



Casa abierta al tiempo

***plesiosorum* KUNZE
(POLYPODIACEAE, POLYPODIOPHYTA).**

**REVISIÓN
TAXONÓMICA
DEL
COMPLEJO
*Polypodium***

TESIS

que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas

PRESENTA

JOSÉ DANIEL TEJERO DÍEZ

Av. San Rafael Atlixco # 186, Col. Vicentina
Delegación Iztapalapa,
09340, México D.F.
2005

El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al padrón de postgrados de excelencia del Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y, además, cuenta con apoyo del mismo a través del convenio PFP-20-93.



Gato Helecho (Remedios Varo, 1957)

El Jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó

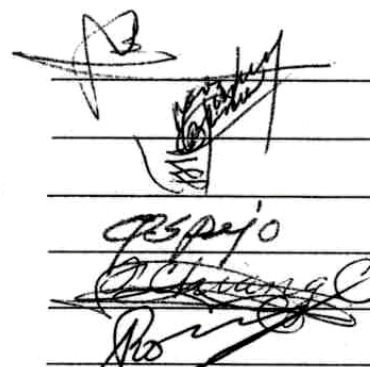
José Daniel Tejero Díez

el 21 de enero del año 2005

A T E N T A M E N T E
“CASA ABIERTA AL TIEMPO”

MIEMBROS DEL JURADO

Directora	Dra. Pacheco Mota Leticia
Asesora	Dra. Pérez García Blanca
Asesor	Dr. Lorea Hernández Francisco
Sinodal	Dr. Espejo Serna Adolfo
Sinodal	Dr. Chiang Cabrera Fernando
Por la Comisión	Dr. Román Ramos Rubén



Handwritten signatures of the jury members over horizontal lines. The signatures are: a large stylized signature at the top, followed by a signature that appears to be 'Pacheco Mota', then a signature that appears to be 'Pérez García', then a signature that appears to be 'Lorea Hernández', then a signature that appears to be 'Espejo Serna', then a signature that appears to be 'Chiang Cabrera', and finally a signature that appears to be 'Román Ramos'.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ramón Riba, q.d.p.
y su equipo de trabajo, Dra. Leticia Pacheco y Dra. Blanca Pérez García,
por el apoyo para seguir estudiando lo que nos gusta.

A la Universidad Autónoma Metropolitana
y personal administrativo del Doctorado en Iztapalapa
(especialmente a Violeta Luna por su eficiencia, amabilidad y buen juicio) que me die-
ron oportunidad de continuar con mi formación académica y allanaron el camino.

Al Consejo de Ciencia y Tecnología, cuya beca 160253
permitió financiar las visitas a herbarios, salidas de colecta y ayuda técnica.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala;
lugar donde laboro.

A la Biól. Luisa Sandoval por su apoyo técnico, secretarial, copiloto y colectora;
esposa, pareja incondicional.

Claudia y Gonzalito; mis queridos hijos.

A Patricia Dávila y Olga Martha Montiel y al Missouri Botanical Garden,
que abrieron brazos y puertas para obtener la información necesaria para desarrollar el trabajo.

A los curadores de los herbarios mencionados en la introducción de este trabajo por
facilitar la consulta o intercambio de materiales botánicos. Especialmente a Frédéric Badré
(P), Bob Johns (K), Edith López (IZTA) y James C. Solomon (MO).

Al M. en C. Alexánder Rojas (CR) por haber prestado sus servicios técnicos en palinología
e histología; además él y su esposa fueron mis anfitriones en mi viaje de recolección a Costa Rica.

Las laminillas histológicas fueron hechas en el Laboratorio de Histología Vegetal, del
Jardín Botánico, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo
la supervisión de la M. en C. Estela Sandoval Zapotitla.

Al Dr. José Sepúlveda, del laboratorio de Ciencia y Tecnología Ambiental en la Uni-
versidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa, por la asesoría en la elaboración de las
muestras de esporas destinadas al MEB y a la M en C. Patricia Castillo Ocampo, del laborato-
rio microscopía electrónica de la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa por
el uso del MEB y las fotografía de las esporas.

A la Dra. Teresa Terrazas, del Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de Méxi-
co, por su paciencia en el asesoramiento en cladismo y manejo del programa PAUP. A Elga
Ochotorena del Instituto de Biología-UNAM por sus observaciones al análisis cladístico.

A la Dra. Silvia Aguilar por escuchar y discutir sobre los vericuetos de la anatomía y
cladismo de este trabajo. A la Biól. Magali Santillán, a quien se deben muchos de los dibujos
expuestos y apoyo técnico de herbario.

A los Drs. Fernando Chiang, Adolfo Espejo, Francisco Lorea;
no solo por su interacción con este estudio, especialmente por su amistad.

RESUMEN

El complejo México-Centroamericano de *Polypodium plesiosorum*, a decir de varios autores, es una mezcla heterogénea de especies cuya delimitación taxonómica no es satisfactoria. Con el afán de aclarar algunos de los problemas taxonómicos y de relación infragenérica en este grupo de helechos, se llevó a cabo un estudio morfo-anatómico comparativo del esporófito adulto.

Las observaciones de la morfología y de la anatomía del rizoma, de sus escamas, de la hoja y de las esporas de las especies del complejo de *Polypodium plesiosorum*, comparadas entre sí y con las hechas en otras especies representativas de grupos o géneros cercanos mediante un análisis cladístico, han permitido conocer con mayor detalle las relaciones taxonómicas y filogenéticas del complejo y reconocer tres especies con valor taxonómico en el grupo *P. plesiosorum* (*P. hispidulum*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*); además, se señaló la presencia del grupo *P. colpodes* (*P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* y *P. flagellare*) y la afinidad taxonómica de *P. fraternum*, *P. kunzeanum*, *P. pleurosorum* y *P. rhachipterygium* con otros grupos del género u otros géneros.

Se presenta un tratamiento taxonómico-nomenclatural, la distribución geográfica y las afinidades ecológicas de las especies del grupo antes mencionado.

ABSTRACT

The Mexico-Central American *Polypodium plesiosorum* complex, has unclear taxonomical situation. For that reason, to clarify some of taxonomic problems in the species and infrageneric relation in this group of ferns, the morfo-anatomical comparative study of the sporophyte phase was carried out.

In this work a comparative observations in rhizome, the scales of rhizome, leaf and spores of the species of the *Polypodium plesiosorum* complex, and with other near representative species of the genus by means of a cladistic analysis, have allowed to know a group of three species poorly treated: *P. hispidulum*, *P. plesiosorum* and *P. rhodopleuron* (new complex *P. plesiosorum*), on the other hand, the following affirmations can be done: a) one group with infrageneric taxonomic value, namely: *P. colpodes* group (*P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* and *P. flagellare*) and: b) is indicated the taxonomic affinity of *P. fraternum*, *P. kunzeanum*, *P. pleurosorum* and *P. rhachipterygium*.

A taxonomic description, nomenclature status, geographic distribution and ecological affinities are presented for the species of the group above defined.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	001
HIPÓTESIS	003
OBJETIVO	003
MÉTODO Y MATERIALES	
I) Trabajo de biblioteca y herbario	004
II) Trabajo de laboratorio	004
1) Estudios morfológicos y anatómicos	005
2) Estudio de las esporas	007
III) Análisis cladístico	008
IV) Tratamiento taxonómico	008
RESULTADOS	
Descripción morfo-anatómica	014
I) Hábito	014
II) Morfología y anatomía del esporófito	015
1) Raíces	015
2) Rizoma	015
3) Escamas del rizoma	018
4) Hojas	025
4.1) Anatomía del eje pecíolo-costa/raquis	025
4.2) Arquitectura de la lámina	032
4.3) Disposición de las vénulas	035
4.4) Histología de la lámina	048
III) Morfología del esporangio y la spora	053

Análisis taxonómico y filogenético	066
I) Introducción	066
II) Caracteres seleccionados y sus estados	067
III) Método cladístico	075
IV) Cladogramas	075
V) Análisis taxonómico y filogenético	079
Fitogeografía	086
CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS FINALES	090
TRATAMIENTO TAXONÓMICO	093
Grupo <i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze	093
1- <i>Polypodium hispidulum</i>	095
2- <i>Polypodium plesiosorum</i>	099
2.1- <i>P. plesiosorum</i> var. <i>plesiosorum</i>	101
2.2.- <i>P. plesiosorum</i> var. <i>pleiolori</i>	112
2.3- <i>P. plesiosorum</i> var. <i>rubicundum</i>	118
3- <i>Polypodium rhodopleuron</i>	122
LITERATURA CITADA	129
APÉNDICE I: Artículos publicados por Tejero-Díez, D. y L. Pacheco. 2004.	
a) Taxa nuevos, nomenclatura, redefiniciones y distribución de las especies relacionadas con <i>Polypodium colpodes</i> Kunze (Polypodiaceae, Pteridophyta). Acta Botanica Mexicana 67:	75-115
b) Notas taxonómicas y de distribución en <i>Polypodium plesiosorum</i> y <i>P. rhodopleuron</i> (Polypodiaceae: Pteridophyta). Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica 75(1):	11-35
APÉNDICE II: Exsicatta de los taxa en el tratamiento taxonómico	i-vi
APÉNDICE III: Técnica histológica	i-ii

INTRODUCCIÓN

La circunscripción taxonómica del género *Polypodium* L. es muy problemática. De él se han segregado diversos géneros, muchos de los cuales contienen elementos heterogéneos, que no son reconocidos universalmente (Hennipman et al., 1990; Wagner, 1986). *Goniophlebium* C. Presl, *Marginariopsis* C. Chr., *Pecluma* M. G. Price, *Phlebodium* (R. Br.) J. Sm. y *Pleopeltis* Humb. et Bonpl. ex Willd. son ejemplos de tales grupos entre los que, con frecuencia, se detecta la existencia de híbridos intergenéricos (Anthony y Schlepe, 1985; Gómez, 1975; Mickel y Beitel, 1987; Wagner y Wagner, 1975) que ponen a prueba los conceptos taxonómicos vigentes. De todas formas, los estudios taxonómicos en *Polypodium* (de la Sota, 1965, 1966; Maxon, 1903, 1916 a, b, c; Price, 1983; Weatherby, 1922, 1939, 1947, Hensen, 1990; Windham, 1993, Neuroth, 1996 y Schneider et al., 2004) muestran la tendencia a definir complejos naturales morfológicamente más homogéneos.

