

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

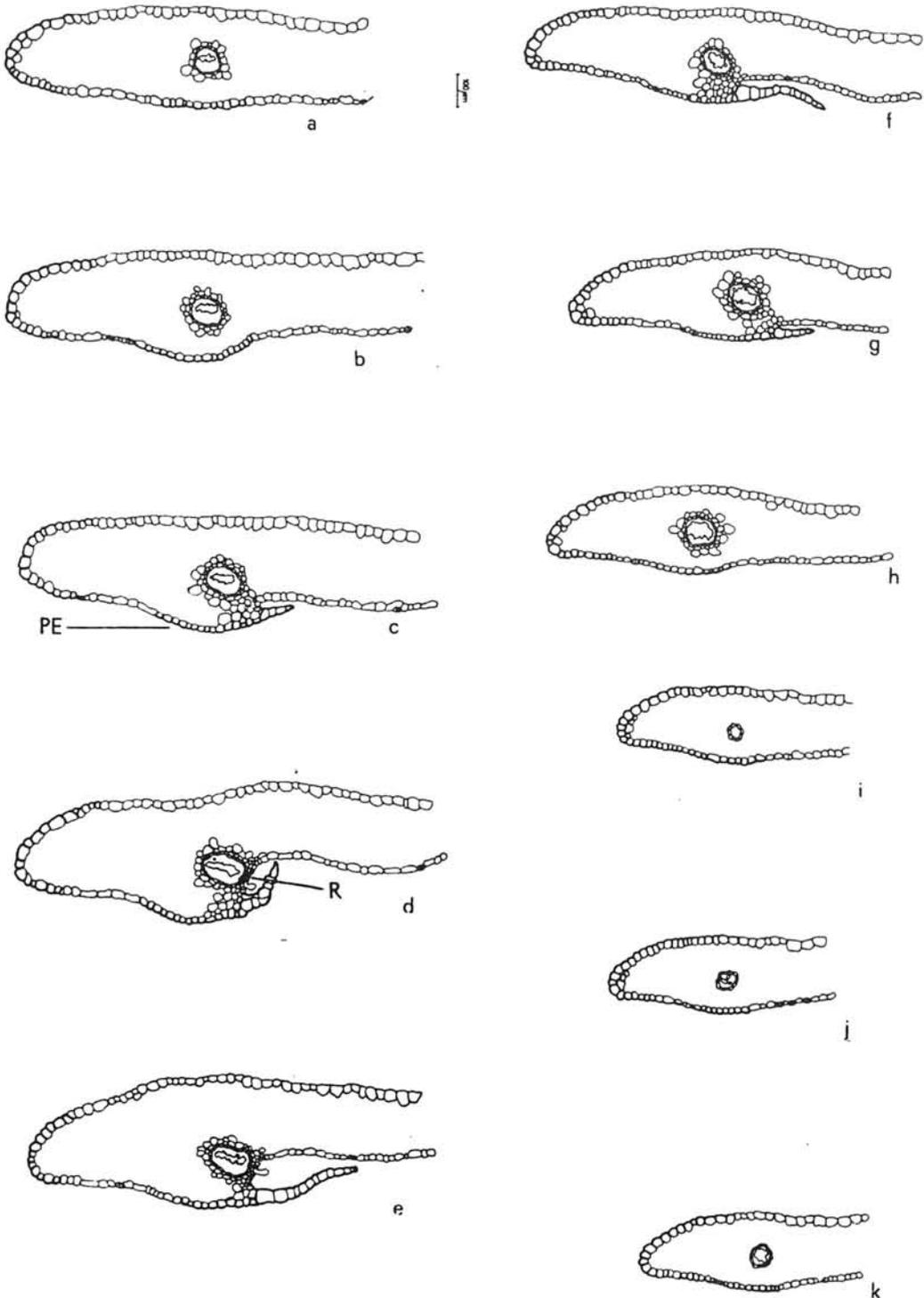


Fig. 1.- *Asplenium marinum*. Secciones transversales del aparato productor de esporas inmaduro a través de todas las regiones definidas. a: región A; b-c: región B; d-e: región C (porción central); f-g: región D; h-k: región E; f: extremo distal de la vena. (PE: Prominencia epidérmica, R: Receptáculo).

