y en sus requerimientos ecológicos, desde su origen.

BIBLIOGRAFIA.

- BLASDELL, R.F. (1963). A monographic study of the fern genus *Cystopteris*. *Mem. Torrey Bot. Club*, 21(4): 1-102.
- BOUHARMONT, J. (1972 a). Origine de la polyploidie chez *Asplenium ruta-muraria* L. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 42: 375-383.
- BOUHARMONT, J. (1972 b). Meiosis and fertility in apogamously produced diploid plants of *Asplenium trichomanes*. *Chromosomes Today*, 3: 253-258.
- BOUHARMONT, J. (1972 c). Meiosis in apogamously produced diploid plants of *Asplenium septentrionale*. *Brit. Fern Gaz.*, 10(5): 237-240.
- CUBAS, P., PANGUA, E. & ROSSELLO, J.A. (1987). Un nuevo híbrido balear del género *Asplenium*. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 44(2): 534-536.
- CUBAS, P. ROSSELLO, J.A. & PANGUA, E. (1988). Comparative study of *Asplenium balearicum*, *A. onopteris* and their spontaneous hybrid *A. x tyrrhenicum*. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 45(1): 75-92.
- CUBAS, P., ROSSELLO, J.A. & PANGUA, E. (1989). A new triploid hybrid in the *Asplenium trichomanes* complex: *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lucanum* (*A. trichomanes* subsp. *inexpectans* x *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*) nothosubsp. *nova*. *Candollea*, 44: 181-190.
- DIAZ GARRETAS, B. & SALVO-TIERRA, A.E. (1979). Sobre la existencia de *Polypodium macaronesicum* Bobrov en el S. de la Península Ibérica. *Acta Bot. Malacitana*, 5: 5-14.
- FERNANDES, R.B. (1968). Sobre a ocorrência do complexo *Polypodium vulgare* nos Açores. *Bol. Soc. Brot.*, 42: 241-248.
- GREUTER, W. (1980). Med-Checklist Notulae 1. *Willdenowia*, 10: 13-21.
- GREUTER, W., BURDET, H.M. & LONG, G. (1984). *Med-Checklist, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève*, 330 pp.
- JERMY, A.C. & HARPER, L. (1970). Spore morphology of the *Cystopteris fragilis* complex. *Brit. Fern. Gaz.*, 10(4): 211-213.
- KLEKOWSKI, E.J. (1973). Sexual and subsexual systems in homosporous pteridophytes: A new hypothesis. *Amer. J. Bot.*, 60(6): 535-544.
- LOVIS, J.D. (1955). The problem of *Asplenium trichomanes*. *Bol. Soc. Brit. Isles Conf. Rep.*, 4: 99-106.
- LOVIS, J.D. (1958). *An evolutionary study of the fern Asplenium trichomanes*. Ph. D. Thesis, University of Leeds.
- LOVIS, J.D. (1964). Autopolyploidy in *Asplenium*. *Nature*, 203: 324-325.
- LOVIS, J.D. (1968). Fern hybridists and fern hybridising. II Fern hybridising at the University of Leeds. *Brit. Fern Gaz.*, 10(1): 13-20.
- LOVIS, J.D. (1977). Evolutionary Patterns and Processes in Ferns. In R.D. Preston & H.W. Woolhouse (Eds.), *Advances in Botanical Research*, 4: 229-415.
- LOVIS, J.D., BROWNSEY, P.J., SLEEP, A. & SHIVAS, M.G. (1972). The origin of *Asplenium balearicum*. *Brit. Fern Gaz.*, 10(5): 263-269.
- LOVIS, J.D. & REICHSTEIN, T. (1985). *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* (Aspleniaceae, Pteridophyta), and a note on the typification of *A. trichomanes*. *Willdenowia*, 15: 187-201.
- MANTON, I. (1950). *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyte*. Cambridge University Press, 316 pp.
- MANTON, I. & REICHSTEIN, T. (1962). Diploides *Asplenium obovatum* Viv. *Bauhinia*, 2: 79-91.
- MANTON, I. & WALKER, S. (1954). Induced apogamy in *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray

- and *D. filix-mas* (L.) Schott emend. and its significance for the interpretation of the two species. *Ann. Bot. N.S.*, 18: 377-383.
- MEYER, D.E. (1960). Über typus-exemplare von *Asplenium*-bastarden mitteleuropas. *Willdenowia*, 2: 514-531.
- NARDI, E. (1977). Note sistematiche sul *Polypodium australe* s.l. delle isole Atlantiche (Azzorre, Madera, Canarie). *Webbia*, 31(1): 79-96.
- NARDI, E., RASBACH, H. & REICHSTEIN, T. (1978). Identification of *Cheilanthes fragans* var. *gennarii* with *C. guanchica* Bolle and remarks on related taxa. *Webbia*, 33(1): 1-18.
- NARDI, E., RASBACH, H. & REICHSTEIN, T. (1979). *Cheilanthes tinaei* Tod., an earlier name for *C. corsica* Reichstein et Vida and related species in Sicily. *Webbia*, 33(2): 449-456.
- PEREZ CARRO, F.J., FERNANDEZ-ARECE, P. DIAZ GONZALEZ, T.E. & SALVO, A.E. (1985). Aportación al conocimiento del género *Cheilanthes* en la Península Ibérica. *Acta Bot. Malacitana*, 10: 27-32.
- PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1977) Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigende. *Webbia*, 31(1): 313-512.
- PRADA, C. (1986). *Cystopteris* Bernh. In *Flora Ibérica* vol. I, S. Castroviejo et al. (Eds.), Madrid, 575 pp.
- PRADA, C. & SALVO, A.E. (1984). Notas sobre *Cystopteris* Bernh. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 41(2): 466.
- RASBACH, H. & REICHSTEIN, T. (1982). Four natural hybrids in the genus *Cheilanthes* (Sinopteridaceae, Pteridophyta). *Webbia*, 35(2): 261-273.
- RASBACH, H., REICHSTEIN, T. & SCHNELLER, J. (1983). Five further natural hybrids in the genus *Cheilanthes* Sw. (Sinopteridaceae, Pteridophyta). *Webbia*, 37(1): 43-62.
- REICHSTEIN, T. (1981). Hybrids in European *Aspleniaceae* (Pteridophyta). *Botanica Helvetica*, 91: 89-139.
- RIVAS MARTINEZ, S., DIAZ, T.E., FERNANDEZ PRIETO, J.A., LOIDI, J. & PENAS, A. (1984). *La vegetación de la alta montaña cantábrica. Los Picos de Europa*. Ediciones Leonesas, León, 295 pp.
- ROBERTS, R.H. (1980). *Polypodium macaronesicum* and *P. australe*: a morphological comparison. *Fern Gaz.*, 12(2): 69-74.
- ROCHA AFONSO, M. (1981). O genero *Cheilanthes* Swartz em Portugal. *Bol. Soc. Brot. sér. 2*, 55: 121-145.
- ROCHA AFONSO, M. (1982). Contribução para o estudo de genero *Cystopteris* Bernh. em Portugal continental e insular. *Bol. Soc. Brot. sér.2*, 55: 337-352.
- SAENZ, C. & RIVAS MARTINEZ, S. (1979). Revisión del género *Cheilanthes* (Sinopteridaceae) en España. *Lagascalia*, 8(2): 215-241.
- SHIVAS, M.G. (1956). *Some problems in cytology and taxonomy in the genera Polypodium and Asplenium*. Ph. D. Thesis, University of Leeds.
- SHIVAS, M.G. (1961). Contributions to the cytology and taxonomy of species of *Polypodium* in Europe and America I. Cytology II. Taxonomy. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 58, 370, I: 13-25, II: 27-38.
- SHIVAS, M. G. (1969). A cytotaxonomic study of the *Asplenium adiantum-nigrum* complex. *Brit. Fern Gaz.*, 10: 68-80.
- SHIVAS, M.G. (1970). Names of hybrids in the *Polypodium vulgare* complex. *Brit. Fern Gaz.*, 10: 152.
- SLEEP, A. 1966. *Some cytotaxonomic problems in the fern genera Asplenium and Polystichum*. Ph D. Thesis, The University of Leeds.
- SLEEP, A. (1971). A new hybrid from the Channel Islands. *Brit. Fern Gaz.*, 10(4): 209-211.
- SLEEP, A. (1980). On the reported occurrence of *Asplenium cuneifolium* and *A. adiantum-nigrum* in the British Isles. *Fern Gaz.*, 12(2): 103-107.
- SLEEP, A. (1983). On the genus *Asplenium* in the Iberian Peninsula. *Acta Bot. Malacitana*, 8: 11-46.
- SLEEP, A. (1985). Speciation in relation to edaphic factors in the *Asplenium adiantum-nigrum* group. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 86 B: 325-334.

- SLEEP, A. & RYAN, P. (1972). The Guernsey spleenwort - A new fern hybrid. *Soc. Guernesiaise*, 212-223.
- SLEEP, A., ROBERTS, R.H., SOUTER, J.I. & STIRLING, A. McG. (1978). Further investigation on *Asplenium cuneifolium* in the British Isles. *Fern Gaz.*, 11(6): 345-348.
- TRYON, R. (1985). Fern speciation and biogeography. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 86, Sect. B: 353-360.
- VASCONCELLOS, J. de C. (1968). Nota sobre o Polipodio dos Açores. *Bol. Soc. Brot.*, 42: 159-160.
- VIDA, G. (1974). Genome analysis of the European *Cystopteris fragilis* complex. *Acta Bot. Sc. Hungaricae*, 20(1-2): 181-192.
- VIDA, G., PAGE, C.N., WALKER, T.G. & REICHSTEIN, T. (1971). Cytologie der farn-gattung *Cheilanthes* in Europa und auf den Canarischen Inseln. *Bauhinia*, 4: 223-253.
- VIDA, G., PAGE, C.N., WALKER, T.G. & REICHSTEIN, T. (1972). Cytology of the fern genus *Cheilanthes* in Europe and in the Canary Islands. *Symp. Biol. Hung. Budapest*, 12: 103-104.
- VIDA, G. & MOHAY, J. (1980). Cytophotometric DNA studies in polyploid series of the fern genus *Gystopteris* Bernh. *Acta Bot. Sci. Hungaricae*, 26 (3-4): 455-461.
- VIDA, G., MAJOR, A. & REICHSTEIN, T. (1983). Relations and evolution in *Cheilanthes* (Sinopteridaceae, Pteridophyta) in Macaronesia and Mediterranean area, deduced from genome analysis of their hybrids. *Acta Bot. Malacitana*, 8: 101-126.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990.

BIOGEOGRAFIA NUMERICA EN PTERIDOLOGIA

A. E. SALVO & J.C. GARCIA-VERDUGO

Departamento de Biología Vegetal
Universidad de Málaga

Dedicamos este trabajo a la memoria de J. D'URVILLE. Quizás sería más correcto hacerlo a uno de sus artículos, pues nada sabemos de aquel hombre más que sus apellidos y sin embargo hemos leído innumerables veces ese artículo que hace ya diez años encontramos fortuitamente en la Biblioteca de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Granada, debiendo a él la línea principal de nuestra trayectoria investigadora.

Resumen.

En el presente trabajo se realiza un profundo análisis de los objetivos y métodos de la biogeografía numérica en su aplicación a la pteridología. Se describen tanto los pasos previos (definición de OGU y ficha pteridológica) como los correspondientes al procesado de datos. Con respecto a éste, se desarrollan dos vertientes posibles: por un lado, la caracterización de OGUs, en la cual se detallan distintos tipos de análisis aplicables, como la riqueza florística, los índices s/g y m/t, el ISRP y los análisis ecológicos y corológicos en todas sus facetas y, por otro, la ordenación y jerarquización de dichas OGUs, con el cálculo de distancias biogeográficas y sus posibles derivaciones, como la delimitación de fronteras, los cálculos de heterogeneidad total, etc.

Asimismo, se hace especial hincapié en la aplicación de las modernas técnicas informáticas a la biogeografía, definiendo las características y parámetros deseables para una gestión adecuada de bases de datos, y se presenta por primera vez el proyecto AXIS, una base de datos abierta y multirrelacional que pondría los datos disponibles sobre pteridoflora del Mediterráneo occidental e islas macaronésicas, al alcance de todos los investigadores interesados.

Palabras clave: Pteridología, biogeografía numérica, bases de datos.

Summary.

In the present work a deep analysis of the aims and methods in the numerical biogeography in its application on pteridology is made. The previous steps (OGU definition and pteridological files are described) as well as the correspondent data management. Referring to this, the two possibilities are developed: on one side, the OGUs characterization, in which different kinds of applicable analysis are detailed, like floristic richness, s/g and m/t indexes, the ISRP and the ecological and corological analysis in every one of their sides; on the other side, the ordering and hierarchization of the mentioned OGUs, with

the calculation of total heterogeneous, etc.

In the same way, a special strength is made in the application of the modern computerized technics to biogeography, defining the characteristics and parameters desirable for an adequate management of data base, and it is introduced for the first time in the AXIS project; it is an open and multirelational data base which would set the available data on pteridoflora from west mediterranean and macaronesic island, at the reach of all interested researchers.

Key words: Pteridology, numerical biogeography, data base.

INTRODUCCION.

Del ensayo d'Urville.

Muy pocas veces en la historia de la Pteridología se han mezclado tan propicios ingredientes como para hacer en 22 páginas un relato entretenido, científico y cargado de anotaciones (a veces osadas) como en el ensayo de J. D'URVILLE (1825) "De la distribution des fougères sur la surface du globe terrestre".

Lástima que este autor fuera tan comedido y no intentara ser más explícito en los resultados de sus observaciones, ya que sus pretensiones son tantas y de tal interés que sus conclusiones dejan finalmente insatisfecho al lector.

Se adhiere atrevidamente a las hipótesis transformistas con comentarios como:

"... De cualquier forma que se conciba el origen primordial de nuestro globo es difícil creer que todas las especies hoy existentes de seres organizados hayan sido formadas simultáneamente."

No deja de dar, en cualquier caso, una curiosa explicación (con tintes creacionistas) a dicha hipótesis:

"... ya sea porque sus simientes, ya preexistentes pero suspendidas en sus funciones, encontrarán un día unas circunstancias propicias para desarrollarse y entonces ejercer sus virtudes reproductivas"

En su introducción, además de esta definición de intenciones plantea el interés del estudio florístico de las islas, tanto para la observación de la sucesión vegetal, como para la comprensión del fenómeno de la trasmigración.

Es evidente que D'Urville, de haber profundizado en sus investigaciones sobre estos problemas, habría alcanzado una importante relevancia científica por cuanto faltaban muchos años hasta que se emitieran hipótesis serias sobre dichos temas.

Sin embargo, el resto del trabajo viene a consagrarlo como el primer pteridólogo que hace un ensayo biogeográfico basado en un análisis numérico.

El método seguido por D'Urville consiste sencillamente en muestrear al azar aquellos lugares en donde desembarca la corbeta Cuquille, en la que él va enrolado, recolectando cuantas plantas vasculares encuentra. Tras sus recolecciones recuenta el número de fanerógamas y el de pteridófitos, y realiza el cociente de estos respecto a aquellas.

El asume que dicha relación es válida para establecer relaciones florísticas y que el principal factor que la modifica es la madurez de los ecosistemas.

Fitogeografía: Concepto, subdisciplinas y fases.

De entre todas las definiciones de fitogeografía que he consultado es aquella de NEGRI (in GOLA, NEGRI & CAPELETTI, 1959) la que considero más completa. Según dicho autor esta sería la "disciplina botánica encargada del estudio de la distribución de las especies en la superficie del globo, del equilibrio que alcanza en la Tierra el revestimiento vegetal, interpreta sus caracteres teniendo en cuenta los medios de dispersión de las plantas y de los factores que ejercen su influencia sobre ella, así como las acciones geológicas, geográficas, fisiográficas y bióticas que intervinieron en épocas precedentes a la nuestra en cuanto afecta a la evolución del mundo vegetal".

Bajo esta definición se conceptúa pues a la fitogeografía como una ciencia integradora y que englobaría distintas subdisciplinas, con métodos y objetivos propios. Entre otras, es necesario definir, para una mejor comprensión del resto de la exposición, dos:

- La **corología**, que tiene por objeto la delimitación de las áreas de distribución de las distintas unidades taxonómicas.

-La **epiontología**, que tiene por objeto el estudio de la génesis de las áreas vegetales.

El método fitogeográfico permite en la actualidad el reconocimiento de tres niveles:

Uno primero, fitogeográfico en estricto sentido, que se ocuparía de la distribución de los organismos, y que se plantea como cuestiones básicas el origen de los táxones y las razones que explican su distribución. En este contexto tiene especial importancia el concepto de **track biogeográfico** (SAVAGE, 1982), entendiéndose por tal a la distribución de las especies individuales en el espacio y en el tiempo.

En un segundo nivel se encontraría la panbiogeografía. A dicho respecto puntualiza BRAMWELL (1985): "A pesar de la naturaleza única de las distribuciones de las especies, numerosos tracks individuales son concordantes y responden a un modelo común. Estos modelos se conocen como **tracks generalizados**. El reconocimiento de tracks generalizados involucrando la distribución de muchas especies o varios grupos monofiléticos superiores, es el primer paso fundamental de la panbiogeografía".

El último nivel lo constituiría la fitogeografía numérica. La aplicación del análisis numérico de la información es útil principalmente en la determinación de modelos distributivos locales, así como en la definición, clasificación jerárquica y ordenación de OGU (Unidades Geográficas Operativas). Es fácil deducir a partir de este término, debido a CROVELLO (1981), que los fundamentos de la fitogeografía numérica y de la taxonomía numérica son idénticos, ya que así lo son sus problemas tanto biológica como matemáticamente (FEOLI & GANIS, 1984). No en vano estos últimos autores comienzan su artículo afirmando que tanto la taxonomía como la fitogeografía están basadas en números.

Otro aspecto de importancia creciente, es la aplicación de bases de datos informatizadas a la Fitogeografía; aspecto que trataremos más adelante.

Los pteridófitos en Biogeografía.

Desde el ensayo de D'URVILLE (1825), casi la totalidad de los pteridólogos que han tratado acerca de la biogeografía de los helechos han coincidido en reivindicar el valor que poseen estos vegetales para este tipo de estudios, aportándose diferentes argumentos para defender dicho postulado.

A principios de siglo CHRIST (1910) afirmaba que "Se ha creído y se cree aún que la dispersión de los helechos difiere esencialmente de aquella de las fanerógamas, en el sentido de que las primeras tendrían unos areales más amplios y que el endemismo estaría menos representado. Nada más inexacto. La especialización de las especies y endemismos en la clase de los pteridófitos coincide con el resto de la flora".

Es evidente que los procesos de especiación geográfica en helechos y en otras plantas son básicamente iguales. Sin embargo, por una parte es necesario admitir que en ocasiones, en el grupo que nos ocupa, estos procesos ocurren sobre una escala geográfica más amplia. En cambio, los helechos presentan tres características, impuestas por su sistema de reproducción, y que conjuntamente les singularizan de los demás cormófitos. Estas serían:

Especies	1	2	3	4	5	6	7
<i>Adiantum capillus veneris</i>	O	AD	t	1	1	1	HET TER
<i>Anogramma leptophylla</i>	O	AP	t	1	1	1	HET TER
<i>Asplenium billotii</i>	R	AT	m	1	1	1	LATEMED TER
<i>Asplenium ceterach</i>	R	AT	m	1	0	1	MED Y ROP TER
<i>Asplenium hemionitis</i>	MR	T	m	0	1	0	PALEOMED TER
<i>Asplenium marinum</i>	MR	AD	m	1	1	1	LATEMED CUA
<i>Asplenium onopteris</i>	R	Q	m	1	1	1	SEMI TER
<i>Asplenium trichomanes</i>	O	AT	m	1	1	1	HET TER
<i>Cheilanthes maderensis</i>	O	AT	t	1	1	0	SEMIMED TER
<i>Cosentinia vellea</i>	O	AT	t	1	1	0	MED Y ROP TER
<i>Davallia canariensis</i>	MR	AD	m	1	1	0	PALEOMED TER
<i>Equisetum telmateia</i>	MR	MA		1	1	1	CIRCUMB. TER
<i>Hippochaete ramossissima</i>	MR	MA		1	1	0	HET TER
<i>Osmonda regalis</i>	MR	MA	t	1	1	1	HET TER
<i>Polypodium cambricum</i>	O	AT	m	1	1	1	LATEMED TER
<i>Pteridium aquilinum</i>	R	Q	t	1	0	1	HET TER
<i>Selaginella denticulata</i>	R	AP		1	1	1	SEMI TER

Fig. 1. Ficha pteridológica correspondiente al Monte Gurugú (NW de Africa). 1: Frecuencia de aparición: O: ocasional; R: raro; MR: muy raro. 2: Ecosistema preferencial: AD Grietas y fisuras de rocas calizas rezumantes, AP: Grietas terrosas, húmedas y umbrías, AT: Fisuras de rocas verticales, MA: Pastizales de suelos húmedos, Q: Bosques, T: Pastizales anuales. 3: Carácter monoleta (m)- trileta (t). 4, 5 y 6: Carácter biogeográfico: se expresa con 0 ó 1 la ausencia ó presencia, respectivamente, de los táxones de las regiones Mediterránea (4), Eurosiberiana (5) y Macaronésica (6). 7: Tipos biogeográficos: TER: Terciarios, CUA: Cuaternarios, HET: Heterocóricos, LATEMED: Latemediterráneos, MED y ROP: Mediterráneo y regiones orientales próximas, PALEOMED: Relictos paleomediterráneos, SEMIMED: Semimediterráneos, CIRCUMB: Circumboreales.

1) Casi la totalidad de las especies de pteridófitos presentan una capacidad de dispersión y migración similares.

2) Las distribuciones de las especies dependen exclusivamente de las condiciones medioambientales del hábitat, al no mediar vectores animales en su dispersión.

3) Los pteridófitos van a comportarse como r-estrategas por su sistema de reproducción.

En consecuencia, el comportamiento geográfico adoptado por los pteridófitos dependerá de la distribución y variación de las especies, la geografía de los ecosistemas y los procesos de especiación.

Pero sobre todos estos argumentos el más ampliamente utilizado para defender el valor biogeográfico de los pteridófitos es su antigüedad. "La antigüedad geológica de estas plantas, la existencia de numerosos grupos desaparecidos, otros en vía de extinción y algunos en pleno apogeo, brindan información que ayuda a explicar una serie de problemas en fitogeografía, no solamente sobre la distribución actual de las plantas, sino también sobre la historia y modalidad de este proceso (centros de origen y dispersión, centros secundarios de diversificación, rutas migratorias, grandes unidades florísticas y sus conexiones en el pasado)" (DE LA SOTA, 1973).

Un último argumento lo constituiría la reducida representación de táxones pteridofíticos en las floras regionales, lo que permite operar más fácilmente (cfr. JARDINE, 1972).

METODOLOGIA DEL ANALISIS NUMERICO APLICADO A LA BIOGEOGRAFIA DE PTERIDOFITOS.

El interés suscitado por el estudio biogeográfico de los pteridófitos ha conllevado a que en la actualidad exista un extenso elenco bibliográfico, el cual es sin duda el mejor garante del valor que este grupo vegetal posee. De la consulta de esta bibliografía podemos deducir que la gran mayoría queda tan sólo en el primer nivel metodológico. Los artículos de JERMY (1984) y de TRYON (1986) constituyen verdaderos paradigmas de ensayos biogeográficos en sentido estricto.

Muy pocos trabajos han tratado una aproximación panbiogeográfica. De entre otros aquel de PICH-SERMOLLI (1979) sobre la pteridoflora del área mediterránea, cumple entre otros objetivos el reconocimiento de tracks generalizados.

El tratamiento numérico apenas ha sido utilizado en los estudios pteridogeográficos, viéndose reducido a la comparación de riquezas florísticas, o a la aplicación de índices de semejanzas. Excepcionales y de gran valor son, en este sentido, los artículos de BIRKS (1976), DZWONKO & KORNAS (1978) y DZWONKO (1977).

"OGU" y ficha "pteridológica".

La aplicación del análisis numérico en biogeografía puede responder a dos objetivos distintos: la caracterización o definición de una OGU (Operational Geographic Unity, senso Crorello 1981) determinada; o bien, la comparación de dos o más OGUs para su jerarquización u ordenación.

En ambos casos la OGU debe responder a un área homogénea en cuanto a las componentes generales que definen su flora. En este sentido, la *tesela* -en su concepción fitosociológica- constituye la unidad básica fundamental para el estudio biogeográfico. En cualquier caso, la aplicación metodológica puede extrapolarse a territorios más extensos que respondan al criterio de homogeneidad y más o menos correspondientes con las unidades jerárquicas de la fitogeografía: sector, provincia, etc. En algunas ocasiones hemos creído útil para nuestros estudios considerar como OGUs territorios que no responden a unidades fitogeográficas convencionales, tales como franjas altitudinales de 100 m de espesor o cuadrículas de 50 x 50 Km, estando justificado su uso bien por la base de datos que se posea o por el tipo de resultados que se deseaban contrastar.

La *ficha pteridológica* es un instrumento con el cual se pretende presentar de forma concisa el máximo de información necesaria para un análisis biogeográfico completo. En ella se relacionan primeramente los táxones bien por su nombre completo, una abreviatura (p.ej.: las tres primeras letras del género y las tres primeras del epíteto del rango taxonómico más inferior que pueda serle asignado), o incluso una referencia numérica (p.ej.: el sistema propuesto por PICH-SERMOLLI, 1977).

Si bien en aquellos análisis comparativos en los que las OGUs corresponden a territorios extensos está justificada la utilización de registros binarios, ausencia/presencia, de los táxones; siendo recomendable en aquellos casos de áreas menores utilizar índices de frecuencia con tantas clases como sea posible estimar. En nuestros trabajos hemos considerado como criterio la frecuencia de aparición del taxon en su ecosistema preferencial, estableciendo seis categorías: ausente (-, 0), muy raro (MR, 1), raro (R, 2), ocasional (O, 3), frecuente (F, 4) y abundante (A, 5).

Como puede observarse en la figura 1, además del catálogo y el índice de frecuencia, en la ficha pteridológica se adjuntan toda una serie de datos no sólo de índole biogeográfica, sino también ecológica.

Procesado de datos.

Como ya hemos visto anteriormente los métodos de análisis numérico en biogeografía pueden ser aplicados en tres sentidos: 1) A la caracterización de las OGUs; 2) Jerarquización y ordenación de OGUs y 3) Determinación de Modelos Distributivos Locales.

1) Análisis aplicados a la caracterización de OGUs.

Riqueza florística.

Se trata sencillamente del número de táxones que crecen en una región determinada. Si bien el número por sí sólo ofrece una escasa información, puede ser de un mayor interés para la comparación con otras áreas similares.

De la observación del mapa presentado por TRYON (op. cit., pag.126), puede deducirse

Cociente m/t.

Este índice está basado en la relación de especies de helechos con esporas monolaesuradas (m) respecto a los de esporas trilaesuradas (t) de una OGU determinada. Fue aplicado por primera vez por ITO (1972) para Asia Oriental y Oceanía, y con posterioridad (1978) este mismo autor lo aplicó a un total de 64 pteridofloras de todo el mundo. Para una más fácil comprensión de los resultados establece seis rangos (A: para valores mayores de 3; B: 2,51-3,00; C: 2,01-2,50; D: 1,51-2,00; E: 1,01-1,50; F: menos de 1,00).

Las conclusiones más importantes a las que llega este autor son las que a continuación exponemos:

- **El índice m/t disminuye de Norte a Sur.** A partir de los datos de ITO (1978) hemos confeccionado el cuadro III y la figura 3, pudiéndose observar que a una serie de regiones situadas próximas a un mismo meridiano corresponden valores m/t crecientes respecto a una latitud también creciente.

- **A igual latitud las regiones más áridas presentan un índice m/t menor.** La influencia de la aridez sobre el índice m/t queda bien reflejada cuando son estudiadas pteridofloras

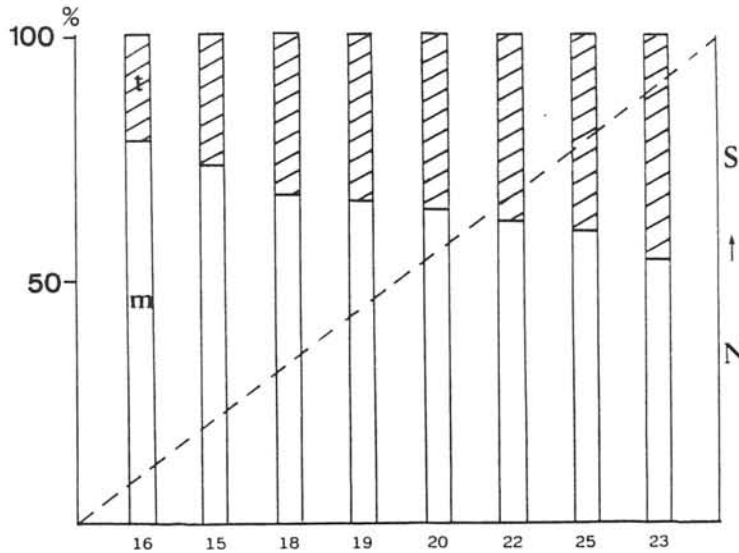


Fig. 3. Representación gráfica de la influencia de la latitud en el índice m/t en 8 pteridofloras de las 64 que estudió ITO (1978) (ver cuadro III). m: Monoletas, t: Triletas.

Nº	latitud	m/t	m/N	t/N
16	51° 53' N	3'54	0'78	0'22
15	49° 61' N	2'71	0'73	0'27
18	28° 36' N	2'00	0'67	0'33
19	28° 29' N	1'94	0'66	0'34
20	4° 18' N	1'77	0'64	0'36
22	0° 4' S	1'62	0'62	0'38
25	20° 21' S	1'50	0'60	0'40
23	34° 0' S	1'17	0'54	0'46

Cuadro III. Influencia de la latitud en el índice m/t aplicado a 8 pteridofloras de regiones similares en longitud geográfica, de las 64 que estudió ITO (1978). m: Monoletas, t: Triletas, N: Total.

correspondientes a OGU's de una misma franja latitudinal pero con ombroclimas distintos. Así en el cuadro IV y en la figura 4, realizados también a partir de los resultados de ITO (1978), se observan que al aumentar las precipitaciones también lo hace el cociente m/t, o lo que es lo mismo en zonas más áridas disminuye.

- **A igual latitud el índice m/t aumenta proporcionalmente con la altitud.** Con el fin de observar la influencia de la altitud en el índice m/t se estudio su aplicación a la pteridoflora de Sierra Nevada, a partir de los resultados de VARO & SALVO (1982). En un primer análisis (PICHI-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988) se estimó el índice m/t para los cinco pisos de vegetación (termomediterráneo, mesomediterráneo, supramediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo) quedando los resultados reflejados en el cuadro V y en la figura 5. De ellos es fácil deducir que la altitud afecta al cociente aumentándolo a medida que se asciende.

Con posterioridad, con motivo del estudio de la distribución en franjas altitudinales de la flora pteridofítica nevadense (SALVO, NIETO & CABEZUDO, 1989), se aplicó el cálculo del

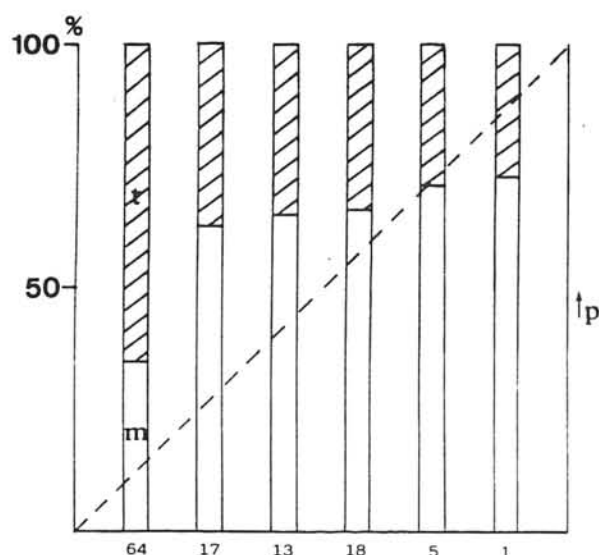


Fig. 4 .Representación gráfica de la influencia de las precipitaciones en el índice m/t en 8 pteridofloras de las 64 estudiadas por ITO (1978) (ver cuadro IV) m: Monoletas, t:Triletas.

Nº	Precipitación(mm)	m/t	m/N	t/N
1	+ 2000	2'73	0'73	0'27
5	500-1000	2'46	0'71	0'29
18	500-1000	2'00	0'66	0'33
13	250-500	1'92	0'65	0'35
17	250-500	1'73	0'63	0'37
64	250-500	0'55	0'35	0'65

Cuadro IV. Influencia de las precipitaciones en el índice m/t aplicado a 8 pteridofloras, de regiones similares en longitud geográfica, de las 64 que estudió ITO, (1978). m:Monoletas, t:Triletas, N:Total.

índice m/t a OGU correspondientes a franjas de 100 m de espesor. Los resultados quedan reflejados en la cuadro VI, de la que podemos entrever que el modelo se ajusta a una curva asintótica (figura 6), en la que el máximo se alcanza en los 2600 mns. A partir de esta altitud el índice m/t comienza nuevamente a disminuir. Muy probablemente esto pueda deberse a que la acción de la altitud sobre el m/t resulte distorsionada en determinadas circunstancias por el bioclima. Así, a partir de los 2600 m en Sierra Nevada el ciclo biológico de los vegetales se reduce al período estival, en donde las altas temperaturas y el viento provocan una fuerte xericidad en los ecosistemas que, como las gleras y las fisuras de rocas (hábitats preferenciales de los pteridófitos que allí habitan), no se ven favorecidos por el deshielo.

La figura 7 ilustra el rango del cociente m/t para las unidades pteridogeográficas establecidas por SALVO & cols. (*in prep.*) para la región mediterránea occidental y archipiélagos adyacentes

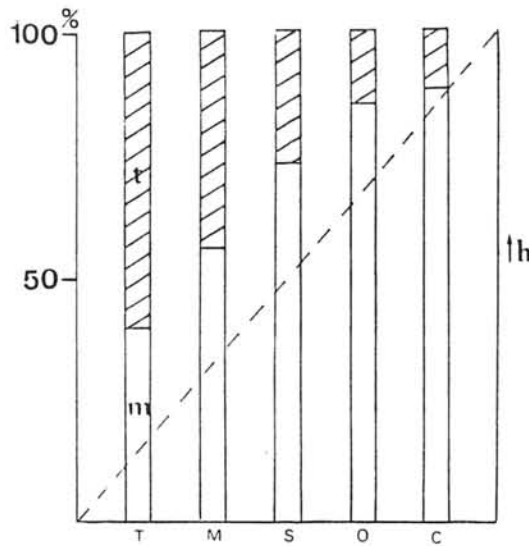


Fig. 5. Histograma en el que se comparan los porcentajes de especies monoletas (m) y triletas (t) para cada pteridoflora de los distintos pisos bioclimáticos de Sierra Nevada (tomado de PICHÍ-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988) (ver cuadro V).

PISOS	m/t	m/N	t/N
TERMOMEDITERRANEO	0'67	0'40	0'60
MESOMEDITERRANEO	1'25	0'56	0'44
SUPRAMEDITERRANEO	2'80	0'73	0'27
OROMEDITERRANEO	5'50	0'85	0'15
CROROMEDITERRANEO	7'00	0'88	0'12

Cuadro V. Influencia de la altitud en el índice m/t para la pteridoflora por pisos climáticos de Sierra Nevada (tomado de PICHÍ-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988). m: Monoletas, t: Triletas, N: Total.

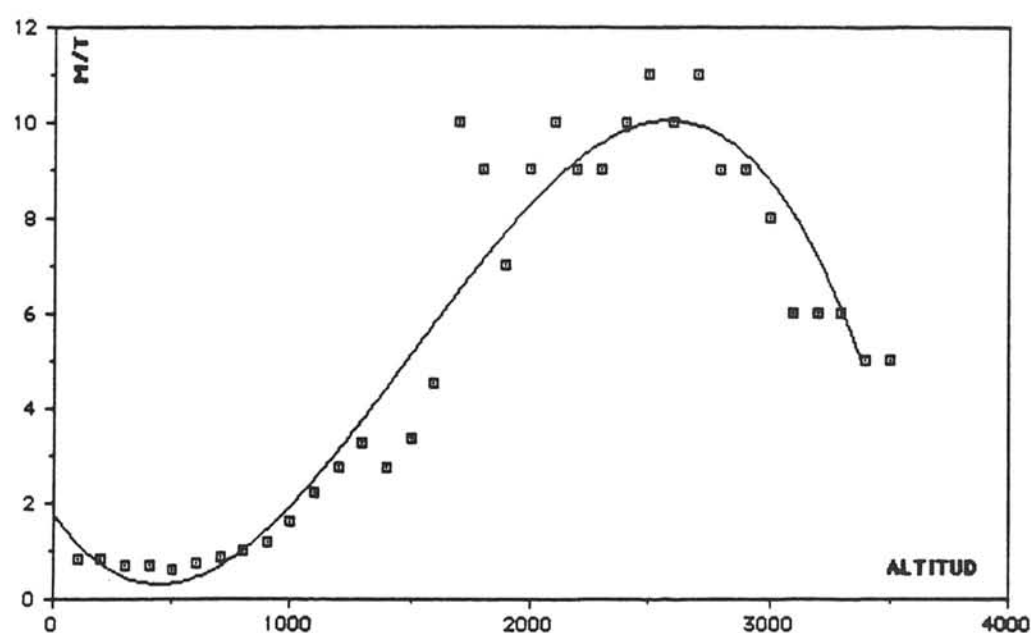


Fig. 6. Representación gráfica de la distribución altitudinal, por franjas de 100 m, de los valores del cociente monoletas(m)/triletas(t) y ajuste de los valores a una curva (ver cuadro VI).

Altitud	m/t	Altitud	m/t
100	0,83	1900	7
200	0,83	2000	9
300	0,71	2100	10
400	0,71	2200	9
500	0,63	2300	9
600	0,75	2400	10
700	0,86	2500	11
800	1	2600	10
900	1,17	2700	11
1000	1,6	2800	9
1100	2,2	2900	9
1200	2,75	3000	8
1300	3,25	3100	6
1400	2,75	3200	6
1500	3,33	3300	6
1600	4,5	3400	5
1700	10	3500	5
1800	9		

Cuadro VI. Distribución altitudinal, por franjas de 100 m, de los valores del cociente monoletas (m)/triletas(t) (tomado de PICHI-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988).

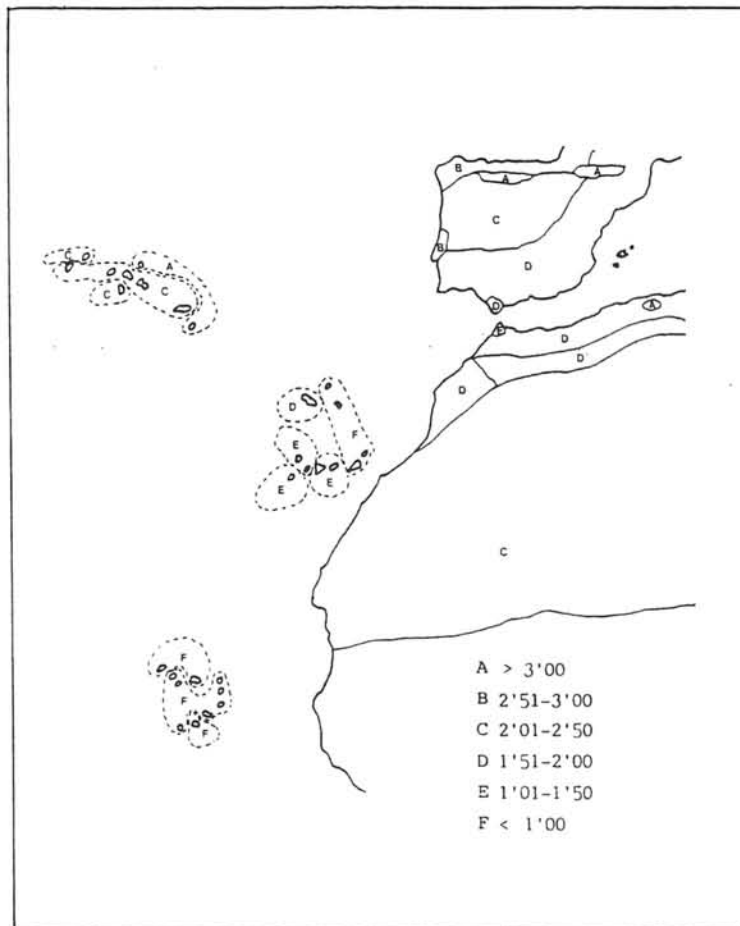


Fig. 7. Rango de los valores que presenta el índice m/t para las unidades pteridogeográficas establecidas por SALVO & cols. (in prep.) para la región mediterránea occidental y archipiélagos adyacentes.

Por otra parte también mostramos los resultados de la aplicación del m/t para las cuadrículas de 50 x 50 Km en que quedan divididas la Península Ibérica e Islas Baleares (PICHÍ-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988). En la figura 8 se consignan los valores para cada cuadrícula. Mientras que en la figura 9 se han establecido los rangos propuestos por ITO (*op. cit.*), adjuntándose a la derecha de dicho mapa los rangos medios de cada fila. Como puede observarse en dicha columna lateral la distribución de los rangos es normal, a excepción de las filas 2, 4 y 5. Estas anomalías se deben en el primer caso al aumento de la altitud media en la Cordillera Cantábrica, mientras que en las otras dos a la existencia de zonas de gran pobreza pteridofítica debido a condiciones extremadamente xéricas. Por último, en la figura 10 se reagrupan los rangos en dos clases: I = A+B+C y II = D+E+F. Como puede observarse la Península Ibérica queda subdividida en dos grandes unidades: una septentrional, en la que las especies con esporas monolaesuradas duplican al menos a las de esporas trilaesuradas; la otra meridional, en la que las especies de esporas monolaesuradas son siempre menos del doble que las de trilaesuradas.

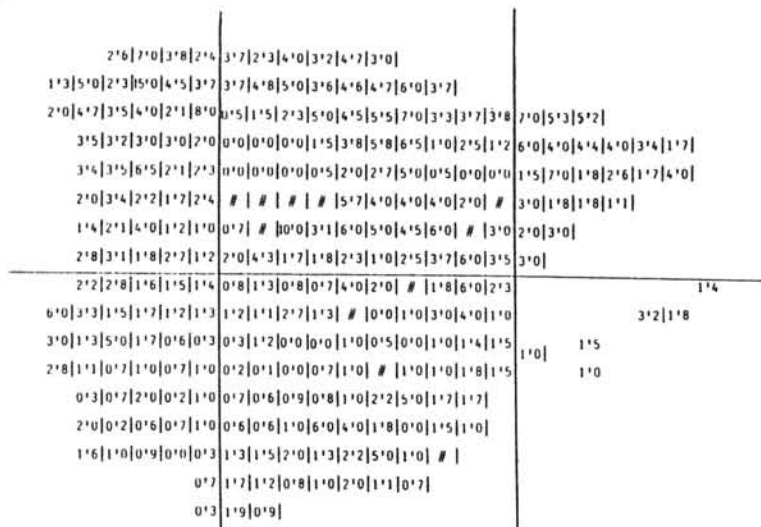


Fig. 8. Valores que toma el índice m/t aplicado a las pteridofloras correspondientes a cuadrículas UTM de 50 x 50 Km de la Península Ibérica y Baleares.

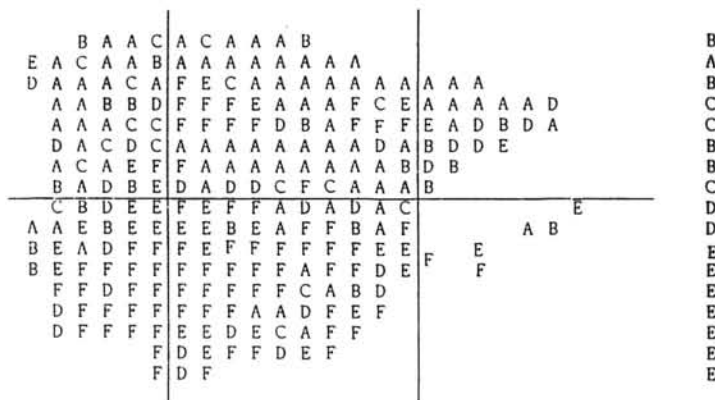


Fig. 9. Utilizando los rangos del índice m/t establecidos por ITO (1978), se establece el valor de cada cuadrícula UTM de 50 x 50 Km del mapa de la Península Ibérica y Baleares. A la derecha se adjuntan los rangos medios de cada fila (tomado de PICHI-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988). A:>3.00; B:2.51-3.00; C:2.01-2.50; D:1.51-2.00; E:1.01-1.50; F:<1.00.

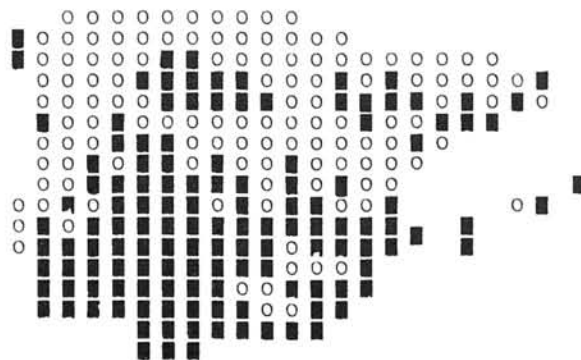


Fig. 10. Los rangos del índice m/t de la figura 9 son reagrupados en dos clases: I=A+B+C y II=D+E+F (tomado de PICHI-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988). O=A+B+C; ■=D+E+F.

Índice de similitud con las regiones próximas (ISRP).

El índice de similitud con las regiones próximas está basado en el índice de similitud creado por SORESEN (1948) para calcular la similitud entre las comunidades vegetales, su cálculo se realiza mediante la aplicación del siguiente algoritmo:

$$Q = 2z / (x + y)$$

donde z = número de especies comunes entre las zonas a comparar; x = número de las especies que componen la pteridoflora de la OGU A; y = número de las especies que componen la pteridoflora de la OGU B. Los resultados se expresan en tantos por ciento.

A partir del índice de Soresen, SALVO (1982) y SALVO & CABEZUDO (1984) propusieron el ISRP para establecer la similitud de la pteridoflora de una OGU determinada respecto a la de las regiones biogeográficas más próximas, con un doble fin: por una parte, establecer en el seno de que gran unidad se encuadraría la OGU en cuestión y en segundo lugar caracterizarla determinando la tendencia de su pteridoflora.

Nuestra experiencia hasta el momento se basa tan sólo en OGUs localizadas en el área de influencia de tres grandes regiones biogeográficas: Mediterránea, Macaronésica y Eurosiberiana. Las pteridofloras de estas tres regiones tienen significados históricos tan diferentes que suponen un marco comparativo de alto interés para llevar a cabo este tipo de análisis (*cf.* PICHISERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, *op. cit.*). Dado que los resultados obtenidos no ofrecen una visualización rápida y comparativa, se ha ideado un sistema de representación gráfica (*ex profeso* para la comparación con estas tres regiones) que se describe a continuación. Tal como puede observarse en la figura 11, se parte de un triángulo equilátero en cuyos vértices se encontrarían los máximos para cada región. Al no ser las pteridofloras de cada una de estas regiones íntegramente exclusivas, y por tanto participes de elementos de cualquiera de las otras, se cree conveniente no destinar una terminología tal vez imprecisa. Así, se prefiere utilizar el término "atlántico" al de "macaronésico", de la misma forma el de "continental" al de "eurosiberiano", y el único que matendría su denominación sería el "mediterráneo". El triángulo es dividido en otros nueve, cuyo significado es el siguiente: 1) Aquellos tres más próximos a los vértices incluirían pteridofloras de carácter puramente atlántico, continental o mediterráneo, respectivamente. 2) Los seis restantes incluirían pteridofloras que vendrían definidas por el vértice más próximo, connotando la tendencia su mayor proximidad a cualquiera de los otros dos vértices. Así, nos encontramos con pteridofloras de carácter atlántico con tendencia mediterránea, pteridofloras de carácter mediterráneo con tendencia continental, etc.

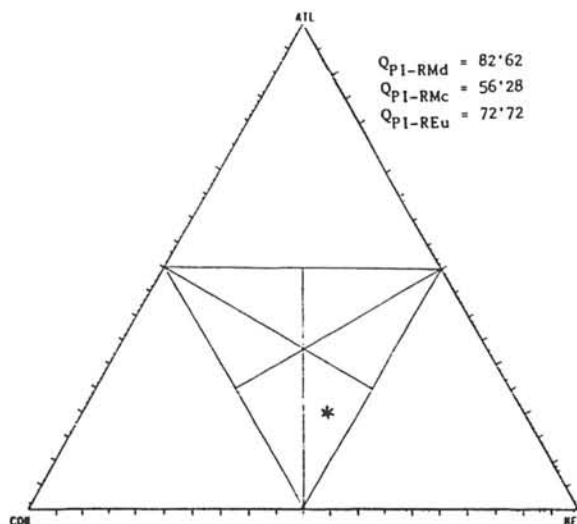


Fig. 11. Índice de Similitud con las Regiones Próximas (ISRP) aplicado a la pteridoflora Ibérica respecto de las regiones Mediterránea (MED), Macaronésica o atlántica (ATL) y Eurosiberiana o continental (CON).

Análisis ecológico.

Este análisis ha sido incluido en nuestros últimos trabajos (*cf.* NIETO, CABEZUDO & SALVO, 1987) siendo de gran utilidad para la interpretación de determinados hechos tanto en los estudios de caracterización como de comparación de OGU. Dicho análisis se desglosa en otros tres:

1) **Espectro biológico.**- Consiste en determinar los porcentajes de aparición de los biotipos -según la clasificación de Raunkier- de los táxones que constituyen la pteridoflora de una OGU determinada.

En la figura 12 podemos observar los espectros biológicos de las pteridofloras de las 17 comarcas florísticas consideradas en la Flora de Andalucía Occidental (VALDES, TALAVERA & FERNANDEZ-GALIANO [Eds.], 1987). De ella puede ser destacada la influencia ejercida por el ombroclima en la definición de los biotipos.

La figura 13.C ilustra comparativamente los porcentajes de representación de cada biotipo para los pisos de distribución altitudinal de los pteridófitos en Sierra Nevada (SALVO, NIETO & CABEZUDO, 1989), en donde se aprecia como a medida que aumenta la altitud la forma de vida hemicriptofítica (muy extendida entre los pteridófitos) va sustituyendo a la geofítica y terofítica.

2) **Espectro fitocenológico.**- Consiste en la estimación de los porcentajes de representación de los hábitats preferenciales en base a los táxones que componen la pteridoflora de una OGU determinada. El establecimiento de los tipos de hábitats se realiza en base a la sintaxonomía, considerando la "Alianza" el nivel básico de diferenciación.

La figura 13.D ilustra comparativamente los porcentajes de representación de cada hábitat para los pisos de distribución altitudinal de los pteridófitos en Sierra Nevada (SALVO, NIETO & CABEZUDO, 1989).

3) **Espectro edáfico.**- Consiste en la estimación de los porcentajes de representación de los comportamientos edáficos (acidófilo, basófilo e indiferente) en base a los táxones que componen la pteridoflora de una OGU determinada. Dicho análisis, según nuestra experiencia, tiene cierto interés a la hora de interpretar comparativamente los valores de riqueza florística.

La figura 14 muestra los espectros edáficos de las pteridofloras de las 17 comarcas florísticas consideradas en la Flora de Andalucía Occidental (VALDES, TALAVERA & FERNANDEZ-GALIANO [Eds.], *op. cit.*), mientras que la figura 15.A lo hace para los cuatro pisos de distribución altitudinal de los pteridófitos de Sierra Nevada.

Análisis corológico.

Este análisis tiene por objeto caracterizar la pteridoflora de una OGU en base a la representatividad de los tipos fitogeográficos.

El problema básico para desarrollar dicho análisis surge precisamente en el momento de reconocer tipos basados en áreas coincidentes de grupos de táxones. En este sentido, desde nuestros primeros trabajos biogeográficos, hemos seguido -atendiendo a su profunda argumentación- la propuesta agrupacional de PICHI-SERMOLLI (*op. cit.*). En dicho artículo, este autor propone una serie de grupos tanto temporales como espaciales, en base a las áreas actuales de distribución de las especies de pteridófitos del área mediterránea. Indirectamente PICHI-SERMOLLI (1979) establece aquí una metodología para la identificación de tracks generalizados, extrapolable a cualquier otra región del mundo. Así, realiza una primera división entre los táxones que estaban presentes en la Región Mediterránea antes o durante el Terciario, y los que se encuentran desde el Cuaternario. A continuación reúne los táxones terciarios en diez grupos espaciales (A: Ampliamente distribuidas en ambos hemisferios [Heterocóricos]; B: Ampliamente distribuidas en el hemisferio Norte [Circumboreales]; C: Ampliamente distribuidas por las regiones orientales próximas; D: Distribuidas por la Región Mediterránea y otras regiones adyacentes [Latemediterráneas]; E: Distribuidas en las regiones Mediterránea y Saharo-Arábica; F: Relictos de floras tropicales y subtropicales; G: Relictos de la flora Mediterráneo-Macaronésica [Paleomediterráneas]; H: Relictos de la flora Ilírico-Pannónica; I: Especies

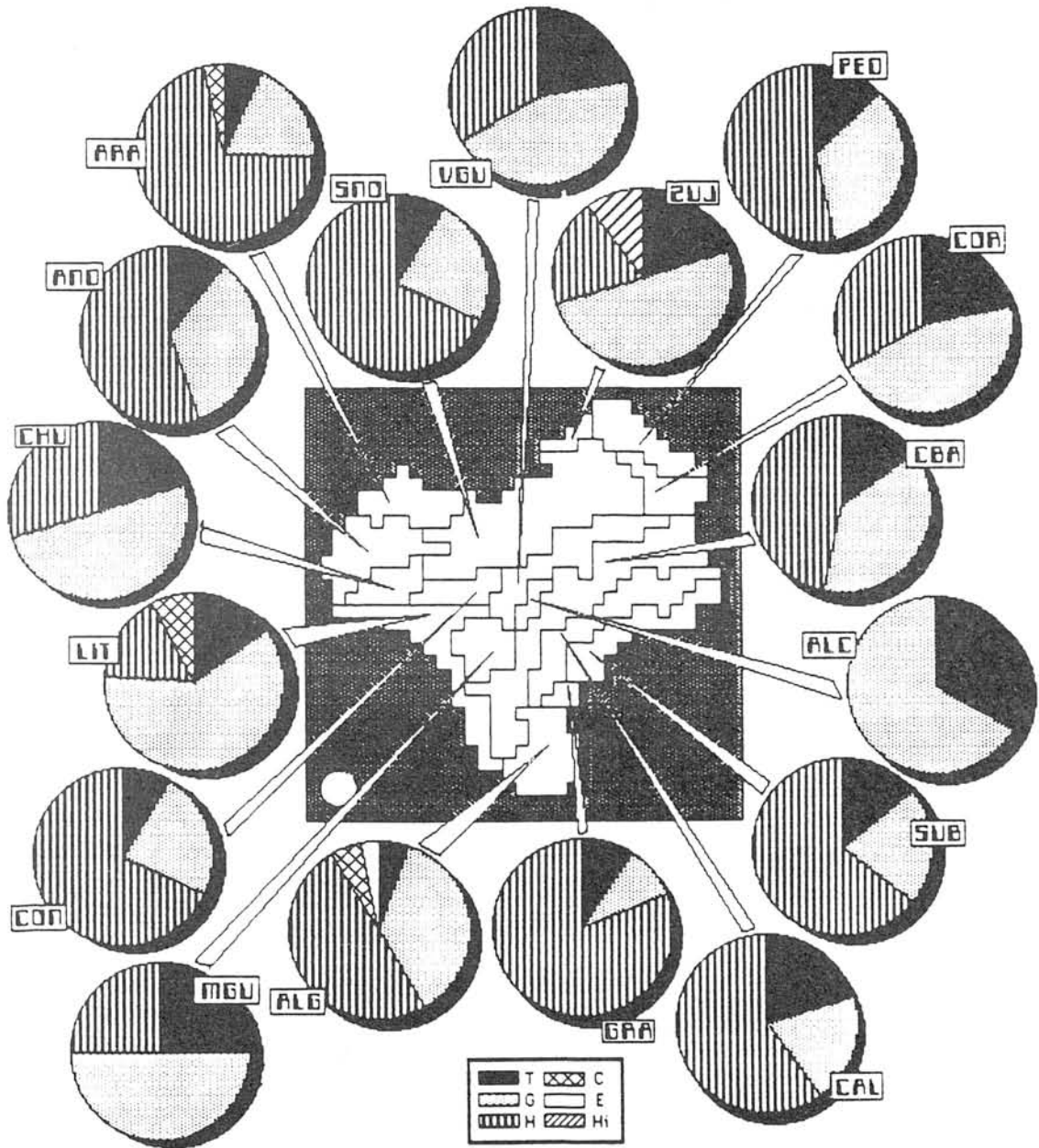


Fig. 12. Espectro biológico de las pteridofloras de las 17 comarcas florísticas consideradas en la "Flora de Andalucía Occidental" (VALDES, TALAVERA & FERNANDEZ-GALIANO (Edit.), 1987).