Polypodium, en su concepción más estricta, se distingue por el tallo rizomatoso alargado y ramificado; las hojas con pecíolo surcado en la superficie adaxial y lámina pinnatisecta a 1-pinnada (excepcionalmente una especie con lámina simple y tres o cuatro con la lámina más dividida) con los segmentos o pinnas no articulados al raquis; las esporas monoletes, con la superficie típicamente verrugada a tuberculada, generalmente envuelta por una perina. El número cromosómico conocido es $n=37$.

El género así definido incluye 110 a 120 especies, la mayoría concentradas en el continente americano y unas cuantas en el Viejo Mundo (Moran, 1995). Autores como de la Sota (1973), Tryon y Tryon (1982), Lellinger (1993) y Moran (1995), han colocado a las especies de América tropical (sin considerar al grupo de *Polypodium vulgare* L. que es de distribución circumboreal) en varios grupos artificiales, pero discrepan profundamente en la delimitación taxonómica de los mismos. Sin embargo, concuerdan en que el complejo *P. loriceum* L. tiene su centro de diversificación en los Andes y el resto de los grupos son de origen México-Centroamericano. De estos últimos, el conjunto de especies carentes de escamas laminares y con escamas del rizoma no clatradas, incluidas actualmente en el grupo de *P. plesiosorum* Kunze de Tryon y Tryon (1982) o *P. plesiosorum* y *P. dulce* Poir. de Moran (1995), han recibido poca atención. Smith (1981), Stolze (1981) y Mickel y Beitel (1988) indican que en su definición subsisten problemas de circunscripción de subgrupos naturales y de especies. A decir de Moran (1995), “se compone de una mezcla heterogénea de

especies y probablemente es polifilético... y las especies [cercanamente] relacionadas con *P. plesiosorum* requieren de más estudio ya que su delimitación [actual] no es satisfactoria”. Con el afán de aclarar algunos de estos problemas, en el presente trabajo se pretende definir que especies forman al grupo de *Polypodium plesiosorum*, partiendo de aquellas que Moran (1995) consideró como “grupo *P. plesiosorum*” (**P. arcanum*, **P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii*, **P. feuillei*, *P. flagellare*, *P. fraternum*, *P. hispidulum*, *P. kunzeanum*, *P. plesiosorum*, *P. pleurosorum*, *P. rhachipterygium* y *P. rhodopleuron*) por poseer vénulas anastomosadas que forman una a cuatro hileras de aréolas anguladas a cada lado de la costa; lámina glabra o pelosa en el envés; las escamas del rizoma no clatradas, glabras y cápsula esporangial generalmente glabra, así como delimitar la circunscripción taxonómica de cada una, y la distribución geográfica y ecológica.

*Especies incluidas por definición, ya que se distribuyen fuera del área de estudio de la flora mesoamericana o han sido descritas recientemente.

HIPÓTESIS

Dado que existe evidencia morfológica para suponer que el complejo *Polypodium plesiosorum* (sensu Moran, 1995) constituye un grupo heterogéneo y además, en varias de las especies hay problemas de circunscripción taxonómica, entonces, con base a que la distribución de los caracteres distintivos de las especies no son aleatorios sino que siguen patrones reconocibles que pueden ser arreglados mediante la aplicación de criterios de supuesta relación genealógica, un estudio comparativo de los caracteres morfo-anatómicos en el esporófito adulto de las especies en conflicto debe ayudar a resolver que entidades conforman al grupo, sus relaciones taxonómicas y filogenéticas con otros grupos o géneros cercanos y se podrá llevar a cabo en ellas un tratamiento taxonómico.

OBJETIVOS

Resolver los problemas taxonómicos, nomenclaturales y de delimitación de taxa en el complejo *Polypodium plesiosorum*.

Con el estudio de las especies del complejo de *Polypodium plesiosorum* se pretende:

- 1) Contribuir al conocimiento estructural del género *Polypodium*.
- 2) Mediante estudios comparados de la morfología, anatomía y palinología, de las especies del grupo *Polypodium plesiosorum* se pretende establecer con precisión caracteres y sus estados que puedan usarse para verificar la circunscripción de uno o varios grupos naturales.
- 3) Llevar a cabo análisis cladísticos que permitan apreciar tanto las relaciones taxonómicas y genealógicas naturales entre las especies del grupo en cuestión como la relación de éstas con las de otros grupos.
- 4) Definir los límites taxonómicos de las especies que se seleccionen como grupo natural y resolver en ellas los problemas nomenclaturales correspondientes a partir de la comparación con los tipos y las descripciones originales respectivas.
- 5) Contribuir al conocimiento de la distribución geográfica y de algunos aspectos ecológicos de este conjunto de especies.

MÉTODOS Y MATERIALES

I) Trabajo de biblioteca y herbario

Los nombres y la sinonimia, las diagnósis originales y la distribución de las especies se establecieron mediante consultas a la literatura florística y taxonómica. Se obtuvieron datos de floras regionales de México, Centro y Sudamérica tales como: Ameneyro et al. (1995), Bommer y Christ (1896); Conzatti (1946), Haufler et al. (1993), Knobloch y Correll (1962), Lorea y Velázquez (1998), Mickel (1992), Mickel y Beitel (1988), Moran y Riba (1995), Palacios-Rios (1995), Riba et al. (1996), Smith (1981), Stolze (1981), Tejero-Díez (1998), Tejero-Díez y Arreguín-Sánchez (2004), Tryon y Stolze (1993), Vareschi (1968), Wiggins (1980). En el Index filicum de Christensen (1905-1906, 1913, 1917, 1934), Jarrett (1985) y Johns et al. (1996, 1997), Pichi-Sermolli et al. (1965), se localizaron los nombres y las publicaciones originales usadas para el análisis nomenclatural de las especies.

Se revisaron alrededor de 1500 especímenes de herbario en las siguientes colecciones institucionales, escogidas por tener los ejemplares tipo o bien un gran acopio de colecciones provenientes del área de distribución de las especies del grupo: B, BM, C, CAS, COL, CR, ENCB, DS, F, FCME, GH, IEB, INB, IZTA, K, L, MEXU, MICH, MO, MPU, NY, P, U, UAMIZ, US, VEN, XAL (ver el *Index Herbariorum*, para consultar las instituciones a partir de los acrónimos). Con los datos geográficos y ecológicos obtenidos de las etiquetas, así como con los caracteres obtenidos de los ejemplares, se generó una base de datos (Microsoft Office Access, 2003 para Windows) la cual facilitó su manipulación y edición posterior.

II) Trabajo de laboratorio

Ejemplares recolectados en el campo durante los años 2002 y 2003 (depositados en IZTA y UAMIZ), así como los seleccionados en el herbario por presentar rizoma y hojas con soros, fueron la base para los estudios de la morfología, la anatomía y la palinología. Con la finalidad de llevar a cabo un análisis comparativo entre las especies componentes del grupo *Polypodium plesiosorum* y de éstas con otras especies externas, se seleccionaron varios taxa pertenecientes a grupos de *Polypodium* o a géneros que crecen en México y Centroamérica considerados en la literatura (Moran, 1995; Tryon y Tryon, 1982) como cercanos al complejo en estudio (Tabla I). Con ello se pretendió lograr una amplia visión de la presentación de caracteres y sus estados del grupo en revisión. El trabajo comparativo se

dividió, para su mejor comprensión, en cuatro rubros: 1) morfología y anatomía del rizoma, del eje pecíolo-costa/raquis y de la lámina; 2) morfología de las escamas del rizoma; 3) palinología. Con los caracteres recabados se llevó a cabo un análisis taxonómico y filogenético por el método de cladismo y finalmente se realizó el tratamiento taxonómico de las especies de los grupos seleccionados.

1) Estudios morfológicos y anatómicos

El material recolectado se fijó en solución FAPA (formol 40%, ácido acético glacial, ácido propiónico y alcohol al 50%, en proporción 5: 2.5: 2.5: 90) durante un mes. Posteriormente se conservó en solución GAA (glicerina-alcohol-agua en proporción 1:2:3) para su uso en laboratorio (Johansen, 1940). Para algunas especies, el material estudiado en el laboratorio se obtuvo a partir de ejemplares de herbario; en estos casos, fracciones de rizoma, pecíolo, raquis y/o pinna, se hirvieron en una solución de glicerina -agua 1:1 para que se hidrataran y posteriormente se fijaron en solución FAPA.

1.1) Indumento laminar y el aparato estomático.

Para observar la superficie epidérmica se hicieron réplicas negativas de la cara abaxial (la mayor parte de las especies en la familia Polypodiaceae son hipostomáticos) de la lámina. Las réplicas negativas se obtuvieron mediante la aplicación de un barniz compuesto de celulosa acética y resina (Payne, 1968), y se montaron entre porta y cubreobjetos con gelatina para poder observarlas al microscopio óptico. Para describir los tipos de aparatos estomáticos se usó la terminología de van Cotthem (1973) y de Sen y Hennipman (1981).

Se observaron dos o tres muestras de cada especie y se hicieron 50 conteos por cada muestra. Los datos se estandarizaron porcentualizándolos para poder compararlos.

1.2) Estudios histológicos.

Se hicieron preparaciones mediante la técnica de inclusión en parafina para micrótopo de rotación de acuerdo con Aguilar Rodríguez (1998, modificado) (apéndice III). Cortes transversales a 20-25 μm de grosor de rizoma, pecíolo, costa/raquis y segmento laminar se tiñeron con Safranina-Verde Rápido (Johansen, 1940) para destacar los tejidos celulares (las laminillas se depositaron como referencia en las colecciones de IZTA y UAMIZ).

1.3) Patrones de fusión-fisión de los haces vasculares en pecíolo y costa/raquis.