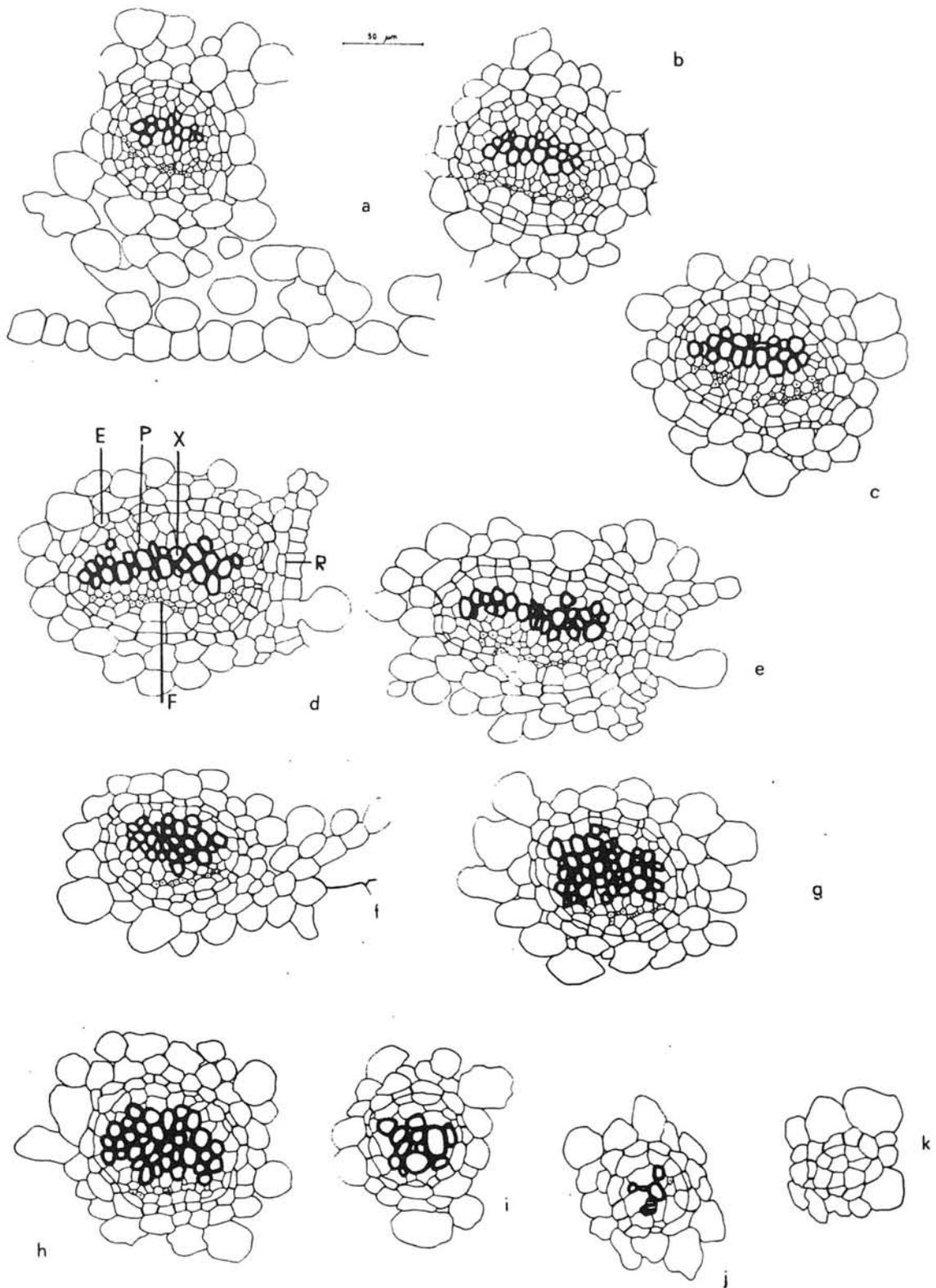


Fig. 2.- *Asplenium marinum*. Detalles de las secciones de vena correspondiente a los cortes de la fig. 1. (E: Endodermis, F: Floema, P: Periciclo, X: Xilema, R: Receptáculo)