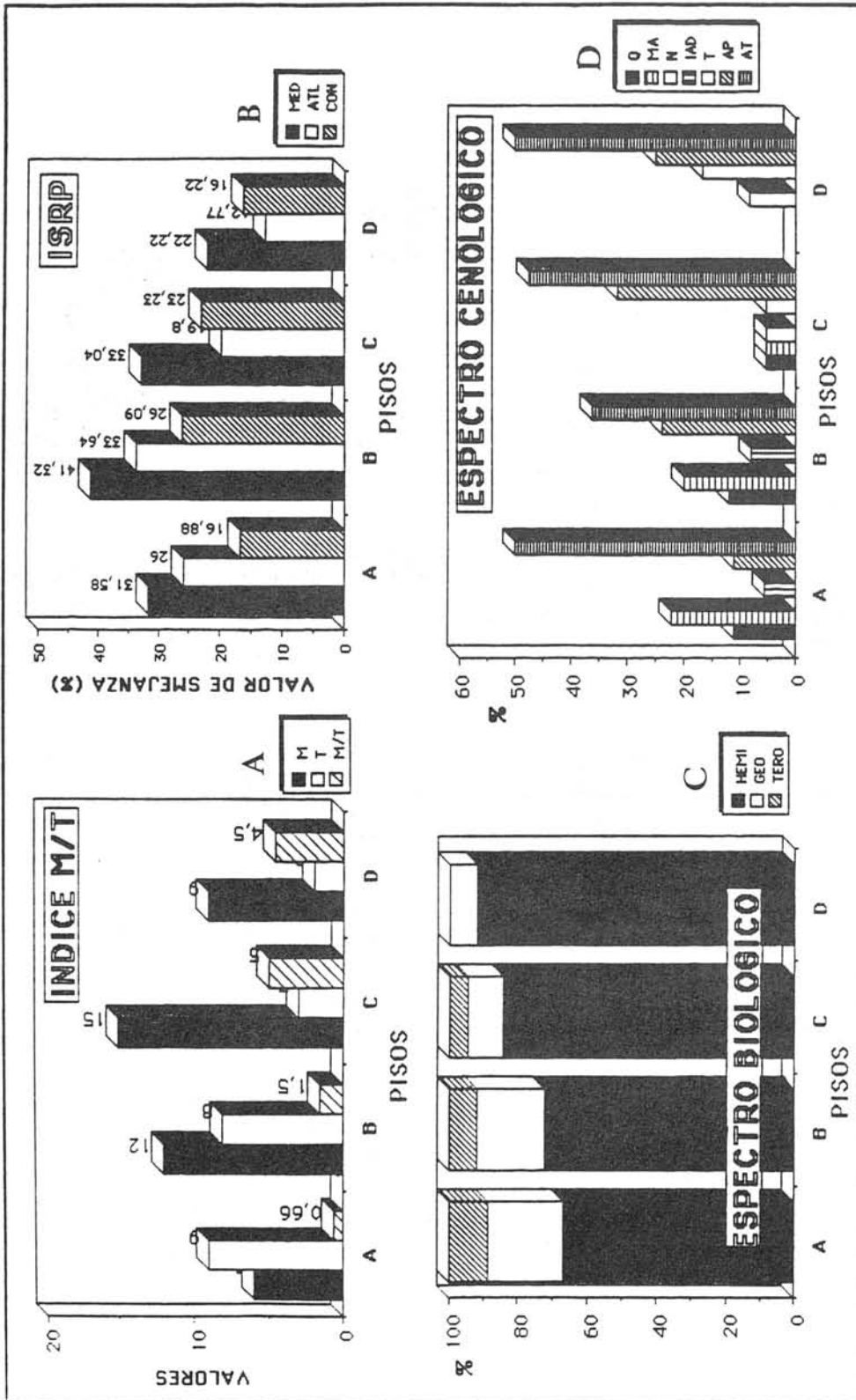


Fig. 13. Histogramas de A: Valores de índice m/t; B. Valores del ISRP; C. Espectro biológico; D. Espectro Fitocenológico; aplicados a los pisos de distribución altitudinal de los peridófitos en Sierra Nevada.

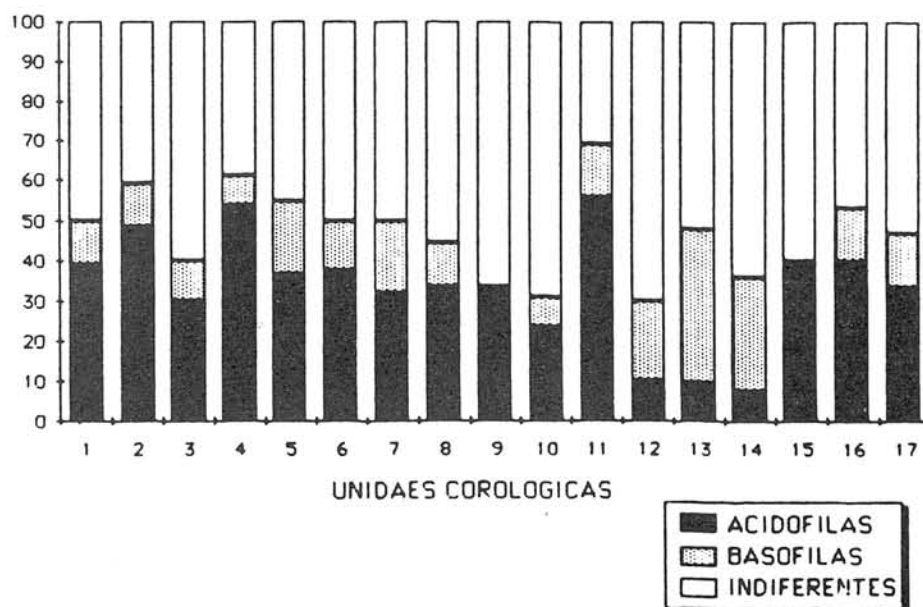


Fig. 14. Espectro edáfico: Estimación de los porcentajes de representación de los componentes edáficos (acidófilo, basófilo e indiferente) en base a los táxones que componen la peridoflora de una OGU determinada.

mediterráneas que penetran escasamente en regiones contiguas [Semimediterráneas]; J: Endemismos mediterráneos [Eumediterráneas]) y a los cuaternarios en cuatro (K: Ampliamente distribuidas en ambos hemisferios [Heterocóricos]; L: Ampliamente distribuidas en el hemisferio Norte [Circumboreales]; M: Relictos cuya distribución actual está centrada en Fennoscandia; N: Relictos cuya distribución está centrada en Centroeuropa, área atlántica y áreas alpinas).

Por nuestra parte, en sucesivos trabajos hemos ido realizando una permanente revisión de este análisis, que va desde la reconfiguración de los grupos o la denominación de los mismos, hasta el desglose de dicho análisis en tres atendiendo al tipo de observaciones que se quería realizar. Estos serían:

1) **Espectro de tracks generalizados.** Se trata de establecer los porcentajes de representación de cada uno de los tracks generalizados en los que se agrupan los táxones que componen la peridoflora de una OGU determinada. Es conveniente en dicho espectro reconocer el mayor número de clases posibles, a fin de detallar lo más posible los resultados. La figura 15.D muestra los resultados de la aplicación de dicho espectro para los cuatro pisos de distribución altitudinal de los pteridófitos de Sierra Nevada.

2) **Espectro fitogeográfico.** Consiste en agrupar las clases en virtud exclusiva de su distribución espacial, a la vez que, en razón de áreas más o menos similares. Así, en la figura 15.B, en la que se muestra el espectro fitogeográfico para las cuatro pisos de distribución altitudinal de los pteridófitos en Sierra Nevada, se observa que la clase "Heterocóricos" es la suma de las clases "Heterocóricos terciarios" y "Heterocóricos cuaternarios" del espectro anterior. Igualmente la clase "Submediterráneos" incluiría a aquellas del espectro anterior: "Mediterráneos y Regiones Orientales Próximas" (tanto terciarios como cuaternarios), Latemediterráneos y Semimediterráneos.

3) **Espectro cronológico.** Consiste en los porcentajes de representación de los dos tipos temporales descritos por PICHI-SERMOLLI (*op. cit.*): Terciarios, los presentes en la región mediterránea antes o durante el Terciario; y los Cuaternarios, los presentes desde el Cuaternario en este territorio. La figura 15.C ilustra con bastante claridad el significado de este tipo de análisis, observándose como los pisos de distribución altitudinal de los pteridófitos de Sierra Nevada más afectados por las glaciaciones presentan un mayor porcentaje de elementos cuaternarios que los que quedaron exentos de sus efectos.

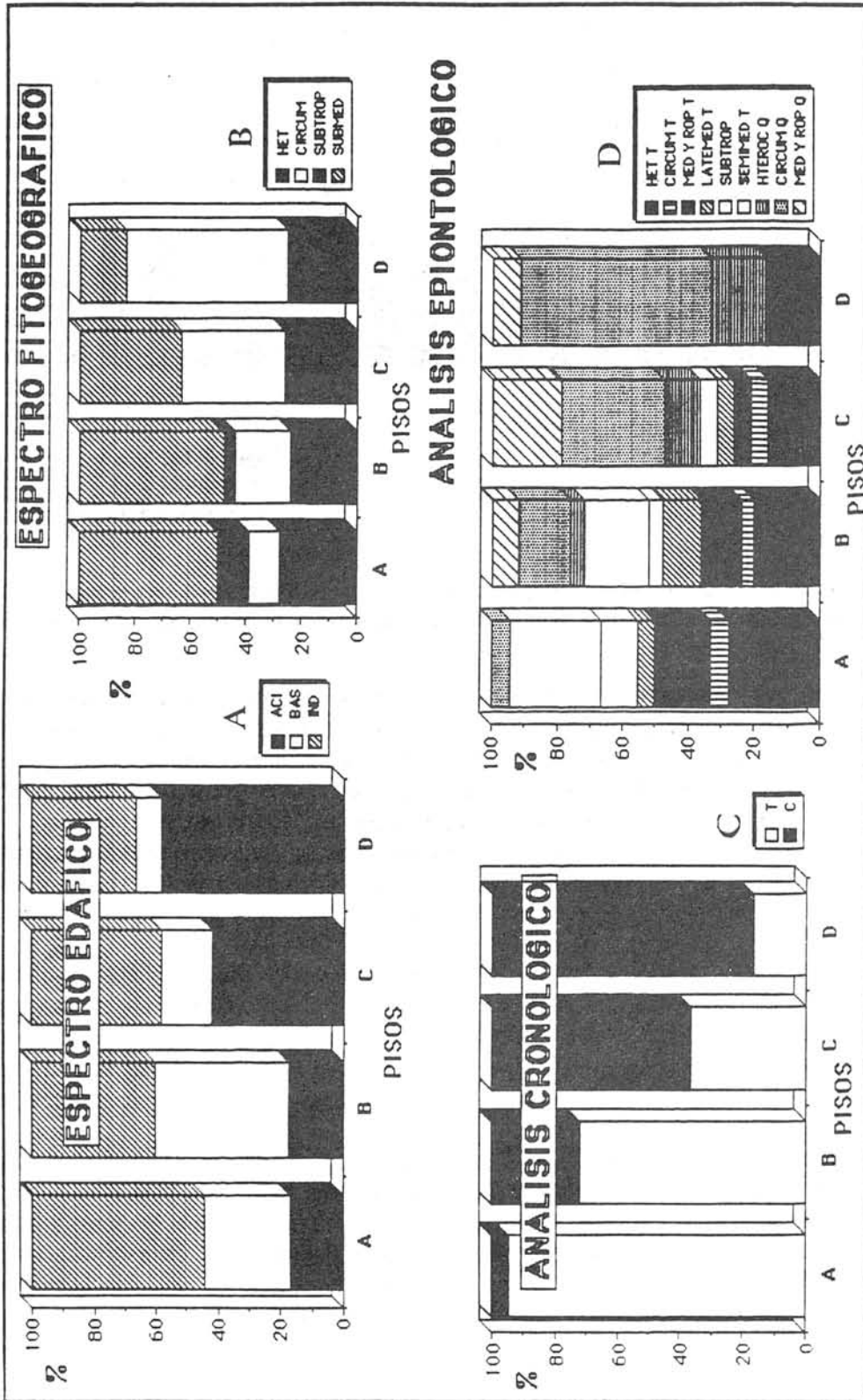


Fig. 15. Histogramas de: A. Espectro edáfico; B. Espectro fitogeográfico (HET: Heterocóricos, CIRCUM: Circumboreales, SUBTROP: Subtropicales y SUBMED:Submediterráneos), C. Espectro cronológico (T: terciarios y C:cuaternarios); D. Espectro de treks generalizados (T: Terciarios, Q:Cuaternarios, HET: Heterocóricos, CIRCUM: Circumboreales, MED y ROP: Mediterráneo y regiones orientales próximas, LATEDMED: Latemediterráneos, SUBTROP: Subtropicales, SEMIMED: Semimediterráneos y HTEROC: Heterocóricos).

Análisis aplicados a la ordenación y jerarquización de OGUs.

Anteriormente ya hemos comentado que los principios que determinan la biogeografía numérica y los de la taxonomía numérica son idénticos. Uno de los objetivos de la taximetría es calcular, mediante la obtención de distancias taxonómicas, la semejanza existente entre las diversas UTOs consideradas. El cálculo de dichas distancias, en base al valor de los caracteres observados, nos proporcionará un fuerte argumento para el conocimiento sobre la relación de los táxones y en consecuencia podremos establecer una sistemática inherente a los caracteres estudiados.

De igual modo la biogeografía numérica a través del cálculo de la distancia biogeográfica, aporta una considerable información sobre la relación entre las OGUs conducente al establecimiento de una clasificación y jerarquía entre ellos.

Cálculo de la distancia biogeográfica.

Muy distintos algoritmos han sido utilizados para el cálculo de la "distancia taxonómica". Todos ellos, con igual bondad, pueden ser aplicados al cálculo de la "distancia biogeográfica". De entre todos ellos el más experimentado por nosotros es el de SOKAL & SNEATH (*op. cit.*), cuyo desarrollo es el siguiente:

$$d_{ij} = \{ [\sum_{i,j=n} (x_i - x_j)^2] / [n - 1] \}^{1/2}$$

en donde la expresión de las variables en su aplicación biogeográfica sería:

d_{ij} = distancia biogeográfica entre la OGU i y la OGU j
 x_i = valor de frecuencia para la especie x en la OGU i
 x_j = valor de frecuencia para la especie x en la OGU j
 n = número de especies consideradas en la matriz inicial

Es necesario tener en cuenta que si las UGOs a comparar presentan pocas especies comunes, y en consecuencia los valores de ausencia en la matriz original aparecen con una alta frecuencia, los resultados finales estarán obviamente más determinados por el número de ausencias que por el de táxones comunes.

La semimatriz de distancias biogeográficas obtenidas puede someterse a distintos tratamientos dependiendo de la aplicación deseada. En este sentido tres tipos de análisis han sido realizados por nosotros:

1) **Valores de heterogeneidad total.**- Está basado en la suma de todas las distancias biogeográficas de una OGU respecto a todas las restantes. El significado de este análisis es meramente comparativo. Así, si clasificamos a las OGUs por sus valores de heterogeneidad, aquellas de valor inferior inferior corresponderán a las que presentan una composición florística "centrada" respecto a aquellas otras de valor más alto que corresponderían obviamente a las más desviantes.

2) **Fronteras.**- Si consideramos que las OGUs son sistemas cuyas composiciones florísticas dependen de la permeabilidad que a la migración de táxones ofrezcan unas barreras determinadas por las condiciones ambientales del medio, puede establecerse que la distancia biogeográfica es un valor indicador de dicha permeabilidad. De esta forma al considerar los valores de distancia biogeográfica entre pares vecinos de OGUs podrán observarse gráficamente las relaciones

3) **Agrupación y jerarquización de OGUs.**- Evidentemente la semimatriz de distancias taxonómicas aporta demasiada inferenciación, difícilmente analizable en su conjunto. Los métodos de representación gráfica ayudan no sólo a una mejor visualización de los resultados, sino

también a una interpretación rápida de los mismos. El dendograma ha sido reiteradamente usado para este fin, considerándose de una alta resolución. Su construcción puede llevarse a cabo mediante diversos métodos, habiendo sido el WPGM (Método de Agrupamiento por Ligamiento Medio) propuesto por MICHENER & SOKAL (1957) el ensayado por nosotros.

Elaborado el dendograma, los resultados pueden ser analizados bajo dos vertientes: 1) el análisis de la agrupación de las OGU's y, en consecuencia, la configuración de posibles unidades superiores constituidas por varios grupos y 2) la jerarquización de las OGU's, tras la consideración de diferentes niveles de agrupación.

Se ha elegido dos ejemplos concretos para los que se ha aplicado el cálculo de distancia biogeográfica.

1.- SALVO, NIETO & CABEZUDO (1989) contrastan la "comarcalización" florística de Andalucía Occidental (fig. 16), propuesta por VALDES, TALAVERA & FERBANDEZ-GALIANO (1987), con la distribución de los pteridófitos en este territorio. En la figura 17 se presenta el dendograma de distancias fitogeográficas, elaborado a partir de una MBD de OGU's-especie elaborada con datos multiestados de frecuencia. La aplicación sobre dicho dendograma de las líneas de fenon a distancias de 1,2 lleva al reconocimiento de cuatro OGU's, respectivamente (fig. 18). Los cuatro fénones estarían caracterizados por parámetros ambientales de tipo litológico, bioclimático, edáfico, etc. (Sierra Morena, Depresión del Guadalquivir, Sierras Béticas y Sierras de Algeciras) que satisfacen esta división basada en datos pteridológicos. En las

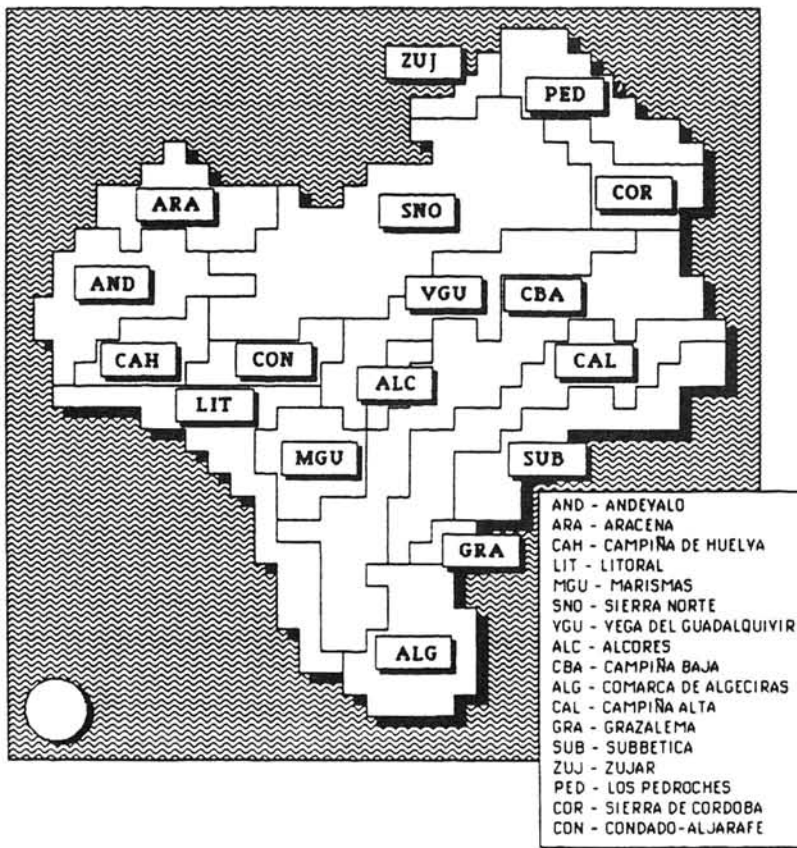


Fig. 16. Comarcalización florística de Andalucía Occidental, según VALDES, TALAVERA & FERNANDEZ-GALIANO (Edit.) (1987).

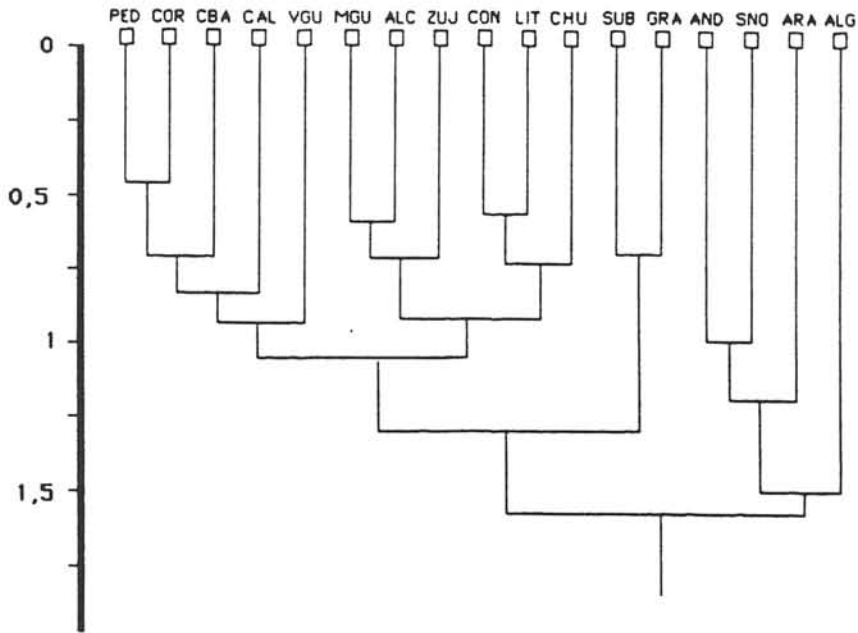


Fig. 17. Dendrograma de distancias fitogeográficas de las comarcas florísticas de Andalucía Occidental.

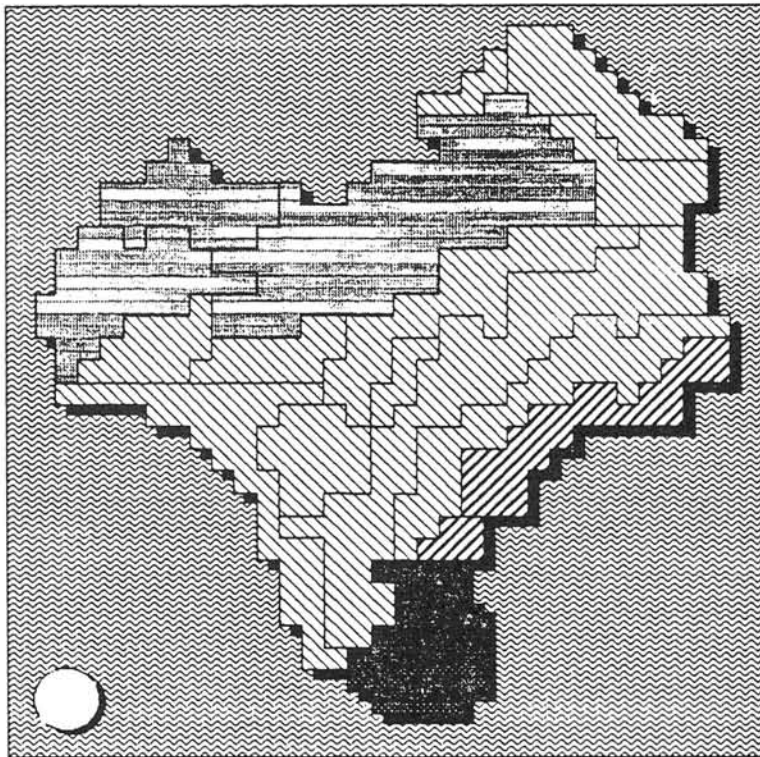


Fig. 18. Unidades fitogeográficas, en base a la peridoflora de las comarcas florísticas de las pteridofloras de Andalucía Occidental, obtenidas a partir de trazado de una línea de fenon, sobre el dendrograma de la fig. 17, a 1,2.

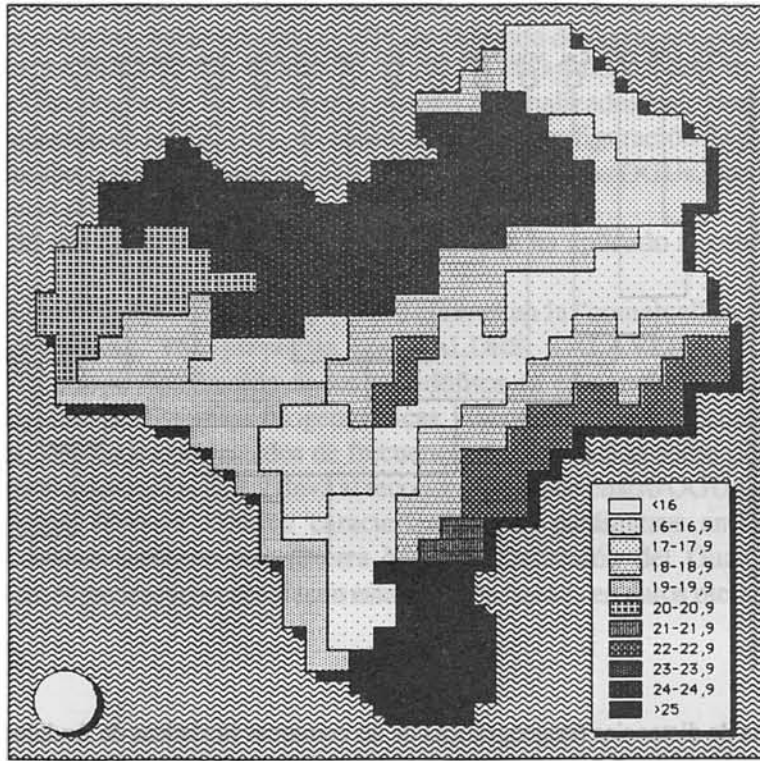


Fig. 19. Valores del Índice de Heterogeneidad de las pteridofloras de las comarcas de Andalucía Occidental.

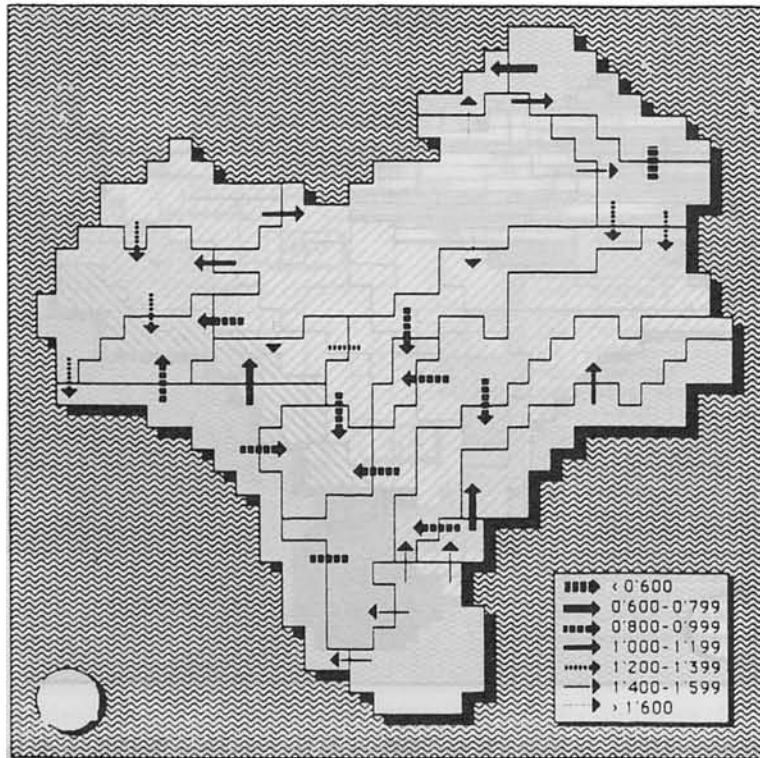


Fig. 20. Valores de las fronteras calculadas a partir de las distancias fitogeográficas entre las comarcas florísticas de Andalucía Occidental.

figuras 19 y 20 representamos los índices de heterogeneidad y las fronteras, respectivamente, por las OGU's estudiadas.

2.- Siempre ha sido de un gran interés el estudio de la biogeografía insular. Así, a partir de la distribución de los pteridófitos en las islas macaronésicas, nos planteamos observar el comportamiento excepcional de estas OGU's (islas). En el cuadro VII se recoge una tabla sintética en la que se expresa la jerarquización deducida a partir del dendograma (fig. 21) obtenido a partir de la MBD, en la que se utilizan datos binarios de ausencia/presencia. La figura 22 corresponde a la representación cartográfica de dichos fenómenos. En dicho mapa se recogen OGU's de similar rango para el Mediterráneo Occidental y NW de Africa. Dichas unidades sirvieron para llevar a cabo el siguiente nivel de estudio de insularidad, con el que se pretende establecer la relación de los archipiélagos con las unidades continentales. En el cuadro VIII se recoge el esquema sistemático de la propuesta elaborada a partir del dendograma (fig. 23) y que también ha sido

GRUPO	UNIDADES	OGU's (islas)
A. AZORES	I. EUAZORICA	2. San Miguel 3. Terceira 5. San Jorge 7. Faial 8. Flores
	II. PICO	6. Pico
	III. SANTA MARIA-GRACIOSA	1. Santa Maria 4. Graciosa
	IV. CORVO	9. Corvo
	B. ISLA MADEIRA	V. MADEIRA
C. CANARIO-MADEIRENSE	VI. CANARIO-MADEIRENSE ORIENTAL	11. Deserta 12. Porto Santo 13. Lanzarote 14. Fuerteventura
	VII. GRAN CANARIO-TINERFEÑA	15. Gran Canaria 16. Tenerife
	VIII. HIERRO	18. Hierro
	IX. GOMERA-PALMA	17. Gomera 19. Palma
	D. CABO VERDE	X. SAN ANTONIO-SAN NICOLAS
XI. EUCABOVERDENSE		21. San Vicente 22. Santa Lucia 24. Sal 25. Boavista 26. Maio 27. Santiago 29. Brava
XII. FOGO		28. Fogo

Cuadro VII. Jerarquización de unidades biogeográficas para las islas macaronésicas.

MACROCORIA	CORIA	Unidad
A. EUROSIBERIANA	I. Sistema Pirenaico (SP)	1. PIRENAICA
	II. Sistema Cantábrico (SC)	2. SISTEMA CANTABRICO
B. SUBMEDITERRANEA	III. Ibero Submediterráneo (IS)	4. IBERO SUBMEDITERRANEA
C. EUMEDITERRANEA	IV. Ibero Eumediterráneo (IE)	5. IBERO EUMEDITERRANEA
D. REFUGIOS PALEOMEDITERRANEOS	V. Cornisa Cantábrica (CC)	3. CORNISA CANTABRICA
	VI. Subatlántica (SA)	6. SIERRAS MAFRA SINTRA 7. SIERRAS ALGECIRAS 9. PENINSULA TINGITANA
E. MAGREBI	VII. Oeste Marroquí (OM)	8. OESTE MARROQUI
	VIII. Eumediterráneo Magrebí (MM)	11. EUMEDITERRANEO MAGREBI
F. AZORES	IX. Azores septentrional (AS)	13. CORVO 14. SANTA MARIA-GRACIOSA
	X. Azores meridional (AM)	15. PICO 16. EUAZORICA
G. MADEIRA	XI. Madeira (MA)	17. MADEIRA
H. CANARIO-MADEIRENSE	XII. Canario-Madeirense oriental (CM)	18. CANARIO-MADEIRENSE ORIENTAL 21. HIERRO
	XIII. Canario occidental (CO)	19. GRAN CANARIO-TINERFEÑA 20. GOMERA-PALMA
I. SAHARO-SINDICA	XIV. Numídica (NU)	10. NUMIDICA
	XV. Cabo Verdense (CV)	22. SAN ANTONIO-SAN NICOLAS 23. FOGO 24. EUCABOVERDENSE
	XVI. Sahara-Síndica occidental (SS)	12. MAURITANICA 25. SAHARO-SINDICA OCCIDENTAL

Cuadro VIII. Jerarquización de unidades biogeográficas para el Mediterráneo occidental, NW de Africa e islas macaronésicas.

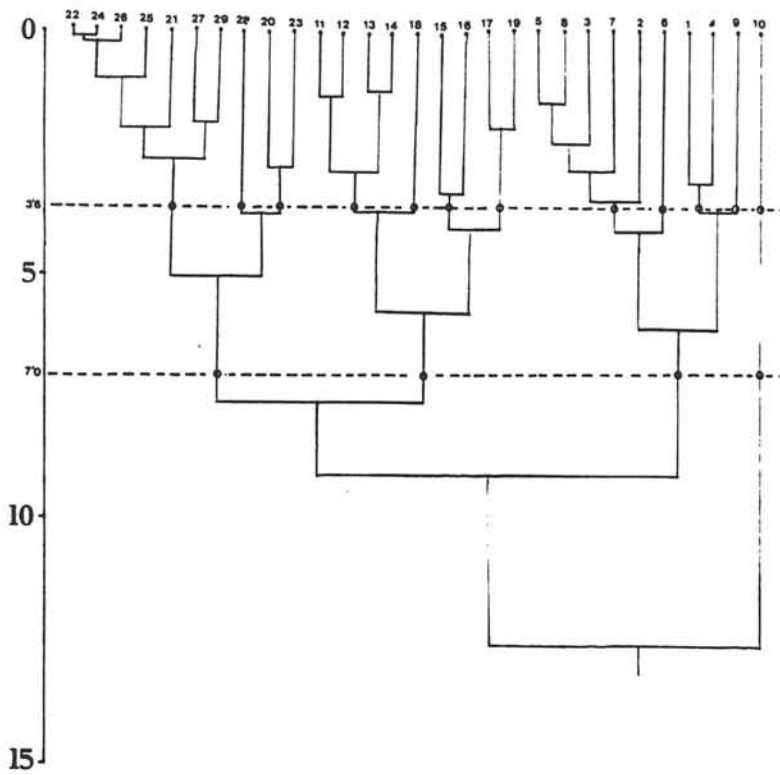


Fig. 21. Dendrograma de distancias fitogeográficas calculado en base a una MBD de especies de pteridófitos: islas macaronésicas (numeración según cuadro VIII). Las líneas de fenon situadas a valores de 3,6 y 7,0 son las responsables de las agrupaciones a sendos niveles recogidos en el cuadro VII.

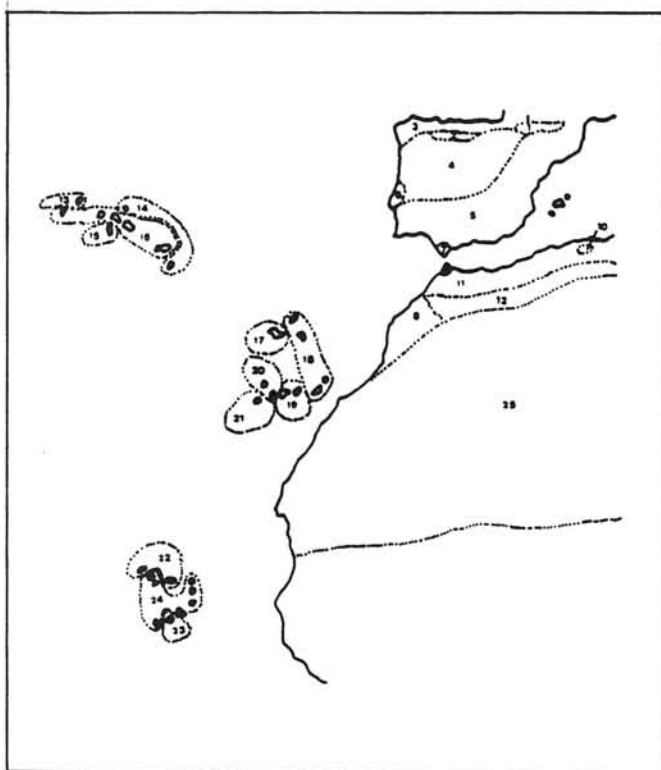


Fig. 22. Representación cartográfica en la que se recoge, además de las unidades pteridoflorísticas de la Península Ibérica (*sensu* PICHI-SERMOLLI, ESPAÑA & SALVO, 1988) y las del NW de Africa, aquellas otras del archipiélago macaronésico deducidas del dendrograma de la fig. 21.

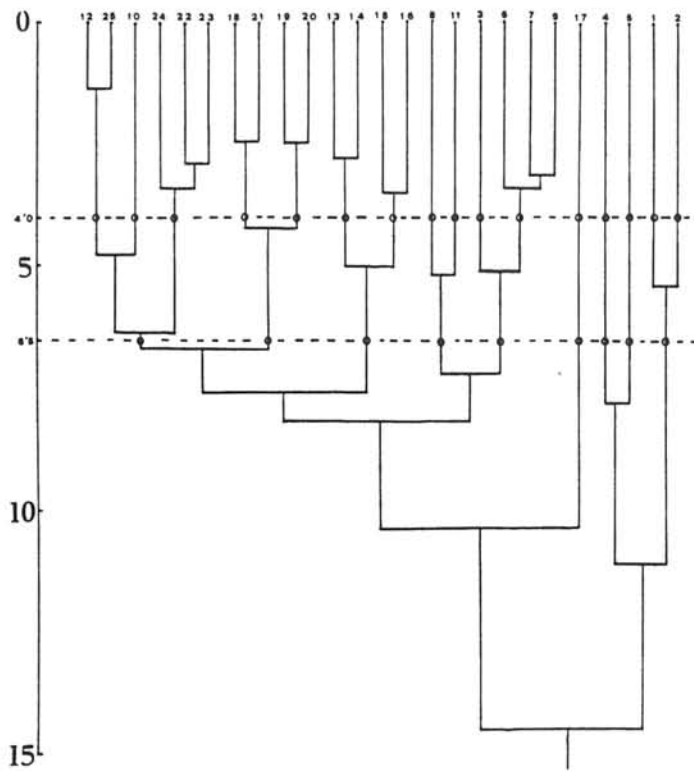


Fig. 23. Dendrograma de distancias fitogeográficas calculado en base a una MBD de especies de pteridófitos: unidades pteridogeográficas del Mediterráneo Occidental, NW de Africa e islas macaronésicas (numeración según cuadro VIII).

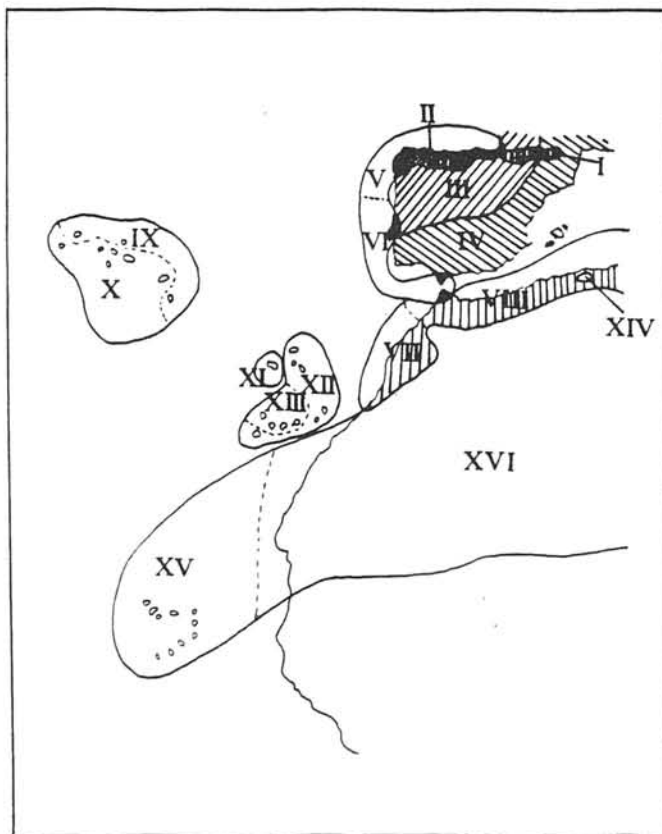


Fig. 24. Sectorización pteridogeográfica del Mediterráneo Occidental, NW de Africa e islas macaronésicas, en virtud de la aplicación de las líneas de fenon a 4,0 en el dendrograma de la fig. 23.

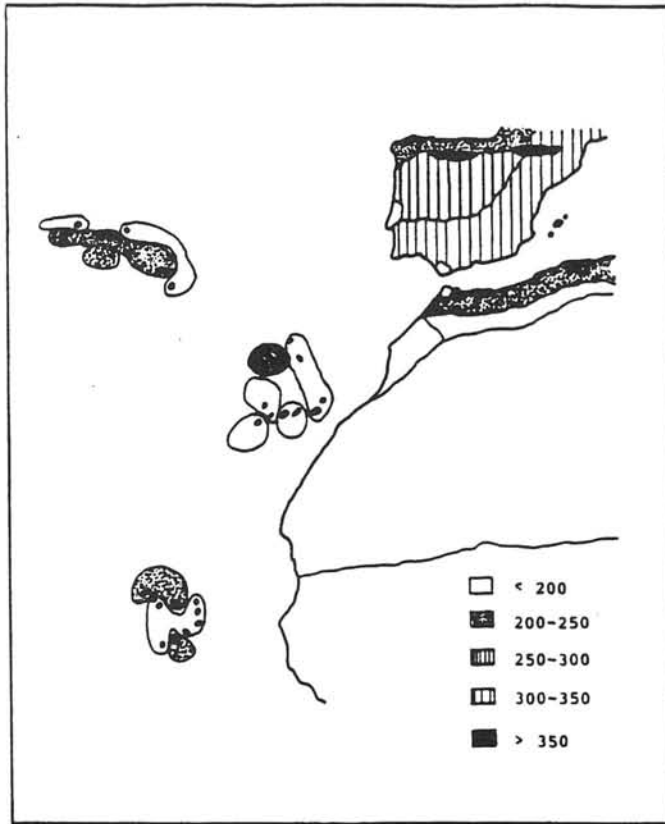


Fig. 25. Distribución de los valores de heterogeneidad para las unidades pteridogeográficas del Mediterráneo Occidental, NW de Africa e islas macaronésicas.

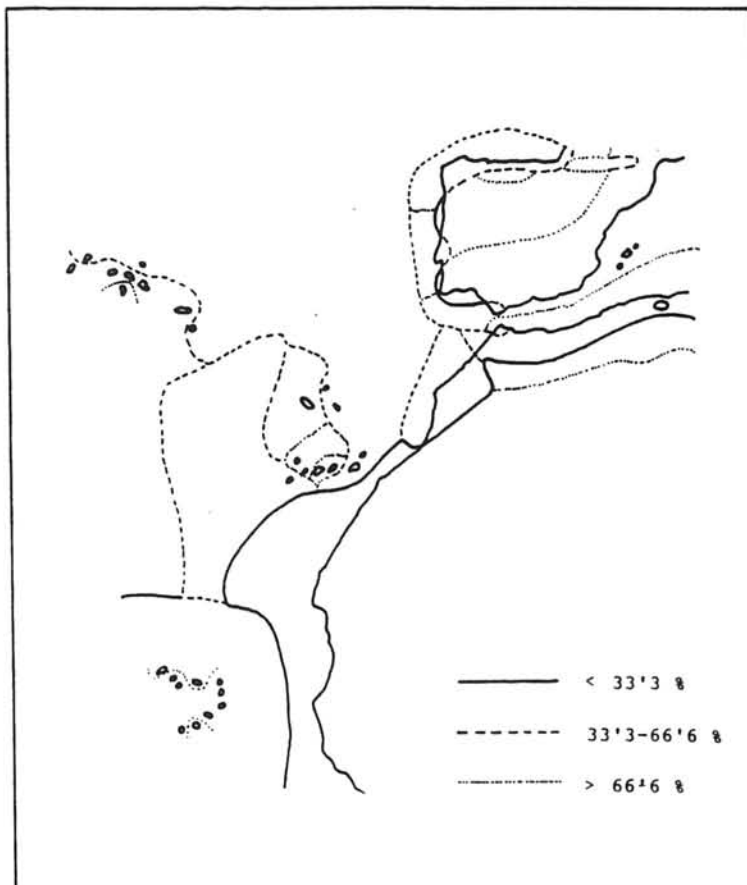


Fig. 26.- Fronteras establecidas a partir de las distancias biogeográficas entre pares de OGUs vecinas.

expresado cartográficamente en la figura 24. Las figuras 25 y 26 corresponden, respectivamente, a la distribución de los valores de heterogeneidad y a los de fronteras.

3) Análisis aplicados a la determinación de modelos distributivos locales.

El análisis de modelos distributivos locales está muy relacionado con el análisis de regiones florísticas. De hecho, se parte de la misma MBD, pero considerando como unidades a agrupar los distintos táxones, en lugar de las OGUs. Así pues, pueden aplicarse los mismos métodos de análisis (Índices de Sorensen, Jaccard, Sokal & Sneath, etc.), que darán como resultado una agrupación de táxones (representable mediante dendograma, diagrama de Bray & Curtis, etc.) que reflejará la similitud de los modelos de distribución de dichos táxones.

Esto está basado en los patrones de distribución que vienen a ser similares o idénticos en algunas especies y que nos permite asociarlas en GRUPOS ELEMENTALES (DZWONKO & KORNAS, 1978), siendo, a su vez, reunidos en GRUPOS SECUNDARIOS más extensos y cuyos miembros poseen una marcada tendencia hacia un tipo de distribución bien definido (se pone de manifiesto lo parecido que resultan estos agrupamientos que efectúan DZWONKO & KORNAS con los tracks generalizados). Con estos grupos se elabora un dendograma donde se ponen de manifiesto las afinidades entre los distintos grupos por la posición que ocupan en el mismo; pues todos los elementos son reunidos de acuerdo con el principio de similitud. Por ello, las parejas de grupos elementales que contienen grupos distributivos más parecidos, se situarán uno junto a otro.

Así pues, este análisis puede resultar de gran interés para el estudio de tracks generalizados, así como los patrones de expansión de determinados táxones, a un nivel más local.

BASES DE DATOS EN BIOGEOGRAFIA.

Resulta evidente que la obtención de resultados completos, tanto para la caracterización como para la ordenación y jerarquización de OGUs, requiere de un tratamiento estadístico relativamente complejo, que con la utilización de microordenadores y el software apropiados, pueden convertirse en una operación sencilla. En especial las actuales bases de datos, que además proporcionan la posibilidad de integrar operaciones estadísticas, constituyen una herramienta básica hoy para el fitogeógrafo. Dichas bases de datos permiten, una vez organizada, poder buscar una ficha determinada, buscar un grupo de fichas que tengan algo en común, clasificar las fichas por cualquier criterio (orden alfabético, numérico, etc.) y crear e imprimir informes que listen todos o algunos de los datos que ha almacenado. Finalmente, la base de datos puede ser revisada con regularidad lo que permite que la información esté actualizada de manera permanente.

Prueba evidente del gran interés que suscita el uso de la informática y las bases de datos en trabajos botánicos, es la abundancia de programas y proyectos que se han llevado y aún se llevan a cabo en la última década. Desde el trabajo, ya clásico, de SOKAL y SNEATH (1966), hasta los más recientes de CROVELLO (1981); PANKHURST (1983); BAUDOIN, BISCHLER, JOVET-AST y HEBRARD (1984) o PANKHURST (1986, 1988a y 1988b). o aquel más específicamente pteridológico de DERRICK, JERMY & PAUL (1987).

El diseño de una base de datos, con una utilidad en fitogeografía, debe ajustarse a las características que definen FEOLI & GANIS (1984): 1) Los fitogeógrafos deben poder almacenar y recuperar fácilmente muchos datos según lo requiera su trabajo. 2) Los métodos de análisis de datos podrán manejar muchos OGUs al mismo tiempo. 3) Los programas (software) no deben ser entes indescifrables, sino que deben constituir herramientas de los principios biológicos compendidos y respaldados por los científicos. 4) Los métodos deben estar dirigidos al análisis de correlación o asociación entre los distintos datos.

Otras características que deben poseer las bases de datos aplicadas a la fitogeografía son: 1) **Abierta**, es decir permitir la adición de fichas nuevas y la modificación de las ya existentes o la creación de nuevos campos y subficheros, quedando así permanentemente actualizada. 2) **Multirrelacional**, es decir, el programa estructura la lectura del archivo y estructura las informaciones concernientes a caracteres y entidades en una matriz de datos; tal matriz queda lista para que pueda permitirse el cálculo aritmético y estadístico de diferentes variables útiles. 3) **Gráfica**, pues es conveniente que la base de datos permita la representación parcial o total de los resultados obtenidos de dichas operaciones; los gráficos pueden mostrar tendencias y relaciones que podrían no resultar evidentes al analizar los números. Dicho grafismo es igualmente necesario como desarrollo de nuevos campos en la ficha maestra. La ayuda de un digitalizador permite integrar iconografías, mapas o detalles de cada uno de los táxones en las fichas.

Un ejemplo de base de datos aplicada al estudio biogeográfico de pteridófitos es el **Proyecto Axis**.

Proyecto Axis.

AXIS es una base de datos informatizada de los pteridófitos de la cuenca mediterránea occidental e Islas Macaronésicas, que pretende ser un instrumento de documentación básica y actualizada, tanto para los estudios biogeográficos como para los taxonómicos.

AXIS es un proyecto conjunto de diferentes grupos de investigación en pteridología, cuyo desarrollo se ha establecido en varias fases. En la actualidad nos encontramos en aquella primera durante la cual se lleva a cabo el diseño de la base de datos. Durante la misma se desean cubrir los siguientes objetivos:

- 1.- Elección del área que abarcará el estudio.
- 2.- Características del hardware y software que se usará.
- 3.- Diseño de la estructura de la Ficha Maestra y descripción de los campos.
- 4.- Fuentes iniciales de información.
- 5.- Gestión y uso (Red del usuario).

1.- **ELECCION DEL AREA.**- Como ya se ha dicho, el área objeto de estudio en **AXIS** comprende la cuenca mediterránea occidental e islas Macaronésicas, en concreto la Península Ibérica, Marruecos, archipiélago Balear, Azores, Madeira, Salvajes, Canarias e Islas de Cabo Verde (Figura 27). La elección viene determinada por las particulares características de esta región, así como por: a) Existencia de abundante documentación de la gran mayoría de los táxones. b) Diversidad en cuanto al origen de los táxones. c) Presencia de táxones endémicos, relictos y de areales reducidos. d) Relativa fidelidad de los táxones por habitats muy concretos.

2.- **CARACTERISTICAS DEL HARDWARE Y SOFTWARE.**- Se partió de una serie de premisas que trataban de reunir los criterios que se seguirían a la hora de adquirir el material. Tanto el programa (hardware) como el ordenador (software) debían ser de manejo sencillo para facilitar, en la medida de lo posible, su utilización por el usuario. Además, debía ser un sistema de máxima difusión, pues de nada servía elaborar una base de datos en un sistema con una baja difusión en el mercado.

Por otro lado, el programa debía ser lo suficientemente amplio para adaptarlo a nuestras necesidades y permitirnos la elaboración de la Ficha Maestra con los diferentes campos, así como un menú que favorezca la comprensión y utilización de la base de datos por el usuario. Era interesante que este programa tuviera las órdenes necesarias para poder conectar con otros programas que nos completarían aún más nuestra base de datos, por ejemplo con programas de diseño de gráficos, de análisis estadístico, etc.

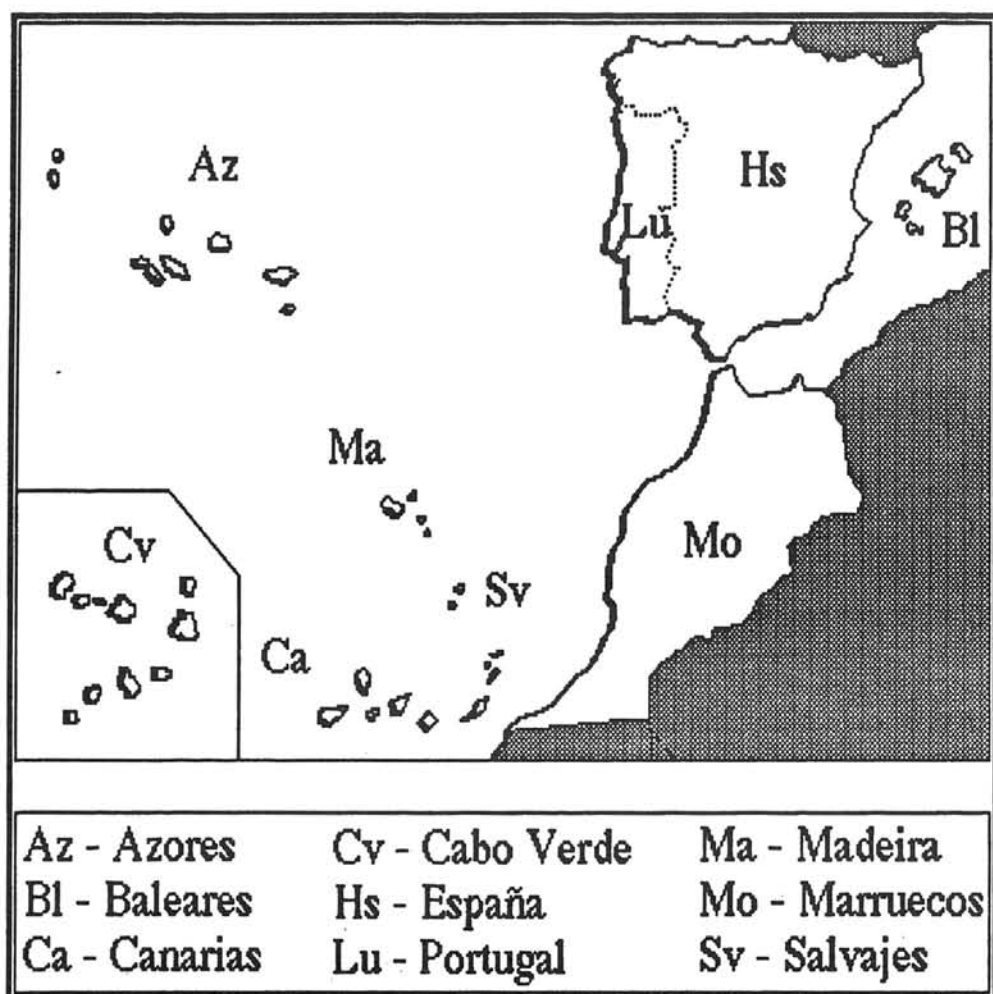


Fig. 27. Area que comprende el estudio del proyecto AXIS.