El número, tipo y forma en que se fusionan o dividen los haces vasculares a lo largo del eje foliar se estudió por medio de cortes transversales a mano alzada; éstos fueron hechos entre el filopodio y la base, la parte media y la superior (cerca del primer par de segmentos) del pecíolo, así como en la base (entre el segundo y tercer par de segmentos), la parte media y la superior de la costa/raquis. Las secciones se montaron en gelatina-safranina (Aguilar Rodríguez, 1998). Siempre que fue posible se analizaron varias muestras de una especie dada o incluso de pecíolos del mismo ejemplar con diferentes grosores para descubrir la variabilidad.

1.4) Escamas del rizoma.

Estas estructuras se revisaron directamente tanto al microscopio compuesto como al estereoscópico. Se estudiaron al menos 10 escamas de dos a tres individuos de cada especie, todas tomadas de la región inmediatamente posterior al meristemo. Las formas fueron definidas tanto con base en las figuras bidimensionales ejemplificadas en Radford et al. (1974) como en el glosario ilustrado de Moreno (1984). Los colores se observaron en forma empírica, considerando la costumbre dispuesta en la literatura (Mickel y Smith, 2004), pero con el auxilio de la escala de colores de Munsell Color Co. (1992).

1.5) Arquitectura foliar y patrón de disposición de las vénulas.

Las hojas se estudiaron directamente del material biológico herborizado. La forma del perímetro de las hojas se definió con base en las figuras bidimensionales ejemplificadas en Radford et al. (1974). Los colores de la lámina se definieron con base en las tablas de Munsell Color Co. (1992). Los patrones en que se presentan las vénulas se observaron directamente al microscopio estereoscópico, al hacer pasar un haz de luz a través del tejido. Sólo en aquellos casos en que el grosor del mesofilo de la lámina o el indumento de la misma no permitió ver el patrón de disposición de las vénulas, se practicó la técnica de diafanizado, la cual consistió en sumergir al segmento o parte de la lámina en una solución de hidróxido de potasio al 2 % con hipoclorito de sodio diluido al 5 % por 2 a 4 días. Los términos y conceptos de los caracteres en la hoja y venas han sido tomados de Hickey (1973) y Wagner (1979).

Se tomaron fotografías para ilustrar las descripciones y se realizaron dibujos en cámara clara a partir de un microscopio óptico Nikon Labophoto-2.

2) Estudio de las esporas.

Se observaron una o más muestras de esporas de cada especie seleccionada para el estudio, tanto en el microscopio electrónico de barrido (MEB) como en el microscopio óptico (MO) con la finalidad de describir el exosporio, el perisporio, la forma y el tamaño de las mismas.

Las esporas destinadas al MO se prepararon de acuerdo con la técnica de Pla Dalmau (1961), para no dañar estructuras lábiles, de la siguiente forma: las esporas se colocaron en una laminilla de vidrio sobre una gota de Ruyter (adhesivo a base albúmina-glicerizada). Una vez fijadas las esporas con calor, se lavaron con una gota de alcohol al 96% que se deja evaporar y se adicionó una gota de ácido acético glacial. Finalmente, se montaron sobre resina sintética y se protegieron con un cubreobjetos. Se observaron de uno a cinco ejemplares de cada especie y 25 esporas de cada ejemplar. Se midió el diámetro mayor, el menor, la altura, así como la forma y el tipo de ornamentación de la espora.

Las esporas destinadas al MEB se fijaron 12-24 horas en una solución de gluteraldehído al 5% y de tetraóxido de osmio al 1-2%; una vez lavadas en solución amortiguadora a base de fosfatos (pH 7.2), se deshidrataron con etanol en una serie de soluciones de concentración creciente (Falk, 1980). Se secaron para el montaje sustituyendo el etanol absoluto por CO₂ en un desecador de punto crítico. Posteriormente se dejó evaporar la preparación con las esporas en condiciones de temperatura y presión críticas, superiores a 31° C y 1070 psi respectivamente (Bozzola y Russell, 1992). Las muestras secas se montaron en secciones de varilla (tocones) de aluminio mediante una cinta adhesiva de doble cara; la cara con la muestra fue bañada con carbón evaporado en condiciones de vacío y luego cubiertas con una capa de oro de 10 nm de grosor. Las esporas fueron observadas y fotografiadas en un microscopio electrónico de barrido marca Carl Zeiss modelo DSM940A, a un voltaje de 10 Kv, 14 mm de distancia de trabajo y a 1400-2000 aumentos; se hicieron ampliaciones de 5000 aumentos para ver en detalle la ornamentación de la superficie del perisporio.

Con los caracteres obtenidos a partir de las observaciones al MEB y MO y la literatura preexistente (Devi, 1978; Tryon y Tryon, 1982 y Tryon y Lugardon, 1991), se definieron los diferentes grupos morfológicos de esporas. Los conceptos que se han usado en la descripción de las esporas varían según el autor. Mitui (1977) considera cuatro tipos,

basados en la estructura del perisporio y exosporio, mientras que Lloyd (1981) reconoce tres tipos de exosporio y cinco de perisporio, en tanto que Hennipman (1986) incluye tres tipos básicos, de acuerdo con las particularidades del exosporio. En este estudio se usaron fundamentalmente la clasificación y la terminología de Lloyd (1981).

III) Análisis cladístico

En general, el método de trabajo consistió en la selección de caracteres como resultado de los estudios practicados a 35 especies, 13 del complejo de *P. plesiosorum* y el resto de grupos y géneros cercanos a *Polypodium*. Se establecieron los estados de cada carácter al someterlos a comparación entre los taxa (de Luna y Mishler, 1996) y fueron codificados con la finalidad de ser utilizados en un análisis taxonómico por el método de cladismo (Llorente Bousquets, 1989).

Polypodium californicum se propuso para ser parte del grupo externo, dado a que esta especie pertenece a un grupo hermano e hipotéticamente precursor del grupo bajo estudio (Haufler y Ranker, 1995; Schneider et al., 2004).

A partir de los estudios llevados a cabo en las especies listadas en la tabla I, se seleccionaron un total de 65 caracteres morfo-anatómicos con sus respectivos estados; con los taxa y estados de carácter se generó una matriz de datos (tabla V) para ser analizada en el programa de cómputo denominado “Phylogenetic Analysis Using Parsimony” (PAUP) versión 3.1 (Swofford, 1993). Este programa tiene las ventajas sobre otros (CLADOS, PHYLIP, HENNIG86, etc.) de permitir el uso de caracteres con estados múltiples, no presupone la dirección de cambio, ni impone restricción alguna a las reversiones en los estados de un carácter, ya que considera todas las posibles series de transformación con igualdad de posibilidades. Además, entre otras ventajas, acepta la polarización de los caracteres con base en el uso de grupos externos y no da prioridad a unos caracteres o taxa sobre otros por su posición en la matriz (Villaseñor y Dávila, 1996). El análisis de la matriz en el programa PAUP se corrió en un equipo Macintosh 180c.

IV) Tratamiento taxonómico

Como resultado de los análisis anteriores, se obtuvo un grupo natural, compuesto por tres especies, denominado complejo *Polypodium plesiosorum*. Las especies de este grupo son tratadas taxonómicamente bajo el siguiente esquema: a) a partir de la revisión bibliográfica

fica pertinente y de los herbarios se dispusieron los nombres y sus sinónimos, así como la citación de los tipos de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter et al., 2000); b) se aprovechó el conocimiento morfológico para describir a cada taxa; c) los ejemplares examinados en los herbarios mencionados auxiliaron tanto a definir la variación de cada taxa como su distribución geográfica y ecológica; d) los ejemplares de herbario examinados se pusieron como referencia bajo la diagnosis de cada especie en orden geográfico de norte a sur y oeste a este, respetando los límites políticos de las provincias en cada país; e) a partir de aquellos ejemplares georreferenciados o bien, con datos suficientes para poder ser georreferenciados, se elaboraron los mapas de distribución.

En general, la mayor parte de los conceptos morfológicos o anatómicos fueron adoptadas de la obra de Foster y Gifford (1974), los términos técnicos fueron definidos mediante el diccionario de botánica de Font Quer (1979), auxiliado por los glosarios de Pérez-García y Riba (1990), Moreno (1984) y Sousa et al. (1995).

Tabla I. Material botánico empleado en los estudios morfo-anatómicos y palinológicos. Orden de las especies en grupos de acuerdo con Moran (1995). Colectas de D. Tejero-Díez, a menos que se indique lo contrario. Unidades morfológicas de estudio (columnas lado derecho): 1= Histología rizoma, pecíolo, lámina. 2= Complejo estomático. 3= Series pecíolo-costa/raquis. 4= Escamas del rizoma. 5= Arquitectura foliar. 6= Esporas vistas al microscopio óptico (MO). 7= Esporas vistas al microscopio electrónico de barrido (MEB).