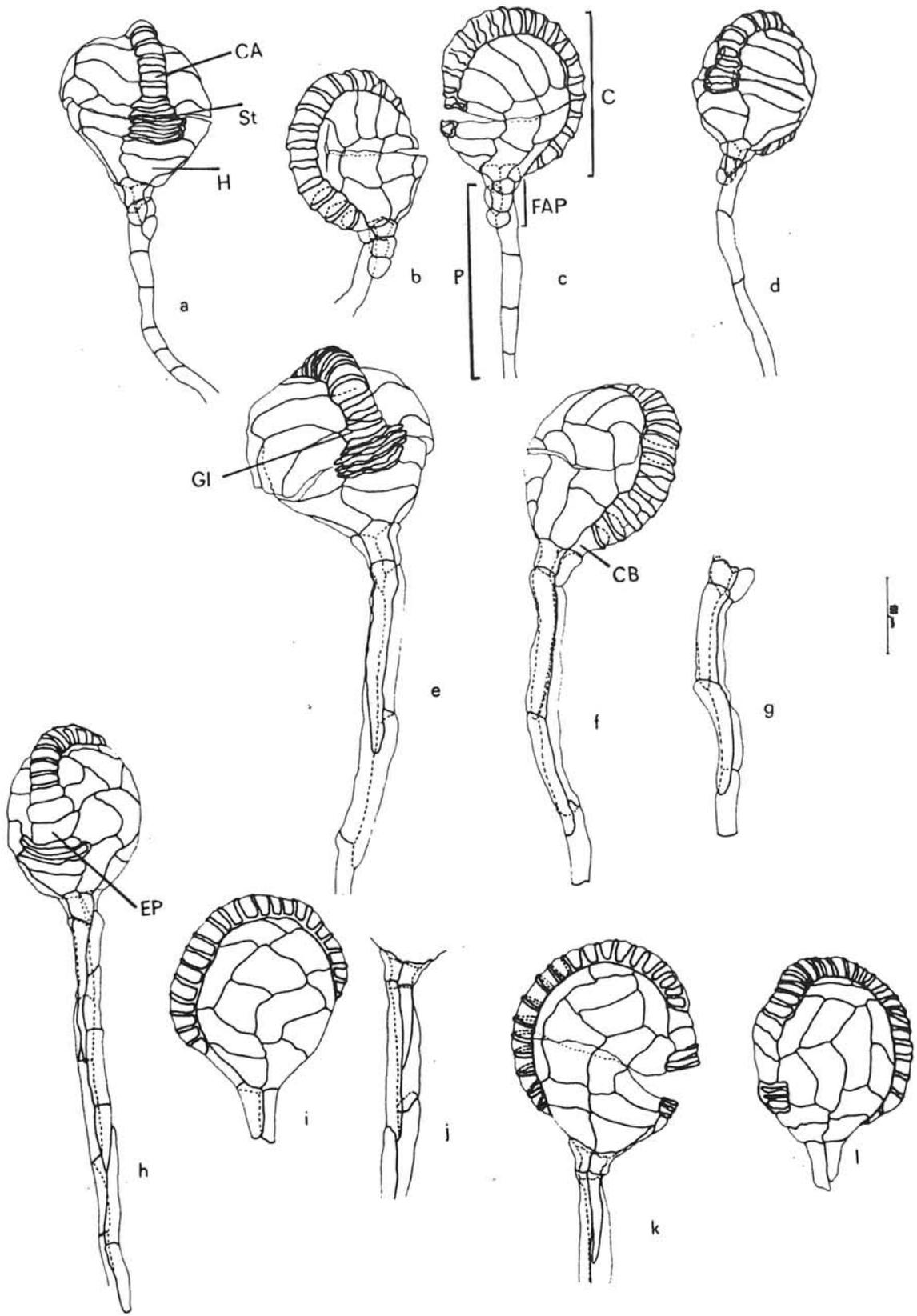


Fig. 3.- Esporangios. a-d: *Asplenium trichomanes* (a y b, ejemplar calcícola, estomio con cuatro células; c y d, ejemplar silicícola, estomio con dos células); e-g: *A. septentrionale*; h-l: *A. celtibericum*. (C: Cápsula, CA: Células del arco, CB: Célula basal, CI: Célula intermedia, Ep: Epistomio, 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