3.- ESTRUCTURA DE LA FICHA MAESTRA Y DESCRIPCION DE LOS CAMPOS.-
Cada Ficha Maestra (Fig. 28) está subdividida en seis fichas y estas, a su vez, en varios campos, que a continuación se detallan:

1.- TAXONOMIA

<u>campo</u>	<u>concepto</u>	<u>definición y referencias básicas</u>
1	Nº Referencia	(14)
2	Nombre Taxon	(1) (4)
3	Abreviatura	Se introduce un código abreviado de 3 letras para el género y otras 3 letras para el epíteto de menor rango en que se puede identificar el taxon.
4	Familia	(4)
5	Nº Géneros/Familia	(14)
6	Nº Especies/ Género	(2) (19)
7	Basiónimo	(1) (4)
8	Otros sinónimos	(1) (4) (9)
9	Descripción	Se atenderán a los protólogos originales

10	Pliego Testigo	y, en su caso, a revisiones recientes. Se basa en pliegos de herbarios, en especial al de Málaga (MGC) y a los de centros donde se ubiquen grupos de trabajo en pteridología.
11	Iconografía	(1) (4) (5)
12	Bibliografía	Se usará un código de tres letras y tres números que definen la publicación de referencia (SALVO, ASENSI & RIVAS-MARTINEZ, 1981 y SALVO, ESPAÑA & CABEZUDO, 1986) y ubicada en un fichero especial donde constarán todos los datos bibliográficos.

2.- ESPOROLOGIA

<u>campo</u>	<u>concepto</u>	<u>definición y referencias básicas</u>
13	Morfología esporal	(6)
14	Tamaño esporal	(6)
15	Tipo laesura	(6)
16	Escultura del perisporio	(6)

3.- CITOTAXONOMIA

<u>campo</u>	<u>concepto</u>	<u>definición y referencias básicas</u>
17	Nº Cromosómico Básico	(12) (16)
18	Nº Cromosomas	(12) (16)
19	Grado Ploidía	(12) (16)
20	Origen del Taxon	(12) (16)

4.- ECOLOGIA

<u>campo</u>	<u>concepto</u>	<u>definición y referencias básicas</u>
21	Biotipo	(1) (4) (5) (17)
22	Tamaño planta	(1) (4) (5) (17)
23	Caracter edáfico	(1) (4) (5) (17)
24	Ecosistema preferencial	(5) (10)
25	Cota altitudinal	(1) (4) (17)
26	Durabilidad	(1) (4) (17)
27	Fenología	(1) (4) (17)

5.- COROLOGIA

<u>campo</u>	<u>concepto</u>	<u>definición y referencias básicas</u>
28	Distribución Mundial	(11) (13) (15)
29	Distribución Axis	(11) (13) (15)

6.- CONSERVACION

<u>campo</u>	<u>concepto</u>	<u>definición y referencias básicas</u>
30	Interés Conservacionista	(8)
31	Categoría conservacionista	(8) (18)

4.-FUENTES INICIALES DE INFORMACION

- (1) - CASTROVIEJO, S. et al editores (1986). *Flora Ibérica*. Vol I C.S.I.C. Madrid.
 (2) - COPELAND, E.B. (1947). *Genera Filicum. The genera of ferns*. Waltham (Chronica Botanica. Annales Cryptogamici et Phytopathologici nº 5).
 (3) - COSTE, H. (1937). *Flore descriptive et illustrée de la France*. Vol I. Librarie des sciences

NOMBRE DEL TAXON (2)	Abreviatura (3)	Nº de referencia (1)	
Basónimo (7)	Familia (4)		
Otros sinónimos (8)	Nº géneros (F)	(5)	
	Nº especies (G)	(6)	
Descripción (9)			
Pliego Testigo (10)			
Iconografía (11)			
Bibliografía (12)			
Morfología esporal (13)			
Tamaño esporal (14)		Tipo laesura (15)	
Escultura del perisporio (16)			
Nº cromosomas (17)	Nº cromosomas (18)		
Grado ploidía (19)	Origen del taxon (20)		
Biótipo (21)		Cot altitudinal (25)	
Tamaño de la planta (22)		Durabilidad (26)	
Carácter edáfico (23)		Fenología (27)	
Ecosistema preferencial (24)			
Distr Mund (28)			
Distr Axis (29)			
Interés conservacionista (30)			
Categoría conservacionista (31)			

Fig. 28. Ficha maestra.

et des arts. Paris.

- (4) - DERRICK, L.N.; JERMY, A.C. & PAUL, A.M. (1987). Checklist of European Pteridophytes. *Sommerfeltia*, 6: 1-94.
- (5) - FERNANDES, A. & FERNANDES, R.B. (1980-83). *Iconographia selecta florum Azoricae*. Soc. Brot. 1-2. Conimbriga.
- (6) - FERRARINI, E.; CIAMPOLINI, F.; PICHI-SERMOLLI, R. E. G. & MARCHETTI, D. (1986). *Iconographia palynologica Pteridophytorum Italiae*. *Webbia*, 40(1): 1-202.
- (7) - FOURNIER, P. (1977). *Les quatre flores de France*. 2 vol. Lechevalier. Paris.
- (8) - LUCAS, G. & SYNGE, H. (1978). *The IUCN plant red data book*. I.U.C.N.
- (9) - GREUTER, W.; BURDET, H. M. & LONG, G. editores (1981). *Med-checklist*. OPTIMA: 1-22.
- (10) - GUINOCHET, M. & VILMORIN, R. (1973-1984). *Flore de France* Vol I. I.C.N.R.S. Paris.
- (11) - JALAS, J. & SUOMINEN, J. (1972). *Atlas Florae Europaeae*. 1. Pteridophyta. 1-121. Helsinki.
- (12) - LOVE, A., LOVE, D. & PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1977). *Cytotaxonomical atlas of the pteridophyta*. J. Cramer. 1-398. Vaduz.
- (13) - PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1970). Appunti sulla costituzione e genesi della flora pteridologica delle Appi Apuane. *Lavori della Società Italiana de Biogeografia*, 1:88-126.
- (14) - PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1977). Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia*, 31(2):313-512.
- (15) - PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1979). A survey of the pteridological flora of the Mediterranean Region. *Webbia*, 34(2):175-242.
- (16) - PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1987). A look at the chromosome numbers in the families of Pteridophyta. *Webbia*, 41(2):305-314.
- (17) - PIGNATI, S. (1982). *Flora d'Italia*. Vol I. Edagricole. Bologna.
- (18) - SALVO, A.E. (1982) *Flora pteridofítica de Andalucía*. Universidad de Málaga.
- (19) - TRYON, R.M. & TRYON, A.F. (1982). *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. Springer-Verlag. New York.

Naturalmente, la información de los distintos táxones se verá completada con trabajos monográficos relacionados con alguno de los campos, que hayan aparecido y aparezcan en el futuro.

5.- GESTION Y USO (RED DEL USUARIO).- La función básica sería la de proporcionar un "camino" mediante el cual el usuario, desde su ámbito de trabajo, pueda acceder a la base de datos. Para ello, el soporte físico necesario para hacer posible la transmisión entre origen y destino deben ser similares. Esta conexión se ve facilitada por el uso de **modems** (unidades moduladoras-demoduladoras) que convierten las señales digitales, propias de los ordenadores, en analógicas para que, de esta manera, mediante las redes telefónicas se pueden establecer las comunicaciones entre los usuarios que estén localizados en áreas geográficas distintas.

Nos hemos inspirado en BISBY (1984) para determinar qué uso se va a destinar a esa información y quién puede hacer uso de ella. Entre los servicios que se podrían establecer están:

- Publicaciones periódicas en las que se haría constar las informaciones y estudios más recientes, lo que incluiría un número cero en el que se editarían las normas del usuario.
- Servicios de encuesta en los que el usuario podría realizar consultas telefónicas o por escrito de datos que solicita.

Naturalmente, estaría la posibilidad de usar esa información desde los propios centros de trabajo, gracias a los terminales de la red informática, lo que agilizaría sobre manera el flujo de información entre los distintos grupos de investigación.

También habría que señalar el problema de la ética profesional: ¿Qué uso se iba a destinar a esa información solicitada? ¿Quién podría hacerlo? ¿Qué requisitos o a qué compromisos se sometería al usuario?

Es necesario instaurar la figura del MASTER que será el único capaz de crear y modificar ficheros ya existentes. Tendrá acceso a la totalidad de la información; es el único que conocerá la clave de todos los demás usuarios; es el que define los campos utilizables y tiene capacidad de imprimir listados.

En cuanto a la red del usuario, cada autor tendrá su clave de entrada y tendrá disposición a la información que él introduzca y acceso a aquellos campos definidos por el Master.

La importancia de estos últimos puntos hacen necesario un debate amplio sobre los mismos, abriéndonos a cuantas sugerencias nazcan desde ahora.

REFERENCIAS.

- BAUDOIN, R., BISCHLER, H., JOVET-AST, S. & HEBRARD, J.P. (1984). Une banque de données phytoécologiques des Hépatiques de la région méditerranéenne (BRYOMED). *Webbia*, 38:358-396.
- BIRKS, H.J.D. (1976). The distribution of European pteridophytes: a numerical analysis. *New Phytol.*, 77(1): 257-287.
- BISBY, F.A. (1984). The viciae database project: products and services. *Webbia*, 38:639-644.
- CASTILLO, A. & SALVO, A.E. (1989). Análisis pteridogeográfico de los pteridófitos de la provincia de Almería. *Acta Bot. Malacitana* (En Prensa).
- CHRIST (1910). *Die Geographie der Farne*. Jena.
- CROVELLO, T.J. (1981). Quantitative biogeography: an overview. *Taxon*, 30: 563-575.
- DE LA SOTA (1973). La distribución geográfica de las pteridófitas en el Cono Sur de América Meridional. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 15(1): 23-24.
- DERRICK, L.N., JERMY, A.C. & PAUL, A.M. (1987). Checklist of European Pteridophytes. *Sommerfeltia*, 6: I-XX, 1-94.
- DIEZ, B. & SALVO, A.E. (1981). Ensayo biogeográfico de los pteridófitos de la sierras de Algeciras. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 37: 455-462.
- D'URVILLE, J. (1825). De la distribution des fougères sur la surface du globe terrestre. *Ann. Sci. Nat.*, 6: 51-73.
- DZWONKO, K. (1977). The use of numerical classification in phytosociology. *Fragm. Flor.Geobot.*, 23(3-4): 327-343.
- DZWONKO, Z. & KORNAS, J. (1978). A numerical analysis of the distribution of pteridophytes in Zambia. *Prace Botaniczne*, 6: 39-49.
- ESCAMEZ, A.M. & SALVO, A.E. (1988). Análisis fitogeográfico y ecológico de la Pteridoflora del Macizo del Gurugú. *Anales Jard. Bot. Madrid* (En Prensa).
- ITO, H. (1972). Distribution of monolete and trilete ferns in eastern Asia and Northern Oceania. *Journ. Jap. Bot.*, 37: 455-462.
- ITO, H. (1978). Distribution of two spore patterns in the ferns floras of the world (A preliminary survey). *Journ. Jap. Bot.*, 47: 321-326.
- JARDINE, N. (1972). Computational methods in the study of plant distribution. In: *Taxonomy, phytogeography and evolution* (ed. D.H. VALENTINE). Academic Press. pp 381-393. London.
- JERMY, A.C. (1984). Origin and distribution of Pteridophytes in the Mediterranean area. *Webbia*, 38: 397-416.
- MICHENER, C.D. & SOKAL, R.R. (1957). A quantitative approach to a problem in classification. *Evol.*, 11:130-160.
- NIETO, J.M., CABEZUDO, B. & SALVO, A.E. (1987). Análisis pteridogeográfico de las Sierras Tejeda y Almijara (Málaga-Granada, España). *Acta Bot. Malacitana*, 12: 103-110.
- PANKHURST, R.J. (1983). The construction of a floristic database. *Taxon*, 32(2):193-202.
- PANKHURST, R.J. (1986). A package of computer programs for handling taxonomic databases. In *Computer applications in the Bioscience*, 2(1):33-39.
- PANKHURST, R.J. (1988a). Data base design for monographs and floras. *Taxon*, 37(3):733-746.

- PANKHURST, R.J. (1988b). An interactive program for the construction of identification keys. *Taxon*, 37(3):747-755.
- PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1977). Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia*, 31: 313-512.
- PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1979). A survey of pteridological flora of the Mediterranean Region. *Webbia*, 34(1): 175-242.
- PICHI-SERMOLLI, R.E.G., ESPAÑA, L. & SALVO, A.E. (1988). El valor biogeográfico de la pteridoflora ibérica. *Lazaroa*, 10:187-205.
- ROSSELLO, J.A. & SALVO, A.E. (1988). Análisis biogeográfico de la pteridoflora balear. (En Prensa).
- SALVO, A.E. (1982). *Flora Pteridofítica de Andalucía*. Dept. Bot. Univ. Málaga.
- SALVO, A.E., ASENSI, A. & RIVAS-MARTINEZ, S. (1981). Bibliografía pteridológica de España y Portugal (continente e islas) 1802-1980. *Trab. y Monograf. Dep. Bot. Málaga*, 2:59-104.
- SALVO, A.E. & CABEZUDO, B. (1984). Bases para la utilización de los pteridófitos en el establecimiento de unidades corológicas, I. Andalucía. *Anales de Biología (Murcia)*, I: 309-316.
- SALVO, A.E., ESPAÑA, L. & CABEZUDO, B. (1986). Nota pteridológica 8: Bibliografía pteridológica Ibérica (1980-1985). *Acta Bot. Malacitana*, 11:309-320.
- SALVO, A.E., NIETO, J.M. & CABEZUDO, B. (1989). El valor de los pteridófitos en la caracterización de los pisos bioclimáticos. (En Prensa).
- SALVO, A.E. & cols. (ined) Aplicación de análisis numérico de semejanza a la pteridoflora del Mediterráneo Occidental y archipiélago macaronésico (En Prensa).
- SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H.A. (1963). *Principles of numerical taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco.
- SOKAL, R. & SNEATH, P. (1966). Efficiency in taxonomy. *Taxon*. 15(1):1-21.
- SORESEN, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr.*, 5 (4): 1-34.
- TRYON, R. (1986). The biogeography of Species, with Special Reference to Ferns. *The Botanical Review*, 52(2): 117-156.
- VALDES, B., TALAVERA, S. & FERNANDEZ-GALIANO, E. [Eds.] (1987). *Flora de Andalucía Occidental*. Ed. Ketres. Barcelona.
- VARO, J. & SALVO, A.E. (1982). Ensayo biogeográfico sobre los pteridófitos de Sierra Nevada (Granada, España). *Acta Bot. Malacitana*, 7: 203-210.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

HYBRIDS IN THE GENUS *EQUISETUM* IN EUROPE: AN UPDATED ANNOTATION

C. N. PAGE

Royal Botanic Garden, Edinburgh, Scotland, UK

Summary.

A list of authenticated hybrids in the genus *Equisetum* in Europe is given. This includes two hybrids in subgenus *Hippochaete* and six in subgenus *Equisetum*. Brief notes on the morphology, ecology and distribution in Europe of each of the hybrids is given.

Key words: *Equisetum*, "Horsetails", hybrids, geography, ecology, phylogeny.

Resumen.

Se presenta una lista de híbridos autenticados del género *Equisetum* en Europa, que incluye dos híbridos del subgénero *Hippochaete* y seis del subgénero *Equisetum*. Asimismo, se presentan unas breves notas sobre la morfología, ecología y distribución en Europa de cada uno de los híbridos citados.

Palabras clave: *Equisetum*, híbridos, geografía, ecología, filogenia.

INTRODUCTION.

The genus *Equisetum* (the 'Horsetails') is largely North Temperate in distribution, with a total of 10 species in Europe including members of both subgenera:

Subgenus *Hippochaete*:

E. ramosissimum Desf., *E. hyemale* L., *E. variegatum* Schleich. ex Weber & Mohr, *E. scirpoides* Michx.

Subgenus *Equisetum*:

E. fluviatile L., *E. arvense* L., *E. pratense* Ehrh., *E. sylvaticum* L., *E. palustre* L., *E. telmateia* Ehrh.

The European distribution of these species is mapped in Jalas & Suominen (1972). Further, at least three varieties of *E. variegatum* occur in Europe (Page, 1982, 1988a). Between these species, eight authenticated hybrids occur, which are presented with brief notes on their morphology, ecology and distribution in Europe, in the following list. In addition, at least four other possible hybrids have been reported in Europe (see 'Discussion'), and are in need of further research and confirmation. This list updates that of Rothmaler (1944), Manton (1950) and Duckett & Page (1975).

SUBGENUS HIPPOCHAETE.

Equisetum x moorei Newm. (*E. hyemale* L. x *E. ramosissimum* Desf.).

This hybrid is intermediate between its putative parents in stem-diameter, ridge-number, sheath-length and appression to stem, sheath-tooth persistence, stem persistence in winter, stomatal length, and stem anatomy, but similar to *E. hyemale* in stomatal width and to *E. ramosissimum* in sheath-width. The plant is, however, very variable in overall size and morphology, and can closely approach either parent in appearance. In many colonies, cones are produced in some abundance from May to November but the spores are very variable in size and appear to be completely abortive. It is a fairly vigorous hybrid, which is widely but infrequently spread throughout Europe in the sympatric portions of its parental ranges, as far north as Poland and Russia and as far south as Italy. Colonies may however be locally extensive, mainly on sandy river banks, lake shores and occasionally on railway lines. In south-eastern Ireland, it is widespread in coastal sand-dunes to the tide-line, and local reproduction and spread by sea-borne vegetative fragment dispersal is suspected (PAGE & BARKER, 1985).

Equisetum x trachyodon A. Braun (*E. hyemale* L. x *E. variegatum* Schleich. ex Weber & Mohr).

This hybrid is intermediate between its putative parents in all characters except the length/width ratio of the leaf-sheath (which exceeds that of both parents) and stomatal size (almost identical with *E. variegatum*). Confusion with *E. hyemale* is unlikely but small plants may easily be mistaken for *E. variegatum*. Separation from the latter is usually possible in the field by the long narrow, black teeth with narrow membranous margins in the hybrid. Cones are produced from June to October but usually fail to open and hence to shed their spores, which are usually described as completely abortive. However, some sporangia may contain spores of widely assorted size, and occasionally a few of these look relatively well-formed.

This is a very vigorous hybrid which is widely but infrequently spread throughout Europe in the sympatric portions of its parental ranges, as far north as Greenland, Iceland and Sweden and as far south as France. It is especially characteristic of damp sandy river and stream banks, where constant erosion maintains ecological openness of the habitats. In Ireland it is also widespread in open sandy lake-margin habitats, and in western England and western Scotland, also in sand-dune slacks. Much of its local reproduction is by subterranean rhizome growth, but in Britain and Ireland, some reproduction of established colonies by freshwater-borne or saltwater-borne vegetative stem fragments is suspected (PAGE & BARKER, 1985). The abundant Irish stations for this hybrid probably involve a different and more vigorous variety of *Equisetum variegatum* (var. *majus* Syme) in their parentage from those elsewhere in Europe (PAGE, 1982, 1988).

SUBGENUS *EQUISETUM*.***Equisetum x dycei* C.N. Page (*E. fluviatile* L. x *E. palustre* L.).**

This hybrid is intermediate between the two supposed parents in the number and depth of ridges and furrows on the shoot internode, and in the ratio of the central hollow to the diameter of the stem. Shoots are semi-prostrate and simple or sparingly branched, typically with a long unbranched, terminal portion. The rhizomes of the hybrid bear tubers as do those of *E. palustre*. Individual endodermises around each vascular bundle in both shoot and rhizome, and the presence of a central hollow in the rhizome, affirm that *E. fluviatile* is one parent (PAGE, 1963).

This appears to be a relatively weak hybrid, the occurrence of which has been recognized only throughout Scotland and Ireland (PAGE, 1982, 1988), but which could occur much more widely in Atlantic Europe throughout the extensively sympatric portions of its parental ranges.

Despite its lack of vigour, its Scottish and Irish station are relatively numerous, especially in low-competition ditch, stream bank and lake shore habitats, usually where both parents are present nearby. Most colonies are, however, of small size and of very local occurrence. Its presence in several recently dug man-made ditches, but less so in older ones, suggests that it may be a pioneer which is usually ecologically seral and hence often ephemeral, becoming later displaced by more vigorous colonizing vegetation (PAGE, 1973, 1988). Each colony presumably represents a separate cross between its very widespread parents.

***Equisetum x litorale* Kuhlew. ex Rupr. (*E. arvense* L. x *E. fluviatile* L.).**

Shoots of this hybrid are generally intermediate between the parents in most characters but are also extremely variable and may sometimes very closely resemble either parent (e.g. in drier habitats they approach *E. arvense* and in wet ones *E. fluviatile*). Experimental cultivation shows that this variability is a plastic one, totally induced by environmental conditions. Hybrids can usually be distinguished from the parents by external features (e.g. length of first internodes of branches, shape of upper part of stem, number of ridges, number, length and direction of branches) but in some cases (e.g. separation from unbranched forms of *E. fluviatile*) anatomical characters (e.g. size of the central hollow and vallicular canals) are also needed. In the field, a good initial diagnostic character is that the internode of the main stem yields more easily to light squeezing between finger and thumb than does that of the *E. arvense* parent, but much less so than that of *E. fluviatile*. Colonies are typically totally sterile. Occasionally small cones are sometimes sporadically produced from June to July, but their spores appear to be completely abortive.

E. x litorale is probably the second most vigorous hybrid horsetail in Europe, after *E. x font-queri* (q.v.). It is probably very widespread in northern Europe, though is almost certainly greatly under-recorded. Within Britain and Ireland, well over 100 stations are known for this plant. Its sites occur in a wide range of semi-natural and artificial wetlands: in ditches, stream banks, lake margins, marshes, fens, swamps and sea shorelines. It typically forms large and dense colonies. The size of many of its colonies and the frequency of their occurrence almost certainly reflect the considerable vegetative vigour of this hybrid, which usually appears to persist well against other vegetational competition. Although most of its distantly-separated sites must represent independent hybridizations between its very widespread parents, there is also evidence of establishment of dispersed shoot fragment material around lakes and along streams (PAGE & BARKER, 1985).

***Equisetum x rothmaleri* C.N. Page (*E. arvense* L. x *E. palustre* L.).**

Colonies of this hybrid are closely intermediate in morphology between those of the parents, and give the appearance of somewhat yellow-green shoots of *E. palustre* with a broader

outline and more conspicuously angled, more slender, branches. The monomorphic habit of *E. palustre* is inherited in the hybrid, which bears scattered small black cones on the tips of some of the shoots. Its spores appear to be entirely abortive.

This hybrid, which is not very vigorous, seems to occur fairly widely in the wetter, western Atlantic fringes of Scotland and Ireland, as small and sometimes diffuse colonies in ditches, along stream banks, in marshes and in lake-margin reedswamp habitats. It usually occurs in the presence of both parents, as well as often with *E. fluviatile*, and in some sites in Ireland and western Scotland also with *E. x litorale* and *E. x dycei* (PAGE, 1988a).

Its parents are very widespread, and this hybrid may well yet be found elsewhere in Europe.

***Equisetum x mildeanum* Rothm. (*E. pratense* Ehrh. x *E. sylvaticum* L.).**

Colonies of this hybrid are closely intermediate in morphology between the parents, with sparsely branched branches and main shoot sheath-teeth which are longer and blacker than those of *E. sylvaticum*.

It has been reported from Russia, Germany and Sweden, and has recently been found in at least three localities in Scotland (PAGE, 1988b), and could well occur elsewhere in the more mountainous parts of central and northern Europe. In Scotland its habitats are all on steep rocky, mountain slopes, in regions where the two parents each occur in some abundance.

***Equisetum x bowmanii* C.N. Page (*E. sylvaticum* L. x *E. telmateia* Ehrh.).**

This somewhat unlikely-sounding hybrid has the thick, mostly ivory-white main shoot internodes of *E. telmateia*, with the thin, drooping, branches of *E. sylvaticum*, with branch internode features and main shoot teeth strongly intermediate between the two very different parents.

It has been recorded only recently, in southern England, on a man-made roadside embankment and adjacent ditches. Here it grows in the vicinity of colonies of both parents, between which its morphological intermediacy is specially striking. Its site marks one of the few parts of Europe in which its two parents are both sympatric and frequent (PAGE, 1988b).

***Equisetum x font-queri* Rothm. (*E. palustre* L. x *E. telmateia* Ehrh.).**

Shoots of this hybrid are intermediate in morphology between those of the parents, and give the appearance of overgrown shoots of *E. palustre* with the conspicuous ivory-white internodes of *E. telmateia*. The hybrid has the shallowly biangulate branch-ridges and 2-ribbed teeth of *E. telmateia*, but inherits the monomorphic habit of *E. palustre*. It is vegetatively prolific. Cones are produced in abundance, and some of its spores appear to be well-formed.

This hybrid is one of exceptional vegetative vigour. It has been reported from Spain and France (BADRÉ & PRELLI, 1980), and I have authenticated material from each of its known sites. It has also been found in three localities in Britain. It occurs in a variety of base-rich, wet, flushed habitats, and its two English records are on a railway embankment and on a canal side. Its most extensive locality anywhere is that on the Isle of Skye, western Scotland, where its shoots are abundant over an area of approximately two square miles. Here it occupies a wide range of moist, mostly flushed, habitats, becoming particularly abundant in damp depressions, irrigated slopes, seepage lines, scree banks, drainage channels, ditches, stream banks, roadside verges and rubble. It appears to have ecologically displaced one of its parents, *E. palustre*, from most of its area, and perhaps other species and hybrids. Most of its spread in this locality may be rhizome growth, but the occurrence of a percentage of good-looking spores in many of its cones in some seasons suggest that some limited spread also by this means cannot be ruled out (PAGE, 1973, 1982).

All its localities occur within the limited sympatric portions of the parental ranges in Europe.

DISCUSSION.

Four other hybrids additional to those listed above have been reported in Europe (e.g. Rothmaler, 1944; Derrick, Jermy & Paul, 1987); these are excluded from the above annotated part of this list through my not having been able to find and authenticate material of them. These are *E. scirpoides* x *E. variegatum*, *E. ramosissimum* x *E. variegatum*, *E. arvense* x *E. pratense*, and *E. arvense* x *E. telmateia*. All however, are taxonomically possible combinations and might well exist.

All could be sought in the sympatric parts of their parental ranges.

Four aspects stand out as especially notable from the annotated parts of this list.

One is the occurrence at all of hybrids in a genus of plants as old as *Equisetum*.

A second is the restriction of hybrids to combinations between members of the same subgenus. I have never been able to confirm any inter-subgeneric hybrid in *Equisetum* on a Eurasian or even world scale (PAGE, 1974; PAGE & BARKER, 1985).

A third is the notable frequency of these hybrids in the wetter parts of the extreme Atlantic periphery of Europe, and for this reason, Britain and Ireland contain both an exceptionally high number of hybrids and an exceptionally high number of stations for most.

The fourth is the varying degrees of vigour of the hybrids formed (and hence their wild 'survivability') in relation to the phylogeny and ecology of their parents established on independent grounds (PAGE, 1972). This led to the proposal (PAGE & BARKER, 1985), for the hybrids in this genus, of "Page's rule". This states that the weakest hybrids are those between phylogenetically distant but ecologically similar pairs of parents, while the most vigorous hybrids result from crossing between phylogenetically close but ecologically most divergent parental pairs.

The genus *Equisetum* is probably the oldest vascular plant genus on Earth. It still, however, probably has a lot to teach us!

REFERENCES.

- BADRÉ, F. & PRELLI, R. (1980). New records for *Asplenium* and *Equisetum* hybrids in France. *Fern Gaz.*, 12: 115-117.
- DERRICK, L.N., JERMY, A.C. & PAUL, A.M. (1987). Checklist of European Pteridophytes. *Sommerfeltia*, 6: 1-94.
- DUCKETT, J.G. & PAGE, C.N. (1975). *Equisetum*, in Stace, C.A. Hybridization and the Flora of the British Isles. Academic Press, London and New York.
- JALAS, J. & SUOMINEN, J. (1972). *Atlas Florae Europaeae*. Committee for the Mapping of the Flora of Europe, Helsinki.
- MANTON, I. (1950). *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*. University Press. Cambridge.
- PAGE, C.N. (1963). A hybrid horsetail from the Hebrides. *Br. Fern Gaz.*, 9: 117-119.
- PAGE, C.N. (1972). An assessment of the inter-specific relationships in *Equisetum* subgenus *Equisetum*. *New Phytol.*, 71: 355-369.
- PAGE, C.N. (1973). Two hybrids in *Equisetum* new to the British Flora. *Watsonia*, 9: 229-237.
- PAGE, C.N. (1974). *Equisetum* subgenus *Equisetum* in the Sino-Himalayan region - a preliminary taxonomic and evolutionary appraisal. *Fern Gaz.*, 11: 25-47.

- PAGE, C.N. (1982). *The Ferns of Britain and Ireland*. University Press, Cambridge.
- PAGE, C.N. (1988a). Ferns. Their Habitats in the Landscape of Britain and Ireland. *Collins New Naturalist Series*, 74. London.
- PAGE, C.N. (1988b). Two hybrids of *Equisetum sylvaticum* new to the British flora. *Watsonia*, 17: 273-277.
- PAGE, C.N. & BARKER, M.A. (1985). Ecology and geography of hybridization in British and Irish Horsetails. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 86b: 265-272.
- ROTHMALER, W. (1944). Pteridophyten-Studien I. *Rep. Nov. Spec. Regni.*, 54: 55-82.

Ed. J. Rita
Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

O GENERO *CETERACH* Willd. NAS ILHAS MACARONÉSICAS

J. ORMONDE

Museu, Laboratório e Jardim Botânico.

Centro de Fitossistemática e Fitoecologia do INIC.Coimbra.

Resumo.

Estudou-se o comprimento e a morfologia dos esporos do taxa do género *Ceterach* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) das Ilhas Macaronésicas. As diferenças encontradas, quer no comprimento, quer na ornamentação do perisporo permitem distinguir os três taxa macaronésicos: *C. aureum* var. *aureum*, *C. aureum* var. *madeirense* e *C. aureum* var. *parvifolium*. Com estes resultados e os obtidos em estudos citogenéticos, efectuados por outros autores, estabeleceram-se possíveis relações genómicas entre os diferentes taxa do género *Ceterach* da Eurásia e Ilhas Macaronésicas.

Palavras chave: Esporos, comprimento, micromorfologia, *Ceterach*.

Summary.

Spore length and spore morphology of the Macaronesian taxa of genus *Ceterach* Willd. (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) have been studied. Differences in spore length and spore morphology may be used to distinguish the three taxa: *C. aureum* var. *aureum*, *C. aureum* var. *madeirense* and *C. aureum* var. *parvifolium*. With those results and with the results of earliest cytological studies, it was state the genomic relationships between the different taxa of genus *Ceterach* from Eurasia and Macaronesian Islands.

Key words: Spore, length, micromorphology, *Ceterach*.

INTRODUÇÃO.

O género *Ceterach* Willd. da família das *Aspleniaceae* Mett. ex Frank integra cerca de quatro espécies, nem sempre bem definidas, que se distribuem disjuntamente pela Europa atlântica e central, região mediterrânica, Macaronésia, África tropical oriental e austral e ilha de Santa Helena, e ainda do Iraque até ao norte da Birmânia.

Alguns autores tais como: VIDA (1963), LOVIS (1973), SALVO & al. (1982), SALVO (1982) e BIR & al. (1985), incluem este género como secção ou subgénero do género *Asplenium* L., baseados na existência de híbridos naturais intergenéricos entre aqueles géneros. Embora *Ceterach* não se tenha diferenciado geneticamente de *Asplenium* pensamos, tal com PICHI

SERMOLLI (1977; in FERRARINI & al., 1986), LOVIS (1977), REICHSTEIN (1981) e TRYON & TRYON (1982), que as diferenças morfológicas existentes entre os dois géneros são suficientes para os considerarmos distintos.

Nas Ilhas Macaronésicas existe apenas a espécie endémica *Ceterach aureum* (Cav.) L. v. Buch. (Fig. 1). Nesta espécie reconhecem-se três entidades infraespecíficas, a var. *aureum* que ocorre em todas as ilhas das Canárias, a var. *parvifolium* Benl & Kunkel, das ilhas de La Palma, Hierro, Tenerife e Gran Canaria, e a var. *madeirense* J. Ormonde, da Ilha da Madeira.

MANTON (1950), BIR & al. (1985) e MANTON & al. (1986) verificaram que *C. aureum* var. *aureum*, *C. aureum* var. *parvifolium* e *C. aureum* var. *madeirense* são respectivamente tetraplóide, octoplóide e hexaplóide. VIDA (1972) pensa que *C. aureum* var. *aureum* é alotetraplóide e que *C. aureum* var. *parvifolium* será um auto-alooctoplóide com origem num híbrido tetraplóide entre a forma alotetraplóide e *C. officinarum* Willd. subsp. *officinarum*, que ocorre na Eurásia e na África boreal e que parece ser autotetraplóide, originado, provavelmente, a partir de *C. officinarum* subsp. *bivalens* D. E. Meyer que é diplóide e que ocorre na Europa danubiano-balcanica (FERRARINI & al., 1986).

Segundo MANTON & al. (1986) e ORMONDE (1989a e 1989b), *C. aureum* var. *parvifolium* distingue-se facilmente de *C. aureum* var. *aureum* pelo tamanho do esporo e pela morfologia das frondes, enquanto que *C. aureum* var. *madeirense* apresenta características intermediárias entre aqueles dois taxa macaronésicos. No entanto, as plantas octoplóides, têm frondes morfológicamente semelhantes às de *C. officinarum* (MANTON & al., 1986; ORMONDE, 1989a e 1989b).

Relativamente ao tamanho dos esporos, ERDTMAN & SORSA (1971) e VIANE (1988; comun. pess., 1988) encontraram em plantas de *C. aureum* var. *aureum* valores semelhantes aos indicados por FERRARINI & al. (1986) para plantas de Itália pertencentes a *C. officinarum* subsp. *officinarum*. Em espécimes que pensamos pertencerem a *C. aureum* var. *parvifolium*, aqueles autores escandinavos vieram a encontrar valores próximos dos que foram encontrados para aquele taxon euroasiático por KNOX (1951), NAYAR & DEVI (1964), REICHSTEIN (1984) e PEREZ RAYA & al. (1986), respectivamente em plantas das Ilhas Britânicas, Índia, Europa central e da Sierra Nevada (Espanha), portanto superiores aos indicados por FERRARINI & al. (1986) para o mesmo taxon. Este facto foi notado por MANTON & al. (1986), quando afirmam que *C. aureum* var. *parvifolium* se distingue facilmente de *C. aureum* var. *aureum*, mas não de *C. officinarum* pelo tamanho do esporo. Quanto às plantas hexaplóides da Ilha da Madeira, VIANE (1988; comun. pess., 1988) encontrou valores inferiores aos que nós anteriormente encontramos (1989a).

Do que temos conhecimento, quanto à micromorfologia do esporo, apenas ERDTMAN & SORSA (1971) estudaram esta espécie macaronésica, embora só *C. aureum* var. *aureum* tenha sido a única das três entidades taxonómicas que se reconhecem em *C. aureum*, a ser objecto desse estudo.

Embora os três taxa possam ocorrer nas fendas de rochas de lava, eles aparecem a altitudes diferentes. *C. aureum* var. *aureum* atinge o seu maior desenvolvimento como epífita no estrato briofítico de *Pruno-Lauretea azoricae* Oberd., *C. aureum* var. *parvifolium* faz parte de comunidades rupícolas subalpinas de *Aenio-Greenovietea* Santos no interior de *Cytiso-Pinetea canariensis* Rivas Goday & Esteve, enquanto que *C. aureum* var. *madeirense* aparece nas comunidades rupícolas de baixa altitude de *Aenio-Greenovietea*, no interior da vegetação de *Clethro-Laurion* Sjögren, (ORMONDE, 1989b).

Neste trabalho continuamos o estudo dos três referidos taxa macaronésicos, incidindo sobre o tamanho e a morfologia dos respectivos esporos. Com estes resultados e os obtidos por nós em estudos anteriores (ORMONDE, 1989a e 1989b), bem assim com os de ERDTMAN & SORSA (1971) e os de VIANE (1988) e ainda os dos estudos citotaxonómicos efectuados por MANTON (1950), REICHSTEIN & VIDA (in VIDA, 1972), BIR & al. (1985) e MANTON & al. (1986), procuraremos estabelecer relações possíveis entre os vários taxa do género *Ceterach* que ocorrem nas Ilhas Macaronésicas e na Europa.

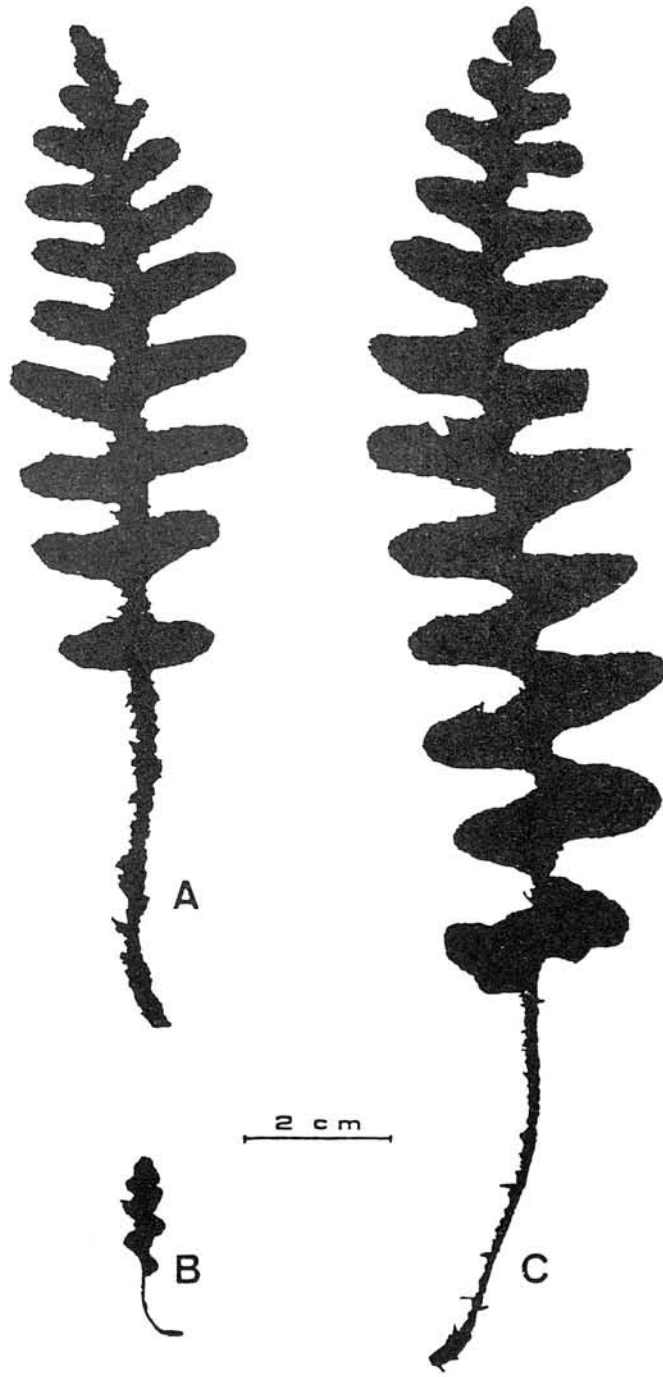


Fig. 1. Silhuetas de frondes de *Ceterach aureum*. A - *C. aureum* var. *aureum* (TEN: Las Mercedes); B - *C. aureum* var. *parvifolium* (TEN: Mña Mortaza); C - *C. aureum* var. *madeirense* (MAD: Trapiche).

MATERIAL E MÉTODOS.

As plantas, de cujas frondes férteis e maduras retirámos amostras de esporos, pertencem a vários herbários (B, COI, G, M, MO) e foram herborizadas na Ilha da Madeira e em algumas ilhas das Canárias.

Para o estudo da morfologia e tamanho dos esporos, por meio da microscopia óptica, foram utilizados esporos não acetolizados, montados em glicero-gelatina. Medimos 30 esporos em cada uma das 5 amostras de cada taxon (Quadro I), observando-os em vista polar, tendo sido considerado o comprimento ou diâmetro equatorial maior, referido ao exósporo. Elaboraram-se histogramas de frequências, com que se compararam os três taxa (Fig. 2) e calcularam-se a média e o desvio-padrão para cada uma das cinco amostras (Quadro I) e para o conjunto de cada taxon (Quadro II). Aos resultados obtidos aplicaram-se dois testes paramétricos, a análise de variância com o fim de se verificar se a variabilidade do conjunto dos três taxa é significativa (Quadro III), e o teste "t" de Student para comparar as médias por pares de taxa (Quadro IV), e determinaram-se os intervalos de confiança da média de cada taxon para os graus de confiança a 95% e a 99% (Quadro V). Para o estudo da forma e morfologia do esporo, por meio da microscopia electrónica de varredura, observámos cinco amostras de esporos de cada taxon (Quadro VI). Estes esporos foram metalizados, sem qualquer tratamento prévio, com uma liga de ouro-paládio e observado à Lupa Electrónica ISI DS-130 do Departamento de Microscopia Electrónica de Estação Agronómica Nacional, Oeiras.

RESULTADOS.

A. Comprimento dos esporos.

Pela análise dos histogramas de frequências do comprimento dos esporos dos três taxa infraespecíficos de *Ceterach aureum* (Fig. 2), verificamos que em relação à frequência máxima, os valores do comprimento dos esporos de *C. aureum* var. *aureum* são relativamente menores do que os encontrados para *C. aureum* var. *madeirense*, e são muito menores do que aqueles que se encontraram em *C. aureum* var. *parvifolium*. Neste último taxon, aqueles valores são maiores do que os correspondentes à frequência máxima em *C. aureum* var. *madeirense*.

Os resultados obtidos na medição do comprimento dos esporos para cada uma das cinco amostras de cada taxon estão sumarizadas no Quadro I, e os relativos ao conjunto de cada taxon no Quadro II.

A análise de variância, ao comparar simultaneamente os três taxa, permitiu verificar que as diferenças em relação às médias daqueles taxa eram altamente significativas (Quadro III).

Com o teste "t" de Student comparámos, por pares de taxa, as médias obtidas, e comprovou-se que todas as médias diferem significativamente para uma $p < 0.001$ (Quadro IV). Deste modo, os três taxa deverão ser ordenados de comprimento menor a maior, para os graus de confiança a 95% e a 99%, de acordo com o Quadro V.

B. Morfologia do perisporo.

Para as descrições da micromorfologia do perisporo seguimos a nomenclatura palinológica utilizada por CIAMPOLINI e compilada por PICHISERMOLLI in FERRARINI & al. (1986), mas recorreremos por vezes a alguns dos termos propostos por NAYAR & DEVI (1964) e por VIANE & VAN COTTHEM (1977).

Nas três entidades taxonómicas que se reconhecem em *Ceterach aureum*, os esporos são monoletos, anisopolares, bilaterais simétricos, costado-alados, de perfil suborbicular a elíptico quando vistos pelas vistas proximal e distal, de perfil elíptico quando vistos pela vista equatorial longitudinal, e de perfil circular quando vistos pela vista equatorial transversal (Figs. 3-8).

TAXON	LOCALIDADE	N	\bar{X} (μm)	S (μm)	Amplitude de variação (μm)
Ceterach aureum var. aureum	PAL: Santa Cruz, Bco Madeira, 26. V. 1901, <u>Bormüller</u> 3089 (B)	30	36,33	2,25	32,20 - 41,86
	PAL: Bco Gallegos, 8. VIII. 1968 <u>G. & U. Benl</u> (M)	30	37,08	2,55	32,20 - 41,86
	GOM: Monte de San Sebastian, 31. III. 1975 <u>Kunkel</u> 17960 (G)	30	36,92	2,50	32,20 - 41,86
	TEN: Las Mercedes, 1866 <u>Husnot</u> (COI)	30	37,41	2,45	32,20 - 43,47
	GCA: Bco La Virgem, 14. V. 1966 <u>Kunkel</u> 9466 (M)	30	36,82	2,63	32,20 - 43,47
Ceterach aureum var. parvifolium	PAL: Calderon, El Paso 26. VIII. 1968 <u>G. & U. Benl</u> (M)	30	46,47	3,63	40,25 - 54,14
	TEN: Chasma, VI. 1904 <u>Burchard</u> 103 (B)	30	46,50	2,89	40,25 - 52,53
	TEN: Südhang der Cañadas über Vilaflor, 26. XII. 1966 <u>U. Benl</u> (M - Holotipo)	30	44,93	2,37	38,64 - 49,31
	GCA: San Mateo, 14. IV. 1901 <u>Bormüller</u> 3094 (M)	30	46,27	2,57	40,25 - 50,92
	GCA: Agaete, VII. 1897 <u>Cook</u> 70 (MO)	30	46,57	3,48	40,25 - 55,75
Ceterach aureum var. madeirense	MAD: Antonio da Serra 27. IX. 1827 <u>Holl</u> (B)	30	41,44	2,91	35,42 - 46,09
	MAD: Funchal, V. 1860 <u>Schattmüller</u> (B)	30	41,28	2,71	35,42 - 46,09
	MAD: Estreito de Câmara de Lobos, 12. VIII. 1970 <u>G. Benl</u> (M)	30	40,71	2,85	35,42 - 47,70
	MAD: Pico do Serrado, Ponta Vermelha, 12. VIII. 1970 <u>G. & U. Benl</u> (M)	30	41,34	3,18	33,81 - 47,70
	MAD: Ribeira Brava, estrada para a Encumeada, 14. VIII. 1970 <u>G. & U. Benl</u> (M)	30	40,37	3,39	33,81 - 47,70

Quadro I. Comprimento dos esporos de *Ceterach aureum* com base em 30 esporos de cada uma das cinco localidades por cada taxon (150).

1- *Ceterach aureum* var. *aureum*

Perisporo com pregas geralmente finas e altas, de cristas onduladas e esparsa e miudamente dentadas, nem todas anastomosadas; superfície do perisporo lisa com algumas protuberâncias agudas; prega supralesural recta, subterminal, esparsamente dentada, proeminente (Fig. 3 e 4).

2 - *Ceterach aureum* var. *parvifolium*

Perisporo com pregas irregularmente finas a grossas e altas, de cristas angulares e miudamente dentadas, nem todas anastomosadas; superfície do perisporo lisa com algumas protuberâncias agudas e outras grossas e irregulares; prega supralesural recta, subterminal, miudamente dentada, pouco proeminente (Fig. 5 e 6).

3 - *Ceterach aureum* var. *madeirense*

Perisporo com pregas geralmente finas e altas, de cristas angulares e esparsa e miudamente dentadas, nem todas anastomosadas; superfície do perisporo lisa com protuberâncias agudas e outras grossas e irregulares; prega supralesural recta, terminal, esparsamente dentada, centralmente bastante proeminente (Fig. 7 e 8).

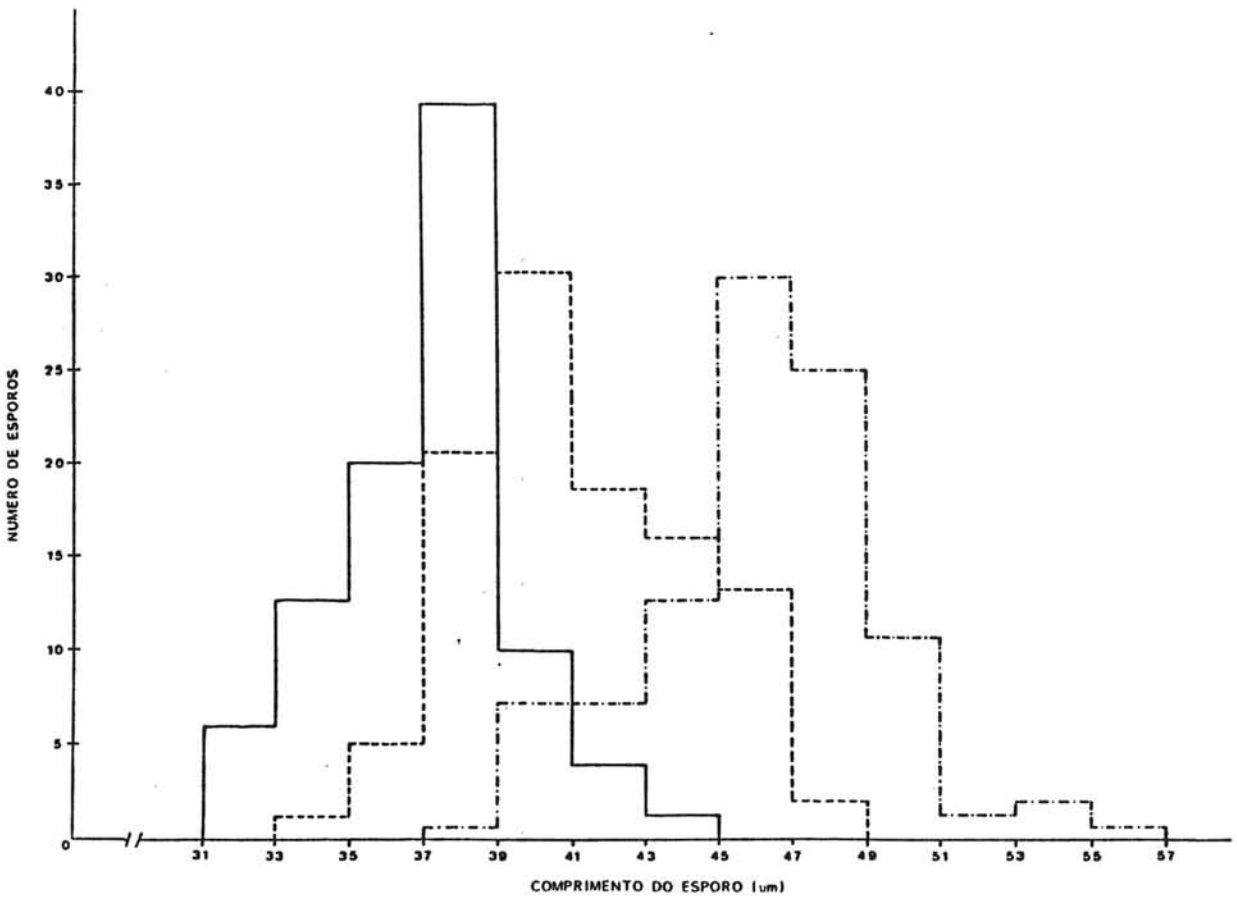


Fig. 2. Histogramas do comprimento do espora (mm) de *Ceterach aureum*, com base de 150 esporos de cada taxon.

C. aureum var. *aureum* _____

C. aureum var. *madeirense* - - - - -

C. aureum var. *parvifolium* + + + + +

TAXON	N	\bar{X} (μm)	S (μm)	Amplitude de variação (μm)
Ceterach aureum var. aureum	150	36,91	2,47	32,20 - 43,47
C. aureum var. parvifolium	150	46,07	3,04	38,64 - 55,75
C. aureum var. madeirense	150	41,03	3,01	33,81 - 47,70

Quadro II. Comprimento dos esporos com base em 150 esporos para cada taxon.

Variância	Soma dos quadrados (μm)	Graus de liberdade	Variância média	
Entre os taxa	6311,0642	2	3155,5321	F = 338,1648
Nos taxa	3633,8248	447	8,1294	p < 0,001
Total	9944,8890	449		

Quadro III. Análise de variância, comparando simultaneamente *C. aureum* var. *aureum*, *C. aureum* var. *parvifolium* e *C. aureum* var. *madeirense*.

TAXON	C. aureum var. aureum	C. aureum var. parvifolium	C. aureum var. madeirense
C. aureum var. aureum	—	$t = -28,62$ *** para 298 graus de liberdade	$t = -12,97$ *** para 298 graus de liberdade
C. aureum var. parvifolium	$t = 28,62$ *** para 298 graus de liberdade	—	$t = 14,43$ *** para 298 graus de liberdade
C. aureum var. madeirense	$t = 12,97$ *** para 298 graus de liberdade	$t = -14,45$ *** para 298 graus de liberdade	—

Quadro IV. Aplicação do teste “t” de Student, comparando as médias por pares de taxon.

TAXON	INTERVALO DE CONFIANÇA	
	Grau de confiança a 95% (μm)	Grau de confiança a 99% (μm)
C. aureum var. aureum	36,51 - 37,31	36,38 - 37,44
C. aureum var. parvifolium	40,54 - 41,52	40,39 - 41,67
C. aureum var. madeirense	45,80 - 46,30	45,40 - 46,70

Quadro V. Intervalo de confiança para cada uma das médias de cada taxon para o grau de confiança a 95% e a 99%.

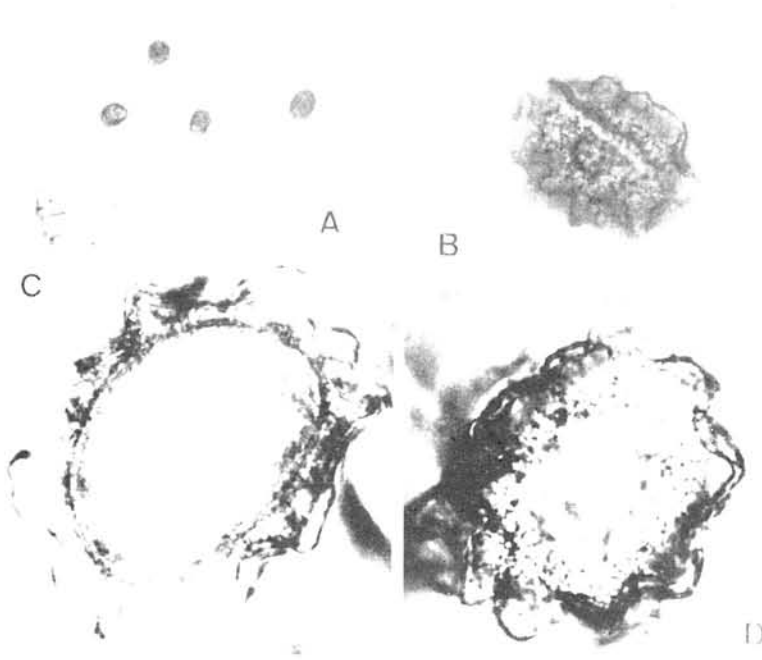


Fig. 3. Microfotografías ópticas de *Ceterach aureum* var. *aureum*. A-D - GOM: Monte de San Sebastian (A X75; B X450; C-D X750).

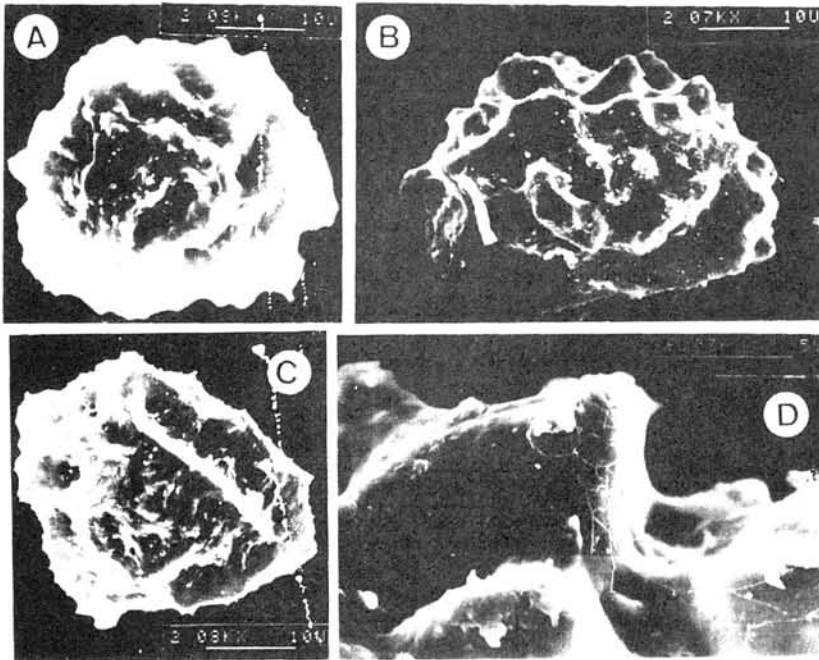


Fig. 4. Microfotografías electrónicas de varredura de *Ceterach aureum* var. *aureum*. A - GOM: Monte de San Sebastian; B - PAL: Santa Cruz, Bco del Rio; C - HIE: Inmediato à Jinama, Fuente del Teno; D - GCA: Los Tilos, Moya.