Taxa	Referencia	Unidades morfológicas de estudio						
		1	2	3	4	5	6	7
<i>POLYPODIUM</i>								
Grupo <i>P. dulce</i>								
<i>P. echinolepis</i> Fée	4207 (IZTA); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria 4213 (IZTA); Méx., Pue., Cuetzalan, salto San Andrés	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. martensii</i> Mett.	2379 (IZTA); Méx., Méx., Ocuilan, P. Nal. Lagunas de Zempoala 4088 (ENCB, IZTA), Méx., Hgo., Zacualtipán, ca. Zoquizoquiapán Tryon y Tryon (1982), fig. 106.27		X	X	X	X		X
<i>P. subpetiolatum</i> Hook.	4180 (IZTA, UAMIZ); Méx., Méx., Chapa de Mota, ca. Chapa de Mota. 4363 (IZTA, UAMIZ); Méx., Chis., P. Nal. Cañón Sumidero	X	X	X	X	X	X	X
Grupo <i>P. loriceum</i>								
<i>P. falcaria</i> Kunze	4196 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria 4351 (IZTA, UMIZ); Méx., Oax., Valle Nacional, ca. Esperanza	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. sessilifolium</i> Desv.	<i>A. Rojas</i> 5420 (INB); Costa Rica, San José, Dota, km 5 de la desv. a S. G. Dota							X
<i>P. triseriale</i> Sw.	4186 (IZTA, UAMIZ); Méx., Ver., Catemaco, ca. Coyame 4343 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Cuetzalan, salto San Andrés	X	X	X	X	X	X	X
Grupo <i>P. plesiosorum</i>								
* <i>P. arcanum</i> Maxon var. <i>arcanum</i>	4160 (IZTA, UAMIZ); Méx., Tamps., Ocampo (km 30 entre Ocampo y Tula) 4218 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, ca. Zacapoaxtla 4230 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., km 22 entre Metepec y Tenango de Doria 4240 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., Agua Blanca, salto San Pedrito 4250 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., Molango, laguna Atezca 4253 (IZTA, UAMIZ); Méx., Qro., Landa de Matamoros, desv. a Valle Gpe. 4264 (IZTA, UAMIZ); Méx., Qro., Landa de Matamoros, ca. Agua Zarca 4267 (IZTA, UAMIZ); Méx., Oax. Ixtepeji, km 181.5 entre Oaxaca y Las Ánimas 4269 (IZTA, UAMIZ); Méx., Oax., Ixtlán de Juárez, Km 142 -carretera fed. 175	X X	X X X	X X		X X	X X X	X
<i>P. arcanum</i> Maxon var. <i>bakeri</i> (Davenport.) Mickel et Tejero	4364 4365 (IZTA, UAMIZ); Méx., Gro., Heliodoro Castillo, ca. El Carrizal 4365 (IZTA, UAMIZ); ibidem, entre Filo de Caballo y pto. El Gallo				X	X	X	
* <i>P. castaneum</i> Maxon ex Tejero	<i>T. B. Croat</i> 42213 (MO); El Salvador, Sonsonate, ca. cúspide Cerro Verde <i>Hyde et Lux</i> 4093 (US); Guatemala, Santa Rosa, ca. Cieneguilla.	X	X	X	X	X		

Tabla I (continúa)

<i>P. colpodes</i> Kunze var. <i>colpodes</i>	2074 (IZTA); Méx., Méx., Almoloya de Alquisiras, entronque a Ixtapan Los Sabinos 2139 (ENCB, IZTA); Méx., Méx., Ixtapan-Sal, km 51 entre Coatepec H. e Ixtapan 2867 (ENCB, IZTA); Méx., Méx., Zumpahuacán, ca. San Gaspar 3194 (IZTA); Méx., Méx., Sto. Tomás de los Plátanos, base de la presa 4270 (IZTA, UAMIZ); Méx., Oax., Suchixtepec, ca. Pluma Hidalgo 4302-4303 (CR, IZTA, UAMIZ); Costa Rica, Guanacaste, P. Nal. Palo Verde 4313 (CR, IZTA, UAMIZ); Costa Rica, San José, Dota, entre Sta. María y Copei 4360 (IZTA, UAMIZ); Méx., Chis., Ixtapa, Pte. Río Lajas 4368 (IZTA); Méx., Gro., Eleodoro Castillo, camino a Puerto El Gallo	X					X	X
<i>P. colpodes</i> var. <i>oligomeron</i> (H. Christ) Tejero	4311 (CR, INB, IZTA, UAMIZ); Costa Rica, San José, Dota, ca. Copei.	X					X	
<i>P. eatonii</i> Baker	4315 (IZTA, UAMIZ); Méx., Ver., Banderilla, a 3 km al E de Banderilla 4317 (IZTA, UAMIZ); Méx., Ver., Jilotepec, ca. El Esquilón	X	X	X	X	X	X	X
* <i>P. feuillei</i> Bertero	<i>Harvey s.n.</i> (K); Chile, Talcuhanu <i>Levin 509</i> (P); Chile, sin localidad <i>A. Donant 492</i> (K); Argentina, Sta. Cruz (Patagonia), Pt. Maripú	X				X		X
<i>P. flagellare</i> H. Christ	4306 (CR, INB, IZTA, UAMIZ); Costa Rica, Puntarenas, Garabito, P. Nal. Carará 4314 (CR, INB, IZTA, UAMIZ); Costa Rica, San José, Puriscal, ca. San Martín <i>C. W. Dodge 16567</i> (MO); Panamá, Chiriquí, Alajuela, ca. Madden Daan <i>L. D. Gómez 467</i> (CR); Costa Rica, San Pablo Turrubares	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. fraternum</i> Schltdl. et Cham.	4202 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria 4245 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., Zacualtipán, ca. Carpinteros 4254 (IZTA, UAMIZ); Méx., Qro., Landa de M., km 232 desv. a Valle Guadalupe 4258 (IZTA, UAMIZ); Méx., Qro., Pinal de Amoles, km 151 desv. a El Ranchito 4265 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., Chalpuhuacán, ca. Jacala	X	XX	X		X	X	X
<i>P. hispidulum</i> Bartlett	<i>E. Martínez & G. Aguilar 10007</i> (MEXU); Méx., Chis., Ocosingo, ca. Bonampak <i>H. Türckheim 8053</i> (P); Guatemala, Alta Verapaz, Cubilguitz 4328 (IZTA, UAMIZ); Méx., Chis., Palenque, zona arqueológica 4329 (IZTA, UAMIZ); Méx., Chis., salto Misol-Ha	X					X	X
<i>P. kunzeanum</i> C. Chr.	<i>M. Grayum 8602</i> (INB); Costa Rica, San José, Puriscal, Cerro Bola <i>C. Linderman 2599</i> (BM); Brazil, Matto Grosso, cascada Cupin <i>H. H. Smith 2564</i> (L, U); Colombia, sin loc.	X			X			X

Tabla I (Continúa)

<i>P. plesiosorum</i> Kunze var. <i>plesiosorum</i>	2747 (ENCB, IZTA); Méx., Méx., Tenancingo de Degollado, salto Santa Ana. 4129 (IZTA, UAMIZ); Méx., Qro., Pinal de Amoles, entre Cadereyta y Pinal A. 4132 (IZTA, UAMIZ); Méx., Qro., Pinal de Amoles, entre Pinal A. y Jalpan 4137-4138 (IZTA, UAMIZ); Méx., Tamps., Gómez Farías, res. bios. El Cielo. 4205-4206 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria 4220 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, ca. Zacapoaxtla 4330 (IZTA, UAMIZ); Méx., Ver., Maltrata, km 235-carretera fed. 150 <i>J. Rzedowski 46101</i> (UAMIZ); Méx., Mich., Erongarícuaro, ca. Tocuaro	X	X	X			X	X
<i>P. plesiosorum</i> Kunze var. <i>pleiolori</i> Tejero	<i>López 29</i> (UAMIZ); Méx., Hgo., Metztlán, Rincón los Aguajes 4358 (IZTA, UAMIZ); Méx., Chis., Jitotol, ca. Pueblo Nuevo				X	X	X	
<i>P. plesiosorum</i> Kunze var. <i>rubicundum</i> Tejero	<i>R. Lira 110</i> (UAMIZ); Méx., Ver., San Andrés Tuxtla, ca. San Andrés 4308 (INB, IZTA, UAMIZ); Costa Rica, Cartago, Paraíso, ca. Orosí	X	X	X	X	X	X	
<i>P. pleurosorum</i> Kunze ex Mett.	4366 (IZTA, UAMIZ); Méx., Gro., Heliodoro Castillo, ca. Filo de Caballo <i>M. Pérez Farrera 246</i> (UAMIZ); Méx., Chis., Villaflores, cerro Tres Picos		X	X	X	X	X	
<i>P. rhachipterygium</i> Liebm.	4185 (IZTA, UAMIZ); Méx., Ver., Catemaco, ca. Coyame <i>Ramamoorthy 3348</i> (IZTA, MEXU); Méx., Ver., San Andrés Tuxtla, est. biól. UNAM <i>Ramamoorthy 4157</i> (IZTA, MEXU); Íbidem	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. rhodopleuron</i> Kunze	4078 (IZTA, UAMIZ) ; Méx., Hgo., Tlalchinol, entrada a Lontla 5 km a Huejutla 4193 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria 4228 (IZTA, UAMIZ) ; Méx., Hgo., Tenango de Doria, Km 19 carr. estatal 126 4239b (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., Agua Blanca, salto San Pedrito 4243 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., Zacualtipan, ca. Carpinteros 4248 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo., Molango, Laguna Atezca 4316 (IZTA, UAMIZ); Méx., Ver., Banderillas, a 3 km al E de Banderilla	X	X	X	X	X	X	X
Grupo <i>P. polypodioides</i>								
<i>P. alan-smithii</i> R. C. Moran	4074 (IZTA); Méx., Hgo., Tlalchinol, ca. Zacualtipan	X	X	X	X	X		X
<i>P. furfuraceum</i> Schltld. et Cham.	4355 (IZTA, UAMIZ); Méx., Oax., Ixtlán de Juárez, ca. Calpulalpan			X	X	X		
<i>P. guttatum</i> Maxon	4192 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Acatzingo, km 27 rumbo a S. Sdor. El Seco	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. lepidotrichum</i> (Fée) Maxon	4332 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo, Zacualtipan, a 2 km desv. a Tianguistengo 4340 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria de la Sota (1966), fig. 12.D		X	X	X	X		
<i>P. munchii</i> H. Christ	4353 (IZTA, UAMIZ); Méx., Oax., km 110-carretera fed. 175				X	X		
<i>P. plebeium</i> Schltld. et Cham.	4194 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria		X	X	X	X		

Tabla I (Continúa)