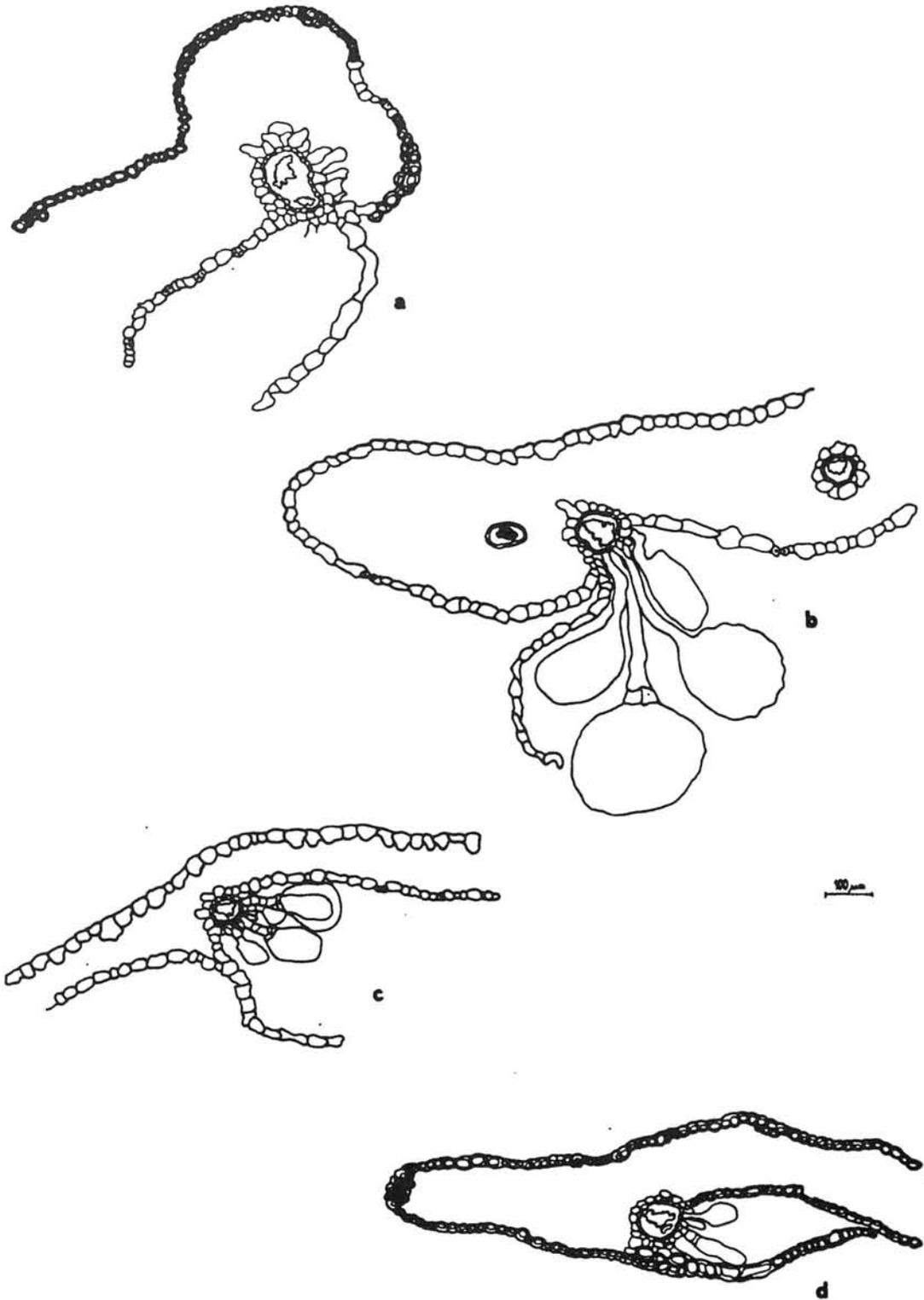


Fig. 4.- Secciones transversales del aparato productor de esporas. Sin base del indusio: a, *Asplenium septentrionale*; b, *A. ruta-muraria*. Con base del indusio: c, *A. trichomanes*; d, *A. onopteris*. En todos los casos se observa la prominencia epidérmica originada en relación al soro, independientemente 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.