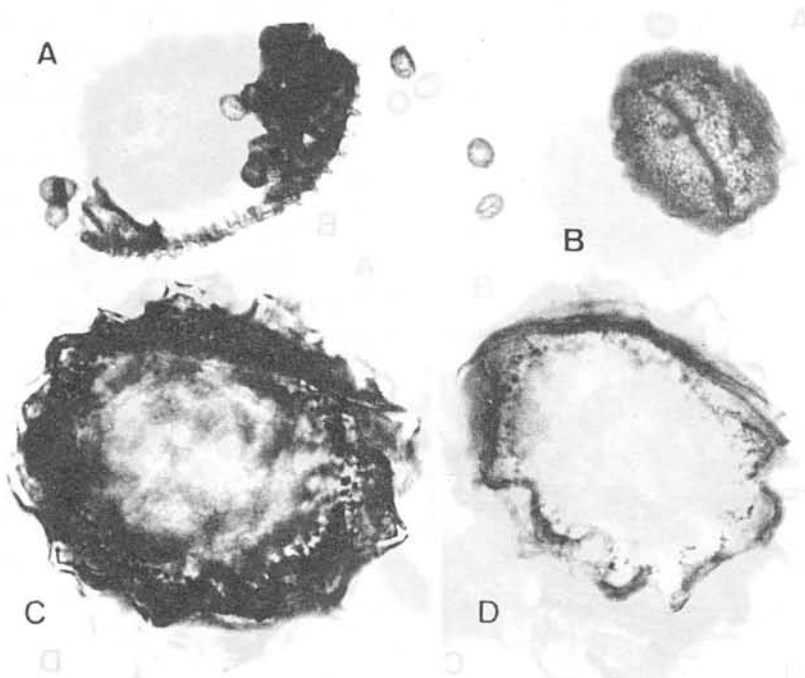


Fig. 7. Microfotografias ópticas de *Ceterach aureum* var. *madeirense*. A-B - MAD: Trapiche; C-D - MAD: Ribeira Brava, estrada para a Encumeada (A X75; B X450; C-D X750).

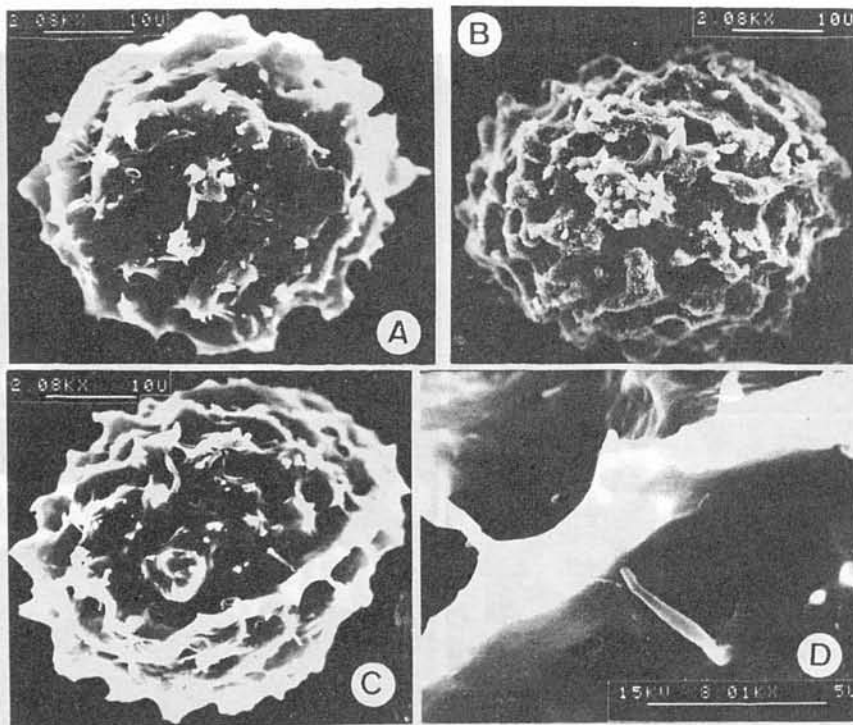


Fig. 8. Microfotografias electrónicas de varredura de *Ceterach aureum* var. *madeirense*. A, C-D - MAD: Ribeira Brava, para a Encumeada; B - MAD: Trapiche.

DISCUSSÃO.

A comparação dos histogramas de frequências do comprimento dos esporos dos três taxa infraespecíficos que se reconhecem em *Ceterach aureum*, permitiu-nos verificar que aqueles três taxa diferem entre si. Esta conclusão é reforçada pela aplicação de dois testes paramétricos, a análise de variância e o teste "t" de Student, às medidas do comprimento dos esporos que obtivemos. No primeiro, não só verificámos a grande variabilidade de taxon para taxon, como também a pequena variabilidade dentro de cada taxon. O segundo permitiu-nos verificar que a diferenças entre as médias de cada taxon eram altamente significativas entre si.

Deste modo, a utilização do comprimento dos esporos permite distinguir facilmente os três taxa macaronésicos.

Verificámos também que os esporos das plantas da Ilha da Madeira têm comprimento maior do que o indicado por VIANE (1988) e que em *C. aureum* var. *parvifolium* encontrámos valores para o comprimento dos respectivos esporos relativamente próximos dos encontrados em plantas de Portugal pertencentes a *C. officinarum* subsp. *officinarum*. De facto, em plantas provenientes de cinco localidades de quatro províncias deste país, encontrámos para o comprimento dos esporos os valores de $44,16 \pm 2,48 \mu\text{m}$, com uma amplitude de variação de 38,64-50,92 μm e com intervalos de confiança de 43,50-44,81 μm e de 43,56-44,76 μm , respectivamente para os graus de confiança a 95% e a 99%.

Nos três endemismos macaronésicos e relativamente à micromorfologia do perisporo, as pregas são altas, mas nem todas anastomosadas, tal como se verifica em *C. officinarum* subsp. *officinarum* e em *C. officinarum* subsp. *bivalens* (FERRANINI & al., 1986).

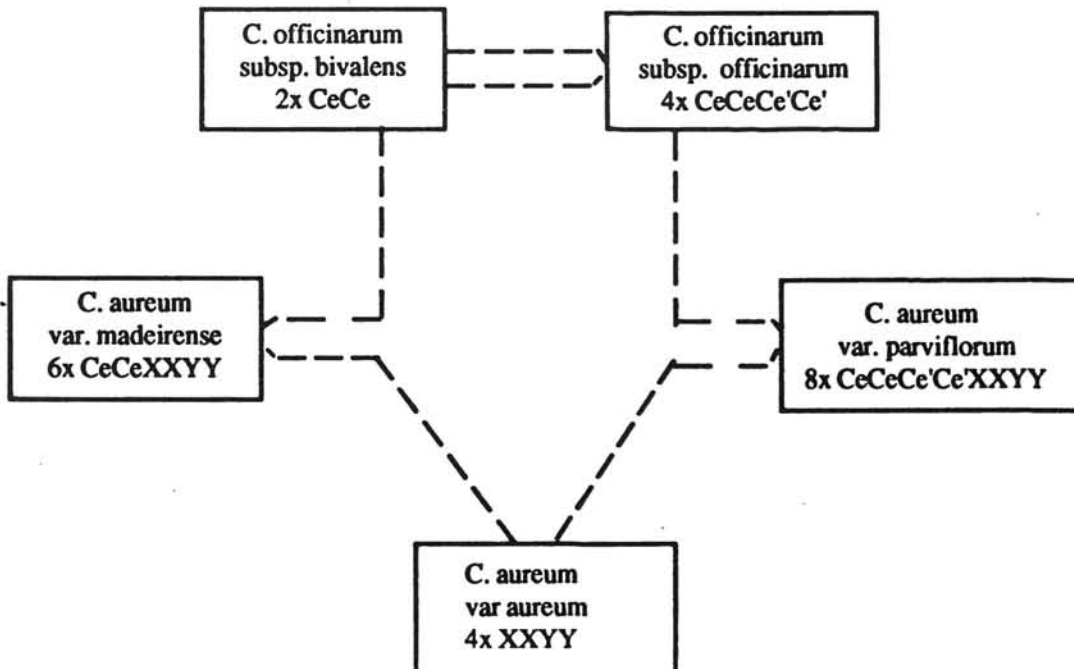


Fig. 9. Relações genómicas entre *Ceterach aureum* e *Ceterach officinarum*.

O nosso estudo revelou que em *C. aureum* var. *parvifolium*, os esporos são mais densamente pregueados do que em *C. aureum* var. *madeirense* e muito mais do que em *C. aureum* var. *aureum*. Nesta última variedade, as pregas apresentam cristas onduladas, enquanto que nas outras duas variedades, as cristas são angulares. Em *C. aureum* var. *parvifolium*, as pregas são irregularmente finas a grossas e de cristas miudamente dentadas, mas em *C. aureum* var. *madeirense*, tal como em *C. aureum* var. *aureum*, as pregas são geralmente finas e de cristas esparsa e miudamente dentadas. Em *C. aureum* var. *aureum* e em *C. aureum* var. *parvifolium*, a prega supralesural é subterminal, enquanto que em *C. aureum* var. *madeirense* é terminal. Nas plantas octoplóides aquela prega é pouco proeminente e nas plantas hexaplóides ela é centralmente bastante proeminente. As cristas da prega supralesural em *C. aureum* var. *aureum* e em *C. aureum* var. *madeirense* são esparsamente dentadas, enquanto que em *C. aureum* var. *parvifolium* elas são miudamente dentadas.

Nos três taxa, a superfície do perisporo é lisa, mas as plantas tetraplóides apresentam-na com algumas protuberâncias agudas (ERDTMAN & SORSA, 1971), tal como em *C. officinarum* (FERRARINI & al., 1986), enquanto que as octoplóides e as hexaplóides têm-na com algumas protuberâncias agudas e outras grossas e irregulares.

Deste modo, a micromorfologia dos esporos também pode ser utilizada para distinguir cada um dos três taxa macaronésicos.

Os estudos relativamente ao comprimento e à micromorfologia dos esporos parecem vir reforçar a opinião de MANTON & al. (1986) e de ORMONDE (1989a e 1989b) de que as plantas octoplóides, correspondentes a *C. aureum* var. *parvifolium*, teriam origem, pela duplicação de cromossomas, num híbrido tetraplóide entre *C. aureum* var. *aureum* e *C. officinarum* var. *officinarum*, constituindo um autoalopoliplóide. As plantas hexaplóides, correspondentes a *C. aureum* var. *madeirense*, ter-se-iam originado a partir de híbridos triplóides entre formas ancestrais ou actuais com genomas que actualmente se encontram nos dois taxa canarienses (Fig. 9).

Mas só um estudo citogenético, com programas de hibridação que envolvam os diversos taxa de *Ceterach* macaronésicos e europeus, poderá esclarecer a origem de cada um dos endemismos das Ilhas Macaronésicas.

AGRADECIMENTOS.

Queremos manifestar o nosso agradecimento aos Conservadores dos herbários de Berlim-Oeste, Coimbra, Genebra, Missouri e Munique pelo empréstimo dos espécimes estudados, e ao Prof. Eng^o MIGUEL MOTA do Departamento de Microscopia Electrónica da Estação Agronómica Nacional, Oeiras, por nos ter permitido utilizar a L. E.

À Prof. Doutora CARMEN PRADA e à Dr^a EMILIA PANGUA, do Departamento de Biologia Vegetal I da Universidad Complutense de Madrid, à Dr^a MARIA AUGUSTA ROCHA e ao Dr. PAULO GAMA MOTA, do Museu e Laboratório Antropológico da Universidade de Coimbra, ao Prof. Doutor ABÍLIO FERNANDES, ao Dr. JORGE PAIVA, à Dr^a ISABEL NOGUEIRA e à Dr^a MARIA TERESA LEITÃO, do Museu, Laboratório e Jardim Botânico da mesma Universidade queremos manifestar a nossa gratidão pelo apoio que amavelmente nos prestaram em várias fases deste trabalho.

TAXON	LOCALIDADE	COLECTOR	DATA	HERBÁRIO
Ceterach aureum var. aureum	PAL: Santa Cruz Bco del Rio	Bornmüller 3090	24. IV. 1901	B
	HIE: Inmediato a Jinama, Fuente del Teno	Bravo	27. VIII. 1969	M
	GOM: Monte de San Sebastian	Kunkel 17960	31. III. 1975	G
	TEN: Las Mercedes,	Husnot	.1866	COI
	GCA: Los Tilos, Moya	Kunkel 7257	06. VI. 1965	G
Ceterach aureum var. parvifolium	PAL: Caldera	Bornmüller 3093	18. IV. 1901	B
	HIE: Casa Florestal del Pinar	G. Benl & Sventenius	28. VIII. 1966	M
	TEN: Südhang der Cañadas über Vilaflor	U. Benl	26. XII. 1966	M (Holotipo)
	TEN: Mña Mortaza	G. Benl	27. XII. 1967	M
	GCA: San Mateo	Bornmüller 3094	14. IV. 1901	B
Ceterach aureum var. madeirense	MAD: Ribeira Brava, estrada para a Encumeada	G. & U. Benl	14. VIII. 1970	M
	MAD: Trapiche	G. & U. Benl	12. VIII. 1970	M
	MAD: Estreito de Câmara de Lobos	G. Benl	12. VIII. 1970	M
	MAD: Pico do Serrado, Ponta Vermelha	G. & U. Benl	12. VIII. 1970	M
	MAD: Funchal, Ribeira de Santa Luzia	Bornmüller 1417	11. IV. 1900	B

Quadro VI. Origem dos esporos estudados micromorfológicamente.

BIBLIOGRAFIA.

- BIR, S. S., FRASER-JENKINS, C. R. & LOVIS, J. D. (1985). *Asplenium punjabense* sp. nov. and its significance for the status of *Ceterach* and *Ceterachopsis*. *Fern Gaz.*, 13 (1): 53-63.
- ERDTMAN, G. & SORSA, P. (1971). Pollen and spore Morphology/Plant taxonomy. *Pteridophyta* (Text and additional illustrations) (An Introduction to Palynology IV): 1-302. Stockolm.
- FERRANINI, E., CIAMPOLINI, F., PICHI SERMOLLI, R. E. G. & MARCHETTI, D. (1986). Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae. *Webbia*, 40 (1): 1-202.
- KNOX, E. M. (1951). Spore morphology in British ferns. *Trans. Bot. Soc. Edin.*, 35 (4): 437-449.
- LOVIS, J. D. (1973). A biosystematic approach to phylogenetic problems and its application to the Aspleniaceae. In JERMY, A. C., CRABBE, J. A. & THOMAS, B. A. (eds.), The phylogeny and classification of the ferns. *Bot. Journ. Linn. Soc.*, 67, Suppl. 1: 221-228.
- LOVIS, J. D. (1977). Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances Bot. Research*, 4: 229-415.
- MANTON, I. (1950). *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. I-VII, 1-316. Cambridge.
- MANTON, I., LOVIS, J. D., VIDA, G. & GIBBI, M. (1986). Cytology of the fern flora of Madeira. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. Ser.*, 15 (2): 123-161.
- NAYAR, B. K. & DEVI, S. (1964). Spore and morphology of Indian Ferns II. Aspleniaceae and Blechnaceae. *Grana Pal.*, 5 (2): 222-246.
- ORMONDE, J. (1989a). Aspleniaceae das Ilhas Macaronésicas I. Frondes e esporos (comprimento). In publ.
- ORMONDE, J. (1989b). Pteridófitas Macaronésicas. Endémicas, raras ou em vias de extinção I. Aspleniáceas. In publ.
- PÉREZ RAYA, F., CASARES PORCEL, M., MOLERO-MESA, J. & GONZÁLEZ-TEJERO, M. R. (1986). Estudio palinológico del género *Asplenium* L. en Sierra Nevada (Andalucía, España). *Candollea*, 41(2): 369-380.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1977). Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redijendi. *Webbia*, 31 (2): 313-512.
- REICHSTEIN, T. (1981). Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Bot. Helvetica*, 91: 89-139.
- REICHSTEIN, T. (1984-2). *Ceterach*. In HEGI, G., *Illustrierte von Mittel-europa* 1, ed. 3: 266-269.
- SALVO, A. E. (1982). *Flora Pteridofítica da Andalucía*: 1-516. Málaga.
- SALVO, A. E., PRADA, C. & DÍAZ, T. (1982). Revisión del género *Asplenium* L., subgénero *Pleurosorus* (Fée). SALVO, PRADA & DÍAZ. *Candollea*, 37: 457-484.
- TRYON, R. M. & TRYON, A. F. (1982). *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. I-XII, 1-857. New York-Heidelberg-Berlin.
- VIANE, R. (1988). Phytodermology of European ferns. In Rita, J., Rosselló, J. A., Vidal, J. M. Salvo, A. E. (eds.), *Simposio sobre Taxonomía, Biogeografía y Conservación de Pteridófitos*: 43-49.
- VIANE, R. & VAN COTTHEM, W. (1977). Spore morphology and stomatal characters of some Kenyan *Asplenium* species. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 90 (1-2): 219-239.
- VIDA, G. (1963). A new *Asplenium* (sectio *Ceterach*) species and the problem of the origin of *Phyllitis hybrida* (Milde) C. *Christ. Acta Bot. Acad. Scient. Hung.*, 9 (1-2): 197-215.
- VIDA, G. (1972). Cytotaxonomy and genome analysis of the European Ferns. *Symp. Biol. Hungarica*, 12: 51-60.

Ed J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

ANÁLISIS ESTRUCTURAL DEL APARATO PRODUCTOR DE ESPORAS DE *ASPLENIACEAE*

C. OTEO*, G. RENOBALLES* & A. E. SALVO**

*Laboratorio de Botánica. Departamento de Biología Vegetal & Ecología
Universidad del País Vasco. Apdo. 644. 48080 Bilbao.

** Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Málaga.

Resumen.

Se ha realizado una descripción de la anatomía del aparato productor de esporas, y de los elementos que lo constituyen, en el género *Asplenium*, basada en el estudio de nueve especies, representativas de los subgéneros *Pleurosorus* y *Asplenium*, secciones *Ceterach* y *Asplenium*, greces *trichomanes*, *adiantum-nigrum*, *septentrionale* y *scolopendrium*.

En vista de la confusión terminológica que habitualmente se encuentra en los trabajos sobre anatomía de helechos, se presenta un glosario en el que se proponen las definiciones más adecuadas extraídas de la literatura, así como algunas precisiones a éstas y términos nuevos, en base a nuestros resultados.

Palabras clave: *Asplenium*, *Pleurosorus*, *Ceterach*, anatomía, helecho, soro, esporangio.

Summary.

A description of the anatomy of the sporeproducer mechanism, and the elements that form it in the genus *Asplenium* has been realized, based on the study of nine species representative, of the subgenera *Pleurosorus* and *Asplenium*, sections *Ceterach* and *Asplenium*, greces *trichomanes*, *adiantum-nigrum*, *septentrionale* and *scolopendrium*.

In sight of the terminological confusion that is usually found in works on fern anatomy, a glossary -taken out from literature- is presented, in wich adequate explanations are proposed, along with some precissions to these and new terms, according to our results.

Key words: *Asplenium*, *Pleurosorus*, *Ceterach*, fern, anatomy, sporangium, sorus.

INTRODUCCION.

Clásicamente los órganos reproductores han tenido una gran significación en la clasificación de las plantas. Así, desde el siglo XVIII y prácticamente hasta finales del XIX los únicos caracteres empleados para la ordenación sistemática de los pteridófitos fueron los relacionados con los soros.

La situación comenzó a cambiar a finales del siglo XIX y principios del XX. H. Christ basó en 1897 su ordenación genérica sobre la estructura de la planta completa, y los autores posteriores fueron incrementando el número de caracteres taxonómicos, tanto del esporófito como del gametófito. GOEBEL (1905) y BOWER (1923-1928) probaron que los caracteres del soro, aunque de alto valor sistemático, son insuficientes por sí solos para establecer relaciones filogenéticas entre los helechos actuales. Bower recomendaba la utilización conjunta de caracteres morfológicos y ontogénicos del esporófito y gametófito, además de la posición y estructura del soro, indusio y esporangios como caracteres válidos de comparación.

Los autores más recientes han sido cada vez más críticos con los caracteres que se venían utilizando. WAGNER (1953) señala que algunos de éstos, considerados clásicamente conservativos y especialmente típicos del soro, como la forma de agrupación de los esporangios, su posición en relación a las venas y respecto al margen de la hoja, presencia o ausencia de indusio, o fusión de soros en cenosoros (o descomposición de éstos en soros discretos), entre otros, no pueden utilizarse como criterios absolutos de afinidad en los helechos leptosporangiados más evolucionados, porque se ha demostrado que están sujetos a fenómenos de evolución convergente y paralela. Concluye Wagner que para conocer la posición sistemática correcta de un género deben ser exhaustivamente examinados el mayor número posible de caracteres y que no se puede conocer *a priori* cuáles son "conservativos" o taxonómicamente seguros en ninguna línea evolutiva particular.

HOLTTUM (1954) señala también la existencia de procesos de evolución convergente que afectan al soro, y propone una mayor atención a caracteres como anatomía de la fronde, estructura microscópica de apéndices de los esporangios y paráfisis, entre otros. Según este autor, las estructuras reproductoras de los helechos son mucho más simples que aquellas de las plantas con flores, y no son en sí mismas adecuadas para la delimitación de categorías taxonómicas superiores (como familias), siendo necesarios según el mismo más trabajos morfológicos sobre los esporangios de los helechos leptosporangiados.

Consiguientemente los datos morfo-anatómicos han ido recibiendo una atención creciente en las últimas décadas, como caracteres útiles para la ordenación sistemática de algunos táxones de helechos.

ESTADO TAXONOMICO DE LA FAMILIA ASPLENIACEAE.

La familia *Aspleniaceae* L. se caracteriza por su aislamiento respecto de otras familias de helechos, así como por su marcada homogeneidad en cuanto a caracteres morfológicos y cromosómicos (TRYON & TRYON 1982). La familia está dominada por el vasto género *Asplenium* L. (el más extenso de todos los géneros de helechos, con más de 700 especies conocidas). Los géneros restantes no suman en total más de 30 especies, no habiendo común acuerdo sobre cuáles de esos géneros satélites han de conservar su estatus independiente. Los problemas taxonómicos en la delimitación de los géneros se deben fundamentalmente a la existencia de híbridos intergenéricos (LOVIS 1973).

La diversidad de criterios en cuanto a la delimitación de los géneros afecta lógicamente al género *Asplenium*, en el cual no está aun claro qué especies deberían integrarse. TRYON & TRYON (1982) afirman que la gran mayoría de las especies no han sido aun satisfactoriamente clasificadas en rangos infragenéricos (subgéneros y secciones). Recientemente SALVO et al. (1982) realizaron un ensayo de sistematización de la familia, basado en una serie de especies que, por el conjunto de caracteres que presentan, fueron consideradas representativas de los diferentes

grupos taxonómicos que componen la familia en Europa. A partir de los resultados por ellos obtenidos, propusieron la integración de las especies estudiadas dentro del género *Asplenium*, cuya estructura taxonómica en Europa queda sintetizada en la Tabla 1. Posteriormente, SALVO (1982) completa el esquema propuesto anteriormente para el género. Considera a ambos subgéneros, *Asplenium* y *Pleurosorus*, como originados a partir de un ancestro común exindusiado del que se originarían dos líneas filéticas: una hacia el desarrollo y perfeccionamiento del indusio, y otra con menor éxito en la actualidad, que mantendría los soros exindusiados. En la primera línea, correspondiente al subgénero *Asplenium*, tiene lugar por una parte una reducción secundaria del indusio, por la aparición de gran cantidad de tricomas paleáceos en el envés, acompañada por el establecimiento de una nerviación reticulada, lo que lleva a la segregación de la sección *Ceterach* del resto de especies, que componen la sección *Asplenium*. Esta última se divide en cinco greges: 1) grex *trichomanes*, con las especies unipinnadas. 2) grex *adiantum-nigrum*, en el que se producen actualmente intensos procesos microevolutivos con gran formación de híbridos y un elevado número de alopoliploides. 3) grex *septentrionale*, caracterizado por la simplificación de la fronde. 4) grex *scolopendrium*, caracterizado por su indusio bivalvar y fronde entera, por lo que se considera que es un tipo muy avanzado. 5) grex *hemionitis*, formando un grupo independiente, de posible origen tropical.

Asplenium L.

Subgénero *Asplenium*

Sección *Asplenium*

Grex *trichomanes*

1. *A. marinum* L.

2. *A. trichomanes* L.

Grex *adiantum-nigrum*

3. *A. onopteris* L.

Grex *septentrionale*

4. *A. septentrionale* (L.) Hoffm.

5. *A. ruta-muraria* L.

6. *A. celtibericum* Rivas-Martínez

Grex *hemionitis*

Grex *scolopendrium*

7. *A. scolopendrium* L.

Sección *Ceterach* Garsault

8. *A. ceterach* L.

Subgénero *Pleurosorus* (Fée) Salvo, Prada & Diaz

9. *A. subglandulosum* (Hooker & Greville) Salvo, Prada & Diaz

Tabla 1.- Esquema taxonómico del género *Asplenium* en Europa. Las especies incluidas son exclusivamente aquellas utilizadas como material estudiado en el presente artículo.

MATERIAL Y METODOS.

Las especies utilizadas en este estudio (Ver Tabla 1), fueron recogidas en el campo, recolectando, en la mayoría de los casos, únicamente las frondes, desde la base del peciolo. De algunas especies cuyo cultivo en el laboratorio se ha considerado útil, se han recogido, además, individuos completos. Del material recolectado parte se prensó y, tras su etiquetado, fue incluido en el Herbario de la Universidad del País Vasco.

Se ha utilizado como fijador una mezcla a partes iguales de alcohol, glicerina y agua (AGA). Esta misma mezcla se ha utilizado en todos los casos como conservante.

Una vez aislados cuidadosamente los indusios y esporangios, éstos fueron montados directamente sobre una disolución acuosa al 10% de hipoclorito sódico, puesto que todo el proceso de manipulación previo puede producir una desecación de los tejidos que es así, en parte, contrarrestada. Si se utiliza material fijado en vez de fresco, se procede primero al lavado del mismo en agua durante un cierto tiempo (unas 24 horas cambiando varias veces de agua), para eliminar la glicerina, sobre todo en el caso de esporangios, y para evitar posibles errores en la toma de medidas. Para el estudio de la disposición de los soros en la lámina, de la nerviación y para la visualización de las epidermis de las pinnas, se realizaron preparaciones microscópicas de éstas. Una vez elegidas y preparadas las muestras, se someten a un proceso de aclarado con el fin de eliminar el contenido celular.

La anatomía del aparato productor de esporas fué estudiada por medio de la realización de cortes seriados en el microtomo de parafina. Para la tinción se utilizó xilol como desparafinador y agente aclarante (dos baños de 15 minutos cada uno) y alcohol etílico en la rehidratación (dos baños de alcohol absoluto y dos de alcohol de 96° durante 15 minutos cada uno). Se realizó una tinción sucesiva de safranina - verde rápido.

TERMINOLOGIA.

WILSON (1959) señala que existe una cierta inconsistencia en la terminología utilizada para designar a las distintas partes del esporangio. Se presenta a continuación un glosario en el que se precisa el significado de los términos utilizados en este trabajo. Algunos habrían sido ya definidos por otros autores, en cuyo caso o bien se dan como válidas tales definiciones, o bien se proponen precisiones a las mismas basadas en nuestras observaciones. Cuando las definiciones presentadas por diferentes autores no siempre coinciden conceptualmente, se adopta aquella que juzgamos más exacta, indicando en cada caso la existencia de otras. Por otra parte, nuestras precisiones, dado el ámbito de este trabajo, han de circunscribirse por el momento a la familia Aspleniaceae, pero sin duda pueden servir de base para el establecimiento de una terminología apropiada y coherente para los demás grupos de helechos.

Anillo.

Estructura situada a lo largo del perímetro vertical de la cápsula del esporangio, que interviene en la dehiscencia del mismo. Comprende el arco, la región del estomio, y la célula basal (WILSON 1959: 101; ROBERTS 1980: 71; cf. FONT QUER 1953: 60).

Aparato productor de esporas.

Unidad funcional que engloba a las estructuras implicadas en la esporogénesis y aquellas otras acompañantes, con función protectora o nutricia. Los elementos integrantes del aparato productor de esporas son pues los siguientes: receptáculo, esporangios, indusio, y aporte vascular.

Aporte vascular.

Comprende la porción de vena que se encuentra directamente relacionada con el soro (vena

fértil, WAGNER 1954: 10). En general se trata de los haces vasculares de órdenes intermedios dentro de cada segmento foliar.

Arco.

Serie longitudinal de células, con las paredes radiales y tangenciales internas fuertemente engrosadas, que forman parte del anillo (Haider 1954 in WILSON 1959: 101), y son responsables, por su contracción provocada por la pérdida de agua, de la dehiscencia de la cápsula.

Base del indusio.

Estructura que resulta cuando la lámina del indusio se inserta apical o subapicalmente sobre la prominencia epidérmica originada en relación con el soro. En algunos casos aparece en esta prominencia un tejido compacto cuyas células tienen a veces paredes engrosadas, que puede tener función de refuerzo mecánico.

Cápsula.

Situada en la parte distal del esporangio, es una estructura globosa o algo aplanada lateralmente, donde tiene lugar la división meiótica y formación de las esporas (BOWER 1923: 242, FONT QUER 1953: 177). En la pared de la cápsula se diferencia el anillo, que puede estar interrumpido en la parte basal por el pedúnculo.

Célula basal.

Perteneciente al anillo del esporangio, es la célula (a veces dos) que se encuentra entre el arco y el pedúnculo en el lado opuesto a la región del estomio, (cf. ROBERTS 1980: 71).

Epistomio.

Parte del anillo que se encuentra a veces entre el arco y el estomio, formado por células con paredes delgadas (WILSON 1959: 101). Su ausencia es una característica de los helechos asplenioides (WAGNER 1953: 39).

Esporangio.

Estructura pluricelular donde tiene origen la producción de esporas (FONT QUER 1953: 415). Es la unidad estructural básica en la morfología del aparato reproductor de los helechos, según BOWER (1923: 208). En un esporangio maduro se diferencian dos partes: la cápsula y el pedúnculo (BOWER 1923: 242)

Estomio.

Parte del anillo en donde tiene lugar la apertura de la cápsula (BOWER 1923: 242). Está formado por un número variable de células (generalmente 4) con las paredes transversales ligeramente engrosadas (WILSON 1959: 101, pero cf. FONT QUER 1953: 436). Cuando existen más de dos células en el estomio, la iniciación de la dehiscencia de la cápsula corre a cargo de dos células estomiales únicamente, denominadas "células de separación" (Haider in WILSON 1959: 101). En la región del estomio aparecen además un hipostomio, entre éste y el pedúnculo, y a veces un epistomio entre éste y el arco.

Hipostomio.

Parte del anillo que se encuentra entre el estomio s. str. y el pedúnculo (FONT QUER 1953: 592, WILSON 1959: 101). Está formado por células de pared delgada (normalmente 2 en nuestros ejemplares), más anchas que las del estomio.

Indusio.

Estructura formada por una lámina monoestratificada, de contorno similar al del receptáculo, a quien recubre, con función de protección de los esporangios (BOWER 1899: 89, GOEBEL 1905: 497, FONT QUER 1953: 615).

Pedúnculo.

Parte basal del esporangio formada por una fila uniseriada de células (BOWER 1899: 96). En su porción superior la hilera de células se hace triseriada, por aparición de dos filas adicionales, de diferente longitud y normalmente con distinto número de células cada una (tres células en la rama larga y dos en la corta).

Prominencia epidérmica.

Prominencia superficial, formada por tejidos epidérmicos y subepidérmicos que aparece en

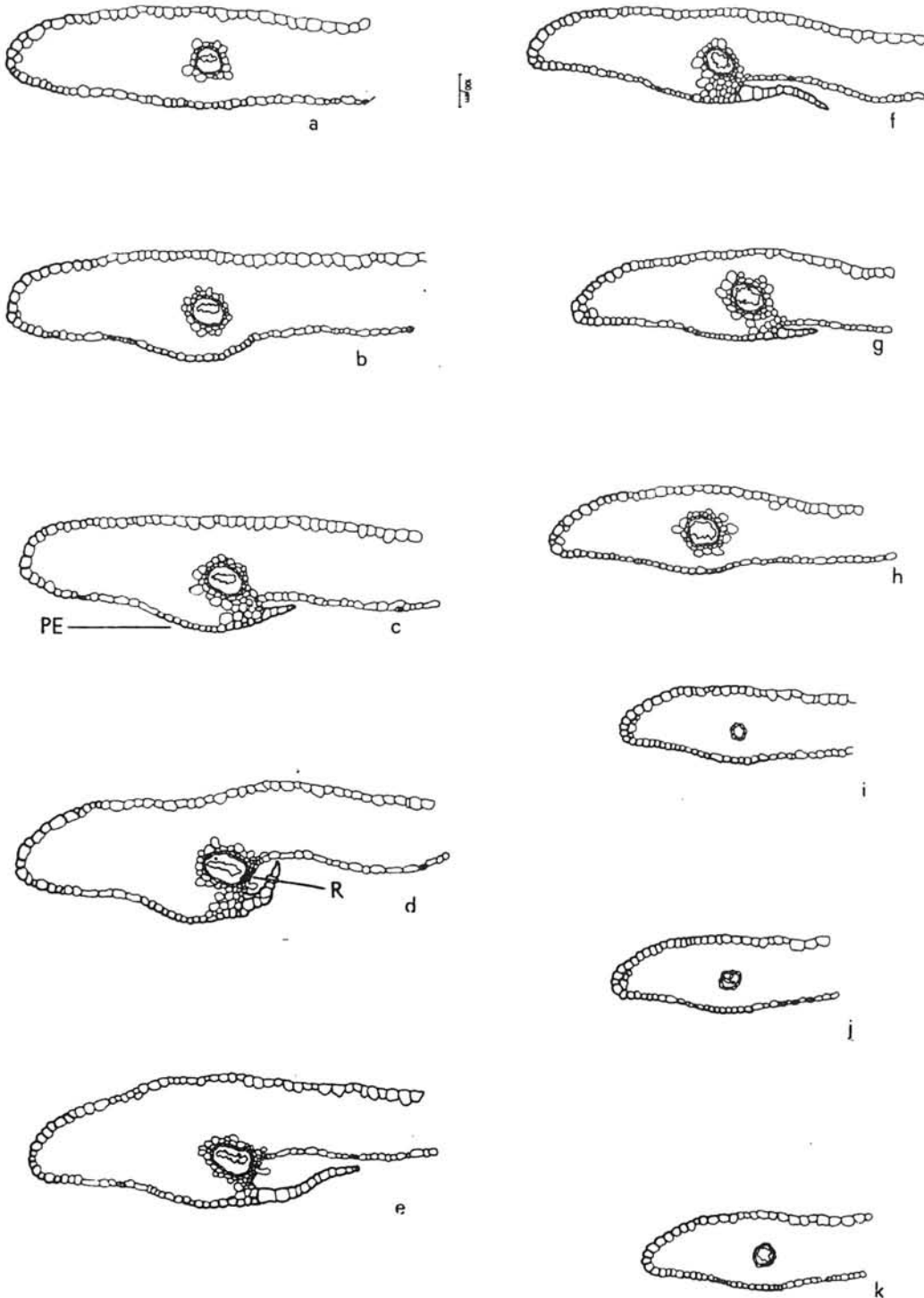


Fig. 1.- *Asplenium marinum*. Secciones transversales del aparato productor de esporas inmaduro a través de todas las regiones definidas. a: región A; b-c: región B; d-e: región C (porción central); f-g: región D; h-k: región E; f: extremo distal de la vena. (PE: Prominencia epidérmica, R: Receptáculo).

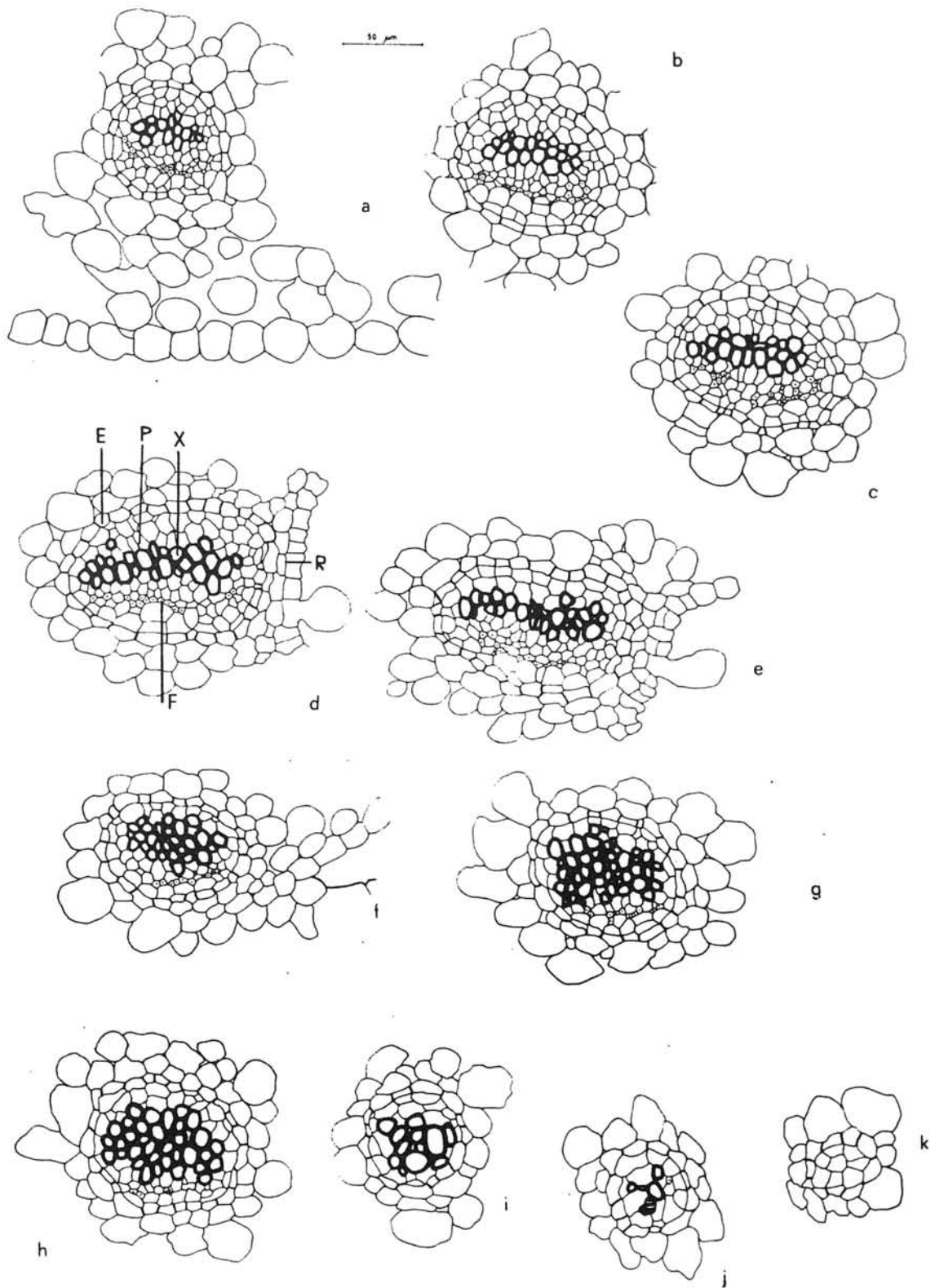


Fig. 2.- *Asplenium marinum*. Detalles de las secciones de vena correspondiente a los cortes de la fig. 1. (E: Endodermis, F: Floema, P: Periciclo, X: Xilema, R: Receptáculo)

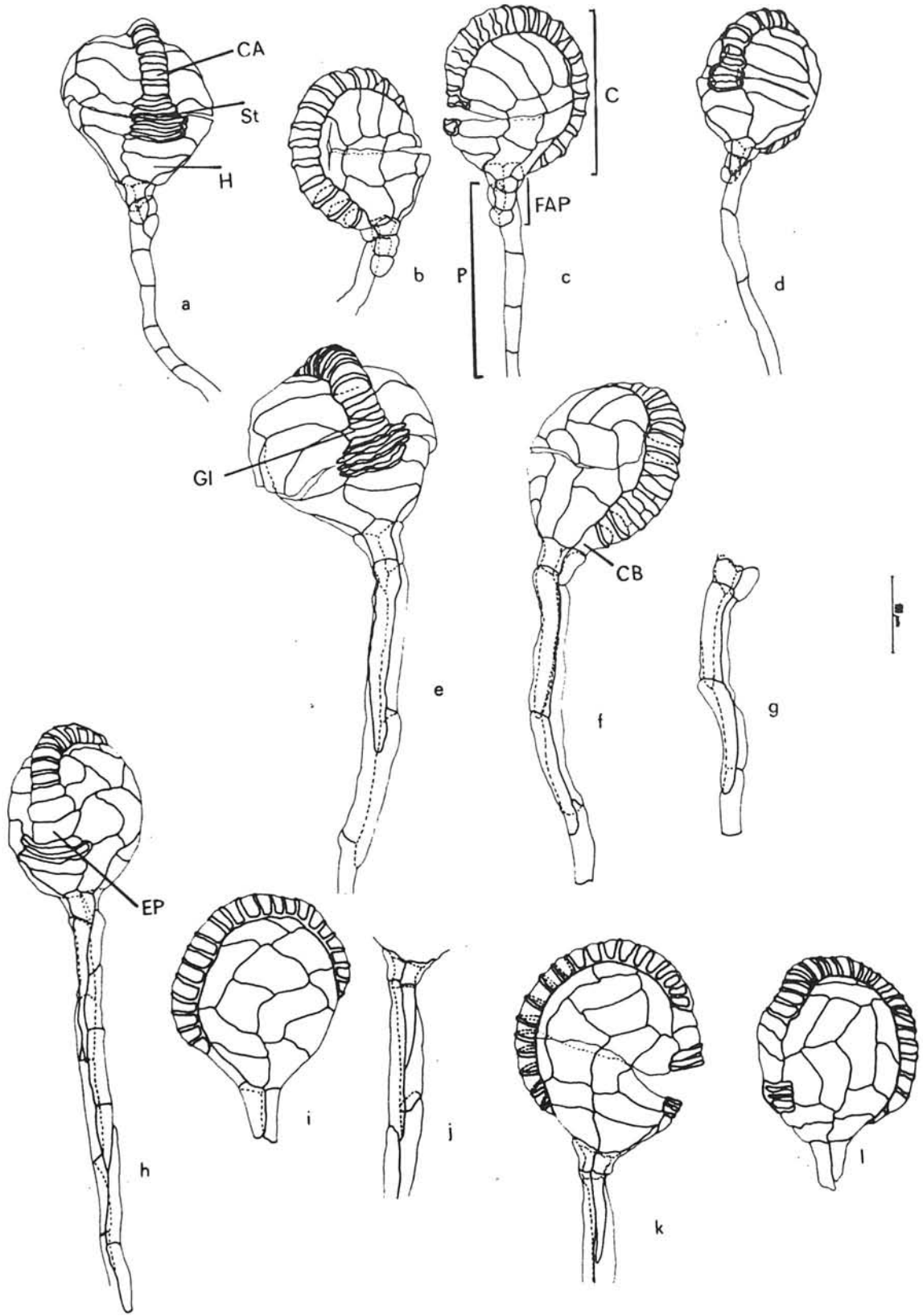


Fig. 3.- Esporangios. a-d: *Asplenium trichomanes* (a y b, ejemplar calcícola, estomio con cuatro células; c y d, ejemplar silicícola, estomio con dos células); e-g: *A. septentrionale*; h-l: *A. celtibericum*. (C: Cápsula, CA: Células del arco, CB: Célula basal, CI: Célula intermedia, Ep: Epistomio, FA: Fila adicional, H: Hiposotomio, St: Estomio).

relación con las venas, fértiles o no (SALVO et al. 1982: 461). Es similar a la "excrecencia anular" (GOEBEL 1905: 497). Según la relación de esta prominencia con el indusio, puede formar una base del indusio.

Receptáculo.

Es la capa celular, monoestratificada, de origen epidérmico, cuyas células se diferencian para dar origen a los esporangios. Esta definición, basada sobre nuestras observaciones anatómicas en aspleniáceas, no coincide con la de FONT QUER (1953: 934, "porción engrosada de un nervio frondino sobre la que se asienta el esporangio") y sólo en cierta medida lo hace con la de BOWER (1899: 93, "la base sobre la cual se insertan los esporangios").

Región del estomio.

Parte del anillo que comprende el estomio s. str., hipostomio, y en ocasiones el epistomio (WILSON 1959: 101).

Soro.

Para BOWER (1923: 207), es una agrupación de esporangios, protegida en ocasiones por un indusio (cf. FONT QUER 1953: 1012 y GOEBEL 1905: 496). Es una unidad morfológica muy plástica y variable, pudiendo originarse, en diversas líneas filéticas, cenosoros por fusión de varios soros individuales, o bien desintegración de éstos. La situación en la cual los esporangios no están agrupados, sino dispersos por la lámina recibe el nombre de "acrosticoide" (BOWER 1923: 207).

DESCRIPCION GENERAL DEL APARATO PRODUCTOR DE ESPORAS EN LAS ASPLENIACEAS.

Receptáculo.

En las especies estudiadas, el receptáculo está dispuesto sobre la vena fértil, en el lado de ésta más próximo a la parte media del segmento foliar. Tiene una forma linear, ahusada, estrechándose en ambos extremos proximal y distal. Se asienta directamente sobre la endodermis del haz vascular en casi toda su superficie. Únicamente en los extremos proximal y distal, y en las regiones marginales, existen células parenquimáticas entre ambas estructuras.

Anatómicamente las células del receptáculo se diferencian de las epidérmicas por su menor tamaño, su sección transversal ligeramente alargada, y por el hecho de que en ningún caso presentan paredes engrosadas, independientemente de que esto suceda en las vecinas células epidérmicas.

En sección transversal, el receptáculo se dispone de manera oblicua al resto de la epidermis abaxial, debido a que, como característica general, el soro se encuentra en relación con una prominencia de la fronde, desarrollada a lo largo del haz conductor integrante del aparato productor de esporas (fig. 1.d). Sobre las venas no fértiles la epidermis también es, a veces, convexa, pero no llega a diferenciarse una prominencia marcada, como la que caracteriza al aparato productor de esporas.

Esporangios.

Los esporangios se diferencian a partir de las células del receptáculo. En todos los ejemplares estudiados pueden observarse, en soros inmaduros, esporangios en diversas fases de desarrollo, mezclados y sin una orientación particular en el receptáculo, como corresponde a soros con desarrollo de tipo mixto (BOWER 1923). El pedúnculo de los esporangios en las especies estudiadas presenta una o dos filas adicionales de células en la región distal, de manera que la cápsula siempre se asienta sobre una base formada por tres células (fig. 3). Estas células son además las más cortas de todo el pedúnculo. En la porción triseriada del pedúnculo las células, tanto de la hilera principal como de las hileras adicionales, presentan en su pared unos tenues reforzamientos transversales, visibles en el microscopio óptico, cuya función por el momento desconocemos, y que al parecer no han sido hasta ahora señalados en la literatura.

Las células que forman las caras laterales de la cápsula son de paredes finas y contomo aproximadamente rectangular, haciéndose trapezoidales aquellas que se encuentran en la base, contiguas a la inserción del pedúnculo. El arco está formado por (13)16-25(33) células en las especies que han sido estudiadas. En la región del estomio se diferencia siempre, en nuestros ejemplares, un hipostomio, pero sin embargo únicamente encontramos epistomio en *A. celtibericum* (fig. 3. h, k, l). En los demás casos, o bien el estomio se encuentra directamente en contacto con la primera de las células del arco, o bien se advierte la presencia de una célula de morfología intermedia entre las del arco y las del estomio, pero con pared engrosada (fig. 3.e).

Indusio.

En casi todas las especies estudiadas aparece un indusio laminar bien diferenciado, a excepción de *A. subglandulosum*, en donde no existe, y *A. ceterach*, en donde es rudimentario, cuando existe. El margen libre del indusio se orienta hacia la parte media del segmento foliar, mientras que su región de inserción está en relación con la prominencia epidérmica. Como ya se ha mencionado en el glosario, según la relación existente entre ésta y la lámina del indusio, puede considerarse que en algunos casos existe la estructura que se denomina "base del indusio" (figs.: 4. c, d). La región de inserción del indusio no es exactamente paralela a la dirección del haz vascular, sino que en sus extremos proximal y distal se curva, formando una ligera concavidad, dirigida hacia la parte media del segmento frondino. Lo mismo puede decirse en relación a la prominencia epidérmica.

A medida que va madurando el soro, el indusio va levantándose por su margen libre, descubriendo los esporangios. En soros completamente maduros el indusio está totalmente descartado, aplicado a la superficie del envés, y a veces incluso oculto por los esporangios. El giro sufrido por la región de inserción del indusio se manifiesta en la contracción de las paredes celulares de esta zona (fig. 5).

Aporte vascular.

En lo que se refiere a la relación topográfica entre la vena fértil (aporte vascular) y el receptáculo se pueden diferenciar, con fines descriptivos, cinco regiones (fig. 1. a-k): A) La región anterior al soro, entre el extremo proximal del mismo y el origen de la vena. B) La región proximal comprendida entre el extremo del indusio y el del receptáculo. C) La región del receptáculo a partir de esta última y hasta el extremo distal del mismo. D) La región distal, entre el extremo del receptáculo y el del indusio. E) El extremo distal de la vena en el mesofilo.

En la región anterior al soro (A) la vena discurre inmersa en el interior del mesofilo. En la región proximal (B) la vena aún discurre por el interior del mesofilo, si bien aproximándose paulatinamente hacia la superficie abaxial de la fronde. En esta región comienzan a diferenciarse ya la prominencia epidérmica y la lámina del indusio, aunque debido a la forma de ambas, en este punto no se encuentran directamente situadas sobre la vena. Cuando la vena se encuentra muy próxima a la superficie, entre ella y las células del receptáculo aparece un tejido parenquimático denso. A partir de esta región, y en toda la longitud del soro (C), la vena es completamente superficial, estando en contacto directo la endodermis del haz conductor con las células del receptáculo.

La secuencia de variación topográfica entre el haz conductor y los elementos del soro transcurre de la misma manera, pero en sentido inverso, en la porción distal del mismo (D). La vena está ya en el mesofilo una vez finalizado el soro (E). Termina ciega en el mesofilo (excepto en *A. ceterach*, con nerviación reticulada), y a veces presenta un ensanchamiento en su extremo distal. En algunos casos, en este extremo distal la vena se dirige ahora hacia la superficie adaxial, en donde termina en una pequeña depresión superficial cercana al margen, probablemente con función de hidatodo (*A. onopteris*, *A. scolopendrium*, cf. SEN & SEN 1973).

Anatómicamente (fig. 2) el haz conductor presenta una endodermis típica que lo rodea por completo. Por fuera de ésta aparece una vaina parenquimática, cuyas células se disponen sin dejar espacios intercelulares, y son de morfología sencilla, lo que las diferencia bien del resto de las células del mesofilo. Por el interior de la endodermis existe una capa de células parenquimáticas bien diferenciada, el periciclo. En algunas ocasiones este periciclo puede aparecer incompletamente biestratificado. La capa adicional de células se encuentra, entonces, siempre en la porción del haz

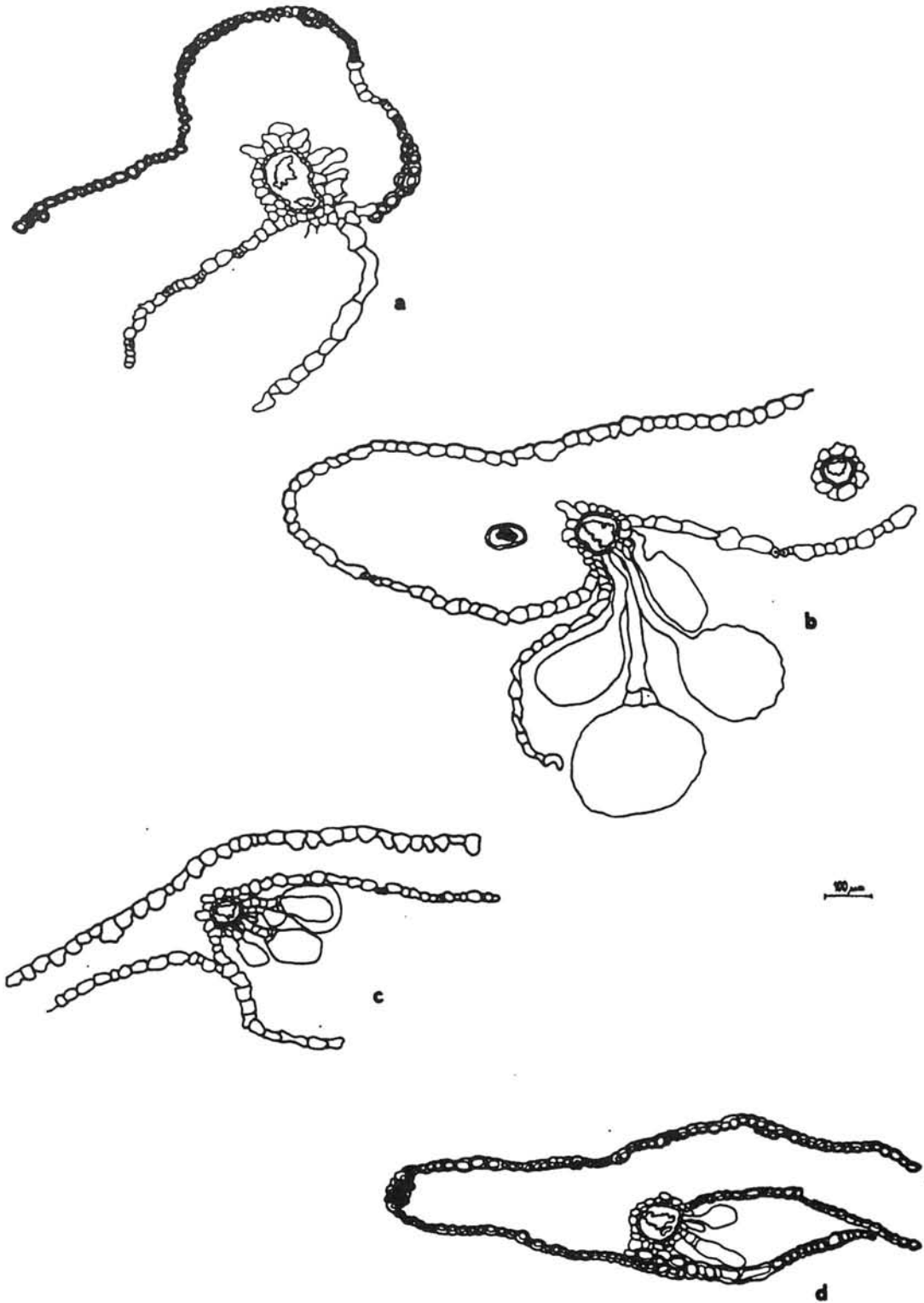


Fig. 4.- Secciones transversales del aparato productor de esporas. Sin base del indusio: a, *Asplenium septentrionale*; b, *A. ruta-muraria*. Con base del indusio: c, *A. trichomanes*; d, *A. onopteris*. En todos los casos se observa la prominencia epidérmica originada en relación al soro, independientemente de que forme o no una base del indusio.

conductor orientada hacia el envés foliar. Según nuestras observaciones esta capa adicional siempre se presenta ligada a un mayor diámetro de la vena.

El tejido xilemático se dispone formando un grupo compacto de contorno aproximadamente ovalado, situado en la porción adaxial del haz conductor. En general no puede distinguirse un polo bien definido de protoxilema. La diferenciación entre protoxilema y metaxilema se ha realizado en base a la diferencia de diámetro de sus traqueidas en sección transversal. Este procedimiento no es siempre exacto, porque no siempre las traqueidas más estrechas corresponden al protoxilema. En todos los casos se ha intentado comprobar la situación de cada uno de los dos por medio de las secciones longitudinales (morfología de las traqueidas). Las células xilemáticas de menor diámetro se disponen de modo irregular en la parte más externa del conjunto de xilema, hacia la cara adaxial y, a veces, en los extremos del conjunto. En secciones longitudinales puede ponerse de manifiesto la localización preferente de las células protoxilemáticas (traqueidas laxamente helicoidales) hacia la región adaxial. Como caso general, el número de traqueidas va aumentando desde la región (A) a la (C), lo que se traduce en una mayor anchura de la vena, y disminuye nuevamente a partir de la región (D).