<i>P. polypodioides</i> (L.) Watt	4346 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Cuetzalan, salto San Andrés Tryon y Lugardon (1990), fig. 131.9				X	X		X
<i>P. pyrrolepis</i> (Fée) Maxon	4356 (IZTA, UAMIZ); Méx., Oax., Ixtlán de Juárez, ca. Calpulalpan Devi (1978), fig. 9 y 10			X	X	X		X
<i>P. remotum</i> Desv.	4333 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo, Zacualtipán, a 2 km desv. a Tianguistengo				X	X		
Grupo Polypodium vulgare								
<i>P. californicum</i> Kaulf.	Sánchez Glez. 10 V 2001 (CHAPA, IZTA); Méx., Méx., Texcoco, cerro Tlaloc	X	X	X	X	X	X	X
GONIOPHLEBIUM								
<i>G. benguetense</i> (Copel.) Copel.	Rödl-Linder (1990), fig. 3.a	X	X	X	X	X		X
PECLUMA								
<i>P. dispersa</i> (A. M. Evans) M. G. Price	4341 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria Tryon y Tryon (1982) Fig. 106.36				X	X		X
PHLEBODIUM								
<i>P. areolatum</i> (Humb. Bonpl. ex Willd.) J. Sm.	4195 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Zacapoaxtla, Apulco, salto La Gloria	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phlebodium</i> sp.	4362 (IZTA, UAMIZ); Méx., Chis., ca. San Cristobal				X	X	X	
PLEOPELTIS								
<i>P. angusta</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. var. <i>stenoloma</i> (Fée) Farwell	4352 (IZTA, UAMIZ); Méx., Oax., Valle Nal., ca. Esperanza Tryon y Lugardon (1990), fig. 128.4				X	X		
<i>P. fallax</i> Schltdl. et Cham.	4347 (IZTA, UAMIZ); Méx., Pue., Cuetzalan, salto San Andrés				X	X		
<i>P. mexicana</i> (Fée) Mickel et Beitel	4334 (IZTA, UAMIZ); Méx., Hgo, Zacualtipán, a 2 km desv. a Tianguistengo Tryon y Tryon (1982), fig. 107.10				X	X		X

*NOTA: especies no consideradas por Moran (1995) dado que no se encuentran en el área de estudio que abarca su trabajo. Por definición fueron analizadas en este estudio

RESULTADOS

Descripción morfo-anatómica

D) Hábito

La mayoría de las especies del género *Polypodium* (en su concepción más estrecha) son hierbas perennes constituidas por un rizoma, a lo largo del cual nacen las raíces en el lado ventral principalmente y las hojas del lado dorsal, dispuestas en dos hileras alternas. Generalmente las hojas, constituidas por un pecíolo y una lámina, no presentan diferenciación relacionada con la fertilidad. En la superficie abaxial de la lámina se desarrollan los soros cuya forma generalmente es redondeada u oblonga (alargados en muy pocas especies; *Polypodium feuillei* y *P. rhachipterygium* entre las aquí estudiadas). Las esporas germinan en un medio sólido y forman un gametófito cordado del tipo *Drynaria* (véase Pérez-García et al. (2001) y Wen-Liang y Farrar (1997) para una revisión amplia sobre el desarrollo y morfología del gametófito en los helechos polipodiáceos).

El rizoma es alargado y ramificado, en ocasiones tan conspicuo e intrincadamente desarrollado que cubre el sustrato casi por completo. Este rizoma presenta un indumento escamoso cuya función está directamente relacionada con la evapo-transpiración como con la absorción del agua (Moran, 2004). En el dorso del rizoma se disponen las hojas sobre filopodios, mientras que en la parte ventral (o incluso en toda la periferia, como en *P. fraternum*) nace un sistema de raíces.

Las hojas son caducas, al momento de comenzar la temporada de sequía (a partir de octubre en México y enero en Centroamérica) en los grupos de *Polypodium dulce*, *P. plesiosorum*, *P. loriceum* y *P. vulgare*, debido a una zona de abscisión justo en la unión con el filopodio; sin embargo, las hojas de las especies del grupo de *P. polypodioides* son poiquilohídricas y pueden permanecer adheridas al rizoma dos o tres temporadas. Además, las hojas de las especies de este último grupo presentan un indumento escamoso, mientras que en el resto de las especies son glabras o presentan tricomas cateniformes.

Las especies de *Polypodium* generalmente son epífitas; sin embargo, es frecuente encontrarlas sobre rocas o suelo siempre y cuando tengan un sustrato de musgos o una gruesa capa de hojarasca, como en el caso de *Polypodium plesiosorum*. Las especies epífitas ocupan tanto el tronco como las ramas primarias bajas, horizontales, del árbol. Las es-

pecies rupícolas o humícolas pueden vivir en el sotobosque o en la frontera del bosque. Muy pocas especies se encuentran expuestas al sol directamente.

II) Morfología y anatomía vegetativa del esporófito

1) Raíces

Los estudios de este órgano en los helechos son muy escasos. Schneider (1995) revisa comparativamente la anatomía de las raíces de algunos helechos, e indica que la familia Polypodiaceae presenta un sistema histológico del tipo IV, el cual está caracterizado por la presencia de células de paso en la corteza interna esclerenquimática, carácter que comparte con otras familias como Davalliaceae, Grammitidaceae y géneros como *Elaphoglossum* y *Polystichum*. Este autor indica que la anatomía de la raíz puede tener implicación taxonómica a nivel jerárquico superior a la familia, pero no es útil para definir niveles menores.

2) Rizoma

El tallo en las especies del género *Polypodium* es un rizoma. Excepto en algunas especies del grupo de *P. polypodioides*, se trata de un órgano carnoso. Además de su función estructural y de multiplicación vegetativa, aparentemente actúa también como órgano de reserva de agua y metabolitos. Con excepción del caso de *Pecluma dispersa*, la morfología del rizoma en las especies estudiadas sigue el patrón del tipo *Polypodium* (Hovenkamp, 1990); alargado, ramificado y rastrero. El rizoma es de simetría radial o algo dorsiventral, con las hojas articuladas a un filopodio patente. Las ramas se originan en ángulo recto desde puntos laterales situados entre o muy cerca de los filopodios. En la mayor parte de las especies revisadas, el rizoma seco es esbelto, de 1.6 a 3 mm de diámetro y alargado, con excepción de *Pecluma dispersa*, *Polypodium echinolepis*, *P. fraternum*, *P. kunzeanum*, *P. triseriale* y *Phlebodium areolatum* en los que es grueso (suele sobrepasar los 3 mm de diámetro). Los filopodios, en términos generales, son visibles sin la ayuda de lupa; cada uno está separado en la hilera correspondiente entre 1 y 4 cm. Especies como *Polypodium arcanum*, *P. eatonii*, *P. flagellare*, *P. fraternum*, *P. pleurosorum*, *P. feuillei* y *Phlebodium areolatum* presentan en el rizoma, bajo las escamas, una capa de recubrimiento de farina cerosa y coloración glauca, de la que carece el resto de las especies estudiadas del grupo *P. plesiosorum*, que son de color verde-amarillento. El rizoma en las especies de los grupos *Polypodium polypodioides* y *P. vulgare* es de color castaño oscuro al

igual que en *Polypodium castaneum*, *P. kunzeanum*, *P. pleurosorum* y *P. plesiosorum* var. *pleiolori*. La coloración negra del rizoma, en cambio, es común entre las especies del grupo *P. loriceum* y en las del género *Goniophlebium*.

El rizoma de las especies estudiadas presenta, en corte transversal, una estructura vascular de tipo dictiostélica, con excepción de *Pleopeltis fallax* que tiene una estela combinada; un haz central con tres o cuatro meristelas periféricas. Las meristelas están dispuestas en un círculo más o menos regular, o bien, en *Polypodium feuillei*, se disponen bilateralmente.

La estructura histológica es relativamente sencilla; una epidermis delgada, regular y continua limita a todo el cuerpo, excepto donde se une el pie de las escamas con el parénquima cortical subyacente (Fig. 2). Bajo la epidermis no se distinguen tejidos mecánicos y domina ampliamente el parénquima; células más o menos globoso-anguladas e isodiamétricas, que dejan amplios espacios intercelulares (meatos). No hay una diferencia entre el parénquima cortical y el medular, a excepción del tamaño (mayor hacia la médula) y el límite que se puede marcar por la presencia de las meristelas. En taxa tropicales, como *Polypodium hispidulum* y *P. plesiosorum* var. *rubicundum*, aparecen en la zona de la médula cavernas probablemente mirmecóxenas; el parénquima que limita estas cavernas presenta células con engrosamiento lignificado en la pared interna. El parénquima cortico-medular es de tipo acuoso (con grandes vacuolas) y se observan en el interior de las células, en la mayoría de las especies, sólidos amorfos tipo almidón, a excepción de *Polypodium kunzeanum*, que presenta cristales prismáticos cuadrangulares. Rödl-Linder (1990) cita en el género *Goniophlebium* la presencia de grupos (o islas) de fibras en el parénquima, en número que va de 1 a más de 100, dependiendo de la especie, aspecto que no se observó en ninguno de los especímenes revisados.

Las meristelas se presentan en número variable y aparentemente dependen del grosor del rizoma; entre 9 y 17 unidades en las especies revisadas a excepción de *Polypodium triseriale* y *P. fraternum* que tienen entre 23 y 25. El tamaño y forma de cada meristela son variables pero con la misma histología en todos los casos; generalmente las de menor tamaño son circulares y las mayores oblongo-elípticas. Existen algunas meristelas en forma de 8 que representan la fisión/fusión de ramas. Cada meristela está encerrada dentro de una vaina parenquimática, formada por una capa celular más o menos regular, cuyas paredes interiores están sensiblemente engrosadas pero no lignificadas (Fig. 1 B b), con excepción de *Polypodium kunzeanum*. En contacto íntimo con la vaina se encuentra la meristela. Dos capas apiladas de células limitan la meristela; la primera, inconspicua, es la endodermis y la segunda es el perici-

clo. El periciclo está formado por una capa de células globosas; sin embargo, a los lados del eje formado por el xilema, se agrandan e incluso pueden apilarse otras dos capas de células.

Entre el periciclo y los elementos del xilema se encuentra el tejido floemático, dispuesto en dos bandas alargadas a cada lado del eje marcado por las células del xilema. Este tejido está compuesto por una matriz parenquimática en la cual están embebidas las células cribosas; estas últimas, de contorno poligonal y con una luz amplia. En la porción central de la meristela se dispone el xilema exarco a manera de eje, con las células de protoxilema en los extremos y el metaxilema al centro en dos o tres capas (Fig. 1).