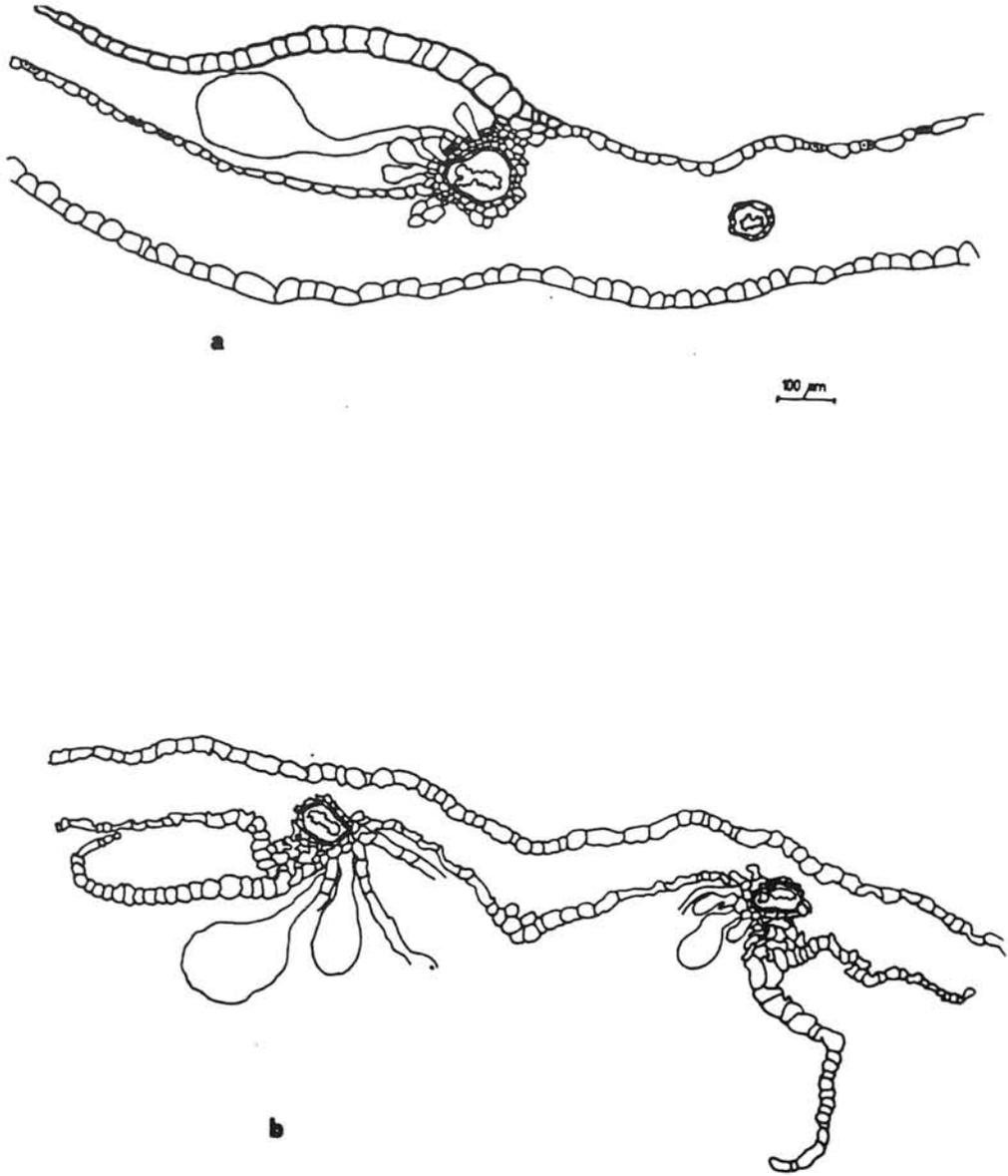


Fig. 5.- Secciones transversales del aparato productor de esporas maduro (región C). a: *Asplenium marinum*, b: *A. scolopendrium*. En el segundo caso los indusios están totalmente descartados y más o menos aplicados sobre la superficie del envés.

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 éste 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 gleiuenoides, 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 atirioides, 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.