No existe tejido parenquimático en el interior del conjunto de traqueidas pero sí parénquima perixilemático alrededor del mismo. Su presencia es más constante, pudiendo incluso llegar a ser pluriestratificado, en la porción abaxial de la vena, separando xilema de floema (aunque ambos pueden ocasionalmente estar en contacto), y falta con cierta frecuencia en la porción adaxial, entrando entonces en contacto directo xilema y periciclo.

El floema forma una delgada banda, normalmente integrada por una sola capa discontinua de células, que se dispone en la porción abaxial del haz conductor. Las células cribosas se diferencian del resto de los elementos celulares del haz por su menor diámetro y su contorno poligonal en sección transversal, contactando con células parenquimáticas. Normalmente cada célula cribosa está en contacto con dos células de parénquima (perixilemático, o bien del periciclo), pero a veces pueden contactar sólo con una, o bien con tres o cuatro. Esporádicamente alguna célula cribosa contacta directamente con una traqueida.

La morfología del haz conductor, en sección transversal, presenta una cierta variabilidad fuera de la región del soro. El contorno de la vena puede ser redondeado u ovalado. En este último caso el diámetro mayor de la misma se dispone de forma paralela a la epidermis de la fronde. En ambos casos, sin embargo, los tejidos se disponen como se ha descrito, siempre con la porción floemática orientada hacia la cara abaxial, y la xilemática hacia la adaxial.

La conformación general varía cuando la vena se encuentra debajo del soro, es decir, cuando se ha producido el máximo acercamiento al envés foliar. Así pues, a medida que la vena se aproxima a la superficie de la fronde donde se encuentra el soro, sufre también un paulatino giro según su eje longitudinal, que conlleva finalmente a una configuración algo distinta (fig. 2. a-d). En sección transversal la vena tiene ahora un contorno generalmente ovalado, y su diámetro mayor se dispone de forma prácticamente perpendicular al receptáculo. La porción de floema se sitúa en la parte orientada hacia el indusio, y la porción de xilema en la parte opuesta.

En este momento, y como ya ha sido comentado, queda interrumpida la vaina parenquimática en la región del receptáculo, y la endodermis entra en contacto directo con las células de éste. El periciclo se mantiene en su integridad, ocasionalmente interrumpido por alguna traqueida, que llega así a contactar directamente con la endodermis. Falta normalmente el parénquima perixilemático en esta región del xilema próxima al receptáculo.

Es característica general de las especies estudiadas que el haz conductor sobrepase al soro. Finalizado éste, la vena vuelve al interior del mesofilo y adquiere de nuevo una conformación similar a la presentada en la región anterior a aquél. En la región distal desaparecen el floema y los tejidos parenquimáticos, salvo el periciclo, que se mantiene junto con la endodermis hasta que han desaparecido las últimas traqueidas (fig. 2. j, k). Las traqueidas en esta porción terminal son comparativamente más cortas y más anchas que las demás traqueidas de la vena.

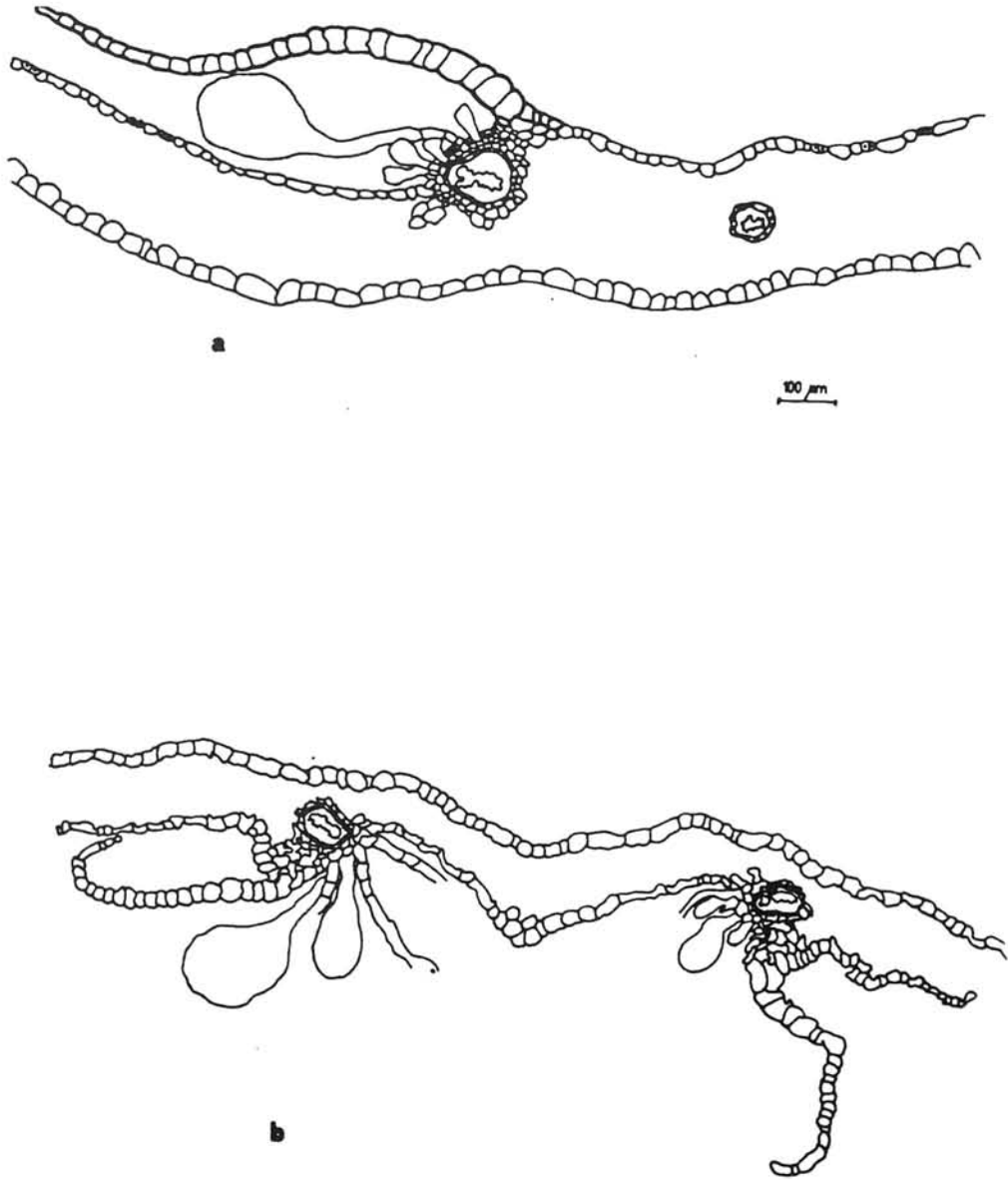


Fig. 5.- Secciones transversales del aparato productor de esporas maduro (región C). a: *Asplenium marinum*, b: *A. scolopendrium*. En el segundo caso los indusios están totalmente descartados y más o menos aplicados sobre la superficie del envés.

RESULTADOS.

Aunque una descripción pormenorizada del aparato productor de esporas para cada una de las especies estudiadas es recogida en OTEO, RENOBALLES & SALVO (1989), en la tabla 2 se presentan aquellos resultados más significativos que a continuación se discutirán. Los caracteres tenidos en cuenta y su codificación son los siguientes:

Esporangio.

Los caracteres I y II se valoran en esta tabla según sus medias. Los demás entre 0 y 1.

I) Diámetro de la cápsula.

II) Número de células en el arco.

III) Presencia de epistomio.

IV) Número de filas de células que forman el pedúnculo hasta su base.

V) Cantidad relativa de células en las caras laterales de la cápsula.

Indusio.

VI) Ausencia/presencia de la prominencia epidérmica. (A- ausente; B- presente, pero a veces no constante en toda la longitud del aparato productor de esporas; C- presente y constante).

VII) Ausencia/presencia de indusio; estructura morfológica del mismo; presencia de otros sistemas de protección. (A- ausente, sin lámina, sin otros sistemas de protección específicos; B- ausente, sin lámina, con otros sistemas de protección específicos; C- ausente, con lámina rudimentaria, sin otros sistemas de protección específicos; D- ausente, con lámina rudimentaria y con otros sistemas de protección específicos; E- presente, pero sin base del indusio; F- presente, con base del indusio no reforzada, formada por la totalidad de la prominencia epidérmica; G- como el anterior, pero con base reforzada por tejido epidérmico compacto; H- presente, con base del indusio no siempre formada por la totalidad de la prominencia; I- como en el caso anterior, pero con base reforzada).

VIII) Tipo de margen libre del indusio. (A- irregular, sin tricomas marginales; B- irregular, con tricomas marginales unicelulares; C- como B, con tricomas pluricelulares; D- entero, sin escotaduras,

TABLA 2

Carácter		<i>A. mar</i>	<i>A. tri.</i>	<i>A. ono.</i>	<i>A. sep</i>	<i>A. cel</i>	<i>A. rut</i>	<i>A. scop</i>	<i>A. cet</i>	<i>A. sub</i>
Esporangio	I	181.07	186.88	154.33	220.33	250	238.87	157.67	259.77	186.61
	II	23.19	18.82	18.23	20.33	22.53	20.8	16.37	21.19	24.8
	III	0	0	0	0	1	0	0	0	0
	IV	0	0	0	0	1	1	0	0	0
	V	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Indusio y prominencia epidérmica	VI	C	C	C	C	C	C	C	B	C
	VII	I	F	G	E	E	E	G	D	A
	VIII	D	A	D	E	A	C	G	*****	*****
	IX	F	F	F	A	B	D	E	*****	*****
	X	C	H	C	H	H	H	I	*****	*****
Mesófilo	XI	0	0	1	1	1	1	0	1	0

sin tricomas marginales; E- como D, con tricomas marginales unicelulares; F- como D, con tricomas marginales pluricelulares; G- entero, con escotaduras, sin tricomas marginales; H- como G, con tricomas marginales unicelulares; I- como G, con tricomas marginales pluricelulares).

IX) Morfología y disposición de las células del indusio en el margen libre del mismo (A- similares a las del resto de la lámina, ejes longitudinales no paralelos entre sí; B- como A, ejes longitudinales paralelos entre sí por grupos; C- como A, ejes longitudinales paralelos entre sí; D- diferentes a las del resto de la lámina, ejes longitudinales como en A.; E- como en D, ejes longitudinales como en B; F- como en D, ejes longitudinales como en C).

X) Comparación morfológica entre las células epidérmicas en la región de inserción del indusio y las epidérmicas del envés (A- pared lisa, morfología similar a las costales e intercostales del envés; B- como en A, pero las costales abaxiales más estrechas y alargadas que las intercostales; C- como en B, pero intercostales de pared sinuosa; D- pared lisa, diferentes de las costales y de las intercostales, que son similares entre sí; E- como D, pero costales más estrechas y alargadas que intercostales; F- como E, pero intercostales de pared sinuosa; G- pared sinuosa, lo demás como en A; H- como G, lo demás como B; I- como H, pero intercostales de pared lisa; J- pared sinuosa, lo demás como D; K- como J, lo demás como E; L- como K, pero costales e intercostales diferentes).

Mesófilo.

XI) Ausencia/presencia de parénquima en empalizada en el mesófilo (0- ausente; 1- presente).

DISCUSION.

A lo largo de las observaciones anatómicas desarrolladas para las nueve especies estudiadas, dos hechos pueden ponerse de manifiesto. La semejanza, tanto en la estructura del aparato productor de esporas en conjunto, como en cada una de las partes que lo forman, es alta entre todas ellas, lo cual es esperable si se considera el alto grado de homogeneidad morfológica que caracteriza a la familia, y que ya se ha comentado (TRYON & TRYON 1982). Sin embargo aparece una cierta variabilidad interespecífica, que afecta no sólo a los caracteres cuantitativos, sino

TABLA 3

ESPECIE	DIAMETRO CAPSULAR			Nº CEL DEL ARCO			Nº CEL EST	Nº CEL HIPOST	Nº CEL EPIST
	X	δ	Intervalo	X	δ	Intervalo	Intervalo	Intervalo	Intervalo
<i>A. marinum</i>	181	9,92	158-207	23	1,69	20-26	3-4	2-3	*****
<i>A. trichomanes ssp. quadrivalens (cal.)</i>	203	9,35	178-227	18	1,03	17-21	2-4	(1)-2-3	*****
<i>ssp. quadrivalens (sil.)</i>	186	9,8	158-207	18	1,47	14-20	2	2-3	*****
<i>ssp. trichomanes</i>	156	6,53	138-168	19	1,81	17-23	2-4-5-7	1-2	*****
<i>ssp. pachyrachis</i>	206	9,85	188-227	20	1,67	16-23	2-4	2-3	*****
<i>A. onopteris</i>	154	10,15	128-168	18	0,98	16-20	3-4-5	2-3	*****
<i>A. septentrionale</i>	220	13,24	197-247	20	1,97	17-25	3-4-6	1-2-4	*****
<i>A. celtibericum</i>	250	17,1	220-280	23	3,3	17-28	2-4	1-2	2-3-4
<i>A. ruta-muraria</i>	239	14,74	207-266	21	1,6	18-22	4-7	2-3	*****
<i>A. scolopendrium</i>	158	8,35	138-168	16	1,32	13-19	2-4	1-2-3	*****
<i>A. ceterach</i>	260	14,06	237-296	21	1,83	18-26	3-4-7	1-2-4	*****
<i>A. subglandulosum</i>	187	11,22	172-212	25	2,9	19-33	3-4-5-7	2-3	*****

también a los cualitativos, y ésto es interesante desde un punto de vista taxonómico.

La variabilidad inter- e intraespecífica encontrada en los esporangios se resume en la tabla 3. Esta variabilidad intraespecífica, sobre todo en lo relativo al tamaño de la cápsula y al número de células que componen el arco, podría interpretarse por la influencia que sobre ambos caracteres pueden ejercer las condiciones mesológicas en las que se desarrolla la planta. Sin embargo, es preciso tener en cuenta que la mayor parte de las medidas están concentradas en unos pocos valores dentro del rango de variabilidad, y por otra parte ésta se presenta entre los esporangios de un mismo soro (HEIDER 1954 in WILSON 1959). Puede añadirse aquí como hecho quizá significativo, el pequeño tamaño que presenta la cápsula en *A. trichomanes* ssp. *trichomanes*, lo cual pudiera representar una manifestación fenotípica del nivel ploidal (única subespecie diploide de las estudiadas). Sin embargo, y a falta de un estudio poblacional de las diferentes subespecies, no puede afirmarse si esto es así o bien existe una variabilidad intraespecífica poblacional.

El número de células del arco que atribuyen al género diversos autores (COPELAND 1947, WAGNER 1953), se encuentra dentro del rango observado. Una cierta correspondencia ha sido apreciada entre el tamaño de la cápsula y el número de células en el arco. Únicamente en los casos de *A. marinum* y *A. subglandulosum* se difumina algo esta relación: la primera especie, con un tamaño de cápsula relativamente pequeño presenta un número de células en el arco cuya media sólo es superada por *A. subglandulosum*, taxon en el que la media de células del arco es la mayor del conjunto de especies estudiado, mientras que el diámetro de la cápsula es más bien discreto.

La región del estomio presenta una estructura igualmente constante. La ausencia de epistomio es una característica común en las especies estudiadas, excepto en *A. celtibericum*. Esta disposición de las células del estomio situadas directamente bajo las células del arco fue señalada por WAGNER (1953) como una interesante peculiaridad de los helechos asplenioides, frente a otros, como algunos géneros de la familia *Davalliaceae*, estudiados por él mismo. Igualmente WILSON (1959) señalaba la presencia constante de epistomio en las familias *Polypodiaceae*, *Grammitidaceae*, y *Vittariaceae*, y lo mismo fue señalado por SEN & SEN (1973) a propósito del género *Nephrolepis* (*Oleandraceae*). Se ha observado, sin embargo, una célula (o más de una en *A. subglandulosum*) de morfología intermedia entre las del estomio y las del arco en todas las especies que no presentan epistomio, a excepción de *A. ceterach*. No se han encontrado referencias bibliográficas sobre estas células para ningún grupo de helechos.

El estomio consta prácticamente en todas las especies de cuatro células, aunque hay una cierta variabilidad intraespecífica. En ningún caso se ha observado la invaginación entre las células del estomio, señalada por WILSON (1959) en las familias *Polypodiaceae* y *Grammitidaceae*. Adicionalmente, puede señalarse que en *A. ceterach* las células del estomio presentan con cierta frecuencia tabiques longitudinales que dividen en dos a alguna de ellas.

El hipostomio presenta, también de modo prácticamente constante, dos células. Hipostomios que presentan con cierta frecuencia cuatro células aparecen en táxones tetraploides, pero no se cumple la relación inversa. *A. septentrionale* presenta una condición inusual en las células que forman el hipostomio: a veces una, o dos de ellas, presenta la pared engrosada, y su tamaño es generalmente mayor que las del estomio. WILSON (1959) señala la presencia, a veces, en el hipostomio de *Colysis elliptica* (*Polypodiaceae*) de una célula, o raramente dos, cuyas paredes presentan un engrosamiento semejante al de las células del arco. En nuestro caso el engrosamiento observado es similar al de las células del estomio, además, en *Colysis*, son las células del hipostomio más próximas al pedúnculo las que presentan esta particularidad, mientras que en *A. septentrionale* se trata de las células próximas al estomio.

En cuanto a las caras laterales de la cápsula debe señalarse la homogeneidad morfológica interespecífica de las células que las componen. Dado que no se ha realizado un minucioso estudio del número y disposición de estas células en cada una de las especies estudiadas, no se ha podido establecer un modelo de su distribución ni indicar la variabilidad posible. JARRET (1980) señala que el número y disposición de las células en las caras laterales de la cápsula son casi idénticos en la mayor parte de las familias avanzadas de helechos indusiados, tales como *Thelypteridaceae*, *Aspleniaceae*, *Aspidiaceae*, *Oleandraceae* y *Davalliaceae*, así como *Polypodiaceae* y

Grammitidaceae. Tanto en *A. ruta-muraria*, como en *A. subglandulosum*, el número de células de la pared de la cápsula es mayor que en el resto de las especies, lo que el mismo autor considera un carácter marcadamente primitivo, propio de los helechos gleiuenioides, frente a las familias arriba mencionadas.

A. ruta-muraria y *A. celtibericum* presentan el pedúnculo de los esporangios formado por dos series de células hasta su base, manteniendo únicamente una tercera fila adicional en el extremo distal. Según WAGNER (1953), la diferencia entre el pedúnculo uniseriado, propio de *Diellia*, *Asplenium* y *Ceterach*, y el biseriado de los helechos davalioides, se debe a que en los primeros la célula que origina el esporangio sufre una primera división transversal, mientras que en los segundos esta primera segmentación es oblicua. No se puede afirmar, sin embargo, que éste sea el caso en las dos especies en las que se presenta el carácter, a falta de información concreta sobre la ontogenia de los esporangios en las mismas.

En *A. celtibericum* se presenta, además, un elevado porcentaje de esporangios con el pedúnculo una o más veces ramificado en distintas alturas de su longitud, pero estas ramificaciones siempre están rematadas por una cápsula portadora de esporas maduras. No se han encontrado ni paráfisis ni estadios de regresión en alguna de las cápsulas, que pudieran hacer suponer un estado intermedio esporangio-paráfisis similar al descrito por PIRARD (1947) para el caso de los "esporangiastros" de *Vittaria scolopendrina* (*Vittariaceae*), en los que la función reproductora queda totalmente bloqueada.

La longitud de las filas adicionales (de la mayor de ellas) es muy variable en la distintas especies, desde las 70 μm en *A. trichomanes* hasta las 450 μm de *A. septentrionale*. En general hay una cierta correspondencia con el tamaño de la cápsula, excepto en *A. ceterach* y *A. scolopendrium*.

Las células que constituyen la lámina del indusio presentan patrones morfológicos característicos en algunos grupos de especies. Las células del margen y las de la lámina del indusio son netamente diferentes en su morfología en *A. marinum* y *A. onopteris*, mientras que no existe ninguna diferencia entre ambos tipos celulares en *A. celtibericum* y *A. septentrionale*. Las demás especies son intermedias en cuanto a éste carácter. En *A. septentrionale* y *A. ruta-muraria*, existen tricomas marginales, unicelulares y pluricelulares uniseriados respectivamente, en el margen libre. Puede señalarse este hecho, pues a menudo se considera entero el indusio del primero, mientras el segundo suele calificarse como fimbriado en las claves usuales de determinación (cf. CASTROVIEJO et al. 1986). Los tricomas pluricelulares se mencionan también en el margen del indusio de *A. lepidum* Presl, alotetraploide originado por hibridación entre *A. ruta-muraria* ssp. *dolomiticum* Lovis & Reichstein (diploide), y quizá *A. aegaeum* Lovis & Greuter (según Reichstein et al. 1973 in BROWNSEY 1976).

Al indusio se le atribuye habitualmente la función de protección de los esporangios en desarrollo. En esta protección también juega probablemente un papel la prominencia epidérmica desarrollada a lo largo de la vena fértil, que únicamente falta, y esto no de manera general, en *A. ceterach* y más raramente aún en *A. ruta-muraria*. GOEBEL (1905) describe una estructura similar (excrecencia anular) en *Polypodium obliquatum*, atribuyéndole igualmente función protectora, y cita también como otro ejemplo el caso de *A. scolopendrium*. La prominencia epidérmica es descrita también por SALVO et al. (1982), quienes la consideran característica del subgénero *Pleurosorus*. A la luz de nuestras observaciones, así como de las fuentes bibliográficas mencionadas (GOEBEL o.c.) la estructura del aparato productor de esporas en *A. subglandulosum* no difiere significativamente de la que se encuentra en otras especies. La mencionada cavidad de origen epidérmico en la cual se encuentran los esporangios (SALVO et al. o.c.: 461) se produce como consecuencia de la presencia de esta prominencia epidérmica, y por tanto está presente en todas las especies estudiadas (cf. BOWER 1928: 189).

El indusio y la prominencia epidérmica mantienen entre sí, lógicamente, una relación topográfica estrecha. Pueden diferenciarse, no obstante, dos situaciones: en la mayoría de las especies el indusio se sitúa directamente sobre la prominencia, compartiendo entonces ambas estructuras la función protectora, situación que se ha querido señalar por medio del término "base del indusio". Por su parte, en *A. ceterach*, *A. ruta-muraria*, *A. celtibericum* y *A. septentrionale*, el indusio aparece lateralmente a la prominencia, a la cual ahora no puede atribuirse el mismo papel protector.

Precisamente es en dos de estas especies en las que puede, en ocasiones, llegar a faltar la prominencia epidérmica.

La presencia o ausencia de indusio es, sin duda, un carácter taxonómico importante en los helechos. Pero no debe exagerarse su importancia, sobre todo en niveles genéricos o superiores, puesto que existen cada vez más evidencias acerca de su carácter fluctuante en muchos grupos (cf. WAGNER 1954). Únicamente falta el indusio en dos especies, *A. subglandulosum* y *A. ceterach*. En la segunda de ellas el indusio es rudimentario, cuando existe, y su ausencia se interpreta por tanto como carácter regresivo, mientras que la primera no presenta nunca indusio, hecho que ha sido interpretado como primitivo (SALVO et al. 1982), aunque el sistema vascular de esta especie presenta caracteres avanzados (CASTILLERO 1985). En *A. ceterach* la protección de los esporangios queda a cargo de las escamas abaxiales, que funcionalmente actúan como un auténtico indusio (o varios, en realidad). No puede decirse lo mismo, en nuestra opinión, de *A. subglandulosum* pues, en este caso, la presencia de pelos articulados, tanto en el envés como en el haz, contribuye sin duda a mantener las condiciones microclimáticas apropiadas para los tejidos foliares, pero no se observa en ellos ningún mecanismo de acción específico en relación con el aparato productor de esporas.

Una característica general en todas las especies estudiadas es que el tejido a partir del cual se desarrollan los esporangios se dispone directamente sobre la endodermis del haz conductor, como fue ya señalado por CHRISTENSEN (1938) para los géneros *Asplenium*, *Phyllitis*, *Ceterach* y *Pleurosorus*. En otros grupos de helechos (y este mismo autor lo describe para algunos géneros atirioideos, que él incluía también en esta familia), el tejido esporógeno aparece sobre una base parenquimática que lo eleva por encima de la epidermis foliar (cf. fig.14, BOWER 1923). La estructura, casi prominente, que sirve de base a los esporangios en este caso incluye necesariamente tejidos conductores, imprescindibles para la nutrición de los mismos (BOWER 1899), y ha sido denominada "placenta" por algunos autores (GOEBEL 1905, FONT QUER 1953), estableciendo una analogía con el reino animal. Como queda dicho, no es esto lo que sucede en *Asplenium*, y por esta razón nos hemos inclinado a definir receptáculo únicamente como el tejido a partir del cual se desarrollan los esporangios, precisando algo más la definición de BOWER (1899: base sobre la cual están insertos los esporangios).

La nutrición del tejido esporógeno queda asegurada en nuestro caso, pues, por la inmediata proximidad con el tejido vascular y, en relación con ello, son significativos dos hechos adicionales: a) el aumento en número de traqueidas que sucede siempre bajo el receptáculo, y b) la aparición en muchos casos de una pequeña ramificación xilemática en la región proximal del soro, dirigida precisamente hacia el receptáculo.

BOWER (1928) señala como característico del género *Asplenium* el mantenimiento de la individualidad del soro, indicando que no existen pruebas de fusión de soros. Esta afirmación es discutible según nuestras observaciones, debido a que la organización del aparato productor de esporas en táxones como *A. septentrionale*, *A. ruta-muraria* y *A. celibericum* permite suponer una fusión de soros, al menos en las venas fértiles submarginales, indicada por la sucesión de indusios independientes. Es significativo el hecho de que en estas especies aparezca siempre una pequeña ramificación xilemática, en la parte proximal del receptáculo, dirigida hacia éste. Curiosamente se observa la misma ramificación en *A. scolopendrium* (soro geminado), en este caso en el extremo distal. Aunque no se disponen aún de datos suficientes de comparación, quizá pudieran interpretarse estos hechos, en un contexto filogenético, como resultado de una reducción. Ya se ha comentado, además, cómo en *A. celibericum* se produce un estrechamiento del receptáculo, aún sin llegar a desaparecer, en la zona correspondiente a la superposición de dos indusios contiguos.

El caso de *A. scolopendrium* es enjuiciado de forma distinta por este mismo autor (BOWER o.c.), quien lo incluye entre los helechos blecnoides, caracterizados por la formación total o parcial de cenosoros. Otros autores, como CHRISTENSEN (1938) y COPELAND (1947), han criticado ya esta opinión, señalando el último de éstos que este soro puede interpretarse fácilmente como un soro doble. La estructura del aparato productor de esporas en esta especie revela claramente estar constituida por dos "soros" individuales, pero ambos mantienen una unidad estructural y funcional, como se desprende de la presencia de un tabique epidérmico de separación entre ambos, y del modo

peculiar de disponerse los indusios, con las láminas entrelazadas, haciendo mucho más efectiva su función protectora que si estuvieran simplemente dispuestas la una sobre la otra (lo que sólo ocurre en el caso poco frecuente de que el aparato productor de esporas sea de longitud excepcionalmente pequeña). Por esta razón se consideró inapropiado el término "bivalvar" referido a este indusio, y se pensó que podría sustituirse convenientemente por el de geminado, aplicable también al aparato productor de esporas de esta especie (cf. CHRISTENSEN 1938).

Así pues, anatómicamente, el aparato productor de esporas presenta una organización general semejante en las especies estudiadas pero, no obstante, aparecen algunas variaciones que pueden interpretarse en el sentido de la plasticidad morfológica de tal aparato, como se mencionaba en el glosario, incluso en un género morfológicamente homogéneo como *Asplenium*. Ello se traduce en la presencia de aparatos productores de esporas bien individualizados en algunas especies, mientras que en otras éstos pueden estar originados por fusiones en serie a lo largo de la misma vena, o bien ser de tipo intermedio como el aparato geminado de *A. scolopendrium*. En nuestra opinión, estos hechos pueden ser muy interesantes a la hora de establecer consideraciones filogenéticas sobre esta familia.

Finalmente, y aunque de manera colateral, parece interesante señalar aquí otra observación anatómica realizada en el presente estudio, como es la presencia de hidatodos en *A. onopteris* y *A. scolopendrium*. La existencia de hidatodos en helechos ya había sido mencionada para algunos géneros, por autores como SEN & SEN (1973), o PARIHAR (1977, véase p. ej. fig. 836 in VON DENFFER et al. 1986), pero no conocemos menciones anteriores acerca de su presencia en el género *Asplenium*.

CONCLUSIONES.

- Se encuentra cierta variabilidad interespecífica, taxonómicamente significativa, en los esporangios de aspleniáceas. Así, existe epistomio sólo en *A. celtibericum*; las caras laterales de la cápsula presentan mayor número de células en *A. ruta-muraria* y *A. subglandulosum* frente al resto de las especies; el pedúnculo del esporangio está formado por dos filas celulares hasta su base en *A. ruta-muraria* y *A. celtibericum*, mientras que es uniseriado en las demás especies; *A. celtibericum* presenta, por fin, esporangios con pedúnculos ramificados, rematados todos ellos por cápsulas funcionales.

- En todas las especies estudiadas, algunas o todas las células que forman el pedúnculo de los esporangios presentan tenues reforzamientos transversales en su pared, que no habían sido señalados en la literatura.

- A lo largo de la vena fértil se desarrolla una prominencia epidérmica en el aparato productor de esporas. En algunas especies esta prominencia forma, en unión con el indusio, la estructura que hemos llamado base del indusio.

- Según la estructura general que presenta el aparato productor de esporas en las distintas especies, pueden distinguirse tres tipos: en *A. marinum*, *A. trichomanes*, *A. onopteris*, *A. ceterach* y *A. subglandulosum*, éste aparece como una entidad individualizada. *A. scolopendrium* tiene un aparato productor de esporas geminado, constituyendo el conjunto una unidad funcional. Por último, los caracteres que presentan *A. septentrionale*, *A. ruta-muraria*, y *A. celtibericum*, a este respecto permiten interpretar su aparato productor de esporas (salvo cuando no se desarrolla sobre las venas submarginales) como resultante de un proceso de fusión.

- En estas cuatro últimas especies existe una pequeña ramificación del xilema bajo el receptáculo, que quizá pueda interpretarse como resultado de una reducción de la fronde.

BIBLIOGRAFIA.

- BOWER, F.O. (1899). Studies in the morphology of spore-producing members. Nº IV. The leptosporangiate ferns. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 192 : 29-138.
- BOWER, F.O. (1923). *The Ferns*, Vol. I. Camb. Univ. Press.
- BOWER, F.O. (1926). *The Ferns*, Vol. II. Camb. Univ. Press.
- BOWER, F.O. (1928). *The Ferns*, Vol III. Camb. Univ. Press.
- BROWNSEY, P.J. (1976). A biosystematic investigation of the *Asplenium lepidum* complex. *Bot. J. Linn. Soc.*, 72 : 235-267.
- CASTILLERO, J. (1985). *Estudio de la arquitectura histológica del sistema vascular del genero Asplenium. Implicaciones taxonómicas*. Tesis de Licenciatura. Univ. del País Vasco.
- CASTROVIEJO, S., LAINZ, M., LOPEZ GONZALEZ, G., MONTSERRAT, P., MUÑOZ GARMENDIA, F., PAIVA, J. & VILLAR, L., eds. (1986). *Flora Iberica*. Vol. I. 575 pp. C.S.I.C. Madrid.
- CHRISTENSEN, C. (1938). Filicinae in VERDOORN, F. (ed.) *Manual of Pteridology* : 522-550. Martinus Nijhoff. The Hague.
- COPELAND, E. B. (1947). *Genera Filicum*. 247 pp. Chronica botanica. Waltham. Massachusetts.
- FONT QUER, P. (1953). *Diccionario de Botánica*. 1244 pp. Labor. Barcelona.
- GOEBEL, K. (1905). *Organography of plants*. Part II. 707pp. Clarendon. Oxford.
- HOLTTUM, R.E. (1954). The classification of ferns: The present position and some thoughts on future developments. VIIIe Congr. Intern. Bot. Rapports & Communications. Sect. 2, 4, 5, 6 : 5-8.
- JARRET, F.M. (1980). Studies in the classification of the leptosporangiate ferns: I. The affinities of the Polypodiaceae sensu stricto and the Grammitidaceae. *Kew Bulletin*, 34(4) : 825-833.
- LOVIS, J.D. (1973). A biosystematic approach to phylogenetic problems and its application to the Aspleniaceae. *Bot. J. Linn. Soc.*, 67 (Suppl. 1) : 211-227.
- OTEO, C., RENOBALLES, G. & SALVO, A.E. (1989). *Descripción del aparato productor de esporas en algunas aspleniáceas ibéricas interesantes*.
- PARIHAR, N.S. (1977). *Biology and morphology of the Pteridophytes*. 661pp. Central Book Depot. Allahabad.
- PIRARD, N. (1947). Sporangies, paraphyses et organes connexes chez les fougères. *La Cellule*, 51 : 155-184.
- ROBERTS, R.H. (1980). *Polypodium macaronesicum* and *P. australe*: a morphological comparison. *Fern Gazette*, 12 (2) : 69-74.
- SALVO, A.E. (1982). *Flora pteridofítica de Andalucía*. Tesis doctoral inédita. Universidad de Málaga.
- SALVO, A.E., PRADA, C. & DIAZ, T. (1982). Revisión del género *Asplenium* L. subgénero *Pleurosus* (Fée) Salvo, Prada & Díaz. *Candollea*, 37 : 457-484.
- SEN, U. & SEN, T. (1973). Anatomical relationships between the *Oleandra* and *Nephrolepis* groups. *Bot. J. Linn. Soc.*, 67(Supl. 1) : 155-172. .
- TRYON, R. & A. TRYON (1982). *Ferns and allied plants, with special reference to Tropical America*. 857 pp. Springer Verlag. New York.
- VON DENFFER, D., BRESINSKY, A., EHRENDORFER, F. & ZIEGLER, H. (1986). *Tratado de Botánica*. 1098 pp. Marín. Barcelona.
- WAGNER, W.H. (1953). The genus *Diellia* and the value of characters in determining fern affinities. *American Journal of Botany*, 40 : 34-40.
- WAGNER, W.H. (1954). The evidence used in recent classification of the Ferns. VIIIe Congr. Intern. Bot. Rapports & Communications. Sect. 2, 4, 5, 6: 9-15.
- WILSON, K.A. (1959). Sporangia of the fern genera allied with *Polypodium* and *Vittaria*. *Contrib. Gray Herb.*, 185 : 97-127.
- WILSON, K.A. (1960). The leptosporangium of the New Zealand fern *Anarthropteris dictyopteris*. *Contrib. Gray Herb.*, 187 : 53-59.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca-1990

ASPLENIUM OBOVATUM VIV. EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

E. PANGUA*, C. PRADA*, A. CASTILLO**
& A.E. SALVO***

*Depto. de Biología Vegetal I. Facultad de Biología.
Universidad Complutense. 28040 Madrid.

**Estación Experimental de Zonas Áridas. 04001 Almería.

***Depto. de Botánica. Facultad de Ciencias. 29080 Málaga.

Resumen.

Se estudian los caracteres morfológicos de la fronde, epidermis y esporas de 48 muestras correspondientes a *A. obovatum*, *A. billotii*, *A. foreziense* y *A. fontanum*, así como las dimensiones de las esporas y estomas. El análisis de estos caracteres, especialmente los cuantitativos y la morfología de los dientes de las pínulas nos inducen a afirmar que *A. obovatum* forma parte de la flora pteridofítica peninsular. Se incluye una clave para la diferenciación de los cuatro táxones.

Palabras clave: Pteridophyta, *Asplenium*, taxonomía, Península Ibérica.

Summary.

Fronde, epidermis and spore morphology from 48 samples of *A. obovatum*, *A. billotii*, *A. foreziense* and *A. fontanum* as well as size of spores and stomates are studied. The analysis of these characters, specially the quantitative ones and teeth's shape, led us to confirm the presence of *A. obovatum* in the Iberian Peninsula. A diagnostic key of the four species is presented.

Key words: Pteridophyta, *Asplenium*, taxonomy, Iberian Peninsula.

INTRODUCCIÓN.

Las especies europeas del género *Asplenium* han sido estudiadas ampliamente y en profundidad por numerosos investigadores, quienes han podido establecer, mediante la observación del comportamiento meiótico de los cromosomas en híbridos sintéticos, las relaciones interespecíficas en diferentes complejos de especies que incluyen tanto diploides como derivados auto y aloploidos.

Entre las especies relacionadas, el grupo formado por *A. fontanum* (L.) Bernh., *A. petrarchae* (Guérin) DC., *A. majoricum* Litard., *A. obovatum* Viv., *A. foreziense* Le Grand ex Héribaud y *A. billotii* F.W. Schultz ha sido estudiado recientemente por SLEEP (1983), quien ha obtenido los resultados que se resumen en la fig. 1; de ellas, las tres últimas presentan una cierta similitud morfológica, lo que dificulta su identificación y, por tanto, el conocimiento de su distribución precisa, habiendo sido confundidas con frecuencia.

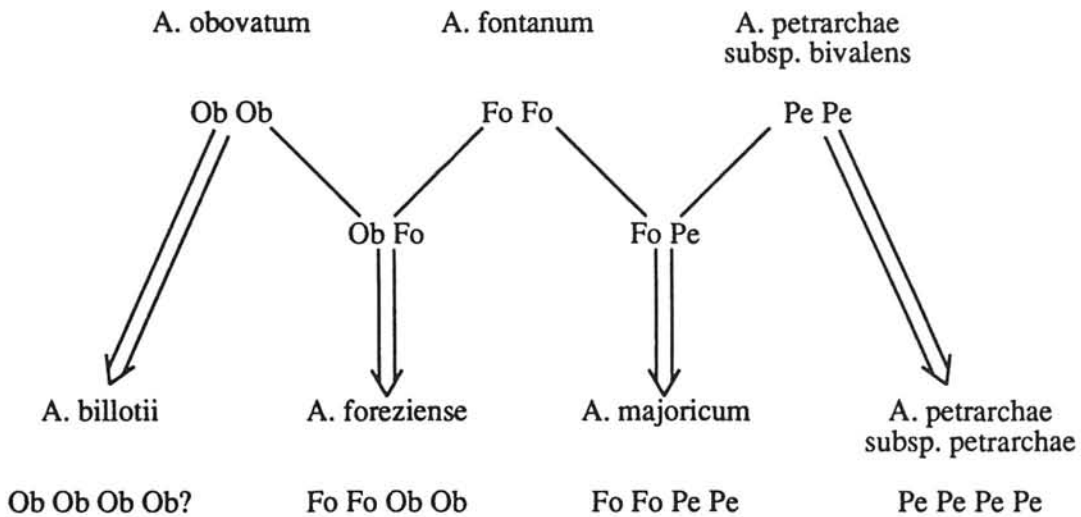


Fig. 1. Esquema que muestra el origen e interrelaciones de los taxones estudiados, elaborado a partir de los resultados de SLEEP (1983).

Al revisar material de este grupo para el estudio palinológico que estamos realizando en la familia *Aspleniaceae*, encontramos algunas muestras que, bajo *A. billotii* o *A. foreziense*, presentaban tamaños esporales pequeños, coincidiendo que en esos ejemplares la morfología de las frondes se ajustaba a la descrita para *A. obovatum*. SAGREDO (1987) incluye *A. obovatum* en el catálogo de los pteridófitos de Almería, pero por las localidades que señala pensamos que probablemente se refiera a *A. foreziense*, relativamente frecuente en esa provincia. En cualquier caso, el hecho de que el material examinado por nosotros pudiese corresponder a *A. obovatum*, cuya presencia en la Península Ibérica ha sido rechazada (SALVO & al. 1984; GREUTER & al. 1984; NOGUEIRA & ORMONDE 1986), o considerada dudosa (SLEEP 1983; DERRICK & al. 1987), nos animó a estudiar más detalladamente estas tres especies, así como *A. fontanum*, emparentada con *A. foreziense*, con la que también ha sido a veces confundida.



Fig. 2. Siluetas de las frondes: a-b, *A. obovatum*; c-d, *A. fontanum*; e-f, *A. foreziense*; g-h, *A. billotii*.

A. obovatum y *A. fontanum* son especies diploides, la primera presente en Canarias y de distribución relictica dentro de la región mediterránea, ligada a las costas y con preferencia por los sustratos silíceos; la segunda, calcícola, del centro y suroeste de Europa y norte de África.

A. billotii es un autotetraploide derivado, al parecer, de *A. obovatum* o de una forma con cromosomas homólogos a éste (SLEEP, 1983). Su distribución es fundamentalmente atlántica, macaronésica y también está presente en el oeste de la región mediterránea, localizándose generalmente sobre sustrato silíceo; *A. foreziense*, alotetraploide derivado de *A. obovatum* y *A. fontanum*, se localiza en el centro y sur de Europa, y está ligada especialmente a sustratos graníticos.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Se han estudiado 48 muestras, que son las indicadas en el Apéndice I. En el caso de *A. obovatum* una de las muestras estudiadas es de procedencia italiana, y la hemos incluido con el fin de comparar sus caracteres con las peninsulares.

Para el estudio de la epidermis de la cara abaxial de las pinnas éstas se han rehidratado, manteniéndolas en agua durante 24 horas para poder separar la epidermis inferior, que posteriormente fue tratada con hipoclorito sódico durante 5 minutos y lavada con agua, para su observación microscópica.

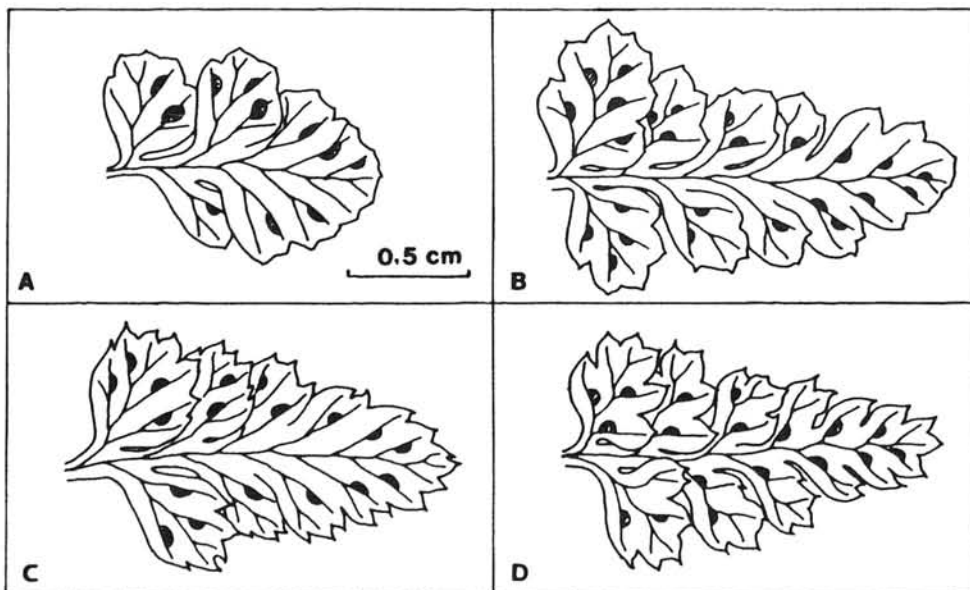


Fig. 3. Dibujo con cámara clara de las pinnas medias. A, *A. obovatum*; B, *A. foreziense*; C, *A. billotii* (pínula basal); D, *A. fontanum*.

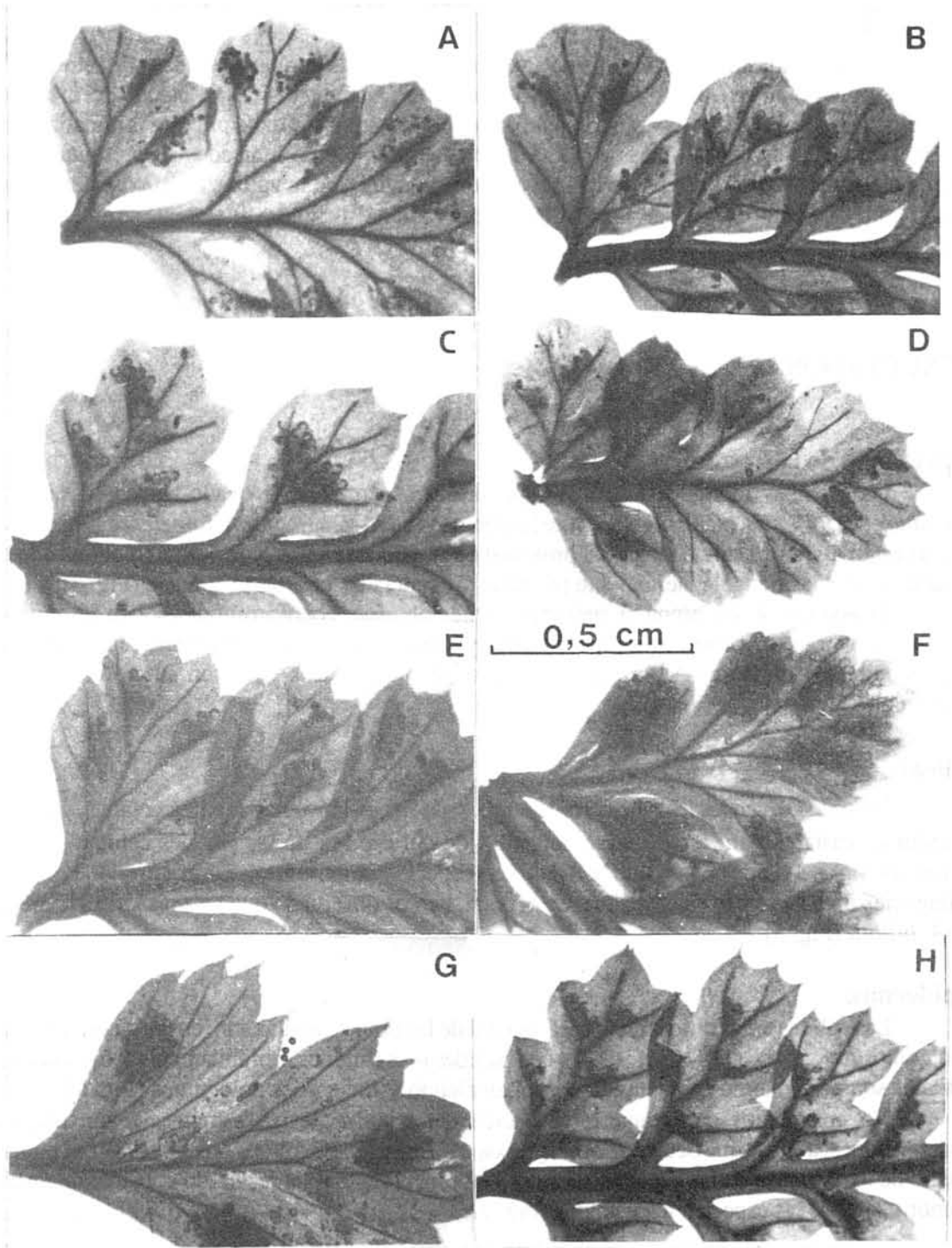


Fig. 4. Detalle de las pinnulas. A-B, *A. obovatum*; C-D, *A. foreziense*; E-G, *A. billotii*; H, *A. fontanum*.

El tamaño de los estomas se ha determinado en cada muestra a partir de 30 medidas, referidas a la longitud de las células oclusivas.

Las esporas se han estudiado mediante microscopía óptica montadas directamente de los soros en glicerogelatina.

En cada muestra se han efectuado 30 medidas de la longitud y anchura referidas al exosporio, así como de la altura del perisporio. La ornamentación se ha estudiado mediante microscopía electrónica de barrido, montando las muestras sin tratamiento previo a la metalización. Las medias y desviaciones típicas de las variables anteriormente indicadas se presentan en el Apéndice II. A partir de estos datos se ha realizado el análisis de la varianza, así como un test de rangos a fin de determinar qué grupos son significativamente distintos; finalmente se ha estudiado el grado de dependencia lineal de las cuatro variables.

RESULTADOS.

Morfología de la fronde.

Los táxones incluidos en este grupo presentan frondes de ovado-lanceoladas, en *A. obovatum* y *A. billotii* a más estrechamente lanceoladas en *A. fontanum* y *A. foreziense* (Fig. 2). Las pinnas están divididas sólo en la mitad proximal en *A. obovatum* y *A. foreziense*, mientras que las otras dos especies tienen generalmente pínulas diferenciadas casi hasta el ápice (Fig. 3).

El margen de las pínulas presenta dientes obtusos, poco profundos y con un mucrón inconspicuo en *A. obovatum*, más pronunciados y rematados por un largo mucrón en *A. billotii* y *A. fontanum*, mientras que *A. foreziense* tiene los dientes obtusos y con un mucrón corto pero claramente diferenciado (Fig. 4).

Páleas.

En todos los casos las páleas son clatradas, de linear-lanceoladas a lanceoladas, variando el color de castaño claro a casi negro dependiendo del espesor de las paredes celulares. En *A. fontanum* son de 3-4 mm de longitud, y en las otras especies varían entre 4-8 mm, sin que se aprecien diferencias notables entre ellas aunque, en general, hemos observado que las más largas aparecen en *A. billotii* (Fig. 5).

Epidermis.

Las células epidérmicas de la cara abaxial de las pinnas medias son, en los cuatro táxones, anomomorfas (VAN COTTEN, 1970), con paredes más o menos profundamente lobuladas. Los estomas son principalmente anomocíticos, apareciendo sólo algunos polocíticos (Fig. 6).

No conocemos datos anteriores acerca del tamaño de los estomas; según nuestras observaciones, al igual que ocurre en otros grupos de *Asplenium* (PANGUA & al., 1989), el tamaño medio de los estomas de las especies diploides de este complejo ha resultado considerablemente menor que el de las especies tetraploides (Fig. 7A).

Esporas.

En los cuatro táxones estudiados las esporas son monoletas, elípticas en vista polar y con el perisporio formando pliegues grandes más o menos anastomosados. En *A. obovatum*, *A. foreziense* y *A. billotii* son bastante homogéneas; pertenecen al tipo que hemos denominado flaviforme-imperforado (PANGUA & PRADA, 1988), con las crestas de los pliegues dentadas,

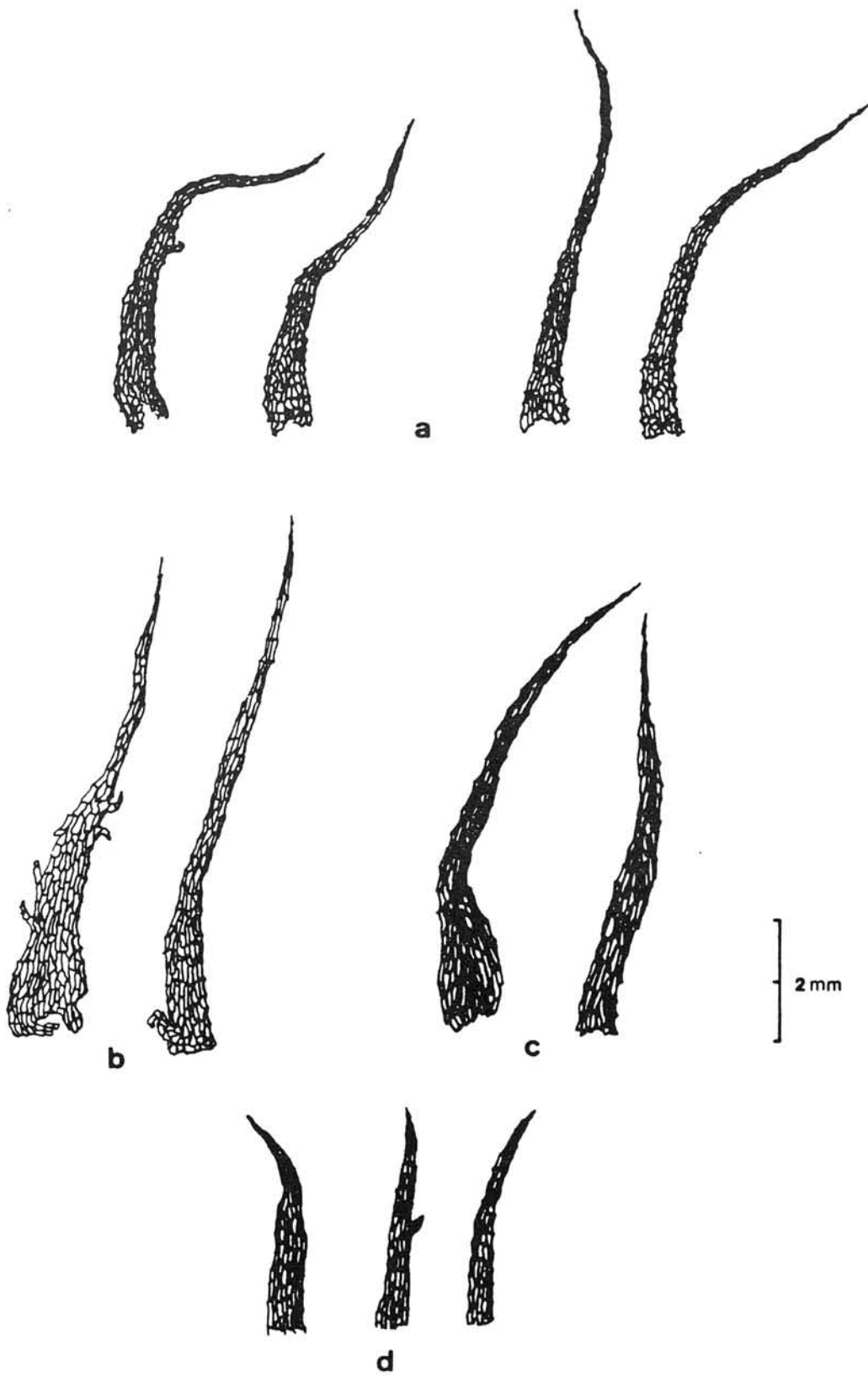


Fig. 5. Páneas del rizoma: a, *A. obovatum*; b, *A. billotii*; c, *A. foreziense*; d, *A. fontanum*.

pudiendo presentar algunas perforaciones en la base de los pliegues, sin que constituyan un elemento escultural importante. Los pliegues de *A. obovatum* tienden a delimitar aréolas más o menos poligonales bien definidas, mientras que en *A. foreziense* y *A. billotii* las aréolas suelen estar divididas por pequeños pliegues secundarios.

A. fontanum se diferencia claramente por tener las esporas del tipo flaviforme-fenestrado. El número de perforaciones es variable, llegando a tener el perisporio de aspecto casi reticulado (MARTIN, 1984). (Figs. 8 y 9).

Los valores medios de la longitud de las esporas se comparan en la Fig. 10 con los obtenidos por otros autores.

Al efectuar las curvas teóricas de la longitud esporal para cada taxon (Fig. 7 B) se aprecia que la correspondiente a *A. obovatum* queda claramente separada de las otras tres, que se solapan en gran medida.

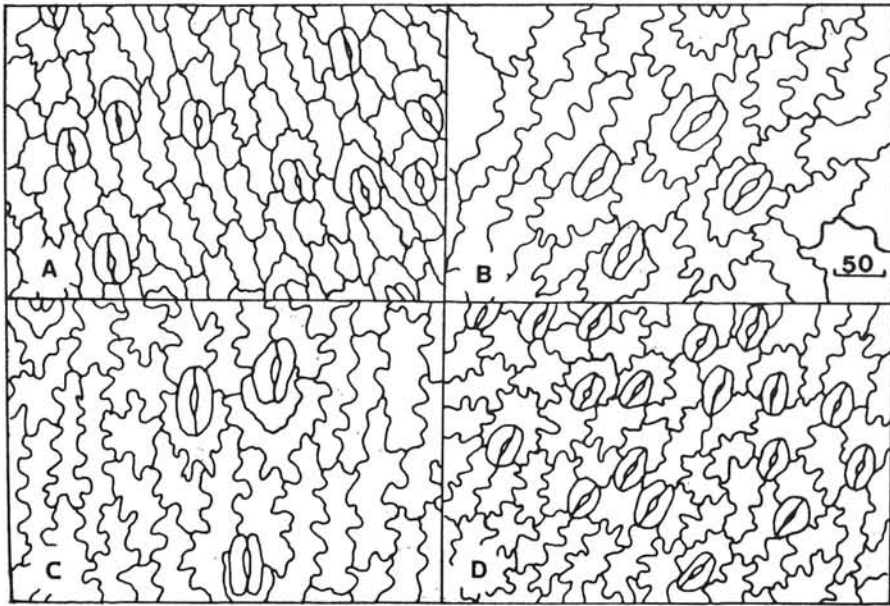


Fig. 6. Epidermis abaxial de las pinnas: A, *A. obovatum*; B, *A. foreziense*; C, *A. billotii*; D, *A. fontanum*. La escala en micras.