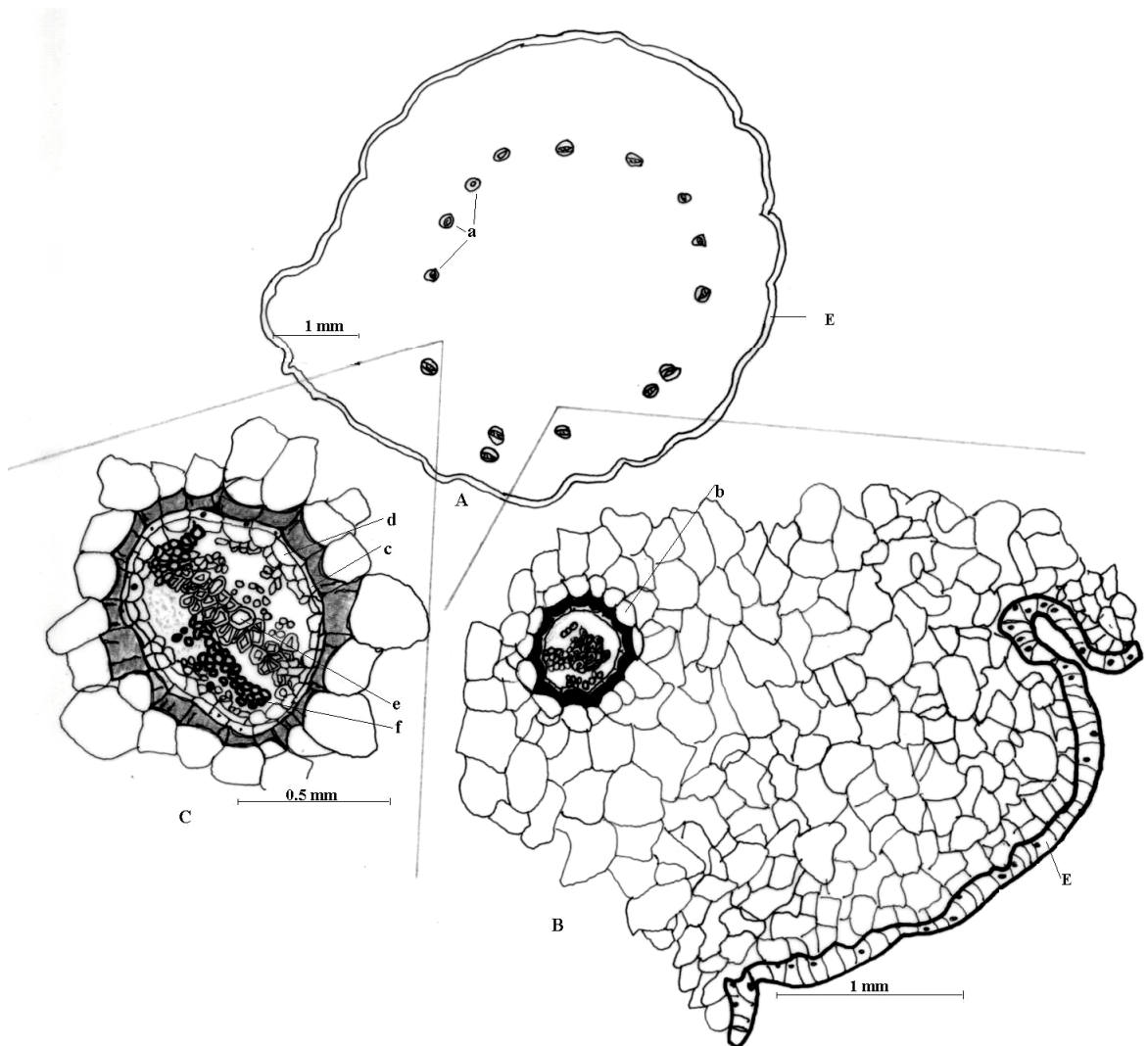


Fig. 1. Anatomía del rizoma de *Polypodium arcanum*. (D. Tejero Díez 4218 (IZTA)). A.- Anatomía general donde se observa la epidermis (E) y se señala la distribución de las meristelas (a) (30X). B.- Detalle histológico de una fracción del rizoma (130 X), b= vaina de parénquima con pared interna engrosada. C.- Detalle de una meristela (200 X), c= endodermis. d= periciclo. e= xilema. f= fibras del floema.

Los filopodios son extensiones dorsales del rizoma y en ellos se sostienen las hojas. Generalmente los filopodios son tan largos como anchos y en un mismo individuo varían sus dimensiones. Cada filopodio presenta en la porción proximal el mismo esquema anatómico que el rizoma, pero hacia la parte distal se observa que las meristelas disminuyen en número, se diferencian en dos tamaños y se disponen bilateralmente. Excepto en *Polypodium fallax*, en todos los casos estudiados se diferencian dos haces vasculares dorsales principales (HVP) y un número variable de pequeños haces vasculares secundarios (HVS), circulares, dispuestos en forma de U bajo los HVP, aunque en el género *Pleopeltis* éstos se encontraron en la misma línea que los HVP. Entre la porción distal del filopodio y la parte proximal del pecíolo generalmente se da una abrupta fusión de haces vasculares.

En general, se puede indicar que el rizoma en las especies estudiadas presenta uniformidad estructural, con excepción de *Polypodium kunzeanum*, donde se distingue un engrosamiento esclerosado del lado proximal en la vaina que rodea a las meristelas; este carácter es compartido por un conjunto de especies del grupo de *P. loriceum* (Hensen, 1990) y por dos especies de *Goniophlebium* (Rödl-Linder, 1990).

3) Escamas del rizoma (ER)

El rizoma, está cubierto en su totalidad por una capas de escamas dispuestas con densidad diferencial, aunque en ocasiones en *Polypodium hispidulum*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron* es parcialmente glabro, dado que las escamas tienen una baja densidad, son hialinas, adpresas y pronto caedizas. En los géneros americanos de la familia Polypodiaceae las escamas del rizoma son peltadas y presentan un pie y una lámina con dos aurículas traslapadas en la base (Fig. 2), a diferencia del género *Goniophlebium*, de distribución asiática, cuyas escamas son pseudopeltadas o basifijas. En general, las ER en las especies del género *Polypodium* están simplemente recostadas o erectas; sin embargo, en *Polypodium plesiosorum*, *P. rhodopleuron* y *P. hispidulum* las escamas están adpresas al rizoma a tal grado que en seco es difícil separarlas completamente. El pie de las escamas consta de varias células, las cuales nacen a partir de una invaginación de la corteza del rizoma (Fig. 2a); excepcionalmente, en *P. kunzeanum* el pie de la escama descansa sobre una evaginación.

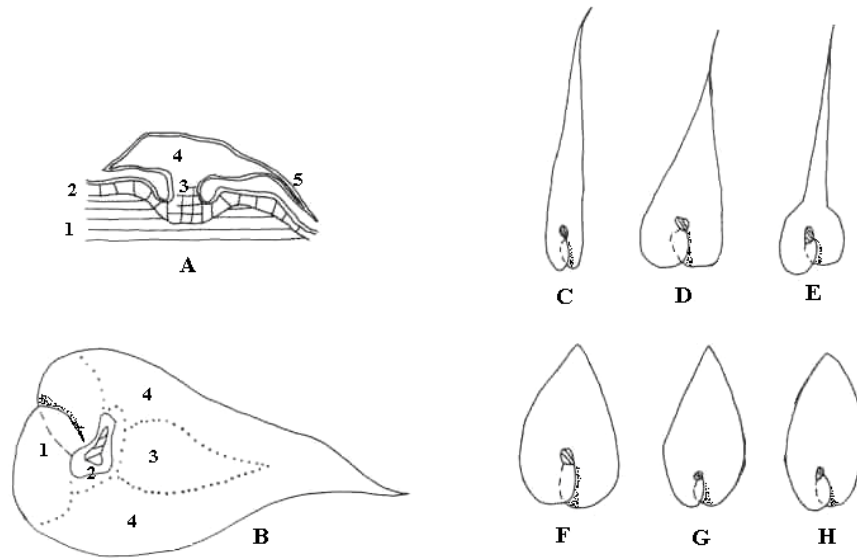


Fig. 2. Esquemas que muestran la morfología de las escamas del rizoma. A- en corte transversal: 1= corteza del rizoma, 2= epidermis del rizoma, 3= pie de la escama, 4-5 lámina de la escama, 4= cuerpo basal, 5= cuerpo apical. B-H- Escamas del rizoma en vista de planta: B- Regiones; área sombreada= punto de inserción al pie; 1= lóbulos auriculares; 2= área circumbasal; 3= región corporal; 4= región marginal (NOTA: el ancho de la región 3, 4 es variable). C- ovado/deltoide linear. D- ampliamente ovada con ápice acuminado. E- orbicular con ápice caudado-linear. F- ampliamente ovada con ápice obtuso. G- lanceolada. H- elíptica.

El estudio de este indumento epidérmico en las especies del grupo *Polypodium plesiosorum* puso de manifiesto la existencia de una alta heterogeneidad en ellas. Sin embargo, es posible diferenciar al menos dos grupos de escamas con atributos más o menos homogéneos y otro grupo donde cada especie presenta escamas con características que permiten compararlas a las de otros grupos o géneros cercanos a *Polypodium*. Los dos conjuntos de especies que presenta ER con patrones homogéneos son:

Tipo *Polypodium colpodes* (Fig. 3). Las especies *Polypodium arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* y *P. flagellare* comparten los siguientes caracteres en las ER: carencia de tricomas en el dorso del punto de inserción; tamaño mediano (3 a 8 mm longitud), orbicular-caudiciformes a ovado-lineares, largamente atenuadas, terminadas en un apéndice peliforme, papiráceas; celdillas sin paredes secundarias intermedias, las marginales muy parecidas a las corporales, las paredes no esclerosadas, excepto las circumbasales con un pigmento ferrugíneo a castaño-rojizo, la membrana del lumen opaca, coloración de la parte corporal castaño-rojiza a anaranjada, que en ocasiones domina a toda la superficie y, coloración básica o de fondo, marfil. La mayoría de estos caracteres no se comparten con ninguna otra especie analizada.

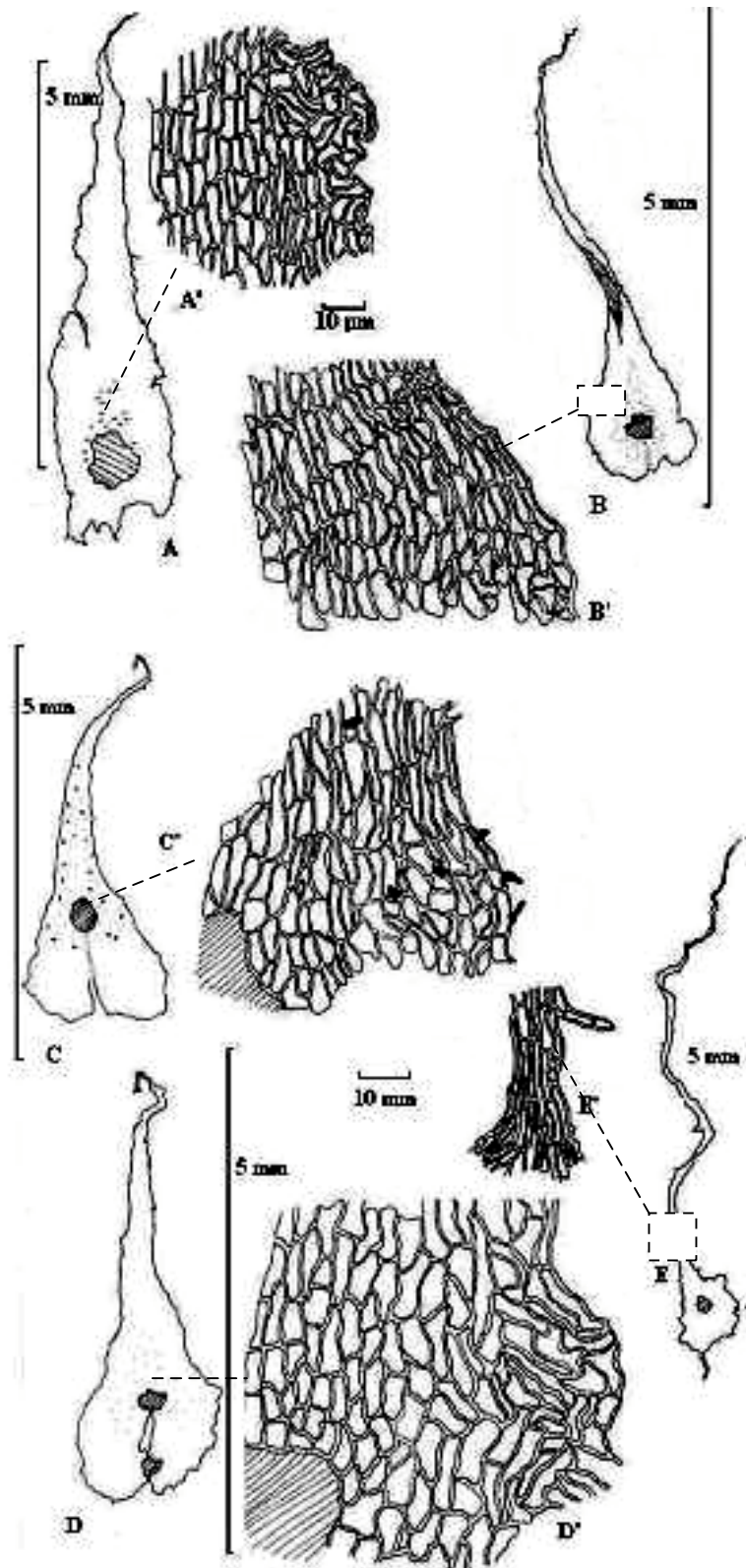


Fig. 3. Escamas del rizoma en el subgrupo de *Polypodium colpodes*. A, A'- *P. colpodes* (H. H. Smith, 1030 (MO)). B, B'- *P. arcanum* (D. Tejero-Díez 4253 (IZTA)). C, C'- *P. castaneum* (Heyde et Lux, 4093 (US)). D, D'- *P. eatonii* (D. Tejero-Díez 4315 (IZTA)). E, E'- *P. flagellare* (D. Tejero-Díez 4314 (IZTA)).

Tipo *Polypodium plesiosorum* (Fig. 4). Las especies *Polypodium hispidulum*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron* comparten los siguientes caracteres en las escamas del rizoma: carencia de tricomas en el dorso al punto de inserción; tamaño mediano 3 a 8 mm de longitud), generalmente de forma ovada, cortamente atenuadas, terminando en un ápice agudo a obtuso (excepcionalmente en *P. plesiosorum* las escamas de la región del meristemo pueden ser lineares con el ápice agudo, pero nunca con un pelo apical), membranosas; celdillas con pared secundaria interna, las de la región marginal con pared distinta en forma y grosor con respecto a las de la región corporal (las escamas del rizoma de estas especies tienden a tener una diferenciación de textura; menor diferenciación en *P. rhodopleuron* y mayor en *P. hispidulum*), paredes de las celdillas nula a levemente esclerosadas en la porción corporal basal y/o el lumen con una pigmentación pardo-castaña concentrada cerca de las paredes, membrana del lumen de la celdilla opaca en la región corporal y translúcida en la región marginal, coloración castaña, parda en la porción corporal y clara en las partes marginales. Varios de los caracteres aquí descritos pueden compartirse con algunas de las especies del grupo de *P. dulce*, pero nunca en su totalidad.

Entre las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum* (Moran, 1995) con escamas distintas a las descritas y, por lo tanto pudieran reubicarse, son:

- a- *Polypodium fraternum*. Esta es la especie más claramente reubicable. El estudio de las ER mostró que algunas presentan tricomas en el dorso del punto de adherencia (Fig. 5, D); carácter propio del grupo de *P. dulce*. Moran (1995) indica que este carácter “es difícil de ver” y que es necesario “retirar escamas o despejar las escamas adyacentes que la ocultan”. Carácter realmente muy variable en cuanto a la cantidad y ubicación de escamas que lo presentan, se puede considerar que es constante en las especies que forman el grupo *P. dulce*. Por la presencia de este carácter y, debido a que las ER de esta especie carecen de los caracteres descritos para las especies de los subgrupos *P. colpodes* y *P. plesiosorum* arriba mencionados, se propone su transferencia al grupo *P. dulce*.

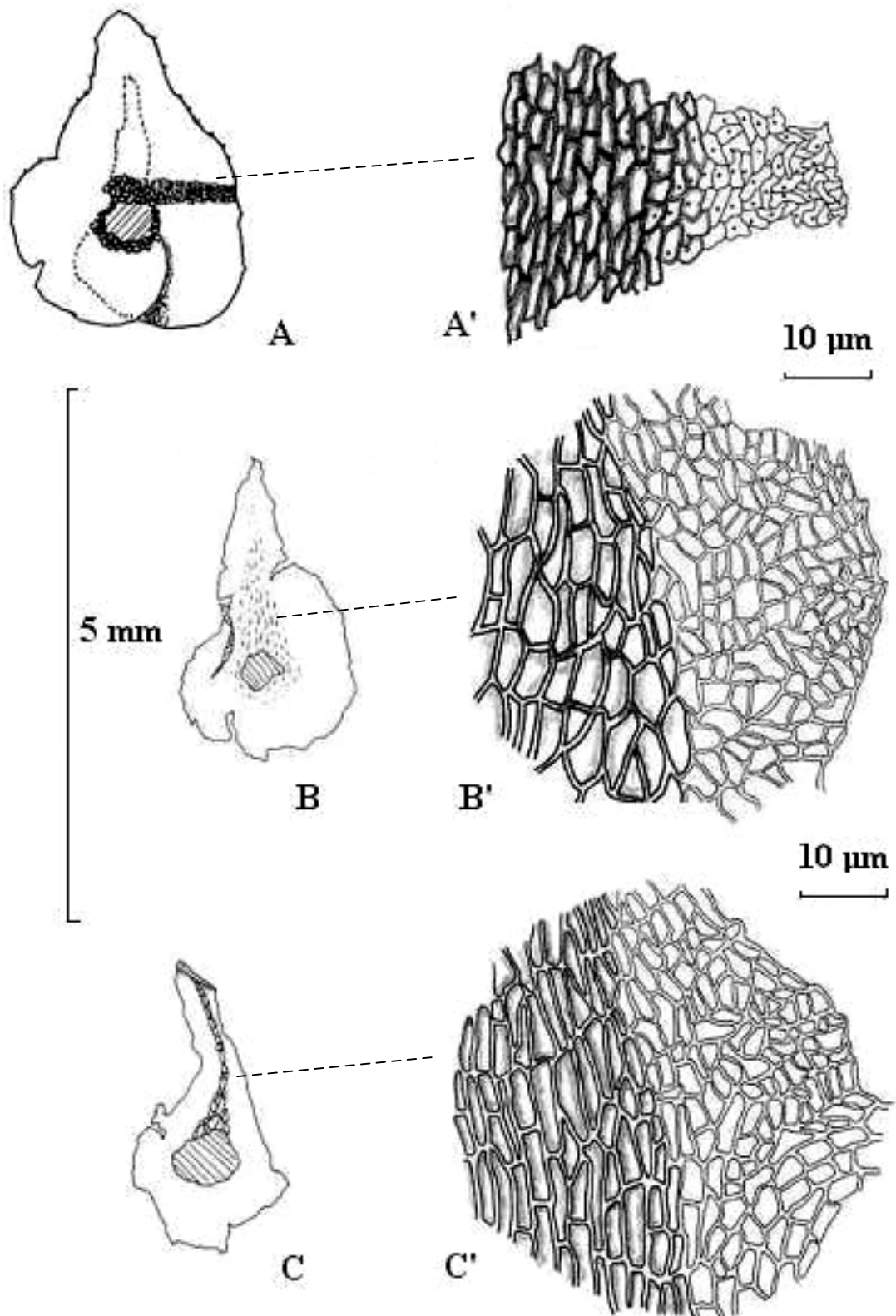


Fig. 4. Escamas del rizoma en el subgrupo de *Polypodium plesiosorum*. A, A'- *P. plesiosorum* (D. Tejero-Díez 4358 (IZTA)). B, B'- *P. rhodopleuron* (D. Tejero-Díez 4193 (IZTA)). C, C'- *P. hispidulum* (D. Tejero-Díez 4329 (IZTA)).