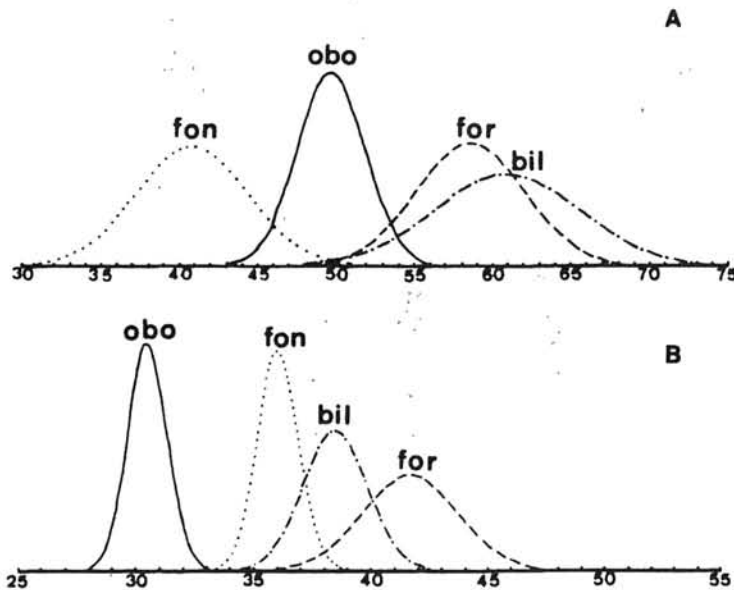


Fig. 7. Representación gráfica de las curvas teóricas de los cuatro táxones estudiados correspondientes a: A, longitud de las células oclusivas; B, longitud de las esporas. fon, *A. fontanum*; obo, *A. obovatum*; for, *A. foreziense*; bil, *A. billotii*.

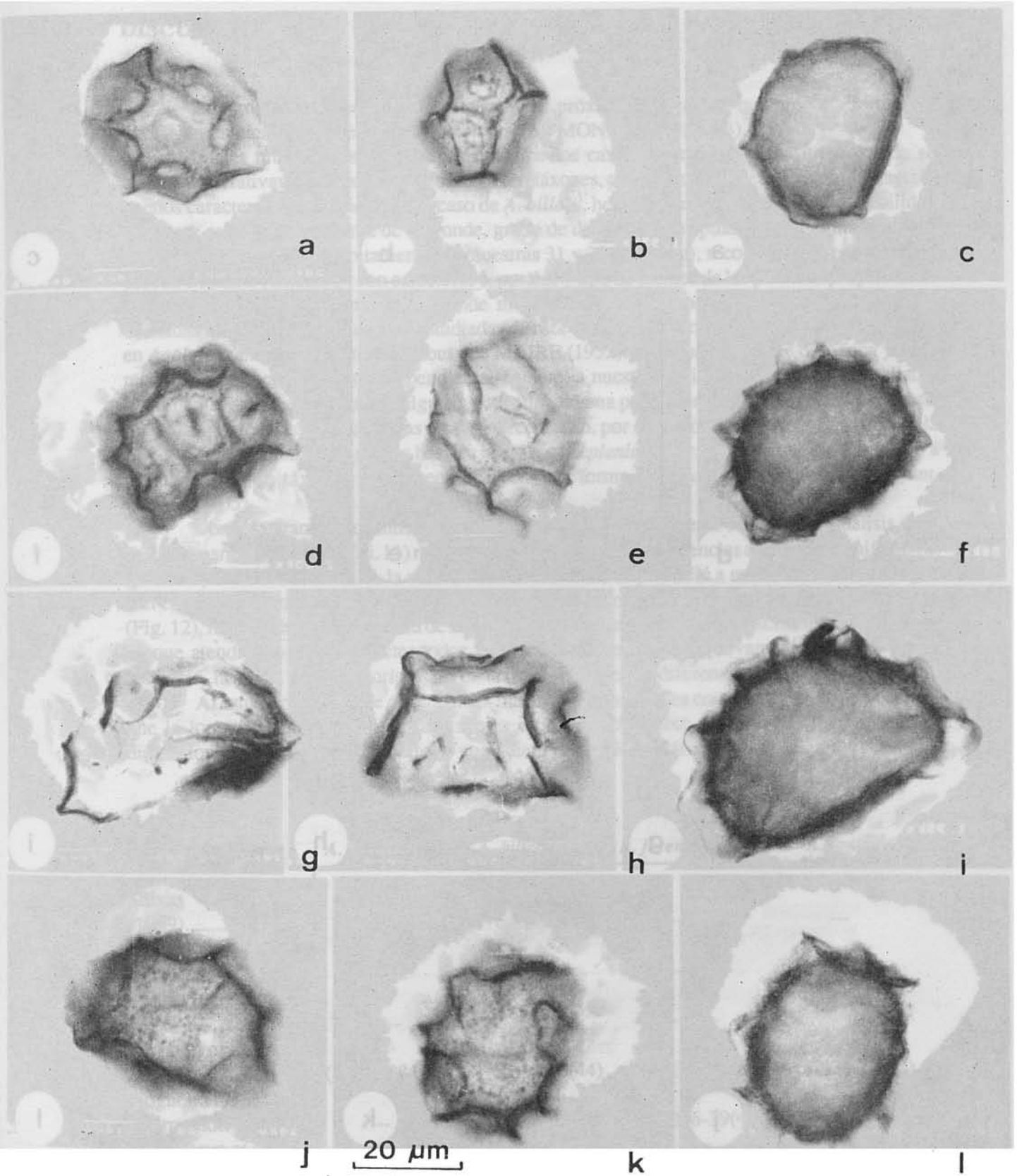


Fig. 8. Morfología esporal: a-c, *A. obovatum*; d-f, *A. billotii*; g-i, *A. foreziense*; j-l, *A. fontanum*. (Microfotografías ópticas).

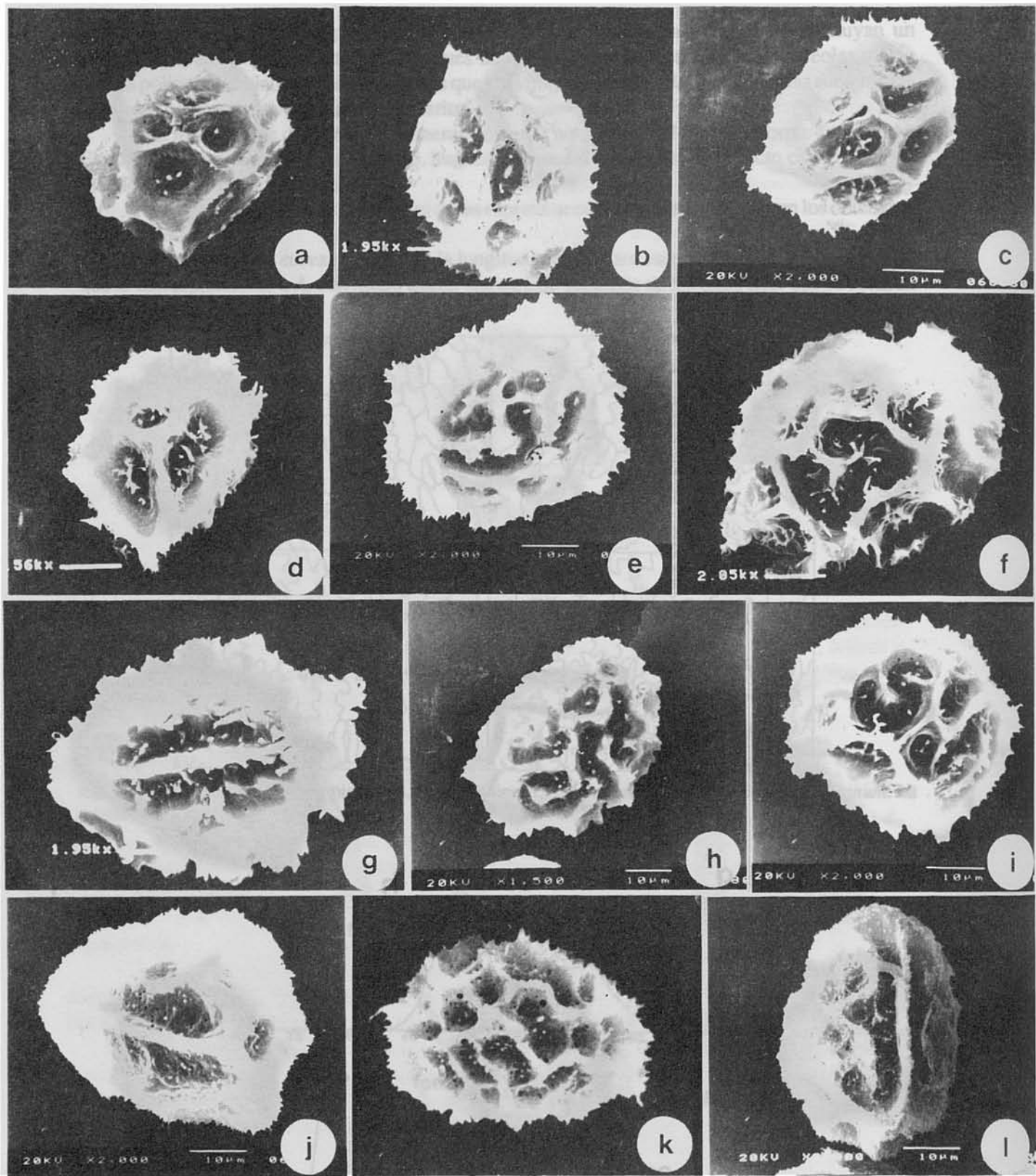


Fig. 9. Detalle del perisporio: a-c, *A. obovatum*; d-f, *A. billoii*; g-i, *A. foreziense*; j-l, *A. fontanum*. (Microfotografías electrónicas de barrido).

DISCUSIÓN

Este grupo de especies, morfológicamente próximas, parece ser que presenta formas de transición en ciertas áreas en las que conviven (AYMONIN, 1969; 1974).

En las muestras estudiadas por nosotros los caracteres morfológicos de la fronde se mantienen relativamente constantes en los cuatro táxones, por lo que consideramos que pueden ser buenos caracteres diagnósticos; en el caso de *A. billotii*, hemos observado una mayor variabilidad en lo que se refiere a la forma de la fronde, grado de división de las pinnas y, en algún caso, a la forma de los dientes. Concretamente las muestras 31 y 32 (Fig. 2, g), recolectadas en el Barranco del Río Maitena (Granada), con caracteres esporales y tipo de dientes de las pínulas propios de *A. billotii* (Fig. 4, G), presentaban la fronde más estrechamente lanceolada y las pinnas menos divididas que en las otras muestras estudiadas de esta especie; estos caracteres nos hicieron pensar en *A. obovatum* var. *numidicum* Trabut que MAIRE (1952) indica para el Norte de África y cuyo reconocimiento como taxon independiente requiere, a nuestro juicio, un estudio más detallado. Finalmente, hay que señalar que algunas veces una misma población de *Asplenium billotii* puede presentar, junto a las formas típicas otras que recuerdan, por el contorno y grado de división de la fronde, y por tener algunas pinnas basales reflejas, a *Asplenium foreziense*, lo que ha conducido a la descripción de táxones infraespecíficos como la forma *iglesiasii* Laínz (sub *A. obovatum*, LAINZ, 1955).

Con los caracteres cuantitativos de las esporas y estomas, se ha efectuado el análisis de la varianza para cada carácter (Fi. 11) resultando en todos los casos diferencias altamente significativas ($p < 0.05$) entre los táxones. A la vista de estos resultados se procedió a realizar un test de rangos con el fin de determinar qué grupos son significativamente distintos con relación a cada variable (Fig. 12), resultando que la longitud de las esporas es la variable que mejor discrimina entre grupos, ya que atendiendo a este carácter todos los táxones difieren significativamente entre sí; por el contrario, la altura del perisporio es un carácter poco útil en la diferenciación de los táxones.

Al estudiar el grado de dependencia lineal de unas variables con otras (Fig. 13), se observa que la longitud y la anchura de las esporas están estrechamente relacionadas, por lo que las dimensiones se pueden determinar por cualquiera de los dos parámetros.

	<i>A. obovatum</i>	<i>A. billotii</i>	<i>A. foreziense</i>	<i>A. fontanum</i>
Shivas (1969).....	c.35	c.53	---	---
Labatut et al. (1984).....	25-32	32-38	---	---
Martin (1984).....	---	---	---	---
Ferrarini et al. (1986).....	(26)32.08(38)	(32)37.20(44)	(32)36.72(42)	(32)36.72(42)
Nogueira & Ormonde (1986).	---	(30)33-42(45)	(30)36-39(45)	(28)30-34(36)
Pérez Raya et al (1986).....	---	36.24-39.92	40.96-43.64	---
-----	29.0-31.1	36.0-41.4	37.2-44.1	34.7-37.3

Fig.10. Cuadro resumen de los valores medios de la longitud de las esporas ofrecidos por diversos autores. Medidas expresadas en micras. Los últimos valores corresponden a las medias mínimas y máximas para cada taxon obtenidas por nosotros.

Variable L By Variable TX	LONGITUD ESPORA TAXON				
Analysis of Variance					
Source	D.F.	Sum of Squares	Mean Squares	F Ratio	F Prob.
Between Groups	3	375.4761	125.1587	55.3007	.0000
Within Groups	44	99.5825	2.2632		
Total	47	475.0586			

Variable A By Variable TX	ANCHURA ESPORA TAXON				
Analysis of Variance					
Source	D.F.	Sum of Squares	Mean Squares	F Ratio	F Prob.
Between Groups	3	128.3324	42.7775	28.4813	.0000
Within Groups	44	66.0858	1.5020		
Total	47	194.4182			

Variable O By Variable TX	ALTURA DEL PERISPORIO TAXON				
Analysis of Variance					
Source	D.F.	Sum of Squares	Mean Squares	F Ratio	F Prob.
Between Groups	3	8.3000	2.7667	6.3722	.0011
Within Groups	44	19.1038	.4342		
Total	47	27.4038			

Variable E By Variable TX	LONGITUD ESTOMAS TAXON				
Analysis of Variance					
Source	D.F.	Sum of Squares	Mean Squares	F Ratio	F Prob.
Between Groups	3	2243.0304	747.6768	40.1360	.0000
Within Groups	44	819.6583	18.6286		
Total	47	3062.6887			

Fig. 11. Resultados del análisis de la varianza para los cuatro caracteres medidos.

BARRINGTON & al. (1986), al estudiar varios complejos poliploides de pteridófitos de Norteamérica, llegan a la conclusión de que el tamaño de las esporas y estomas de los poliploides dependen del tamaño de las células de los progenitores diploides y del nivel de ploidía.

En el grupo de especies que nos ocupa se puede observar que, al igual que ocurre en otros géneros de pteridófitos, los tamaños celulares de especies diploides son muy diferentes; si analizamos las curvas teóricas obtenidas para la longitud de estomas y de esporas (Figs. 7 A y B) se observa que en el caso de los estomas, *A. fontanum* presenta los valores más bajos, y su derivado alotetraploide *A. foreziense* posee tamaños celulares menores que *A. billotii*, autotetraploide derivado de *A. obovatum*. En el caso de la longitud de las esporas *A. fontanum* es el diploide que las presenta de mayor tamaño, y de acuerdo con los resultados de BARRINGTON & al. (1986) esto justificaría que *A. foreziense* las posea de mayor tamaño que *A. billotii*.

Al representar los individuos estudiados en el plano definido por la longitud de esporas y estomas (Fig. 14) se puede apreciar que aparecen tres grupos claramente diferenciados; *A. fontanum* se separa del resto por el menor tamaño de los estomas, situándose el punto de corte de las curvas de *A. fontanum* y *A. obovatum* en 46 μm ; estas dos especies están aún más separadas si se atiende a la longitud esporal ya que los valores no se solapan. En cuanto a los tetraploides, forman una nube de puntos aislada de los diploides pero sin poder diferenciarse entre ellos.

A la vista de los caracteres antes analizados sostenemos que *A. obovatum* está presente en la Península Ibérica, hasta ahora detectada en puntos costeros de Almería y Gerona. Los cuatro táxones estudiados se pueden identificar mediante la siguiente clave:

- 1.- Pínnulas con dientes anchos, poco profundos, obtusos, con un mucrón más o menos conspicuo 2.
- 1.- Pínnulas con dientes estrechos, profundos, agudos, cuspidados..... 3.
- 2.- Pinnas divididas sólo en la mitad proximal: pínnulas más o menos orbiculares; dientes con un mucrón apenas perceptible. Esporas de hasta 32 μm *A. obovatum*.
- 2.- Pinnas divididas casi en toda su extensión; pínnulas más o menos ovadas; dientes divergentes con un mucrón claramente diferenciado. Esporas generalmente mayores de 40 μm *A. foreziense*.
- 3.- Lámina anchamente lanceolada; pínnulas con dientes largamente cuspidados, con frecuencia recurvados enfrentándose pares de dientes contiguos *A. billoti*
- 3.- Lámina estrechamente lanceolada; pínnulas con dientes cuspidados, con frecuencia arqueados hacia el ápice de la pinna *A. fontanum*.

Variable L					Variable A				
	obo	fon	bil	for		obo	fon	bil	for
obo					obo				
fon	*				fon	*			
bil	*	*			bil	*			
for	*	*	*		for	*	*	*	

Variable O					Variable E				
	obo	fon	bil	for		obo	fon	bil	for
obo					obo		*		
fon	*				fon				
bil	*			*	bil	*	*		
for					for	*	*		

Fig. 12. Resultado de la aplicación del test de rangos. El * indica diferencias significativas.

Correlations:	L	A	O	E
L	1.000 (48) P=.	.9368 (48) P=.000	.0647 (48) P=.331	.3728 (48) P=.005
A	.9368 (48) P=.000	1.0000 (48) P=.	.0528 (48) P=.361	.2838 (48) P=.025
O	.0647 (48) P=.331	.0528 (48) P=.361	1.0000 (48) P=.	-.0292 (48) P=.422
E	.3728 (48) P=.005	.2838 (48) P=.025	-.0292 (48) P=.422	1.0000 (48) P=.

(Coefficient / (Cases) / 1-tailed Significance)
 "." is printed if a coefficient cannot be computed

Fig. 13. Matriz de correlación lineal de las variables.

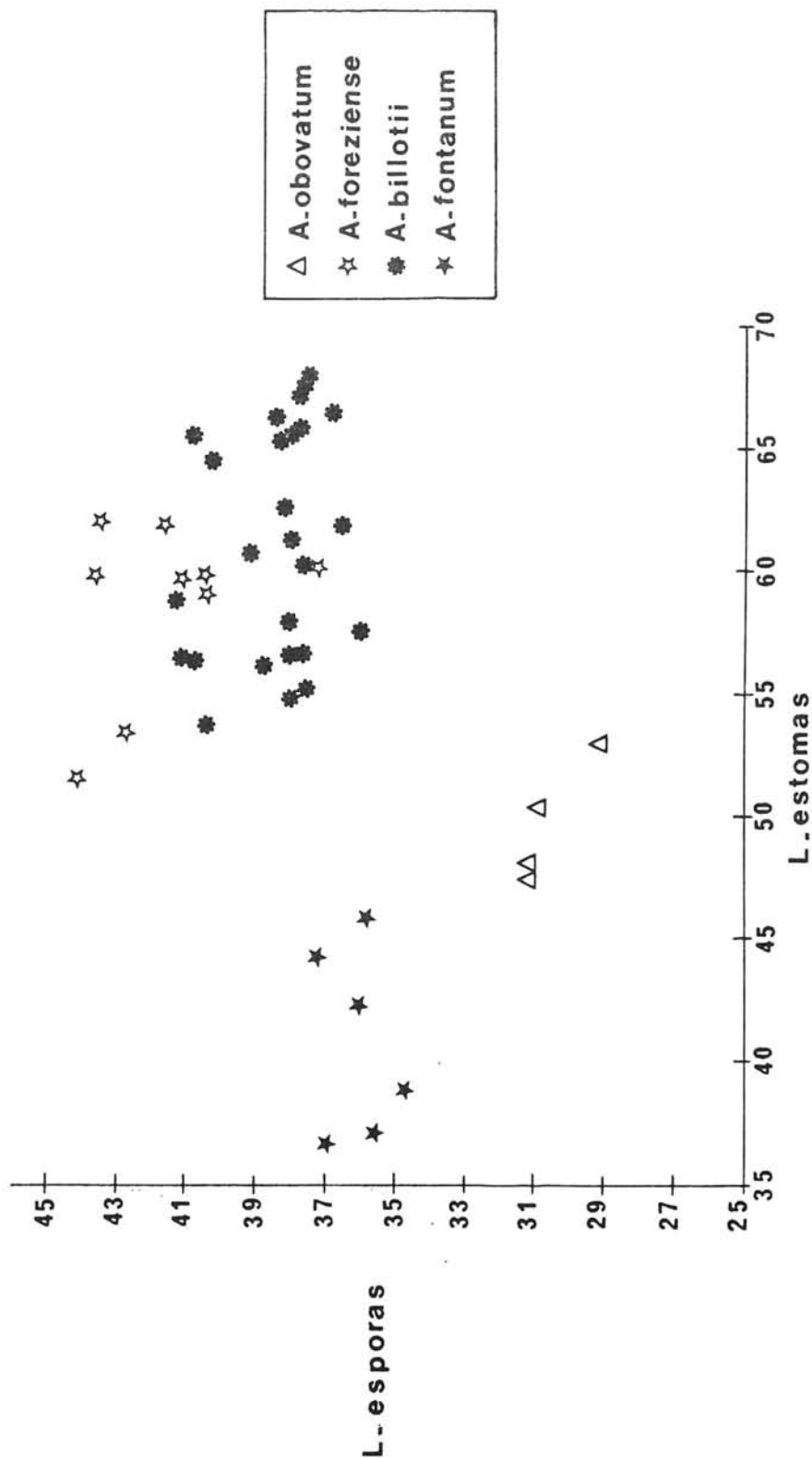


Fig. 14. Posición de los individuos estudiados en el plano definido por la longitud de las esporas y estomas. (Valores en micras).

BIBLIOGRAFÍA.

- AYMONIN, G.G. (1969). Sur l'identification de quelques *Asplenium* (groupe "lanceolatum") de l'ouest du Massif Central français. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 116: 75-80.
- AYMONIN, G.G. (1974). L'*Asplenium obovatum* Viv., plante de Corse. Observations sur la définition de l'espèce. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 121: 61-65.
- BARRINGTON, D.S., PARIS, C.A. & RANKER, T.A. (1986). Systematic Inferences from Spore and Stomate Size in the Ferns. *Amer. Fern J.*, 76: 149-159.
- DERRICK, L.N., JERMY, A.C. & PAUL, A.M. (1987). Checklist of European Pteridophytes. *Sommerfeltia*, 6: 1-94.
- FERRARINI, E., CIAMPOLINI, F., PICHI SERMOLLI, R.E.G. & MARCHETTI, D. (1986). Iconographia palynologica Pteridophytorum Italiae. *Webbia*, 40: 1-202.
- GREUTER, W., BURDET, H.M. & LONG, G. eds., (1984). *Med-Checklist 1 (ed. 2). Pteridophyta Gimnospermae. Dicotyledones (Acanthaceae-Cneoraceae)*. Ginebra.
- LABATUT, A., PRELLI, R. & SCHNELLER, J. (1984). *Asplenium obovatum* in Brittany, NW France. *Fern Gaz.*, 12: 331-333.
- LAINZ, M. (1955). Aportaciones al conocimiento de la flora gallega I. *Broteria (Ciencias Naturales)* 24: 153-160.
- MAIRE, R. (1952). *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. I. Ed. Lechevalier. Paris.
- MARTIN, J. (1984). Study of the spores of "*Asplenium fontanum*" (L.) Bernh. *Webbia*, 38: 757-764.
- NOGUEIRA, I. & ORMONDE, J. (1986). Genero *Asplenium*, in Castroviejo & al. (eds.) *Flora Ibérica*, I: 90-104. C.S.I.C. Madrid.
- PANGUA, E., PRADA, C. & MARQUINA, A. (1989). Las subespecies de *Asplenium trichomanes* L. en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Botánica Complutensis*, 14: 87-104.
- PANGUA, E. & PRADA, C. (1988) Tipos esporales en Aspleniáceas Ibéricas. *Lagascalia*, 15 (Extra): 157-167.
- PÉREZ-RAYA, F., CASARES PORCEL, M., MOLERO-MESA, J. & GONZÁLEZ-TEJERO, M.R. (1986). Estudio palinológico del género *Asplenium* L. en Sierra Nevada (Andalucía, España). *Candollea*, 41: 369-380.
- SAGREDO, R. (1987). *Flora de Almería*. Instituto de Estudios Almerienses.
- SALVO, A.E., CABEZUDO, B. & ESPAÑA, L. (1984) Atlas de la Pteridoflora Ibérica y Balear. *Acta Bot. Malacitana*, 9: 105-128.
- SHIVAS, M.G. (1969). A citotaxonomic study of *Asplenium adiantum-nigrum* complex. *Brit. Fern Gaz.*, 10: 68-80.
- SLEEP, A. (1983). On the genus *Asplenium* in the Iberian Peninsula. *Acta Bot. Malacitana*, 8: 11-46.
- VAN COTTHEM, W. (1970), Comparative morfological study on the stomata in the Filicopsida. *Bull. Jard. Bot. Belg.*, 40: 81-239.

Apéndice I.- Material estudiado. (1-4. *A. Obovatum*; 5-33. *A. billotii*; 34-42. *A. foreziense*; 43-48. *A. fontanum*.

<u>Localidad</u>	<u>Fecha</u>	<u>Herbario</u>
1. Italia: Isola di Capraia	10-III-1982	MGC
2. Gerona: Cabo de Creus	26-IV-1977	MGC
3. Gerona: Cadaqués	—	MA
4. Almería: S ^a Cabo de Gata	12-IV-1985	MGC
5. Almería: S ^a Cabo de Gata	10-VI-1988	MACB
6. Almería: S ^a Cabo de Gata	10-VI-1988	MACB
7. Almería: S ^a Cabo de Gata	10-VI-1988	MACB
8. Almería: S ^a Cabo de Gata	10-VI-1988	MACB
9. Almería: S ^a Cabo de Gata	10-VI-1988	MACB
10. Almería: S ^a Cabo de Gata	10-VI-1988	MACB
11. Cádiz: río de la Miel	8-VI-1988	MACB
12. Cádiz: río de la Miel	8-VI-1988	MACB
13. Cádiz: río de la Miel	8-VI-1988	MACB
14. Ávila: puente del Burguillo	22-VI-1985	MACB
15. Madrid: La Pedriza	19-VI-1985	MACB
16. Madrid: Gargantilla del Lozoya	22-VI-1986	MACB
17. Pontevedra: El Rosal	1-IV-1985	MACB
18. Madrid: Pajares	30-VII-1985	MACB
19. Madrid: río Aulencia	30-VII-1985	MACB
20. Pontevedra: Tuy	16-XI-1986	MACB
21. Pontevedra: Monte Aloya	2-IV-1985	MACB
22. León: Villablino	VI-1912	MAF
23. Toledo: Sierra Ancha	12-II-1975	MAF
24. Madrid: Miraflores-Morcuera	15-V-1985	MACB
25. León: Molinaseca	20-IV-1986	MACB
26. Madrid: La Cabrera	16-IV-1987	MACB
27. Oviedo: Villanueva	4-VIII-1987	MACB
28. Algarve: Monchique	2-V-1985	MACB
29. Madrid: Fresnedillas	28-III-1987	MACB
30. Almería: Cabo de Gata	11-IV-1972	MACB
31. Granada: B ^o río Maitena	III-1981	MACB
32. Granada: B ^o río Maitena	VII-1986	MACB
33. Almería: Cambronero	11-IV-1972	MAF
34. Granada: Lanjarón	20-VII-1979	MA
35. Gerona: Portbou	1-VI-1980	MA
36. Almería: S ^a de Filabres	6-II-1978	MA
37. Teruel: Albarracín	20-IX-1979	MA
38. Gerona?: Cataluña, San Climent	22-IV-1908	MA
39. Cuenca: Cafete	31-III-1974	MA
40. Granada: Jeres del Marquesado	27-VIII-1978	MAF
41. Gerona: Cabo de Creus	10-IX-1988	MACB
42. Granada: Lanjarón	12-VII-1979	MGC
43. Teruel: Pto. de San Rafael	VIII-1985	MACB
44. Huesca: San Juan de la Peña	18-VII-1947	MAF
45. Huesca: Candanchú	23-VII-1982	LEB
46. Castellón: B ^o de la Maimona	13-IV-1986	MACB
47. Cuenca: Hoz de Beteta	1-XI-1984	MACB
48. Huesca: Peña Montañesa	18-VIII-1986	MACB

Apéndice II

Nº	L		A		O		E	
	x	-	x	-	x	-	x	-
1.	30.80	1.66	24.16	1.36	5.00	1.01	50.41	2.46
2.	31.13	1.27	25.80	0.99	4.06	1.14	47.50	2.86
3.	31.06	1.36	23.06	1.50	3.60	0.89	48.08	2.04
4.	29.06	2.06	22.40	1.49	4.33	0.60	53.00	3.10
5.	41.23	4.02	30.50	3.35	5.83	1.26	56.50	4.38
6.	38.03	2.29	28.43	1.95	5.60	0.81	56.58	3.96
7.	41.06	3.36	29.93	2.54	6.00	0.90	56.41	3.32
8.	37.83	1.98	29.03	1.27	6.03	0.99	56.66	3.55
9.	38.73	2.50	28.90	1.56	4.83	0.83	56.25	3.98
10.	38.30	2.03	28.93	2.14	4.20	0.71	65.33	3.26
11.	40.46	1.96	30.40	1.35	5.53	0.81	53.66	4.53
12.	36.56	2.17	27.30	1.55	5.26	1.28	61.91	3.57
13.	38.80	1.62	29.36	1.21	5.60	0.81	56.16	3.13
14.	37.60	1.63	27.40	1.32	5.83	0.87	55.08	4.22
15.	38.03	1.44	27.96	1.49	5.50	0.90	61.25	3.58
16.	37.56	1.67	27.36	1.27	7.03	1.54	55.16	3.00
17.	39.20	2.15	29.16	1.80	5.30	0.79	60.75	3.54
18.	38.06	2.40	28.06	1.72	5.70	1.17	65.50	2.89
19.	37.73	1.72	27.16	1.23	5.50	1.04	67.58	4.66
20.	38.23	2.26	28.13	1.65	5.80	1.15	62.58	3.24
21.	36.86	1.85	27.63	1.69	5.80	0.99	66.41	4.26
22.	38.03	1.60	28.76	1.10	5.03	1.06	65.57	4.50
23.	36.06	1.70	27.76	1.50	4.66	1.15	57.57	2.87
24.	37.90	2.36	28.46	1.47	5.10	0.88	65.76	3.04
25.	38.43	1.95	28.73	1.70	5.60	1.24	66.33	3.13
26.	37.66	3.80	29.26	3.45	4.23	0.97	60.25	4.27
27.	37.83	1.74	28.86	1.27	5.33	0.95	67.08	3.35
28.	37.50	2.96	29.20	2.21	4.96	1.09	68.00	3.67
29.	40.83	2.05	29.83	1.28	5.43	0.81	65.60	3.62
30.	40.33	1.98	29.60	1.75	5.70	1.20	64.50	4.12
31.	38.13	1.81	27.90	2.74	5.76	1.02	57.91	4.15
32.	38.03	2.10	27.86	1.61	5.93	1.17	54.83	3.34
33.	41.43	4.39	29.66	2.07	5.13	1.10	58.75	4.53
34.	40.53	2.59	28.56	2.02	4.96	0.92	59.83	2.36
35.	37.26	1.83	27.33	1.66	5.80	0.99	60.16	3.14
36.	42.76	1.83	32.50	1.73	3.86	0.81	53.41	2.12
37.	43.50	2.40	32.13	1.47	4.00	0.94	62.08	1.74
38.	41.73	2.20	30.30	1.93	4.73	1.14	61.91	3.32
39.	43.70	2.61	31.86	1.91	4.10	0.99	59.83	2.53
40.	44.16	3.09	33.20	2.07	5.70	1.17	51.57	2.58
41.	40.46	1.79	30.13	1.61	5.63	0.96	59.00	2.75
42.	41.20	3.11	28.56	2.35	3.63	0.80	59.66	3.13
43.	35.56	1.38	28.00	1.31	6.83	1.28	37.02	2.37
44.	34.70	2.03	27.26	1.46	4.73	0.63	38.82	2.43
45.	37.00	2.13	27.16	1.59	4.73	0.82	36.65	2.48
46.	36.06	1.63	27.26	1.46	5.30	1.36	42.25	2.30
47.	37.30	1.87	28.40	1.99	5.63	0.99	44.33	2.36
48.	35.80	1.84	27.50	1.71	6.06	1.08	45.83	2.00

La numeración se corresponde con la del Apéndice I. L= longitud; A= anchura; O= altura del perisporio; E= longitud de las células oclusivas; x= media; e= desviación típica. Valores en micras.

Ed. J. Rita
Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

CONSIDERAZIONI SU *ASPLENIUM BALEARICUM* SHIVAS IN RELAZIONE ALLA SUA PRESENZA IN SARDEGNA

MARIA PAOLA BIZZARRI

Dipartimento di Biologia Vegetale, Laboratori di Botanica Agraria e Forestale
Piazzale delle Cascine 28, 50144 Firenze - Italia.

Riassunto

Asplenium balearicum è stato raccolto per la prima volta in Sardegna da PICHI SERMOLLI nel 1970, ma la sua presenza nell'isola è stata segnalata da lui soltanto nel 1986. La felce cresce nella parte settentrionale della Sardegna, in Gallura, nella zona di Naracuneddu, e vive tra i detriti di rocce intrusive di uno stretto filone tardo-ercinico, largo circa un metro, che fuoriesce dal granito per alcuni metri soltanto. Questa è la sola località nota in cui la felce cresce in Sardegna. Vengono fornite alcune informazioni sulle condizioni climatiche della zona e notizie particolareggiate sulle caratteristiche, principalmente fisiche, del suolo del filone. Dopo aver delineato gli aspetti della vegetazione della località, particolare attenzione è rivolta alla fitocenosi che vive sul filone. Oltre ad *A. balearicum* vi si trovano i suoi progenitori, *A. obovatum* ed *A. onopteris*, ed un ibrido non ancora identificato. Vengono forniti i risultati di un attento studio del campo di variabilità degli esemplari sardi di *A. balearicum* ed è poi messa in evidenza l'importanza ed il significato della presenza dei suoi progenitori nella stessa stazione. Successivamente sono date informazioni generali su *A. balearicum*. Vengono fornite la sua distribuzione geografica e le caratteristiche pedologiche delle stazioni italiane e baleariche in cui la specie è presente. Il polimorfismo di *A. balearicum* e la variabilità di alcune caratteristiche sono messi in evidenza in una tabella (tab. 1) accompagnata da alcuni commenti, concludendo che esso è legato al progredire dell'età e della maturazione. Infine viene stabilita la distribuzione geografica di *A. balearicum*, dei suoi progenitori e dell'ibrido diploide (*A. x bouharmontii*) da cui esso prese origine (tab. 2). Il confronto a proposito della loro presenza nelle varie isole, come pure le caratteristiche morfologiche che la specie mostra nelle località italiane e baleariche, ci induce a pensare che in Sardegna e nelle isole di Capraia, Ponza, Palmarola e Pantelleria *A. balearicum* è di origine recente, mentre in Minorca esso è probabilmente da considerare un relitto.

Parole chiave: *Asplenium balearicum*, Sardegna, Baleari.

Summary

Asplenium balearicum was collected for the first time in Sardinia by PICHI SERMOLLI in 1970, but its presence on the island was recorded by him in 1986 only. The fern occurs in the northern part of Sardinia, in Gallura, in the zone of Naracuneddu and it dwells among the debris of the basic intrusive rocks of narrow late-Hercynian dyke, about one metre wide, rising from the granite for some metres only. This is the sole locality in which the fern is known to occur in Sardinia. The climatic conditions of the zone are outlined, and detailed information is given on the characteristic, chiefly physical, of the soil of the dyke. After a description of the vegetation of the locality, particular attention is paid to the plant community which grows on the dyke.

In addition to *A. balearicum*, its parents, *A. obovatum* and *A. onopteris*, and an unidentified hybrid of it occur there. The results of a careful study of the field of variability of the specimens of *A. balearicum* are given and the importance and the significance of the presence of its parents in the same station are emphasized. Information on *A. balearicum* in general is added. Its geographical distribution is carefully established and the pedological characteristics of the Italian and Balearic stations in which it is present are sketched. The polymorphism of *A. balearicum* is studied and the variability of some characteristics are shown in a table (tab. 1) with comments, and the conclusion is reached that it is mainly due to the increase in age and maturity. Finally the geographical distribution of *A. balearicum*, its parents and the diploid hybrid (*A. x bouharmontii*), from which it originated, is established (tab. 2). The comparison of the occurrence of them in the various islands, as well as the morphological characteristics which the species shows in the Italian and Balearic localities, lead us to believe that in Sardinia and in the islands of Capraia, Ponza, Palmarola and Pantelleria *A. balearicum* is recent in origin, while in Menorca it probably is to be considered as a relict.

Key words: *Asplenium balearicum*, Sardinia, Balearic Island.

Come è noto, *Asplenium balearicum* Shivas ha preso origine dall'ibridazione tra *Asplenium obovatum* Viv. ed *Asplenium onopteris* L. seguita dalla duplicazione del corredo cromosomico dell'ibrido diploide da essi formato, *Asplenium x bouharmontii* Badré et Prelli (fig.1).

Asplenium balearicum Shivas è stato raccolto per la prima volta in Sardegna nel 1970 da PICHI SERMOLLI, ma la sua presenza nell'isola è stata segnalata soltanto recentemente (PICHI SERMOLLI, 1986) e confermata da due sopralluoghi ivi effettuati da me e da PICHI SERMOLLI nel maggio 1986 e nel giugno 1988.

In Sardegna questa felce cresce sulla costa occidentale della Gallura, nella parte settentrionale dell'isola, in una zona fondamentalmente costituita da graniti, denominata Naracunieddu, sita tra M. Russu e Porto di Vignola (fig. 2). Ivi la felce fu ritrovata in pochi esemplari su un filone di rocce basiche affiorante dal granito al margine di una piccola radura posta a circa 200 metri dal mare.

Per quanto riguarda il clima, i dati noti per Naracunieddu sono ben pochi essendo la zona situata a distanza assai rilevante dalle stazioni termometriche e pluviometriche. Tuttavia, a mo' di orientamento, in base al lavoro sul fitoclima della Sardegna di P. V. ARRIGONI (1968) riporto qui i dati termometrici della Maddalena e quelli pluviometrici di Santa Teresa di Gallura, che ritengo abbastanza vicini a quelli di Naracunieddu.

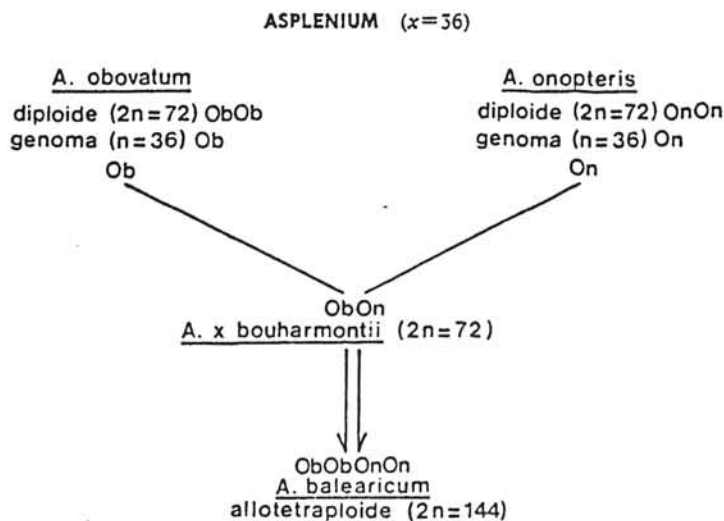


Fig. 1.- Formazione di *Asplenium balearicum* per ibridazione seguita da raddoppiamento del corredo cromosomico.

Circa le temperature, a La Maddalena la media annua si aggira intorno ai 17°, con punte minime nei mesi di gennaio e febbraio (ca. 8°) e punte massime nei mesi di luglio ed agosto (ca. 28.5°). Considerando l'isoterma della media annua, la zona di Naracuneddu risulta di un grado inferiore (16°) rispetto a quella della Maddalena (17°). Per quanto riguarda le piogge, la stazione di Santa Teresa è più vicina alla località che ci interessa e quindi il valore della media annua (770 mm) è probabilmente attendibile. Le precipitazioni risultano maggiori nei periodi invernali (302 mm) ed autunnale (252 mm), con un calcolo medio annuo di circa 60 giorni piovosi. Questi dati sono stati calcolati da ARRIGONI su un arco di 17 anni per le temperature e di 31 anni per le precipitazioni. Tuttavia è da notare che la stazione di *A. balearicum* è situata in zona litoranea, assai prossima al mare, senza però esserne a contatto diretto in quanto protetta da una fascia arborea, ma i venti di ponente ed il frequente stato agitato del mare fanno sì che il pulviscolo marino eserciti la sua influenza sulle condizioni edafiche della stazione, che comunque gode di un certo grado di umidità permanente, anche per l'ombreggiatura data dal manto vegetale.

Il filone sul quale cresce *Asplenium balearicum* fa parte del sistema di filoni e dicchi tardo-ercinici di rocce basiche associati alle grandi masse di rocce granitiche erciniche (prevalentemente monzograniti inequigranulari rosati) della Gallura. Esso ha una lunghezza di ca. 50 metri (ma il fronte su cui si trova *A. balearicum* è di ca. 30 metri), per una larghezza di ca. un metro ed affiora dal granito per un metro, un metro e mezzo. Il filone si presenta disgregato in frammenti di varia grandezza che formano un ammasso di detriti rocciosi tra gli anfratti dei quali si è andato formando un terreno ricco di humus sul quale la felce vive.

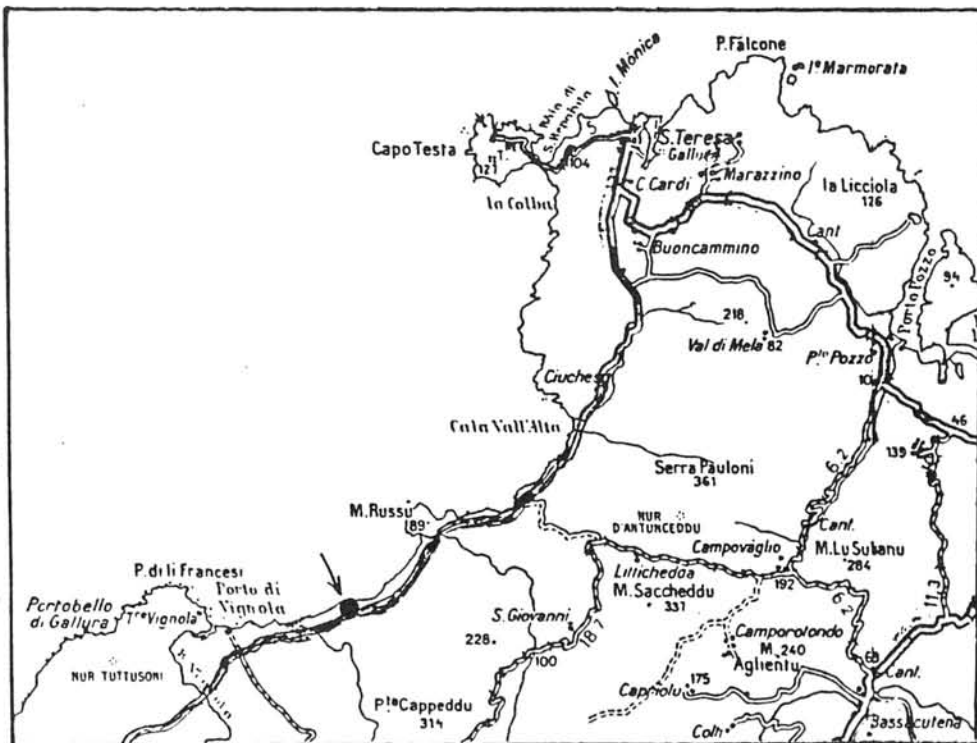


Fig. 2.- Ubicazione della stazione di *Asplenium balearicum* a Naracuneddu, in Gallura (Sardegna).

E' stata mia cura raccogliere campioni della roccia e del terreno, ma purtroppo le analisi non sono state ancora ultimate e mi limito a riportare i primi risultati di esse*:
Terreno di colore bruno scuro (7.5 Y R 3/2) da secco.

pH = 7.05
 Conducibilità elettrica a 20° = 5.16 μ S
 Carbonio organico = 5.48%
 Sostanza organica (c. x 1.732) = 9.43%
 Carbonati assenti
 Basi di scambio = 50.75 meq. x 100 gr. suolo
 Acidità di scambio (H⁺ ed Al³⁺) = 11.87 meq. x 100 gr. suolo
 Capacità di scambio = 62.62 meq. x 100 gr. suolo
 Saturazione % = 81
 Tessitura: Franco sabbioso
 sabbia % = 77.13
 limo grosso % = 5.37
 limo fine % = 8.50
 argilla % = 9.00
 Frazionamento sabbia:
 molto grossa (>1000 μ) = 4.99%
 grossa (>500 μ) = 9.34%
 media (500-250 μ) = 36.63%
 fine (250-100 μ) = 15.64%
 molto fine (<100 μ) = 10.35%

Dette analisi, quando ultimate, potranno forse fornirci elementi per accertare se *A. balearicum* è strettamente legato a crescere su substrati silicei derivati oltre che da rocce vulcaniche di origine recente, anche da rocce intrusive basiche di origine remota. Non è escluso che dette analisi potranno anche indicarci se il contenuto in sodio e la scarsità di calcio esercitano una qualche influenza sullo sviluppo di questa pianta.

La radura in cui cresce *A. balearicum* è situata in una piccola valle solcata da un ruscello disseccato per buona parte dell'anno e separata dal mare da una fascia di vegetazione arborea costituita da piante di *Pinus pinea* L. ed *Acacia saligna* (Labill.) H. Wendl. insediate per il consolidamento delle dune e per protezione del rimboschimento della zona retrostante eseguito nel 1952-53.

La vegetazione della radura è prevalentemente costituita da essenze della macchia mediterranea, sebbene notevolmente degradata, ed in parte ombreggiata da pochi alberi di pino e di olivo, i primi impiantati al momento del rimboschimento, i secondi residui della vegetazione precedente ad esso.

Considerata la limitata estensione del filone su cui cresce la felce, non mi è stato possibile effettuare un rilevamento e mi limito pertanto ad elencare le specie ivi presenti che costituiscono una stazione caratterizzata da un tipo di vegetazione che differisce da quella circostante sia per la quantità che per la qualità delle essenze che ne fanno parte. Infatti notiamo che nel consorzio di cui fa parte *A. balearicum* la concorrenza è abbastanza ridotta e le specie ivi presenti sono diverse da quelle insediate nel granito. Questa differenza dalla vegetazione del substrato granitico è accentuata anche dal fatto che il filone è costituito da frammenti più o meno grandi di roccia che offrono alla vegetazione un habitat di tipo rupicolo con fessure più o meno ampie che nettamente si contrappongono al suolo finemente frammentato ed omogeneo quale è quello del granito.

* Ringrazio il Dr. CLAUDIO BINI, del Dipartimento di Scienza del suolo e nutrizione della pianta dell'Università di Firenze, cui sono stati affidati i suddetti campioni per le analisi, per i dati che qui riporto.

Le specie da me notate nella radura sono qui elencate in base alla loro maggiore o minore frequenza, suddivise però in base alla stratificazione. In complesso la vegetazione della radura si presenta con uno strato arboreo diradato di cui fanno parte pochi esemplari di *Pinus pinea* L., che vi fu impiantato al momento del rimboschimento, e qualche esemplare di *Olea europea* L. var. *europea* probabilmente dovuto a vecchie colture. Inoltre troviamo uno strato arbustivo, non superante i due metri, costituito da elementi mediterranei e precisamente da *Pistacia lentiscus* L., *Cistus monspeliensis* L., *Phillyrea angustifolia* L., *Rhamnus alaternus* L., *Arbutus unedo* L. ed *Olea europea* var. *sylvestris* Brot. In mezzo allo strato arbustaceo si notano esemplari di *Pteridium*



Fig. 3.- Fronde della forma giovanile di *Asplenium balearicum* in esemplari di Naracuneddu.



Fig. 4. -Fronde della forma adulta di *Asplenium balearicum* in esemplari di Naracunieddu.

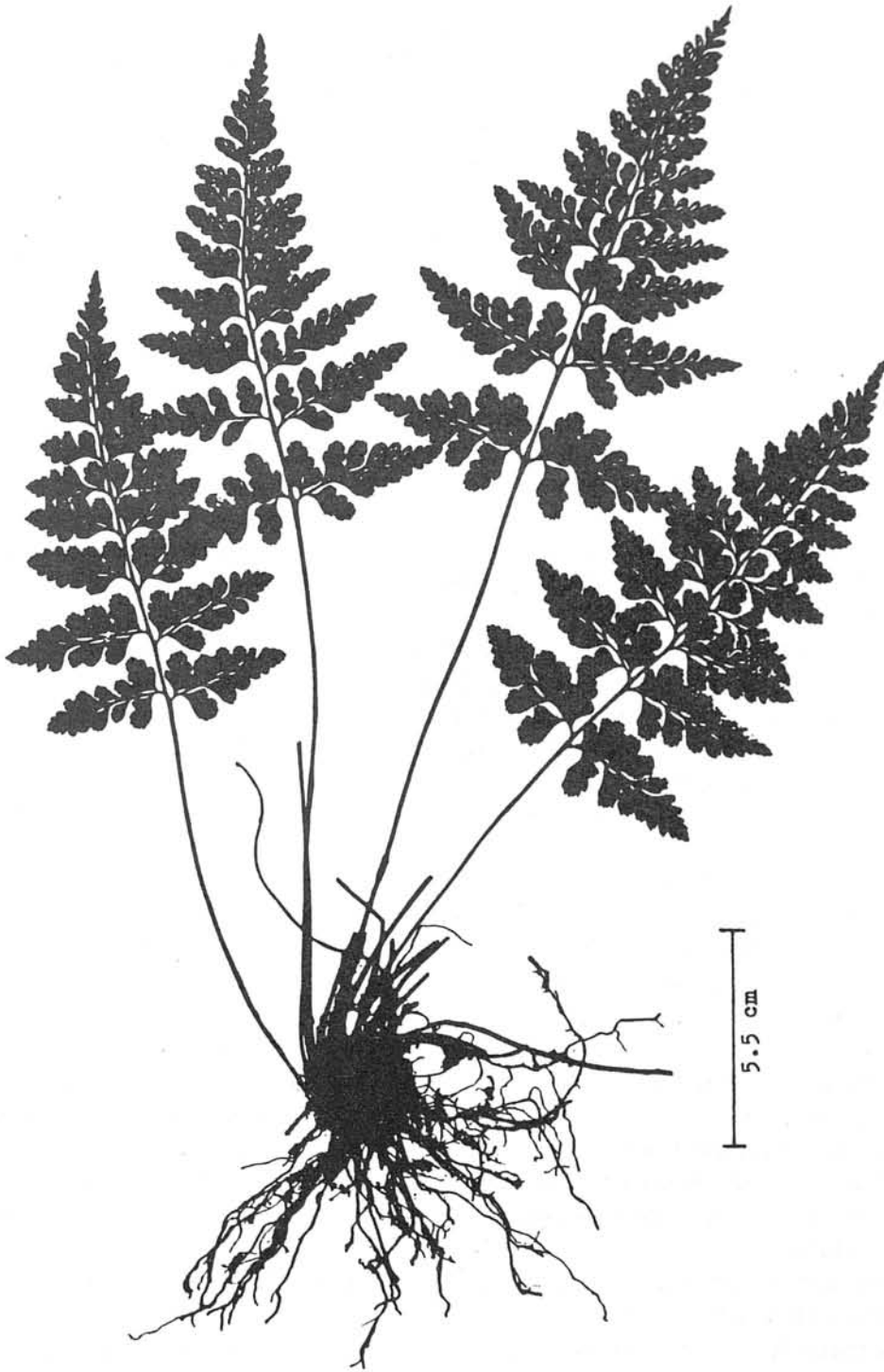


Fig. 5.- Esempio della forma adulta di *Asplenium balearicum* raccolto a Naracuneddu cui sono state asportate le fronde giovanili ormai disseccate.

aquilinum (L.) Kuhn, come pure sono frequenti essenze lianose come *Smilax aspera* L. e *Tamus communis* L. Al di sotto di queste specie, che sono in gran parte impiantate sul terreno granitico che fiancheggia il filone e che offrono una copertura ridotta allo strato erbaceo, abbiamo il consorzio, strettamente legato al filone, che comprende *A. balearicum*. Di esso fanno parte: *Allium subhirsutum* L., *Allium triquetrum* L., *Geranium purpureum* Vill., *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., *Carex divulsa* Stokes, *Rubia peregrina* L., *Umbiculus rupestris* (Salisb.) Dandy, *Asparagus acutifolius* L., *Ruscus aculeatus* L., *Centaurium maritimum* (L.) Fritsch., *Hypochoeris achyrophorus* L., *Cyclamen repandum* Sibth. et Sm. ed *Arum pictum* L. f.

Insieme alle suddette specie di spermatofite fanno parte del consorzio alcune pteridofite e precisamente *Selaginella denticulata* (L.) Spring, *Polypodium cambricum* subsp. *serrulatum* (Sch. ex Arcang.) Pic. Ser., *Asplenium balearicum* di cui ho detto sopra, i progenitori di esso, *Asplenium onopteris* L. ed *Asplenium obovatum* Viv., ed un ibrido presumibilmente derivato da essi di cui resta da accertare l'origine.

La presenza di queste ultime specie riveste particolare importanza e ritengo opportuno dare qualche notizia su di esse.

A. balearicum è presente in questo consorzio con una decina di cespi di varia dimensione ed età che mostrano un accentuato polimorfismo. Durante le visite fatte alla stazione di Naracunieddu sono stati da me accuratamente esaminati i vari esemplari della specie ivi viventi e ne sono state prelevate fronde* per eseguirne lo studio ed illustrarne le caratteristiche, al fine di accertare il campo di variabilità di essa e di poter eseguire un confronto con gli esemplari descritti, ed in parte illustrati, presenti nelle altre isole italiane e nelle Baleari; di questo confronto darò notizie più avanti.

Gli esemplari presentano fronde quasi sempre fertili, ma di dimensioni e forma assai variabili. Nelle piante giovani (fig. 3) le fronde, in maggioranza bene sporificate malgrado l'età, misurano di regola 14-18 cm. di lunghezza e 4-5 cm. di larghezza, pur avendo misurato qualche fronda di dimensioni leggermente più piccole. Esse hanno l'apice delle pinne da strettamente a largamente ottuso. Le piante adulte sono costituite da numerose fronde di diversa dimensione: alcune sono quelle giovanili, più piccole, ormai disseccate, di cui ho dato sopra le dimensioni, che persistono a lungo, probabilmente per più di una stagione vegetativa, sulla pianta (vedi PICHI SERMOLLI, 1986, fig. 1); altre sono quelle, assai più grandi, giunte ormai a piena maturità (fig. 4, 5**). Esse misurano in prevalenza 26-33 cm. di lunghezza e 8-11 cm. di larghezza, ed hanno l'apice delle pinne per lo più acuto. Naturalmente queste forme estreme sono collegate tra loro tanto per le dimensioni della fronda quanto per la forma dell'apice delle pinne da numerosi stadi intermedi (fig. 6).

Asplenium onopteris è presente nel consorzio con numerosi esemplari, alcuni dei quali particolarmente rigogliosi; al contrario *Asplenium obovatum* è invece rappresentato da pochi individui di piccole dimensioni, tuttavia assai bene sporificati. Quanto all'ibrido esso è indubbiamente legato alle tre specie sopra citate. Tuttavia esso appare diverso dall'ibrido triploide già descritto tra *A. balearicum* ed *A. onopteris* con il nome di *Asplenium x tyrrhenicum* Cubas, Pangua et Rosselló (1987) che ha priorità di pochi giorni su *A. x rosselloi* Bennert, Rasbach et Reichstein (1988).

Particolare attenzione è stata rivolta alla ricerca dell'ibrido diploide *A. x bouharmontii* Badré et Prelli (BADRÉ et al., 1982) tra *A. obovatum* ed *A. onopteris*, dal quale ha preso origine per duplicazione del corredo cromosomico *A. balearicum*. Purtroppo la ricerca non ha dato risultati positivi.

* Gli esemplari sono conservati nell'erbario PICHI SERMOLLI e da essi sono state ricavate le silhouettes illustrate nelle figure 3-6.

** Da notare che la pianta illustrata da PICHI SERMOLLI mostra al centro varie fronde giovanili disseccate, mentre nella fig. 5 le fronde giovanili sono state asportate.

Il ritrovamento dei progenitori di *A. balearicum* nella stazione di Naracuneddu riveste particolare importanza. Infatti, PICHISERMOLLI nel suo lavoro (1986) in cui segnala la presenza di questa felce in Sardegna, ammetteva la possibilità, considerata la antichità di questa terra e non essendo a conoscenza della presenza dei progenitori della pianta, che *A. balearicum* rappresentasse un antico relitto mediterraneo. Però più recentemente (PICHISERMOLLI, 1990) in base ai risultati del primo dei due sopralluoghi soprannominati in occasione del quale furono rinvenuti i progenitori della specie, egli ritiene, al contrario, che *A. balearicum* si sia originato nella stazione sarda in un tempo non molto remoto da quello attuale.

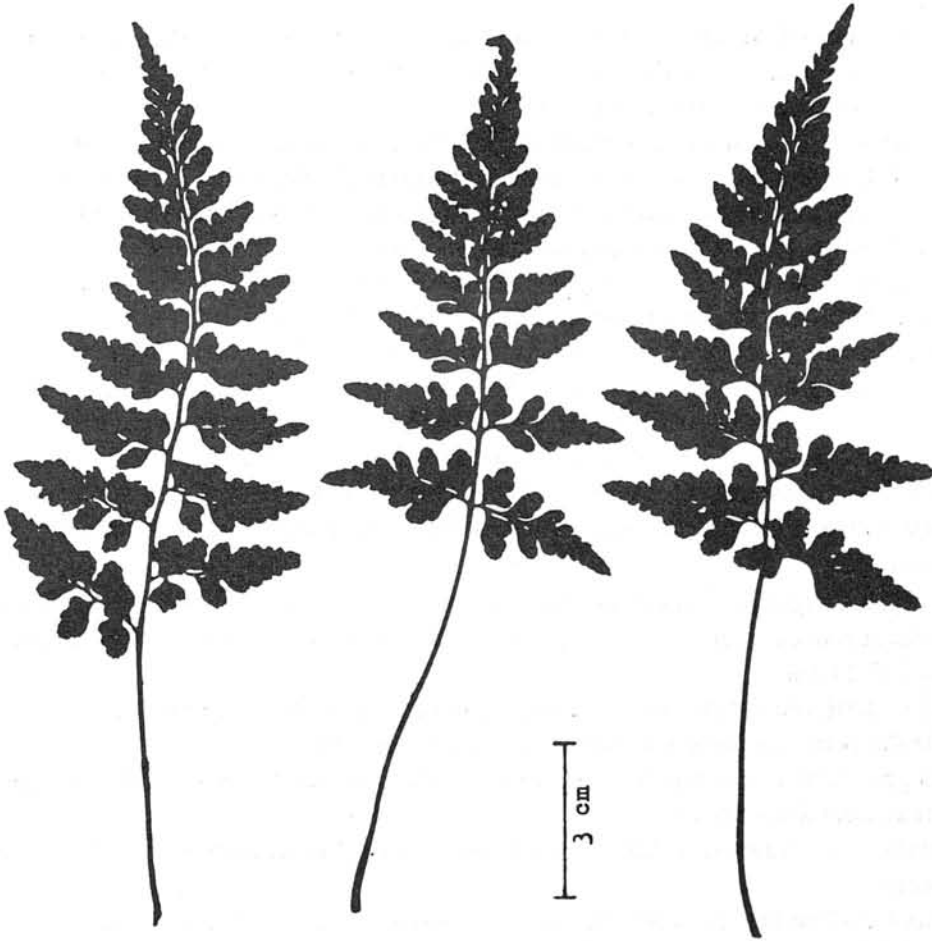


Fig. 6.- Fronde di stadi intermedi tra la forma giovanile e la forma adulta di *Asplenium balearicum* in esemplari di Naracuneddu.

Il rinvenimento di *A. balearicum* nella stazione di Naracuneddu, non lontano dal mare ed apparentemente confinato alle suddette rocce filoniane, ha fatto sorgere il dubbio che la specie fosse presente in altre località della Gallura dove affiorano filoni di tale tipo. Pertanto, insieme a PICHI SERMOLLI, ho perlustrato nel maggio 1986 e nel giugno 1988 la fascia costiera settentrionale ed occidentale della Gallura prospiciente le isole Marmorate fino al Porto di Vignola, dove più frequenti sono gli affioramenti di tali filoni. Malgrado le nostre ricerche, *A. balearicum* non è stato da noi rinvenuto in altre località di questa regione della Sardegna. Tuttavia, durante i detti sopralluoghi si è potuto notare che *A. obovatum* è molto frequente in tutta la fascia prospiciente il mare, mentre *A. onopteris* lo è assai meno e si rinviene in località più interne. In nessun altro luogo all'infuori di Naracuneddu abbiamo avuto occasione di ritrovarli insieme. In conclusione, fino ad oggi *A. balearicum* risulta presente in Sardegna nella sola località della Gallura segnalata da PICHI SERMOLLI.

A completamento delle notizie fondamentali che ho sopra fornito a proposito di *A. balearicum* in Sardegna, ritengo interessante esaminare in primo luogo l'areale della specie, per poi passare a sintetizzare le notizie che abbiamo sul suo habitat, a trattare del vasto campo di variabilità che essa mostra ed infine a fare alcune considerazioni sui progenitori ed ibridi di essa.

Quanto all'areale, *A. balearicum*, in base ai dati a me noti, è segnalato finora nelle seguenti isole (fig. 7):

Baleari*: Isola di Minorca, in varie località della zona costiera settentrionale e nord-orientale e precisamente a Favaritx, tra Favaritx e Capifort, Montgofre Nou, Sa Bassa Verda, Sa Vall, Llinarix Nou, Binimiel-la, Albufera (Maó).

Sardegna: nella costa nord-occidentale della Gallura, zona di Naracuneddu.

Isola di Capraia: senza precisa località, ivi raccolto da BICKNELL e POLLINI nel 1903.

Arcipelago Pontino: Isola di Ponza, da M. Pagliaro a Campo Inglese e tra M. Core e M. Tre Venti; Isola di Palmarola, senza precisa località, raccolto nel 1900 da BEGUINOT.

Isola di Pantelleria: versante orientale, Piano di Ghirlanda; versante occidentale tra Cuddie Rosse e Punta Fram a nord della regione dei Sesi e tra Cuddie Rosse e Gelkhamar.

In dette isole *A. balearicum* cresce prevalentemente nella fascia costiera o in luoghi posti sotto l'influenza diretta del mare, dal quale si discosta soltanto in alcune stazioni delle Baleari, dove in base ai dati forniti da ROSSELLÓ e SERRA (1987) è stato rinvenuto fino a 200 m. sul livello del mare. Secondo le notizie fornite dalle etichette d'erbario, anche nell'isola di Ponza la specie è stata raccolta in località che presumibilmente sono poste al di sopra di 100 m. sul livello del mare, ma certo al di sotto di 200 m. data l'altezza dell'isola, comunque in stazioni fortemente influenzate dal clima marino.

Per quanto riguarda il substrato su cui *A. balearicum* vive, le notizie che abbiamo sono in generale assai scarse e mi limito a citare quanto è noto dalla bibliografia e riportato sulle etichette degli esemplari d'erbario:

Baleari: terricola o rupicola. Su schisti o arenarie mancanti di carbonati, derivati da rocce paleozoiche del permiano superiore associate al trias inferiore.

Sardegna: terricola o rupicola. Su rocce basiche filoniane tardo-erciniche (paleozoico-mesozoico) affioranti dai graniti.

Capraia: ——. Su rocce vulcaniche latitiche o quarzo-latitiche emerse alla fine del miocene-inizio pliocene.

Arcipelago Pontino: rupicola. Su vulcaniti fortemente acide emerse a partire dal pliocene.

Pantelleria: rupicola. Su vulcaniti acide quaternarie.

Resta ora da prendere in considerazione il campo di variabilità di alcune caratteristiche degli esemplari provenienti dalle isole in cui *A. balearicum* è stato fino ad oggi rinvenuto.

* Come è noto, *A. balearicum* fu raccolto per la prima volta da Miss E. A. O'NIANS nelle Baleari nel 1952, senza indicazione della località. Oggi abbiamo buone basi per ritenere che gli esemplari da lei raccolti provengano dall'isola di Minorca.

ROSSELLÓ e SERRA (1987) hanno pubblicato uno schema che prende in considerazione le principali caratteristiche della specie, costruito in base ad osservazioni personali, ma altresì a notizie tratte dalla letteratura e precisamente da SHIVAS (1969), NARDI (1983) e NOGUEIRA e ORMONDE (1986).

Partendo da tale schema, ho ritenuto opportuno compilarne uno nuovo integrando quello di ROSSELLÓ e SERRA con i dati relativi alle altre isole italiane in cui la specie è presente, basati sull'esame diretto degli esemplari conservati nei vari erbari. Il nuovo schema (tab. 1) riguarda soltanto alcune delle caratteristiche prese in esame da ROSSELLÓ e SERRA avendo eliminato quelle che secondo me avevano scarso valore diagnostico e quelle di cui non ero in grado di poter eseguire le misurazioni essendo alcuni esemplari incompleti. I dati riguardanti le caratteristiche le spore, le misure sono state ricavate da diversi autori indicati nella tabella ciascuno con una sigla che corrisponde alla iniziale del nome. In nota, nella stessa tabella, è indicato per ciascuna sigla il nome dell'autore ed il lavoro corrispondente ad essa. Purtroppo i dati palinologici sono difficilmente comparabili data la maniera diversa con cui sono stati allestiti i preparati e prese le misure. Infatti in alcuni casi queste si riferiscono alle spore esclusa la perina, in altri compresa la perina; indicate nella tabella le prime con °, le seconde con *. Dal confronto dei dati riportati nella tabella e da quello delle silhouettes illustrate nelle pubblicazioni precedenti e nel presente lavoro, risulta in primo luogo che *A. balearicum* mostra ovunque un accentuato polimorfismo nella forma e dimensioni della fronda.

	BALEARI	SARDEGNA	CAPRAIA	PALMAROLA	PANTELLERIA
Lunghezza fronda	(4.5)5.5-21.6	13-33	29-32	15	14-38
Lamina {	(2.5)3.3-11.7	8-16	9-14	8.5	6-16
largh.	(1.4)2.2-8.2	3.5-11	4.5-7	5	4-13
Lungh. picciolo	2-9.7(11.7)	8-17	14-22	8(?)	8-23
Paia pinne	(4)6-14(15)	10-14	10-12	9	5-12
Pinne {	0.7-0.39(4.4)	2-5.5	2-5	3	3-7
largh.	0.7-2.4(2.9)	1-2.5	1.5-3	1.8	2-4
Pinnula pross.>	acrosopica	acrosopica	acrosopica	acrosopica	basiscopica
Spore	(27)35-39(42)[N.O.°] (27)36-39(41.5)[R.*] (20.5)22.5-37.5(40)[R.S.°] 35-45[S.°]	(32)35-38(42.5)[PS.*] 49-52[M.°]	-----	(32)35(38)[F.*]	(36)38-44(49)[N.°]

F.= Ferrarini et al., 1986
M.= Marchetti, in sched.
N.= Nardi, 1983
N.O.= Nogueira & Ormonde, 1986

PS.= Pichi Sermolli, 1986
R.= Reichstein, 1985
R.S.= Rosselló & Serra, 1987
S.= Shivas, 1969

° = dimensioni compresa la perina

* = dimensioni esclusa la perina

Tabella 1.- Confronto tra le principali caratteristiche morfologiche degli esemplari di *Asplenium balearicum* provenienti dalle varie isole dove la felce vive.

Avendo avuto modo di studiare il campo di variabilità delle specie sia sugli esemplari viventi in occasione dei sopralluoghi effettuati a Naracuneddu, sia sugli esemplari ivi raccolti, ritengo opportuno fare alcune considerazioni sulle differenze esistenti tra i campioni delle varie isole prendendo come base gli esemplari di Naracuneddu. Come ho messo in evidenza precedentemente, le piante sarde possiedono fronde di regola bene sporificate, ma di dimensioni e forma assai differenti. Le fronde delle piante giovani (fig. 3) sono simili a quelle del tipo e di altri esemplari descritti ed illustrati da SHIVAS (1969, fig. 8), LOVIS et al. (1973, fig. 3), SLEEP (1983, fig. 8a), ROSSELLO e SERRA (1987, fig. 1) e nella figura 8. Esemplari con fronde siffatte concordano con quelli fino ad oggi noti per Minorca, come pure bene si confanno con quelli delle isole ponziane. Fronde piccole, di regola bene sporificate, le riscontriamo a Naracuneddu anche in esemplari assai più sviluppati, ma ormai completamente disseccate. Tali esemplari (fig. 4, 5), di dimensioni maggiori, si accordano assai bene con quelli dei campioni figurati da NARDI (1983, fig. 1) rinvenuti a Pantelleria, come pure con l'esemplare proveniente dall'isola di Capraia. Tuttavia esemplari con fronde così sviluppate non sono noti per le località delle isole Baleari e delle isole ponziane.

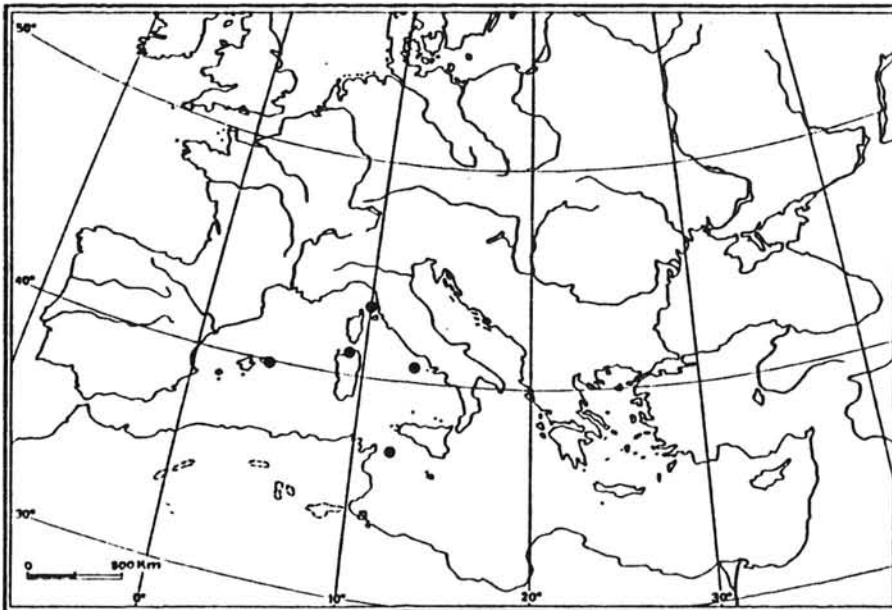


Fig. 7.- Distribuzione geografica di *Asplenium balearicum*.



Flora balearica (? assumed)
Herbarium T. Reichstein, Basel. Nr. 3412

Asplenium balearicum Shivas

raised from spores of the type specimen. Coll. by E.A.O'Nians
1952 from "Balearic Islands".

Cult. in Basel (sub No. 1997 and 3412). This frond pressed
14.7.1974.

Figura 8. - Fronda di un esemplare di *Asplenium balearicum* nato da spore del tipo.

<u>Asplenium</u>	Minorca	Sardegna	Capraia	Ponza	Palmarola	Pantelleria	Port-Cros
A. balearicum	•	*	•	•	•	⊗	
A. obovatum		*	•	•	•	⊗	*
A. onopteris	•	*	•	•		⊗	⊗
A. x bouharmontii						⊗	*

* presenti nella stessa stazione
 ⊗ presenti nella stessa zona
 • presenti nell'isola

Tabella 2. - Distribuzione di *Asplenium balearicum*, dei suoi progenitori e dell'ibrido dal quale esso ha preso origine, nelle varie isole.

E' interessante notare che lo studio degli esemplari di Naracunieddu mi ha permesso di accertare, come ho detto precedentemente, che le fronde piccole dello stadio giovanile persistono a lungo sul rizoma e che il polimorfismo delle fronde sembra legato principalmente all'età della pianta che giunge a sporificare molto precocemente, ma che produce fronde molto differenti in momenti diversi del suo sviluppo: più piccole negli stadi giovanili e più grandi in quelli giunti a completa maturità. Questa differenza nelle dimensioni è accompagnata anche da una diversità in alcune caratteristiche morfologiche della fronda ed in particolare nella forma dell'apice delle pinne.

In conclusione in base a quanto è noto fino ad ora, sembrerebbe che nelle Baleari e nelle isole pontine la specie si presentasse soltanto con fronde di dimensioni e forma corrispondenti a quelle delle piante giovani della Sardegna, Capraia e Pantelleria, mentre vi mancherebbero esemplari con fronde di dimensioni e forma come quelle riscontrabili nelle piante adulte di queste ultime isole.

Queste considerazioni inducono a pensare che nelle stazioni delle Baleari e delle isole pontine, *A. balearicum* sia rappresentato soltanto dalla forma giovanile della specie, che perdura nel tempo pur essendo incapace di giungere ad una completa maturità; fenomeno questo che probabilmente trova la sua ragione nelle condizioni ambientali delle località in cui la specie vive.

Questo fenomeno si riscontra anche in altre specie delle Aspleniaceae, per esempio in *Phyllitis sagittata* (DC.) Guinea et Heywood, della quale è nota una forma giovanile (forma *brevis*) descritta da Bertoloni come specie, che si ritrova nelle stazioni dove la felce vive in condizioni non del tutto favorevoli, in alcuni casi in stazioni relitte prequaternarie, come quelle italiane delle Prealpi vicentine e friulane dove la specie è tutt'ora vivente e del Preappennino romagnolo dove purtroppo risulta estinta recentemente, circostanti il mare che nel Pliocene copriva gran parte della pianura padana e veneto-friulana.

Per completare il quadro delle nostre conoscenze riguardanti *A. balearicum* ritengo di dover accennare ai progenitori della specie ed agli ibridi ad essa connessi.

La distribuzione di *A. balearicum*, dei suoi progenitori e dell'ibrido diploide attraverso il quale esso ebbe origine, è sintetizzata nel seguente schema (tab. 2) nel quale sono messe in evidenza le entità presenti nella stessa stazione, e/o nella stessa zona e/o nell'isola, poiché questa informazione è importante ai fini epiontologici.

E' da osservare, nei riguardi dei progenitori, che *A. obovatum* manca nell'isola di Minorca, mentre *A. onopteris* manca nell'isola di Palmarola. La mancanza di segnalazione di quest'ultima specie a Palmarola è probabilmente dovuta alla scarsa esplorazione floristica dell'isola, dato che questa specie è presente nelle altre isole dell'arcipelago pontino, mentre la mancanza di *A. obovatum* a Minorca è difficilmente imputabile alla stessa ragione, dato che la specie non è mai stata segnalata nelle isole Baleari ed è estremamente rara nella penisola iberica.

Quanto all'ibrido, *A. x bouharmontii*, esso è finora conosciuto soltanto per l'isola di Pantelleria dove esistono i progenitori ed *A. balearicum*, come pure per l'isola di Port-Cros, in Francia, dove fu scoperto per la prima volta e dove però manca *A. balearicum* pur essendovi presenti tanto *A. onopteris* quanto *A. obovatum*, anche se non nella stessa stazione. PICHI SERMOLLI ed io abbiamo fatto un sopralluogo in detta isola ed abbiamo ricercato *A. balearicum* nel luogo dove fu rinvenuto *A. x bouharmontii* senza però riuscire a trovare esemplari né dell'uno né dell'altro, pur avendo raccolto nell'isola campioni dei progenitori.

In base a queste considerazioni saremmo indotti ad ammettere che a Naracunieddu, dove sono presenti ambedue i progenitori nella stessa stazione, *A. balearicum* è di origine recente e probabilmente al pari lo è nell'isola di Pantelleria, dove sono segnalati i progenitori e l'ibrido dai quali prese origine la specie. Forse lo stesso possiamo presumere per quello che riguarda l'isola di Capraia e le isole pontine. Quanto a Minorca, il fatto che ivi manchi *A. obovatum* ci porta ad ipotizzare che la presenza di *A. balearicum* nell'isola risalga ad un tempo più lontano, quando erano presenti in essa ambedue i progenitori.

In conclusione *A. balearicum* in Sardegna, Capraia, isole pontine e Pantelleria avrebbe un'origine recente, mentre a Minorca sarebbe da ritenere un relitto di un tempo imprecisato data la mancanza di conoscenze atte a stabilirlo.

Il fatto che in Minorca la specie si presenti soltanto nella forma giovanile sembrerebbe in accordo con l'ipotesi di una sua presenza relittuale nell'isola al pari di quanto avviene per *Phyllitis sagittata* nelle stazioni relitte prequaternarie di cui ho parlato sopra.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI.

- ARRIGONI, P. V. (1968). Fitoclima della Sardegna. *Webbia*, 23: 1-100.
- BADRÉ, F., BOUDRIE, M., PRELLI, R. & SCHNELLER, J. (1982). *Asplenium x sleepiae* (A. billotii x A. foresiense) et *Asplenium x bouharmontii* (A. obovatum x A. onopteris), hybr. nov. (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)*, ser. 4, sect. B. *Adansonia*, 3: 473-481.
- BENNERT, H. W., RASBACH, H., RASBACH, K. & REICHSTEIN, T. (1988). *Asplenium x rosselloi* (=A. balearicum x A. onopteris; Aspleniaceae), a new fern hybrid from Menorca, Balearic Islands. *Willdenowia*, 17: 181-192.
- CUBAS, P., PANGUA, E. & ROSSELLÓ, J. A. (1987). Un nuevo híbrido balear del género *Asplenium*. *Anales Jard. Bot.*, Madrid 44: 534-536.
- FERRARINI, E., CIAMPOLINI, F., PICHI SERMOLLI, R. E. G. & MARCHETTI, D. (1986). Iconographia palynologica Pteridophytorum Italiae. *Webbia*, 40: 1-202.
- LOVIS, J. D., BROWNSEY, P. J., SLEEP, A. & SHIVAS, M. G. (1973). The origin of *Asplenium balearicum*. *Brit. Fern Gaz.*, 10: 263-268.
- NARDI, E. (1983). Commentaria pteridologica. IV. De *Asplenio balearico* Shivas in Italia reperto. *Webbia*, 36: 217-223.
- NOGUEIRA, I.; ORMONDE, J. (1986). *Asplenium*. In Castroviejo et al. (edit.), *Flora Ibérica* 1: 90-104. Madrid.
- PICHI SERMOLLI, R.E.G. (1986). *Asplenium balearicum* Shivas in Sardegna. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.* 24:149-162.
- PICHI SERMOLI, R.E.G. (1990). Speciazione e distribuzione geografica nelle Pteridophyta. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46 (2). In stampa.
- REICHSTEIN, T. (1985). Spores sizes of some European and Macaronesian ferns and a few related species from other continents. (manoscritto).
- ROSSELLÓ, J. A., PERICAS, J. J., ALOMAR, G. & TORRE, N. (1986). Atlas pteridológico de las Islas Baleares. *Acta Bot. Malacit.*, 11: 294-302.
- ROSSELLÓ, J. A. & SERRA, M. (1987). *Asplenium balearicum* Shivas en la isla de Menorca. *Acta Bot. Malacit.*, 12: 95-102.
- SHIVAS, M. G. (1969). A cytotaxonomic study of the *Asplenium adiantum-nigrum* complex. *Brit. Fern Gaz.*, 10: 68-80.
- SLEEP, A. (1983). On the genus *Asplenium* in the Iberian peninsula. *Acta Bot. Malacit.*, 8: 11-45.

Ricerca effettuata con fondi Ministero Pubblica Istruzione 40 %.

Ed. J. Rita
Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

ESTUDIO COMPARATIVO DE LAS EPIDERMIS FOLIARES DE LAS LICOPODIACEAS IBERICAS I. ESTOMAS.

A. M. IBARS, M. V. IBAÑEZ, M. VILAR y J. IRANZO

Departament de Biologia Vegetal (Botànica).
Facultat de Farmàcia. Universitat de València.
Av. Blasco Ibáñez, 13. 46010 València.

Resumen.

Se realiza un estudio comparativo de los estomas, tanto de los esporofilos como de los trofofilos, de *Huperzia selago* (L.) Bernh ex Schrank & Mart., *Lycopodium annotinum* L., *Lycopodium clavatum* L., *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub y *Lycopodiella inundata* (L.) Holub aportando datos sobre la localización de los estomas en la lámina foliar, su distribución y número.

Palabras clave: Lycopodiáceas, trofofilos, esporofilos, estomas.

Summary.

A comparative study of stomates was made, both in sporophylles and trophophylles of *Huperzia selago* (L.) Bernh ex Schrank & Mart., *Lycopodium annotinum* L., *Lycopodium clavatum* L., *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub and *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, giving new data about the localization of stomates on the foliar lamina, their distribution and number.

Key words: Lycopodiaceae, trophophylles, sporophylles, stomata.

INTRODUCCION.

Al abordar el estudio de las epidermis de las lycopodiáceas ibéricas pudimos comprobar que en trabajos anteriores llevados a cabo por Wilce (1965), Rolleri (1972), Parihar (1977), Thomas & Masarati (1982), Rolleri & Deferrari (1986) y Ollgaard (1987) se ofrecen datos parciales sobre las epidermis foliares. Chu (1974) realiza una revisión más completa, analizando 31 táxones entre los cuales se encuentran las especies que nosotros estudiamos, pero sus resultados sólo coinciden en parte con los que hemos obtenido.

MATERIAL Y METODOS.

El material estudiado procede tanto de herbario como de recolecciones realizadas por nosotros, de las que la mayor parte se incluyó en conservador, prensándose una pequeña muestra que quedó depositada en el herbario VF. En la addenda 1 se relaciona el material consultado.

El conservador utilizado es una mezcla a partes iguales de alcohol-glicerina-agua que en tiempos cortos proporciona buenos resultados.

El material procedente de herbario se rehidrató colocándolo en agua caliente con unas gotas de detergente hasta lograr su total expansión, lavándolo a continuación en abundante agua corriente.

Para las observaciones al microscopio óptico se procedió al aclarado del material mediante una solución de NaOH al 3 % a temperatura ambiente hasta la desaparición de cualquier resto de coloración (entre 8 y 12 horas). Tras sucesivos lavados, neutralización con ácido acético al 1 % durante unos segundos y nuevos lavados en agua corriente se procedió a la tinción. Los colorantes utilizados fueron safranina-verde rápido. El material se introdujo en la solución de safranina durante 12-24 horas eliminándose el exceso de colorante, y tras deshidratar con alcohol de 96 % se procedió a la tinción con verde rápido durante unos segundos. Los tiempos dependen del material y hay que vigilar todo el proceso para evitar una tinción excesiva o que el verde rápido enmascare la coloración de los refuerzos cutinizados de los estomas o del xilema.

Para la observación al microscopio electrónico de barrido se utilizó el procedimiento habitual (punto crítico-recubrimiento con oro-paladio). En algunas ocasiones se utilizó un baño de ultrasonidos para eliminar partículas o hifas adheridas que dificultaban la visualización de los estomas (Lam.3:H-I). El tiempo de inmersión en el baño osciló entre 10 y 20 minutos.

Para el estudio de los cinco táxones ibéricos se tomaron al menos diez muestras de cinco poblaciones, tanto de los esporofilos como de los trofofilos, diferenciando en este caso si se trataba de trofofilos del vástago erecto o del rastrero. En el caso de *Lycopodium annotinum* hubo que especificar si los trofofilos del tallo rastrero eran los que estaban en contacto con el suelo o los situados en la zona superior.

De las observaciones realizadas se pudo concluir que las cinco especies muestran estomas del tipo anomocítico, aunque con diferentes pautas en su distribución: sobre toda la lámina, en los márgenes, en la zona apical, sobre el nervio. Por este motivo la utilización del índice estomático no es posible ya que no hay homogeneidad a la hora de elegir áreas patrón para el recuento de estomas. Así pues, de todas estas micrófilas se calculó el área y se efectuaron recuentos totales de los estomas del haz y del envés. Con estos datos obtuvimos el número de estomas por milímetro cuadrado para cada superficie de la micrófila.

RESULTADOS.

En la tabla 1 se ofrece una síntesis de los resultados obtenidos para cada una de las especies estudiadas.

Huperzia selago (Fig.I:1) (Lam.1:A-E) apenas muestra diferencias morfológicas entre los trofofilos y esporofilos, distribuyéndose los estomas en la lámina foliar de modo que dejan libre la zona epinervial, los márgenes y el ápice.

Hay que hacer notar que se han observado estomas en haz y envés en los trofofilos de *Lycopodium annotinum* (Fig.I:4,5) (Lam.1:F-I) y no en los márgenes de los mismos, a diferencia de lo expuesto por Chu (1974), que señala la existencia de estomas en los márgenes y únicamente en la cara abaxial de los trofofilos. Asimismo indica que no encuentra estomas en los márgenes en *Lycopodium clavatum* (Fig.I:2,3) (Lam.2:A-E), mientras que nosotros los hemos hallado en el envés de los trofofilos de los tallos erecto y rastrero y en el haz de los trofofilos del tallo rastrero.

	AREA (MM ²)		N° ESTOMAS \bar{X}	\bar{X} ANCHURA ESTOMAS (μ)		DENSIDAD N° ESTOMAS/MM ²	PRESENCIA ESTOMAS			
				EJE POLAR	EJE ECUATORIAL		APICE	NERVIO	MARGEN	
<i>Huperzia selago</i>	ESPOROFILO	8,00	H	66,9	46,05	35,10	8,24	-	-	-
			E	45,6	50,45	37,7	5,70	-	-	-
	TROFOFILO TALLO ERECTO	8,00	H	85,6	50,9	38,9	10,70	-	-	-
			E	154,4	50,6	38,5	19,3	-	-	-
	TROFOFILO TALLO RASTRERO	8,00	H	80,8	48,8	34,1	10,10	-	-	-
			E	128,8	52,2	34,1	16,10	-	-	-
<i>Lycopodium clavatum</i>	ESPOROFILO	6,77	H	41,1	32,1	22,9	6,07	-	+	-
			E	35,7	35,3	25,6	5,27	-	+	-
	TROFOFILO TALLO ERECTO	2,12	H	74,7	29,5	26,5	35,23	-	+	-
			E	33,8	30,3	24,1	15,94	-	+	+
	TROFOFILO TALLO RASTRERO	2,85	H	76,5	39,1	23,4	26,84	-	+	+
			E	62,9	36,2	29,7	22,07	-	+	+
<i>Lycopodium annotinum</i>	ESPOROFILO	5,65	H	12,1	40,01	23,15	2,14	-	+	-
			E	0	0	0	0	-	-	-
	TROFOFILO TALLO ERECTO	3,76	H	31,4	27,8	26,45	8,35	-	+	-
			E	91,7	35,1	30,05	24,38	-	+	-
	TROFOFILO TALLO RASTRERO [†]	3,40	H	97,2	31,2	25,7	28,58	-	+	-
			E	45,3	44,1	27,4	13,32	-	+	-
TROFOFILO TALLO RASTRERO [‡]	2,75	H	44,5	38,55	25,75	16,18	-	+	-	
		E	28,1	47,9	30,6	10,21	-	+	-	
<i>Lycopodium inundatum</i>	ESPOROFILO	7,65	H	114,8	40,5	29,1	14,90	+	+	+
			E	114,7	42,05	31,8	14,99	+	+	+
	TROFOFILO TALLO ERECTO	2,48	H	164,2	38,6	31,7	66,21	+	+	+
			E	173,9	40,2	31,1	70,12	+	+	+
	TROFOFILO TALLO RASTRERO	1,31	H	130,7	38,5	29,2	99,77	+	+	+
			E	141,1	25,1	17,7	107,71	+	+	+
<i>Diphasiasium alpinum</i>	ESPOROFILO	3,29	H	38,3	40,5	23,7	11,64	-	+	-
			E	0	0	0	0	-	-	-
	TROFOFILO TALLO ERECTO	1,32	H	52,1	39,7	30,6	39,46	-	+	-
			E	0	0	0	0	-	-	-
	TROFOFILO TALLO RASTRERO	0,61	H	51,2	43,9	35,3	83,93	-	+	-
			E	0	0	0	0	-	-	-

Tabla 1. Síntesis de los principales valores obtenidos en el estudio de los estomas de cada una de las especies que se han tratado.

En *Lycopodiella inundata* (Fig.I:9,10,11) (Lam.2:F-I) los estomas están situados tanto en el haz como en el envés de las microfilas, disponiéndose en la totalidad de la lámina, siendo la única especie estudiada que muestra estomas en el ápice.

Diphasiastrum alpinum (Fig.I:6,7,8) (Lam.3:A-I) no presenta estomas en el envés de sus trofofilos rastreros ni de sus esporofilos. Las microfilas en los vástagos aéreos, que toman una morfología aplanada, son decurrentes. En las zonas libres de los trofofilos los estomas se disponen en la cara adaxial y en las bases foliares soldadas al tallo en lo que correspondería a la zona abaxial, pero no en la zona libre de la lámina.

CONCLUSIONES.

Los resultados conseguidos (ver tabla 1) no coinciden en su totalidad con los obtenidos por los autores anteriormente citados.

Las especies que muestran mayores diferencias con la distribución estomática dada por Chu (1974) son *Lycopodium annotinum* cuyas microfilas son anfiestomáticas y no hipostomáticas, no mostrando nunca estomas en los márgenes, y *Lycopodium clavatum* cuyos estomas alcanzan los márgenes en el envés de los trofofilos de los vástagos erecto y rastrero así como en el haz de los del último.

Mientras en otros géneros con microfilas, por ejemplo *Selaginella* los esporofilos son trofoesporofilos, en los licopodios los esporofilos pronto pierden la clorofila y dejan de funcionar como hojas; no son por tanto trofoesporofilos sino esporofilos y presentan una densidad estomática menor que los trofofilos en los cinco táxones estudiados.

Los trofofilos de los vástagos erectos presentan mayor número de estomas en el haz que en el envés en *Huperzia selago*, *Lycopodium clavatum* y *Lycopodiella inundata*, mientras que en *Lycopodium annotinum* ocurre al contrario.

En cuanto a los trofofilos de los vástagos rastreros, presentan mayor número de estomas en el haz en *Lycopodium clavatum* y en *Lycopodiella inundata*, en tanto que en *Huperzia selago* y en *Lycopodium annotinum* su número es mayor en el envés.

La disposición de las microfilas en los vástagos aéreos de *Diphasiastrum alpinum* es desviante respecto del resto de licopodios estudiados, no siendo por tanto comparables. De acuerdo con Wilce (1967) los estomas se encuentran situados en la zona libre de la cara adaxial de las microfilas, actuando la totalidad de la ramita como una simple hoja (Fig.I:7).

Lycopodiella inundata presenta una densidad estomática mayor que el resto de los táxones estudiados. La transpiración se ve favorecida por el elevado número de estomas, lo que contribuye a la movilización de nutrientes y con ello al rápido desarrollo anual de esta planta a partir de los ápices de crecimiento del rizoma que es lo único que permanece vivo, aunque durmiente, de este licopodio. Sus necesidades hídricas están plenamente satisfechas, dado que coloniza los bordes de turberas y suelos higróturbosos decapitados o iniciales.

En cuanto al resto de los licopodios, presentan una ecología similar entre ellos con pequeñas variaciones que no parecen afectar a la densidad estomática, mostrando unas cifras semejantes en el número total de estomas aunque no en la disposición de los mismos.

Nota sobre la escala de las láminas 1-3.

La escala que acompaña a ___ corresponde a 100 μ . ___ corresponde a 1000 μ .

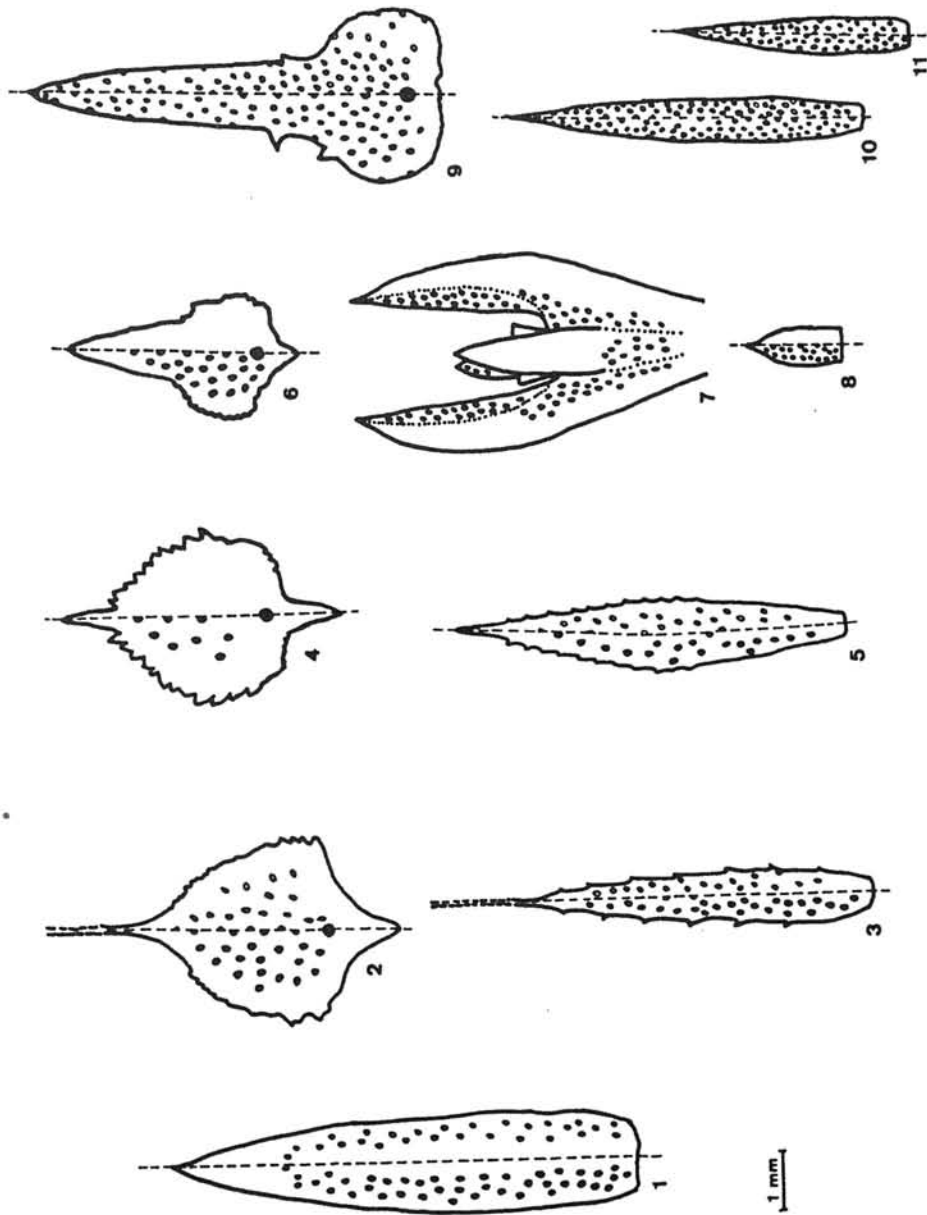


Fig. 1. Distribución de los estomas en las microfilas.

1: *Huperzia selago*: Esporofilo/Trofofilo.

2-3: *Lycopodium clavatum* (arista representada con trazo discontinuo). 2: Esporofilo. 3: Trofofilo.

4-5: *Lycopodium annotinum*. 4: Esporofilo. 5: Trofofilo.

6-7-8: *Diphasiastrum alpinum*. 6: Esporofilo. 7: Vástago erecto (porción).

8: Trofofilo vástago rastrero.

9-10-11: *Lycopodiella inundata*. 9: Esporofilo. 10: Trofofilo vástago erecto. 11: Trofofilo vástago rastrero.

En las microfilas dibujadas se ha representado a la izquierda el haz, con los estomas sombreados, y a la derecha el envés, con los estomas perfilados.

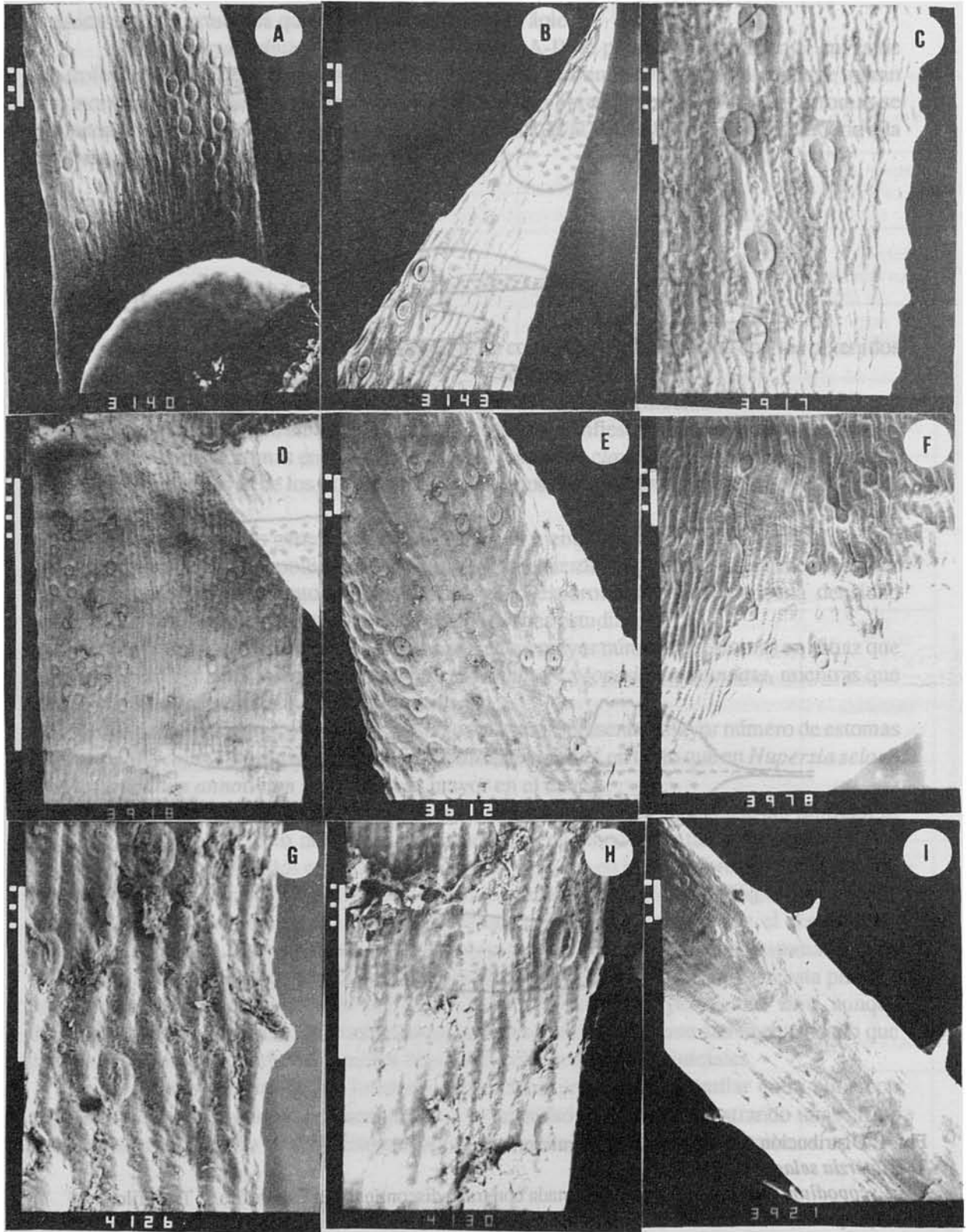


Lámina 1.

A-E: *Huperzia selago* . A: Esporofilo: haz. B: id : ápice. C: Trofofilo vástago erecto: envés, zona marginal. D: id : base foliar. E: Trofofilo vástago rastrero: haz, zona media.

F-I: *Lycopodium clavatum* . F: Esporofilo: envés, zona marginal. G: Trofofilo vástago erecto: haz. H: id : envés. I: Trofofilo vástago rastrero: envés, zona media.

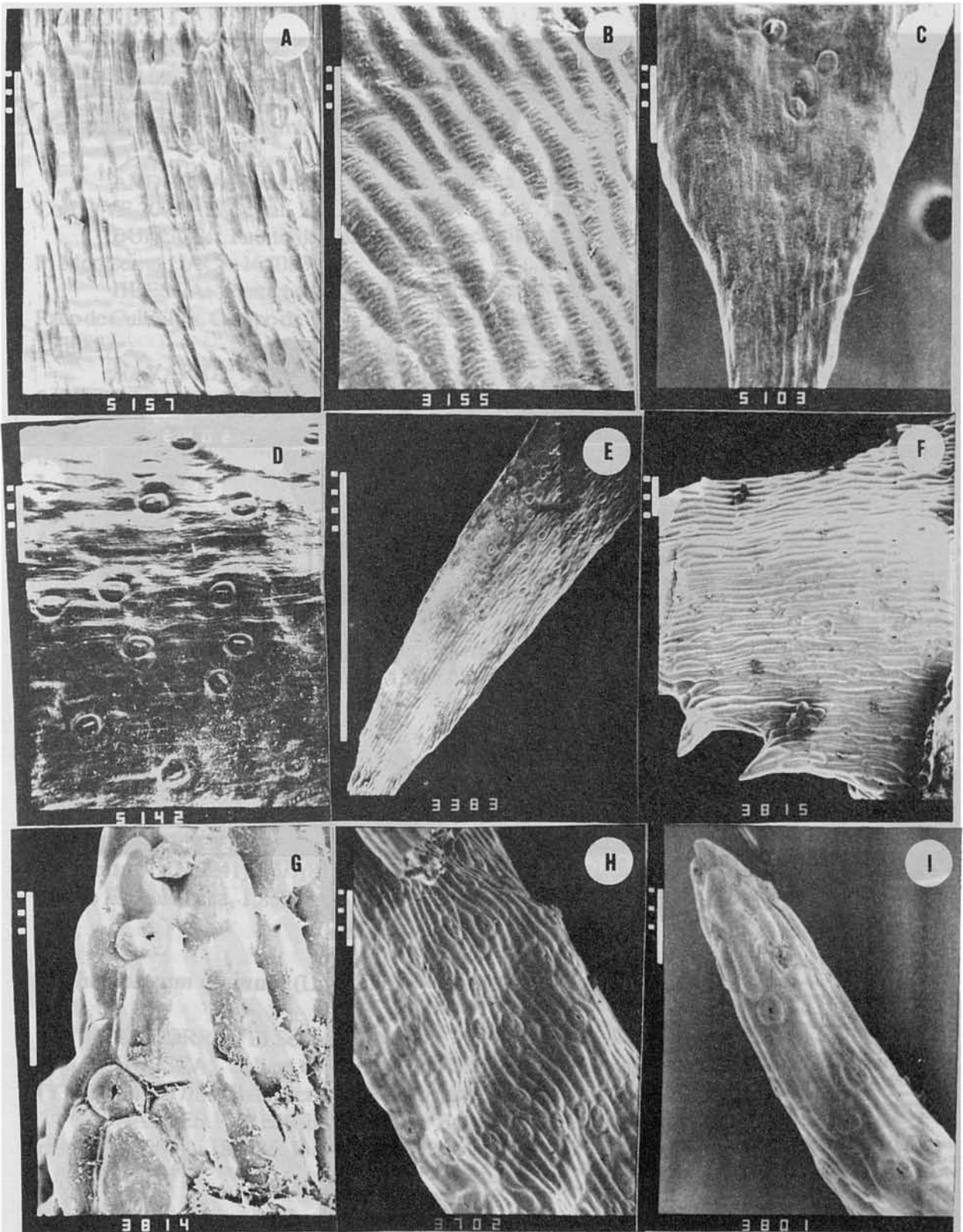


Lámina 2.

A-E: *Lycopodium annotinum*. A: Esporofilo: haz. B: id : envés. C: Trofofilo vástago erecto: haz. D: id : envés. E: Trofofilo vástago rastrero: haz.

F-I: *Lycopodiella inundata*. F: Esporofilo: envés. G: id : zona marginal basal. H: Trofofilo vástago erecto: haz zona basal. I: Trofofilo vástago rastrero: ápice.

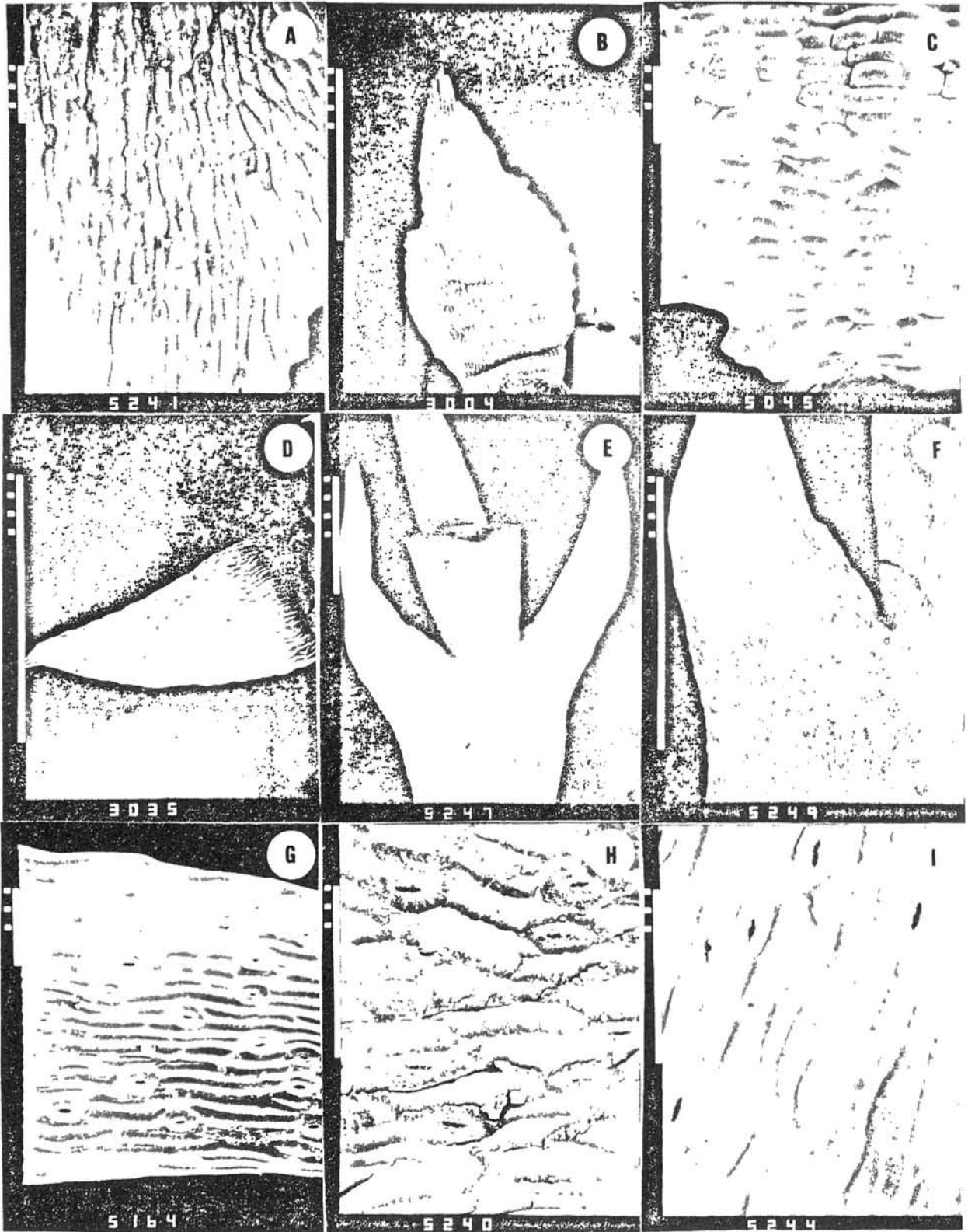


Lámina 3.

A-I: *Diphasiastrum alpinum*. A: Esporofilo: haz zona media. B: id : envés. C: id : envés zona media. D: Trofofilo vástago erecto: haz. E: Vástago erecto: porción del mismo. F: id : inserción de la microfila. G: Trofofilo vástago rastro: haz zona media. H: Esporofilo: haz (sin tratar con ultrasonidos). I: id : haz (tratado con ultrasonidos).

ADDENDA I

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.

ANDORRA: Por encima del lago Tristaina. 2.400 msm. 27/8/70. Rivas-Martínez & Costa (VF 2009). El Serrat. 2.200 msm. (CH 75 21). 13/9/81. Villar (VF 6235).

BURGOS: Puerto de Lunada. Pie de cantil calizo. 1.360 msm. (VN 47 80). 20/6/83. P. Montserrat (JACA 163083).

HUESCA: Panticosa. 9/82. Villar, Stübing & Iranzo. (VF 6253). Sallent de Gállego, Paco de Culivillas. Campo de Troya. 1.950-2.000 msm. (YN 1138-1238). 25/8/83. Villar (JACA 253083).

NAVARRA: Macizo de Cincovillas, base del cantil norte de Mendaur. 1.100 msm. (XN 0479). 23/7/84. J. Balaguer & A. M. Ibars (VF 13772). Ibidem (VF 13773). Isaba. Karst con pino negro. Solanas y umbrías calizas. 1.700-1.900 msm. (XN 8157-8257). 12/7/83. L. Villar et al. (JACA 204783).

Lycopodium annotinum L.

ANDORRA: El Serrat. Carretera de la Cabaña de Abarsetar d'Arcalís. 1.900 msm. 8/8/78. Villar (VF 06231).

HAUTES PYRENEES (Francia): Entre Lac de Cap de Long y Lac d'Orédon. (BH 6644). 28/7/84. Ibars & Balaguer (VF 13777); Ibidem 18/9/86, Ibars, Iranzo, Leal & Vilar. (VF 14042).

Lycopodium clavatum L.

HUESCA: Canfranc. 9/81. Villar, Stübing & Iranzo. (VF 6251); Ibidem Somport, 1.650 msm. (YN 0241), 25/7/84 Ibars (VF 13774); Ibidem Sallent de Gállego, proximidades del arroyo Espeluciecha, 1.850 msm. (YN 1041) 25/7/84 Ibars & Balaguer (VF 13775).

Diphasiastrum alpinum (L.) Holub

ANDORRA: El Serrat. 2.000 msm. (CH 7621) 13/9/81. Villar (VF 6254).

HUESCA: Sallent de Gállego. Proximidades del Barranco de Culivillas. 1.800 msm. (YN 1139) 27/7/84. Balaguer, Villar & Ibars (VF 13776).

HAUTES PYRENEES (Francia): Entre Lac de Cap de Long y Lac d'Orédon. 2.100 msm. (BH 6644). 18/9/86. Ibars, Iranzo, Leal & Vilar (VF14041).

Lycopodiella inundata (L.) Holub

SALAMANCA: Emplazamientos hidroturbosos junto a la pista de El Maillo a Monsagro. 15/8/78. Rico (VF 08002). Ibidem 24/9/81 Ladero & Valle (VF 6252); Ibidem 29/9/84 Ibars, Iranzo, Verdú & Vilar (VF 13795).

BIBLIOGRAFIA.

- CHU, M. C. (1974). A comparative study of the foliar anatomy of *Lycopodium* species. *Amer. J. Bot.*, 61 (7): 681-692.
- OLLGAARD, B. (1987). A revised classification of the Lycopodiaceae s. lat. *Opera Bot.*, 92: 155-173.
- PARIHAR, N. S. (1977). *The biology and morphology of the Pteridophytes*. Central Book Depot. Allahabad. 660 pp.
- ROLLERI, C. (1972). Morfología comparada de las especies de *Lycopodium* (Lycopodiaceae-Pteridophyta) del noroeste argentino. *Rev. Mus. La Plata (N. S.) Bot.*, 12 (68): 223-317.
- ROLLERI, C. & A. M. DEFERRARI. (1986). Modelos epidérmicos y otros caracteres foliares en la sistemática y ecología de *Lycopodium* L. sección *Crassistachys* Herter. *Rev. Mus. La Plata (N. S.) Bot.*, 14 (91): 65-87.
- THOMAS, B. A. & D. L. MASARATI. (1982). *Cuticular and epidermal studies in fossil and living lycophytes*. *The Plant Cuticle*. Academic Press, pp. 363-378.
- WILCE, J.H. (1965). Section *Complanata* of the genus *Lycopodium*. *Beih. Nova Hedwigia*, 19: 1-233.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

CONTRIBUIÇÃO PARA O ESTUDO CITOTAXONÓMICO DE *ANOGRAMMA LEPTOPHYLLA* (L.) LINK

M. QUEIRÓS, J. ORMONDE & I. NOGUEIRA
Centro de Fitossistemática e Fitoecologia do INIC
Museu, Laboratório e Jardim Botânico. Universidade de Coimbra

Resumo.

Apresenta-se o número cromossómico de *Anogramma leptophylla* de diversos indivíduos provenientes de três localidades próximas de Coimbra, Portugal. Tecem-se comentários cariológicos sobre o comportamento dos cromossomas na mitose e na meiose e relacionam-se os números cromossómicos encontrados com a distribuição geográfica.

Palavras chave: *Anogramma leptophylla*, cariologia, Portugal.

Summary.

The authors have studied from the cytological point of view *Anogramma leptophylla* from three places near Coimbra, Portugal. Considerations on the chromosome behaviour during mitosis and meiosis are given. Relation between the reported chromosome numbers and the geographical distribution is stated.

Key words: *Anogramma leptophylla*, caryology, Portugal.

INTRODUÇÃO.

Anogramma leptophylla (L.) Link é um feto com esporófito frágil e fugaz, de rizoma anual muito curto e com frondes verdes e delicadas, ligeiramente dimorfas, as externas 1-2 pinadas, estéreis e efémeras, as internas 2-3 pinadas e férteis, com gametófito potencialmente perene, que cresce preferentemente em solos mais ou menos profundos e húmidos em comunidades briopteridofíticas, sobre rochas e em fendas destas, nas bermas de caminhos, taludes e muros de pedra. Esta espécie, com uma vasta distribuição geográfica, é a mais polimorfa do género *Anogramma* Link, que compreende 7 espécies. Encontra-se bem representada na Europa atlântica, na região mediterrânica e nas Ilhas Macaronésicas, é frequente no Irão até à Índia, na África tropical e austral e em Madagascar, na Austrália e na Nova Zelândia, e na América estende-se desde o México ao Chile meridional.

Tendo recentemente estudado este feto (QUEIRÓS, ORMONDE & NOGUEIRA, 1988) de São Paulo de Frades (Fig. 1a), localidade próxima de Coimbra, encontramos o número meiótico $n=26$, que se encontra em concordância com os resultados obtidos por TUTIN em material de Jersey, Ilhas Channel (LÖVE & LÖVE, 1961; FABBRI, 1963) e por KURITA (1971) em plantas da Europa. Estes resultados foram confirmados por GIBBY (1986) e por MANTON & al. (1986) em plantas da ilha da Madeira.

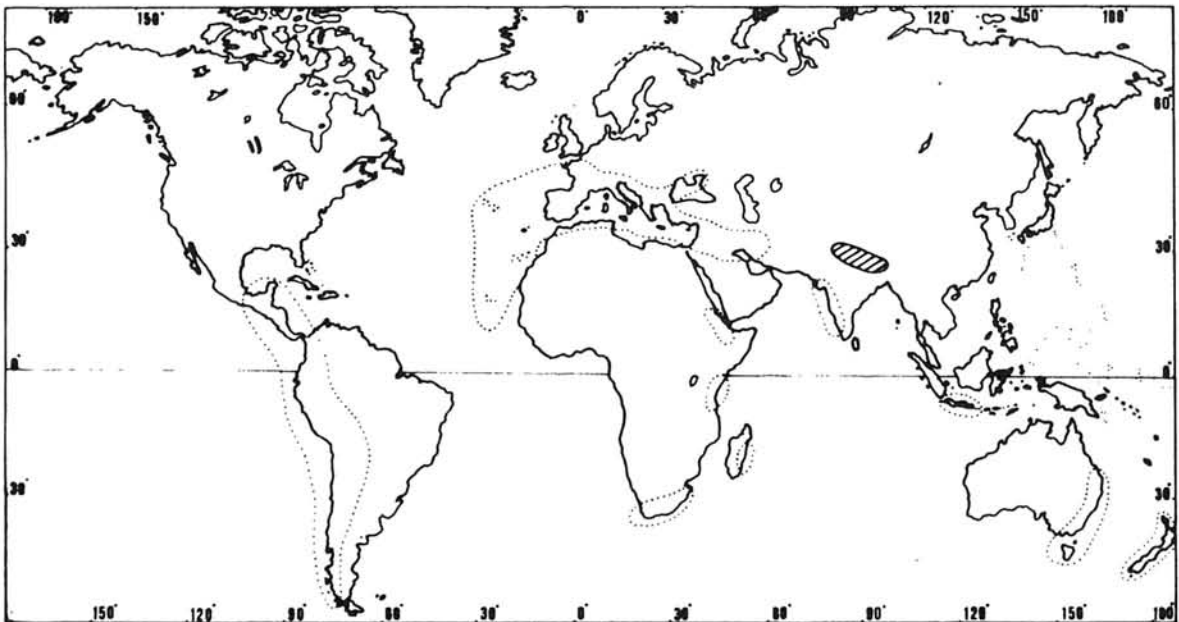
No entanto, $n=29$ é citado por BROWNLIE (1958) para indivíduos de Port Hills, Nova Zelândia, por MICKEL & al. (1966) para indivíduos de Oaxaca, no México, e por BAROUTSIS & GASTONY (1978) para indivíduos da mesma localidade do México e da Província do Cabo, África do Sul. MICKEL & al. (1966) determinaram também $n=27$ em indivíduos de Nayarit do México, $n=c. 56-57$ foi citado por MEHRA & VERMA (1960), $n=c. 58$ por VERMA & KHULLAR (1965) e $n=58$ por KHULLAR (in MANTON & al., 1986) para indivíduos da Índia setentrional, que os autores atribuíram a *A. leptophylla*.

A disparidade destes números, $n=26$ para material europeu e macaronésico, $n=29$ e $n=58$ para material de outros continentes, levou-nos a estudar novamente este taxon sob o ponto de vista cariológico, utilizando populações espontâneas de várias localidades de Portugal.

MATERIAL E MÉTODOS.

Dada a fugacidade do esporófito deste feto, cujo ciclo de vida não vai muito além de três meses, tornou-se difícil alargar o nosso estudo a outras regiões do País.

Segundo as nossas observações, nas localidades agora mencionadas, o esporófito deste feto inicia o seu desenvolvimento em fins de Janeiro, princípios de Fevereiro, frutifica durante os meses de Fevereiro e Março, para fenecer em Abril, princípios de Maio. Segundo MANTON & al. (1986), é muito difícil manter em cultura este feto por ser anual, apesar do protalo ser potencialmente vivaz. Estudámos diversos indivíduos provenientes de populações de três localidades da província da Beira Litoral: Ribeira de Valbom (Fig. 1c) e Vale de Canas (Fig. 1b), ambas próximas de Coimbra, e Parque de Santa Cruz (Fig. 1d) na cidade de Coimbra.



Mapa 1. Distribuição de *Anogramma leptophylla*

..... Plantas diploides ($n = 26, 27, 29$)

///// Plantas tetraploides ($n = 58$)



Fig. 1. Silhuetas de frondes de *Anogramma leptophylla*
a - São Paulo de Frades; b - Vale de Canas;
c - Ribeira de Valbom; d - Parque de Santa Cruz, Coimbra.

Para a obtenção de figuras da meiose, utilizou-se a técnica do esmagamento das células mães dos esporos em carmim acético. Sempre que possível, usou-se material sem prévia fixação, no próprio dia de colheita, técnica que a experiência nos ensinou oferecer bons resultados. Na impossibilidade de se estudar todo o material no dia em que este foi colhido, utilizou-se também, com bons resultados, a técnica descrita por GIBBY & al. (1977) e por HORJALES (1986), em que, após a fixação de pínulas com soros em diversos estados de formação numa mistura de álcool absoluto + ácido acético glacial (3:1), se arrefeceu rapidamente o material. Para tal, utilizou-se uma mistura frigorífica de gelo picado, sal comum e cloreto de amónio em partes iguais. Após 24 horas, o fixador é renovado e, após 48 horas, o material é de novo mudado para álcool a 70% e colocado no frigorífico a cerca de 5°C. O estudo do material deve realizar-se no prazo máximo de 20 dias.

Os números cromossómicos somáticos foram determinados em vértices vegetativos de indivíduos de populações de Vale de Canas e do Parque de Santa Cruz, fixados no líquido de Navachine (modificações de Bruun), incluídos em parafina, seccionados em cortes com 12µm de espessura e corados pelo violeta de genciana.

RESULTADOS.

Em todas as plantas estudadas da Ribeira de Valbom, de Vale de Canas e do Parque de Santa Cruz, foi encontrado $n=26$ (Fig. 2; Figs. 3, 4; Fig. 5), em células mães dos esporos. A meiose decorre normalmente, com formação de bivalentes em todos os indivíduos estudados, de acordo com as nossas determinações anteriores (QUEIRÓS, ORMONDE & NOGUEIRA, op. cit.).

Os vértices vegetativos estudados revelaram a existência de 52 cromossomas somáticos (Fig. 6).

DISCUSSÃO.

O estudo citotaxonomico de *A. leptophylla* empreendido pelos autores atrás mencionados, mostrou que no hemisfério sul se têm encontrado plantas diplóides e outras tetraplóides, respectivamente com $n=29$ e $n=58$, enquanto que no hemisfério norte foram encontrados indivíduos diplóides com $n=27$ e $n=29$ no México, e outras com $n=26$ na Europa e nas Ilhas Macaronésicas.

As discrepâncias verificadas no hemisfério norte, levaram LOVIS (1977) e PICHI SERMOLLI (in FERRARINI & al., 1986) a admitirem que o número cromossómico meiótico de *A. leptophylla* seria $n=29$ e que os números $n=26$ e $n=27$ poderiam ser interpretados como resultantes de fenómenos de aneuploidia. Este último autor, tal como BAROUTSIS & GASTONY (1978), admite que os mencionados números cromossómicos também poderiam ser resultantes de erros de contagem, visto que a estrutura dos cromossomas e o seu comportamento torna esta contagem muito difícil. Segundo MANTON & al. (1986), as dificuldades acrescem ainda com as pequenas dimensões das células e dos cromossomas.

O presente estudo da meiose e da mitose em *A. leptophylla* não mostrou a existência de qualquer tendência para os cromossomas se agruparem, embora revelasse que os cromossomas somáticos eram finos e coravam tenuamente pela técnica utilizada, circunstância que torna, de facto, a contagem bastante difícil.

Deste modo, e considerando que $n=29$ seja o número básico do género *Anogramma*, pensamos, tal como PICHI SERMOLLI (FERRANINI & al., 1986), que $n=26$ seja, na verdade, resultante de fenómenos de aneuploidia.

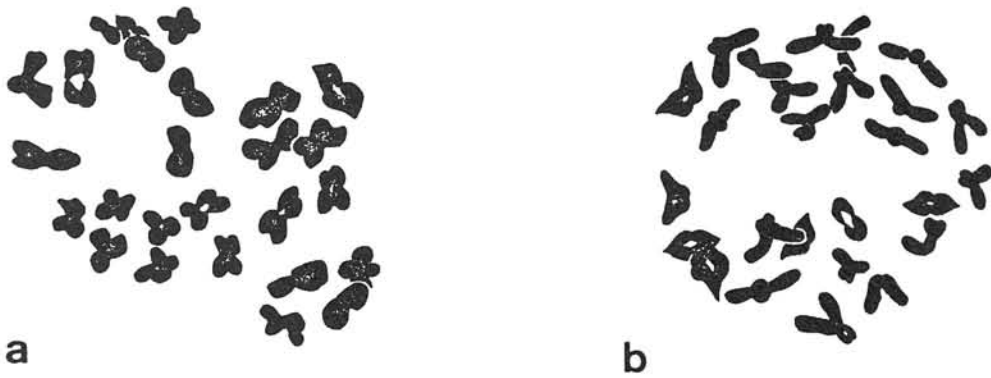


Fig. 2 - Citologia de *Anogramma leptophylla* de Ribeira de Valbom. a - metafase, n = 26; b - início de anafase, n = 26.

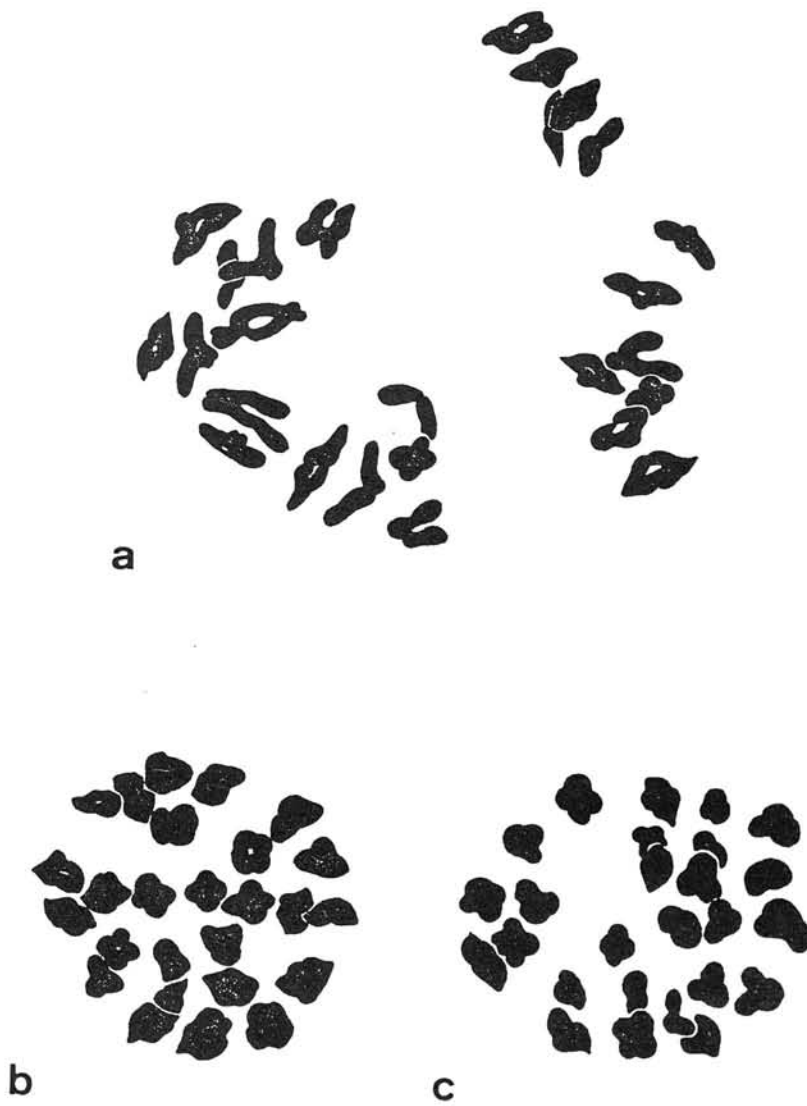


Fig. 3. Citologia de *Anogramma leptophylla* de Vale de Canas. a - início de anafase I, n = 26; b, c - metafases, n = 26.

Para a obtenção de figuras da meiose, utilizou-se a técnica do esmagamento das células madas das espigas em cartolina acetica. Sempre que possível, usou-se material sem prévia fixação, ao próprio dia de colheita, técnica que a captação nos espigas obtiveram bons resultados. Na impossibilidade de obter o material no dia em que se colheita, utilizou-se também, com bons resultados, o material fixado em álcool e acetona durante 24 horas, que, após a fixação, foi lavado em água e fixado novamente em álcool e acetona durante 24 horas. A fixação do material é de 24 horas. O material fixado em álcool e acetona foi lavado em água e fixado novamente em álcool e acetona durante 24 horas. O material fixado em álcool e acetona foi lavado em água e fixado novamente em álcool e acetona durante 24 horas.

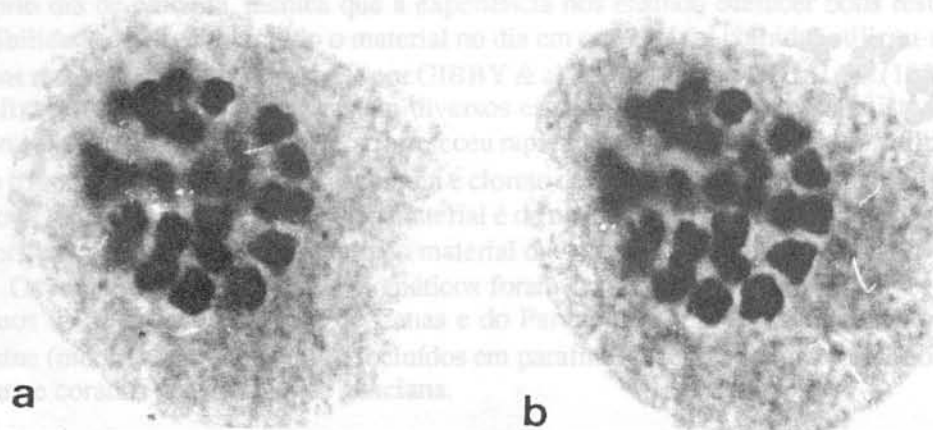


Fig. 3 - Citologia de *Anogramma leptophylla* de Vale de Canas. a - início da metáfase, n = 26; b - final da metáfase, n = 26.

Fig. 4 - Citologia de *Anogramma leptophylla* de Vale de Canas. a - início da metáfase, n = 26; b - final da metáfase, n = 26.

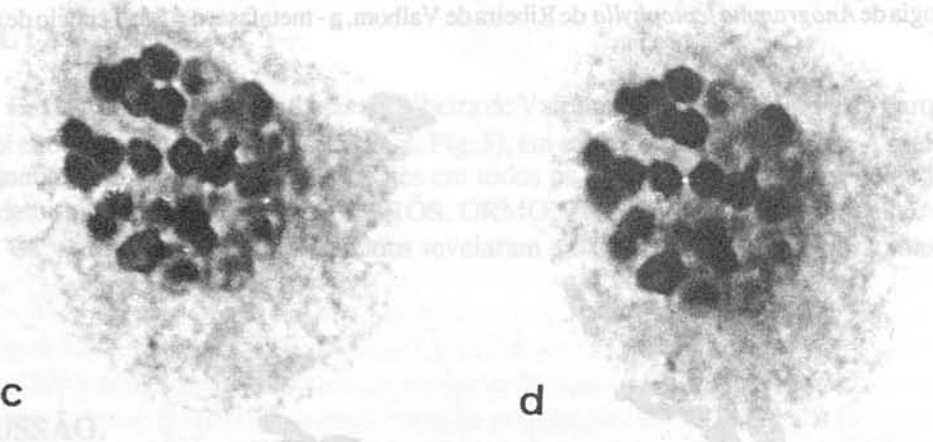


Fig. 5 - Citologia de *Anogramma leptophylla* do Parque de Santa Cruz, Coimbra. a - final da metáfase, n = 26; b - final da metáfase, n = 26.

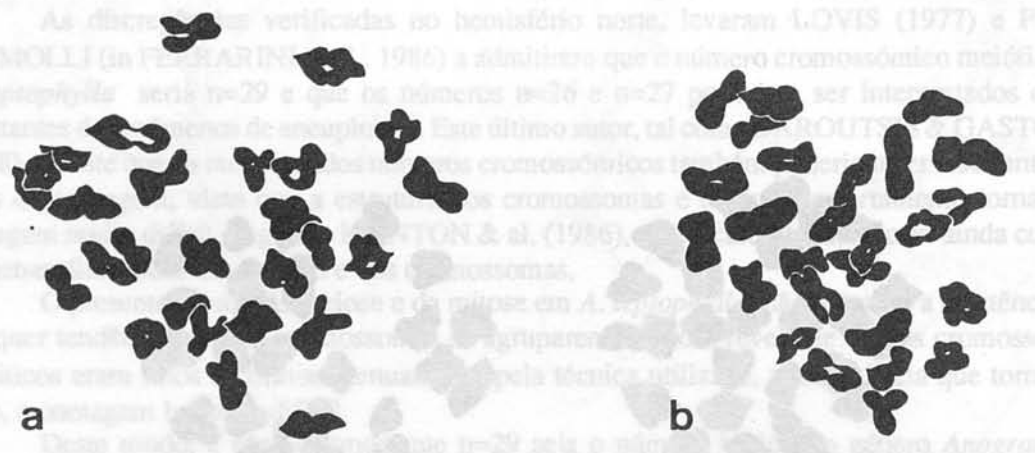


Fig. 3 - Citologia de *Anogramma leptophylla* de Vale de Canas. a - início da metáfase, n = 26; b - final da metáfase, n = 26.

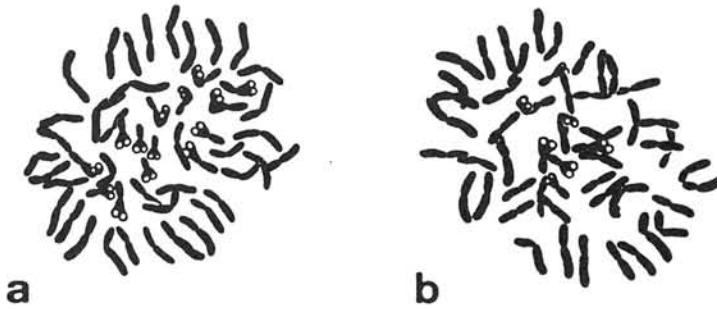


Fig. 6. Citologia de *Anogramma leptophylla*. a - $2n = 52$ (Parque de Santa Cruz); b - $2n = 52$ (Vale de Canas).

Em *A. leptophylla*, tal como em *Asplenium trichomanes* L., espécie polimorfa com vários citótipos correspondentes a formas a que foram dadas categoria subespecífica, têm-se encontrado dois citótipos, um diplóide com ampla distribuição geográfica e outro tetraplóide até agora circunscrito à Índia setentrional, sobretudo ao Himalaia. Pensamos que esta forma seja autotetraplóide e a ela se poderia também atribuir categoria subespecífica.

Aliás, a opinião que avançamos poderá ser reforçada pelo estudo da morfologia de *A. leptophylla* desta região, empreendido por MEHRA & SANDHU (1976). Os referidos autores verificaram que o gametófito (protalo) tem, no início, a forma de uma pequena lâmina espatulada semelhante ao talo das hepáticas, com os quais muitas vezes se confunde, e que, pelo aparecimento de dois ou mais meristemas descontínuos, na margem, se expande em forma de coração ou em formas irregularmente lobadas. Na região posterior, desenvolvem-se pequenos ramos pedunculados e cilíndricos, onde se formam arquegónios e anterídios. Na extremidade destes ramos aparecem tubérculos associados com fungos micorrizígenos. Segundo os autores, os fungos aparecem somente na natureza, não tendo sido encontrados nas plantas cultivadas em laboratório. Seriam estes tubérculos, associados aos fungos, os responsáveis pela sobrevivência do gametófito de *A. leptophylla* durante os rigorosos meses de inverno na região do Himalaia, onde nenhum outro gametófito, dos numerosos fetos que ali vivem, sobrevive nesta época do ano.

Ainda que se possam considerar positivos os nossos resultados, embora não totalmente esclarecedores do problema dada a complexidade do mesmo, tencionamos continuar estes estudos não só sob o ponto de vista cariológico, mas também palinológico.

BIBLIOGRAFIA.

- BAROUTSIS, J. G. & GASTONY, G. (1978). Chromosome numbers in the fern genus *Anogramma* II. *Amer. Fern Journ.*, 68 (1): 3-6.
- BROWNLIE, G. (1958). Chromosome numbers in New Zealand ferns. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 85 (2): 213-216.

- FABBRI, F. (1963). Primo supplemento alle Tavole cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. *Caryologia*, 16 (2): 237-335.
- FERRARINI, E., CIAMPOLINI, F., PICHI SERMOLLI, R. E. G. & MARCHETTI, D. (1986). Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae. *Webbia*, 40 (1): 1-202.
- GIBBY, M. (1986). A chromosome count for *Anogramma leptophylla* in Madeira. *Fern Gaz.*, 13 (2): 120.
- GIBBY, M., JERMY, A. C., RASBACH, H., RASBACH, K., REICHSTEIN, T. & VIDA, G. (1977). The genus *Dryopteris* in the Canary Islands and Azores and the description of two new tetraploid species. *Bot. Journ. Linn. Soc.*, 74: 251-277.
- HORJALES, M. (1986). Sobre *Asplenium cuneifolium* en Galicia: estudio citotaxonomico. *Anales Jard. Bot.*, Madrid, 43 (1): 9-14.
- KURITA, S. (1971). Chromosome study of four species of leptosporangiate ferns. *Ann. Rep. For. Stud. Coll. Chiba Univ.*, 6: 41-43.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. (1961). Chromosome numbers of central and northwest european plant species. *Opera Bot.*, 5: 1-581.
- LOVIS, J. D. (1977). Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances Bot. Research*, 4: 229-415.
- MANTON, I., LOVIS, J. D., VIDA, G. & GIBBY, M. (1986). Cytology of the fern flora of Madeira. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. Ser.*, 15 (2): 123-161.
- MEHRA, P. N. & SANDHU, R. S. (1976). Morphology of the fern *Anogramma leptophylla*. *Phytomorphology*, 26 (1): 60-76.
- MEHRA, P. N. & VERMA, S. C. (1960). Cytotaxonomic observations on some west Himalayan Pteridaceae. *Caryologia*, 13 (3): 619-650.
- MICKEL, J. T., WAGNER, W. H. & CHEN, K. L. (1966). Chromosome observations on the ferns of Mexico. *Caryologia*, 19 (1): 95-102.
- QUEIRÓS, M., ORMONDE, J. & NOGUEIRA, I. (1988). Notas cariológicas e fitogeográficas de algumas Pteridophyta de Portugal I. *Acta Bot. Malacitana*, 13: 121-140.
- VERMA, S. C. & KHULLAR, S. P. (1965). Cytology of some W. Himalayan Adiantaceae (sensu Alston) with cytotaxonomic comments. *Caryologia*, 18 (1): 85-106.

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Consección de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

FERN SPORE BANKS: IMPLICATIONS FOR GAMETOPHYTE ESTABLISHMENT

S. LINDSAY & A.F. DYER

Department of Botany, University of Edinburgh, Mayfield Road.
Edinburgh. EH9 3JH. U.K.

Summary.

Although angiosperm seed banks have been well documented, almost nothing is known about fern spore banks. This paper reviews the published evidence for spore banks and presents new observations made during a wider investigation of gametophyte establishment at two woodland sites near Edinburgh, Scotland. Analysis of soil cores has revealed the existence of large numbers of viable spores, of more than one species, to a depth of at least 35 cm at one site and to at least 95 cm at the other. Moreover, these spore banks are present throughout the year. Additional investigations in other habitats indicate that fern spore banks are widespread. The biological significance of these observations is discussed.

Key words: fern, spore bank, gametophyte establishment.

Resumen.

Al contrario de lo que ocurre con los bancos de semillas de las angiospermas que están bien documentados, prácticamente no se conoce nada acerca de los bancos de esporas de los helechos. Este artículo pasa revista a los conocimientos publicados sobre los bancos de esporas y presenta nuevas observaciones realizadas durante una amplia investigación sobre el desarrollo de los gametófitos en dos zonas forestales próximas a Edimburgo, (Escocia). El análisis de muestras de suelo ha revelado la existencia de grandes cantidades de esporas viables de más de una especie a profundidades de al menos 35 cm en una zona estudiada y al menos a 95 cm en otra. Además, estos bancos de esporas están presentes a lo largo de todo el año. Otras investigaciones adicionales en otros hábitats indican que los bancos de esporas están ampliamente extendidos. Así mismo, se discute el significado biológico de estas observaciones.

Palabras clave: helecho, banco de esporas, e establecimiento de gametófitos.

INTRODUCTION.

Extensive studies since the middle of the nineteenth century have shown that reservoirs of viable seeds exist beneath the soil surface in many habitats. These "seed banks" play a vital role in the survival strategies of some angiosperm species, particularly short-lived colonizers of disturbed ground. However, the possibility that spores might fulfil a similar function in the second largest group of vascular plants, the ferns, has not been properly explored. Although there are several indications that fern "spore banks" might be widespread (Table 1), there is little information in the literature to confirm this or indicate their importance in fern biology. GRIME (1985) considers that fern spore banks are unlikely to have a significant role.

All the published reports of viable fern spores in soil are listed in chronological order in Table 2. In a study of weeds in pineapple plantations in Malaysia, WEE (1974) reported that viable spores of nine fern species greatly outnumbered the angiosperm seeds in the top 15 cm of the soil. STRICKLER & EDGERTON (1976) detected viable spores of *Cystopteris fragilis* in only the top 2cm of soil during an investigation of seed banks in mixed coniferous forest in Oregon, USA. There is a brief reference in an account of a biosystematic investigation on *Athyrium filix-femina* in Europe (SCHNELLER, 1979) to the occurrence in the soil of spores capable of germinating nearly a year after the last period of spore release but the habitat, precise locality and soil depth were not specified. PECK (1980) made similar observations on spores of *Dryopteris goldiana* which had overwintered on the soil surface beneath fertile plants. In a study of bryophyte diaspores in soil, DURING & TER HORST (1983) noted the presence, over a period of twelve months, of at least two unidentified fern species in soil sampled to a depth of 6 cm from chalk grasslands in the Netherlands. In another very similar investigation of bryophyte diaspore banks, DURING *et al.* (1987) discovered at least two species in the top 2 cm of soil from several different habitats in Spain. A detailed investigation of seeds in the top 10 cm of soil from freshwater tidal wetlands on the Delaware River, USA, yielded information on the accompanying spore bank of bryophytes and

-
- a. Spores of many species require light to trigger germination.
 - b. Spores of many species remain viable for years when stored under relatively dry conditions.
 - c. Large numbers of viable spores exist for many months on the soil surface after dispersal.
 - d. Spores of species with subterranean gametophytes can enter the soil.
 - e. Many mosses have spore banks.
-

Table 1. Indications that fern spore banks might be widespread.

Habitat(s)	Locality	Species	Depth (cm)	Reference
Pineapple fields	West Malaysia	<i>Blechnum indicum</i> Burm. <i>Dicranopteris linearis</i> Und. <i>Histiopteris incisa</i> J.Sm. <i>Lygodium scandens</i> Sw. <i>Nephrolepis biserrata</i> Schott <i>Pityrogramma calomelanos</i> Link <i>Pteridium esculentum</i> Nakai <i>Stenochlaena palustris</i> Bedd. One other species (not identified)	0-15	Wee (1974)
Coniferous forests	Eastern Oregon, USA	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	0-2	Strickler & Edgerton (1976)
Not specified	Europe	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	Not specified	Schneller (1979)
Deciduous woodland	Central Iowa, USA	<i>Dryopteris goldiana</i> (Hooker) A.Gray	Surface	Peck (1980)
Chalk grasslands	The Netherlands	At least 2 species (not identified)	0-6	During & ter Horst (1983)
Coastal shrubland Deciduous woodland	Barcelona, Spain	At least 2 species (not identified)	0-2	During <i>et al.</i> (1987)
Tidal marsh	Delaware River, USA	<i>Athyrium filix-femina</i> L. var. <i>angustum</i> (Small) Rydb. <i>Dennstaedtia punctilobula</i> (Michx.) Moore <i>Dryopteris</i> spp. <i>Onoclea sensibilis</i> L. <i>Thelypteris palustris</i> Schott <i>Woodwardia areolata</i> (L.) Moore <i>Woodwardia virginica</i> (L.) Smith	0-10	Leck & Simpson (1987)
Chalk grasslands Grazed pasture Deciduous woodland	The Netherlands	At least 2 species (not identified)	0-1	van Tooren & During (1988)
Forests	Switzerland	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth <i>Dryopteris</i> spp.	0-65	Schneller (1988)

Table 2. Published reports of viable fern spores in soil.

pteridophytes which was published separately (LECK & SIMPSON, 1987). Although *Onoclea sensibilis* was the largest component of the spore bank, a total of seven species was recorded. VAN TOOREN & DURING (1988) found viable spores of at least two unidentified fern species in the top 1 cm of soil from several habitats in the Netherlands and discovered that some fern spores retain their viability after passing through the guts of earthworms. Recently, in a short account of spore bank studies at four forest sites in Zwitserland, SCHNELLER (1988) showed that soil taken from within populations of fertile sporophytes shortly after spore release, contained viable spores of the locally dominant ferns to a depth of at least 65 cm, with the majority in the first 10 to 15 cm.

Although SCHNELLER identified some of the possible implications of these observations, current knowledge of spore banks is too fragmentary to permit their contribution to the reproductive strategies of ferns to be fully understood. Much more information is needed on the ecological distribution, identity, movement, longevity and potential for establishment of buried spores. Wherever possible, investigations should be conducted throughout the year as part of a broader enquiry into the biology of particular species and especially into the dispersal of spores and the establishment of gametophytes in the wild.

Most of the observations presented here derive from studies commenced in 1987 as part of a wider investigation of gametophyte establishment in four species native to Scotland.

MATERIALS AND METHODS.

The four species chosen for this study were: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Polystichum setiferum* (Forsk.) Woynar, and *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. *A. filix-femina* and *B. spicant* have a northerly distribution and a preference for acidic soils. In contrast, *P. setiferum* and *P. scolopendrium* have a southerly distribution and a preference for calcareous soils. Suitable populations of *A. filix-femina* and *B. spicant* occur near each other at Roslin Glen Wildlife Reserve, near Roslin, 6 miles south of Edinburgh. Pease Bridge Glen, near Cockburnspath, 45 miles east of Roslin, is the nearest site with suitable populations of *P. setiferum* and *P. scolopendrium*. Both study sites are areas of mixed deciduous woodland in small river valleys where ferns are abundant and sexually reproducing.

The possible existence of viable fern spores in the soil was investigated using a simple technique based on that used by FURNESS & HALL (1981). Using a 9 cm diameter corer, cores of soil were removed from the ground near mature sporophytes and transferred directly to polythene bags to prevent contamination by air-borne spores. In the laboratory, the cores were chopped into 5 cm strata from the centre of which smaller cores were taken as subsamples in a further attempt to minimize contamination. Finally two replicate subsamples from each stratum were separately sealed in small plastic petri dishes (diameter = 5 cm, area = $c.20 \text{ cm}^2$) and cultured in a growth chamber at $20^\circ \text{ C} + 2^\circ \text{ C}$ under continuous illumination (irradiance = $20 \text{ uEm}^{-2} \text{ s}^{-1}$) provided by four 30 Watt "Warm White" fluorescent tubes. The samples were kept moist during the culture period by adding sterile distilled water to the petri dishes when necessary. After approximately 8 weeks, the presence of fern gametophytes was determined with a dissecting microscope. The total number of visible prothalli was recorded, distinguishing between those with trichomes and those without. In these investigations, no attempt was made to identify the gametophytes further.

This method of analyzing soil cores has disadvantages. For instance, it only reveals the number of viable spores on or near the soil surface that are exposed to light and subsequently germinate. It is not possible to deduce from these values the total number of viable spores in the soil samples. In addition, nothing is learnt about the number and identity of non-viable spores in the soil. This information is clearly essential if spore banks are to be defined accurately.

In future, detailed information on the total number of spores, their identity and distribution might be obtained more rapidly by extracting viable and non-viable spores directly from soil (Furness & Hall, 1981) and subsequently identifying them using a light microscope. Percentage viability could then be determined by culturing these spores on mineral agar.

OBSERVATIONS.

This investigation is still in its early stages and only preliminary results are available. However, it is already possible to recognize several important characteristics of fern spore banks.

Fern spore banks are widespread.

Viable fern spores have been found in every soil core collected at the two main study sites. Unpublished observations at other sites have revealed spore banks in the soil on open hillsides and in pastures, arable fields and urban parks in Scotland and in the soils of forests and abandoned fields in North Carolina, USA. These observations, taken in conjunction with the limited information in the literature, are clear indications that fern spore banks are widespread both geographically and ecologically. Further studies are underway to define more accurately the extent of their distribution.

Fern spore banks are found to a considerable depth.

Viable fern spores have been repeatedly found at depths of 20-30 cm. On two occasions, viable spores were found 95 cm below the surface. It is likely that viable spores might exist even deeper in suitable soils but practical difficulties were encountered when trying to obtain soil samples one metre or more below the surface.

Typically, the number of viable spores producing gametophytes on the surface of the cultured soil declines as the sampling depth increases (Figure 1). This might be simply due to a reduction with depth in the total number of spores present because of their restricted downward movement in the soil. However, it is also conceivable that the proportion of spores that are viable might decline with increasing depth. For instance, there is likely to be a loss of viability with age and the age of spores might increase with depth as successive annual depositions move downwards through the soil. In addition, the inherent longevity of spores might decline with depth because certain types of spores, for example small ones with less stored reserves, move further in the soil. The viability of more deeply buried spores might also be adversely affected by increasing anaerobiosis or accumulating phytotoxic or allelopathic substances.

Another intriguing observation is that the gametophytes appearing on the deeper soil samples develop more slowly than those on soil samples collected from nearer the surface. Again the reasons are not yet known. Slower development might be a precursor of spore death caused by one or more of the factors suggested above. It is known that spores stored for several years in herbaria or laboratories germinate more slowly than fresh ones (WINDHAM *et al.*, 1986). It might also be significant that smaller spores develop more slowly, at least initially, than larger spores of the same species (SCHEDLBAUER, 1976; DYER, unpublished observations). A further possibility, in view of the fact that the spores are cultured on the soil from which they were sampled, is that soil taken from below the surface limits the rate of development through nutritional deficiency or some other inadequacy.

Further investigations are in progress to establish which of these explanations account for our observations.

Fern spore banks are present from one spore release period to the next.

Analysis of soil cores at the end of July, just before a new crop of spores was released, showed that substantial numbers of viable spores were still present in the soil at all depths (Figure 1). Clearly, some spores can survive in the soil for at least one year. Despite reports that spores of some species can survive several decades when stored under relatively dry conditions (SUSSMAN, 1965; LLOYD & KLEKOWSKI, 1970; WINDHAM *et al.*, 1986) it has not yet been established that spores can survive for more than one year in the soil, where they are likely to be partially or

fully imbibed. However, laboratory experiments have now shown that the viability of imbibed spores of *A. filix-femina*, *B. spicant*, *P. setiferum* and *P. scolopendrium* does not decline during the first 8 months of storage in darkness at 20 °C. Other long term storage experiments currently in progress will yield additional information about the longevity of imbibed spores.

Fern spore banks consist of more than one species.

In almost every case, even when cores are taken immediately beneath spring fronds, the appearance of some gametophytes with trichomes and some without, indicates that at least two species are present. Gametophytes differing in trichome characteristics were sometimes observed, indicating that there were more than two species present, but accurate identification to species using gametophyte morphology is difficult and was not attempted. However, gametophytes can be identified further if necessary. Gametophytes can be cultured longer and those which produce sporophytes can be identified on the basis of sporeling morphology. Alternatively, starch gel electrophoresis, although destructive and expensive, could be used to discriminate between species with morphologically indistinguishable gametophytes (SOLTIS *et al*, 1983; Kelly & Cousens, 1985).

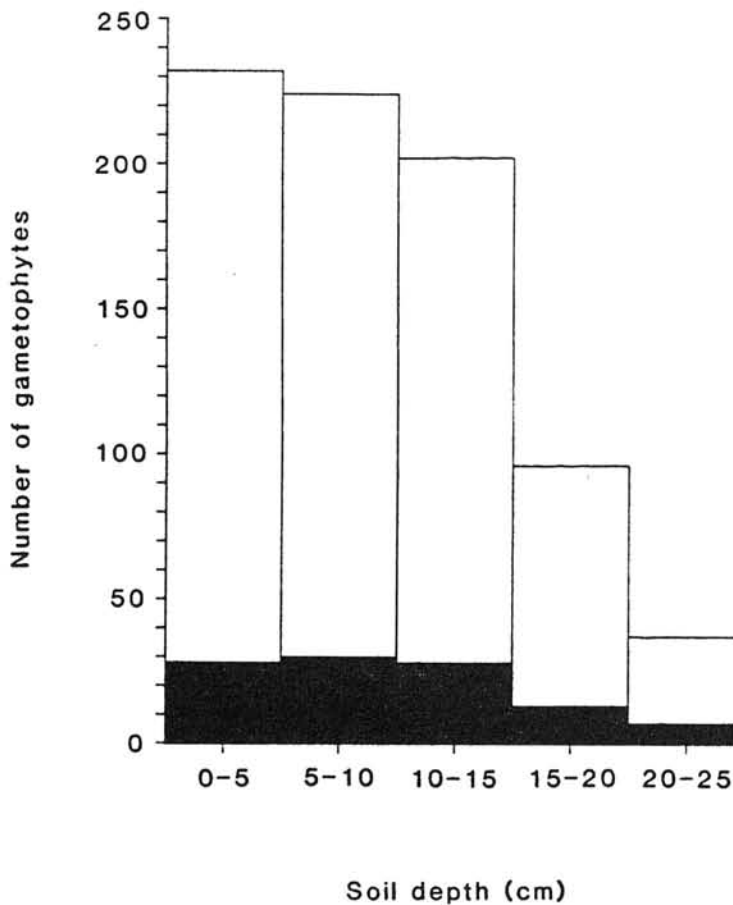


Fig. 1. A typical distribution of viable fern spores in soil.

Relative estimates of the number of viable spores at various depths were obtained by culturing soil samples, each with a surface area of approximately 20 cm², and counting the gametophytes produced. Gametophytes with trichomes, were distinguished from those without.

The results shown here were obtained by analyzing a soil core collected from Roslin Glen Wildlife Reserve in July 1988, a few weeks before spores release.

IMPLICATIONS.

Clearly, much more information is required to fully understand the role of fern spore banks. Nevertheless, it is possible to speculate on the biological significance of our observations and some other observations reported in the literature.

Spore bank formation.

There are three main ways in which spores could become buried in the soil: by the deposition of soil or humus above them; by percolation, the passive transport of spores by water; or by animal activity. Whatever the process, it is tempting to believe that the viable fern spores found buried to a depth of 95 cm are very old, having reached this level over many years. However, this conclusion is premature while so little is known about the method(s) or rate of movement of spores in soil.

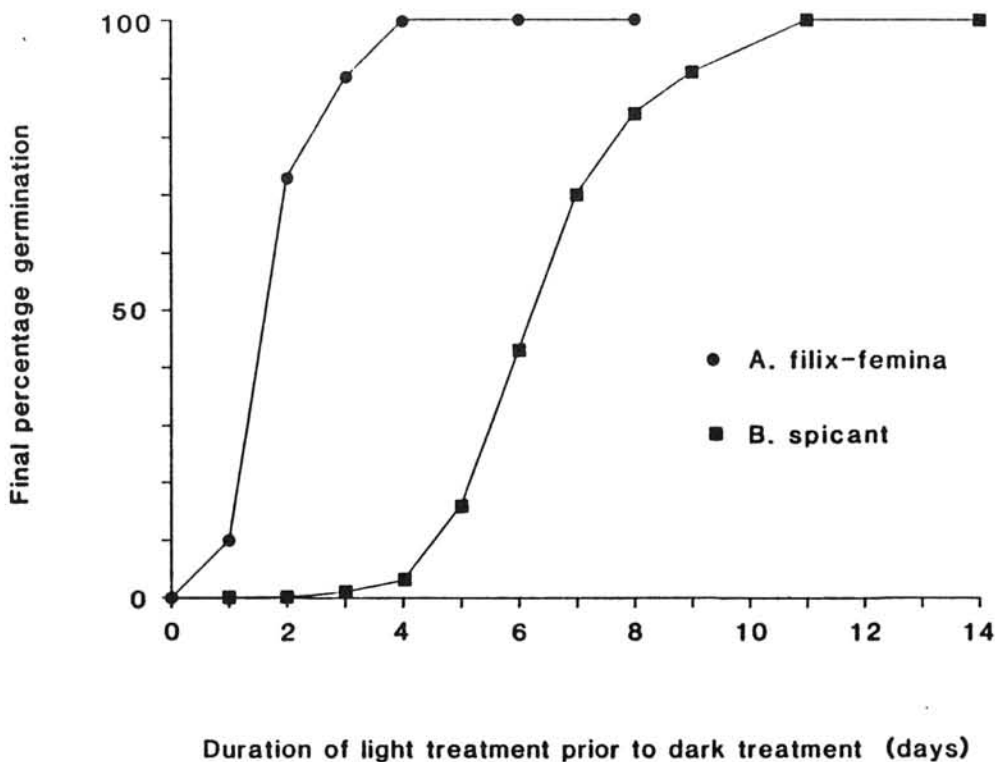


Fig. 2. The time required for light to trigger germination of spores of *A. filix-femina* and *B. spicant* at 15°C.

The spores were sown on mineral agar in small petri dishes and placed in a growth chamber providing a constant temperature of 15°C and continuous illumination (irradiance = $20\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$). One petri dish of each species was removed from the growth chamber every 24 hours for the next 14 days and cultured for another 20 days at the same temperature but in complete darkness. Percentage germination was determined at the end of the dark treatment.

Photoblastic spores do not normally germinate in darkness but they will if germination has already been initiated by light. Accordingly, any germination observed in these experiments must have been triggered by the light treatment received prior to the dark treatment.

There is no evidence that fern spores have an inherent dormancy when released. Indeed, most fern spores will germinate as soon as they receive adequate moisture and light and experience a suitable temperature. Darkness can enforce dormancy on photoblastic spores but only if germination has not already been initiated by light. These observations suggest that if spores are to remain dormant in nature, they must either settle on a surface where there is insufficient moisture for imbibition and/or inadequate light to trigger germination, or they must enter the dark recesses of the soil before germination is initiated. Laboratory experiments conducted at 15°C have shown that 50% of spores of *B. spicant* become photosensitive and will germinate, even in subsequent darkness, after receiving moisture and light for approximately 6 days. The time required to trigger germination of 50% of spores of *A. filix-femina*, under the same experimental conditions is less than 2 days (Figure 2). These experiments imply that the initial movement of spores into soil must be rapid. The depth to which light can penetrate soil depends on the soil type and its physical state (WOOLLEY and STOLLER, 1978). Thus, while some spores might experience total darkness within a few millimetres of the soil surface, others must reach a depth of a few centimetres before they can escape from light and contribute to a spore bank.

Except in situations where there is rapid soil deposition or leaf fall, the recruitment of spores into spore banks within hours or days of deposition is most likely to result from percolation. The rate of percolation is probably influenced by spore size, shape and degree of surface sculpturing and this might in turn result in different species being represented at different depths in the soil. Percolation of spores could be extremely rapid if spores are washed into channels in the soil left by decayed roots or burrowing animals. In some habitats, transport by the animals themselves might be the major cause of spore movement within the spore bank and in certain soils, the activity of earthworms could be particularly important. VAN TOOREN & DURING (1988) report that some fern spores retain their viability after passing through the guts of earthworms and other investigations have shown that earthworms can transport pollen grains through a vertical distance of 55 cm in 6 weeks (WALCH et al. 1970). These observations strongly suggest that earthworms could be responsible not only for downward movement of fern spores in soil but also for upward movement, returning spores to the surface where conditions might be suitable for germination and gametophyte establishment.

Dark germination.

Laboratory experiments have shown that antheridiogens produced by gametophytes of some species can induce photoblastic spores to germinate in the dark. For instance, an antheridiogen produced by cultured prothalli of *Athyrium filix-femina* triggered germination of spores and resulted in the development of dwarf males of that species 1 cm below the soil surface (SCHNELLER, 1988). An antheridiogen of *Anemia phyllitis* is reported to have had a similar effect on spores of that species as much as 15 cm below the soil surface (see SCHRAUDOLF in SCHNELLER, 1988). These, and other observations (NÄF, 1979; SCHNELLER, 1979) suggest that antheridiogens might be important in nature for recruiting male-fertile gametophytes from spores that are not exposed to light. This is certainly an intriguing possibility but it has still to be established that antheridiogens do function like this in nature.

Colonization.

Viable spores can exist in the soil from one spore release period to the next. This suggests that even in a seasonal climate, where spore release is restricted to a few months of the year, there is a potential at any time of the year, for gametophyte establishment following soil disturbance. For instance, successful gametophyte establishment might take place in the Spring, as well as, or even instead of, the Autumn. Soil disturbance, such as that caused by wind-throw of trees, erosion by water or animal activity, will encourage gametophyte establishment, not only by exposing spores to light but also by providing a bare substrate which many gametophytes appear to prefer. In addition, spores in the soil will be protected from many of the hazards present on the surface and soil disturbance following an above-ground catastrophe such as fire could result in rapid recolonization by species represented in the spore bank.

Accumulation.

A long-lived spore bank will accumulate deposited spores from year to year. This will increase the chances of colonization of fern species which are rare or distant. Accumulation of spores in the soil is likely to be particularly important for peripheral or disjunct populations where conditions suitable for spore production and/or gametophyte establishment might be infrequent. The concentration of spores in the soil, amongst other factors, might indirectly influence the breeding systems of gametophytes. For instance, as the number of viable spores in the soil increases, then so too will the opportunity for inter-gametophytic mating between gametophytes of the same species, including those from different sporophyte populations or even from different generations.

Hybridization.

A spore bank consisting of two or more species has the potential to initiate mixed gametophyte colonies and some of these might produce hybrid zygotes. Obviously, for hybridization to occur, not only must the participating species be closely related but the gametophytes of these species must have similar ecological requirements. Where only some of the species in a mixed spore bank are capable of establishing on the soil surface, opportunities for hybridization might be restricted.

Conservation.

It is conceivable that a long-lived spore bank could conserve a larger gene pool than is present in the sporophyte population on the surface. Recruitment from these spore banks could re-introduce alleles that have been eliminated by selection. Moreover, long-lived spore banks might even provide a means of re-establishing native populations at sites where they are thought to have become extinct.

CONCLUSION.

It is now evident that reservoirs of viable fern spores do exist throughout the year beneath the soil surface in many temperate habitats. Although most spores in the soil undoubtedly die, fern spore banks can have important implications for gametophyte establishment in some species.

Further studies are underway to confirm the importance of spore banks in the biology of temperate ferns and to compare their role with that of angiosperm seed banks.

ACKNOWLEDGEMENTS.

We would like to thank the Scottish Wildlife Trust (S.W.T) for permission to conduct field work in Roslin Glen Wildlife Reserve and both the Forestry Commission and the Nature Conservancy Council (N.C.C.) for permission to work in Pease Bridge Glen. We also thank the Science and Engineering Research Council (S.E.R.C) for financial support.

REFERENCES.

- DURING, H.J. and ter HORST, B. (1983). The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia*, 9: 57-64.
- DURING, H.J., BRUGUÉS, M., CROS, R.M. and LLORET, F. (1987). The diaspore bank of

- bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia*, 13: 137-149.
- FURNESS, S.B. and HALL, R.H. (1981). An explanation of the intermittent occurrence of *Physcomitrium sphaericum* (Hedw.) Brid. *Journal of Bryology*, 11: 733-742.
- GRIME, J.P. (1985). Factors limiting the contribution of pteridophytes to a local flora. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 86B: 403-421.
- KELLY, E.M. and COUSENS, M.I. (1985). A population ecology study of *Dryopteris ludoviciana* (Kunze). *Small. American Journal of Botany*, 72: 923 (abstract).
- LECK, M.A. and SIMPSON, R.L. (1987) Spore bank of a Delaware River freshwater tidal wetland. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 144(1): 1-7.
- LLOYD, R.M. and KLEKOWSKI, E.J. (1970). Spore germination and viability in Pteridophyta: evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica*, 2: 129-137.
- NÄF, U. (1979). Antheridiogens and antheridial development. In: Dyer, A.F. (editor) *The experimental biology of ferns*: 435-470. Academic Press. London, New York, San Francisco.
- PECK, J.H. (1980). *Life history and reproductive biology of the ferns of Woodman Hollow, Webster County, Iowa*. Ph.D. Thesis. Iowa State University, Ames, Iowa.
- SCHEDLBAUER, M.D. (1976). Fern gametophyte development: control of dimorphism in *Ceratopteris thalictroides*. *American Journal of Botany*, 63: 1080-1087.
- SCHNELLER, J.J. (1979). Biosystematic investigations on the Lady Fern (*Athyrium filix-femina*). *Plant Systematics and Evolution*, 132: 255-277.
- SCHNELLER, J.J. (1988). Spore bank, dark germination and gender determination in *Athyrium* and *Dryopteris*. Results and implications for population biology of Pteridophyta. *Botanica Helvetica*, 98(1): 77-86.
- SOLTIS, D.E., HAUFLE, C.H., DARROW, D.C. and GASTONY, G.L. (1983). Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers and staining schedules. *American Fern Journal*, 73: 9-27.
- STRICKLER, G.S. and EDGERTON, P.J. (1976). Emergent seedlings from coniferous litter and soil in eastern Oregon. *Ecology*, 57: 801-807.
- SUSSMAN, A.S. (1965). Longevity and resistance of the propagules of bryophytes and pteridophytes. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Vol. XV/2: 1086-1093. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- VAN TOOREN, B.F. and DURING, H.J. (1988). Viable plant diaspores in the guts of earthworms. *Acta Botanica Neerlandica*, 37(2): 181-185.
- WALCH, K.M., ROWLEY, J.R. and NORTON, N.J. (1970). Displacement of pollen grains by earthworms. *Pollen et Spores*, 12: 39-44.
- WEE, Y.C. (1974). Viable seeds and spores of weed species in peat soil under pineapple cultivation. *Weed Research*, 14: 193-196.
- WINDHAM, M.D., WOLF, P.G. and RANKER, T.A. (1986). Factors affecting prolonged spore viability in herbarium collections of three species of *Pellaea*. *American Fern Journal*, 76(3): 141-148.
- WOOLLEY, J.T. and STOLLER, E.W. (1978). Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant Physiology*, 61: 597-600.

Note added in proof

Since completing this article, we have discovered four other published reports of viable fern spores in soil. These are listed below in chronological order:

- CLYMO, R.S. and DUCKETT, J.G. (1986). Regeneration of *Sphagnum*. *New Phytologist*, 102: 589-614.
- KOMAROVA, T.A. (1987). The spore regeneration of ferns in fresh burns of the South Sikhotealin. *Botanicheskii Zhurnal-Moskva*, 72: 215-220.
- DUCKETT, J.G. and CLYMO, R.S. (1988). Regeneration of bog liverworts. *New Phytologist*, 110:

199-127.

HAMILTON, R.G. (1988). The significance of spore banks in natural populations of *Athyrium pycnocarpon* and *Athyrium thelypteroides*. *American Fern Journal*, 78(3): 96-104.