- b- *Polypodium pleurosorum*. Es una especie cuyos caracteres de las ER (como el tamaño, superior a los 8 mm, el tipo de coloración ambarino-rojizo, la ausencia de una zona corporal esclerosada o castaña y forma ovado-obtusa), son compartidos con el género *Phlebodium* (Fig. 5, E). Esos caracteres sugieren que no pertenece al grupo *P. plesiosorum*, mientras que la ausencia de tricomas en el punto de adherencia y las celdillas no clatradas la alejan de los grupos de *P. dulce* y *P. loriceum*.
- c- *Polypodium rhachipterygium*. Es una especie cuyas escamas de tamaño pequeño (menores de 3 mm), textura uniforme; celdillas con paredes débilmente lignificadas, membrana del lumen transparente, amplia (sin paredes de segundo orden intermedias o doble capa) y disposición subestratificada (Fig. 5, A, A'), recuerda a las especies del grupo de *P. loriceum* o bien, a alguna de las especies componentes del grupo de *P. squamatum* (Maxon, 1916 b y de la Sota, 1966) tal como *P. leptotrichum*. Hay que considerar que el grado de esclerosamiento de la pared de las celdillas es un carácter muy subjetivo para el observador. Al mismo tiempo, los caracteres de las ER de *P. rhachipterygium*, la alejan de las especies de cualquiera de los dos subgrupos descritos en el complejo de *P. plesiosorum*.
- d- *Polypodium kunzeanum*. Es una especie cuyas ER presentan celdillas subestratificadas, las paredes con una banda ennegrecida continua y las membranas pigmentadas (Fig. 5, B, B'). Para Hensen (1990) esta especie no puede pertenecer al complejo de *P. loriceum* tanto por carecer de celdillas en las ER típicamente clatradas como por el tipo de venas de la lámina; carácter este último, semejante al tipo *Goniophlebium subauriculatum* definido por Rödl-Linder (1990). De acuerdo a los datos anotados para las ER, aunado al área geográfica de distribución (Sudamérica tropical) y los caracteres morfológicos en general de la especie (que se discuten a lo largo de este estudio), es más sencillo pensar en una relación con el grupo de *P. loriceum* -e incluso con *Goniophlebium*- que con el de *Polypodium plesiosorum*.
- e- *Polypodium feuillei*. Esta especie es de posición taxonómica incierta. Aunque no fue considerada por Moran (1995) dada su distribución austral, por definición podría formar parte del grupo de *Polypodium plesiosorum*. Sin embargo, por los datos obtenidos en el análisis de las escamas, v. g.; celdillas dispuestas en forma más o menos subestratificada, membrana del lumen opaca, con luz ancha, forma ovado-obtusa, coloración ambarino-rojiza y paredes de las celdillas incipientemente escler-

rosadas (de nula a heterogéneamente esclerosadas) en algunas escamas (Fig. 5, C), se puede relacionar esta especie con el grupo de *P. loriceum*; como lo han sugerido Tryon y Tryon (1982).

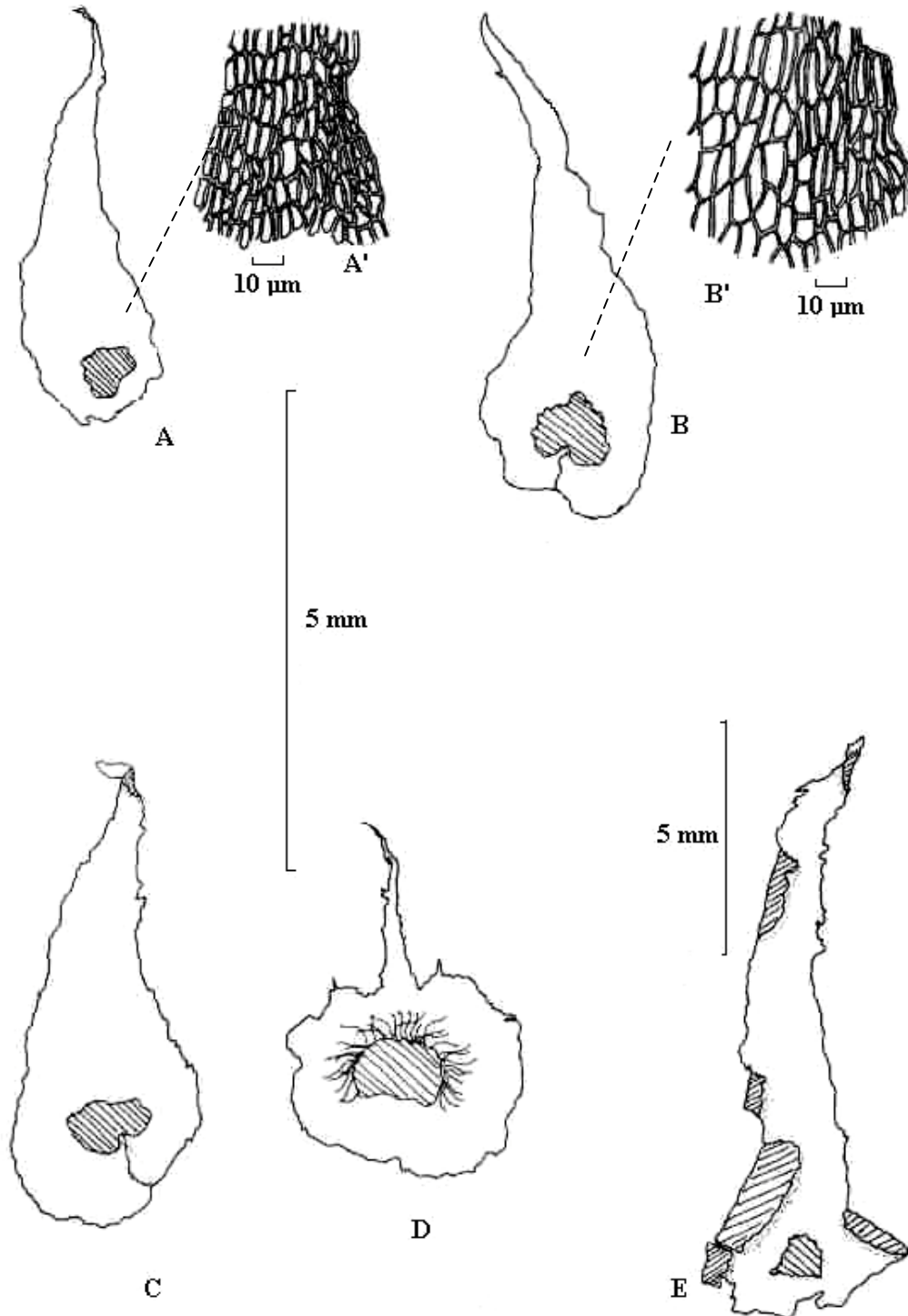


Fig. 5. Escamas del rizoma en *Polypodium* spp. A, A' = *P. rhachipterygium* (D. Tejero-Díez 4185 (IZTA)). B, B' = *P. kunzeanum* (C. A. M. Lidman 2599 (BM)). C = *P. feuillei* (A. Donant 492 (K)). D = *P. fraternum* (D. Tejero-Díez 4265 (IZTA)). E = *P. pleurosorum* (D. Tejero-Díez 4366 (IZTA)).

Con respecto al resto de las especies estudiadas con fines comparativos, llaman la atención las siguientes coincidencias estructurales de las escamas del rizoma:

- a- El enorme parecido estructural de las ER de las especies del género *Pleopeltis* con las de las pertenecientes al grupo *Polypodium polypodioides* (cuerpo central clatrado con el lumen de la celdilla ocluido generalmente por paredes ennegrecidas gruesas, amplio margen membranoso con celdillas transversales a las del cuerpo central y clatradas con las paredes de celdillas muy delgadas en color castaño), especialmente con las especies que Weatherby (1939) agrupó y en menor medida con las del grupo *P. squamatum* (Maxon, 1916 b). La relación existente en estas especies ya ha sido discutida (Windham, 1993) e incluso comienza a existir una tendencia entre los pteridólogos a considerarlas como una sola unidad taxonómica (Mickel y Smith, 2004).
- b- La existencia de escamas heterogéneas en las especies estudiadas del grupo de *Polypodium dulce*, aun considerando la presencia (no universal) de tricomas en el punto dorsal del pie, puede ser un indicador del origen polifilético del conjunto

4 Hoja

4.1) *Eje pecíolo-costa/raquis*.- Controversias sobre el origen, relaciones y diversidad de los patrones estelares en el tallo y hoja de los helechos se han dado en la literatura (Beck et al., 1982; Steeves, 1988); Stewart, 1983 y Withee, 1984). Sin embargo, esta diversidad de patrones estelares pueden ser útiles en estudios taxonómicos para definir complejos y jerarquías y se ha usado ya para aclarar relaciones en familias como Cyatheaceae (Tryon, 1970; Lucansky y Withe, 1974), Dryopteridaceae (Wardlaw, 1944) y Aspleniaceae (Saiki et al. 1988).

Ching (1933) usó los patrones estelares del pecíolo para definir ciertos taxa en la familia Polypodiaceae de China. Aparte del anterior trabajo, no se han efectuado otros estudios comparativos que puedan auxiliar a elucidar los patrones de los haces vasculares del pecíolo en relación con la taxonomía en los helechos polipodiáceos. Entre los estudios monográficos más destacados se encuentra el de de la Sota (1966), quien describe con detalle la histología de la hoja en las especies del complejo de *Polypodium squamatum*, así como el trabajo de Rödl-Linder (1990) en *Goniophlebium*. En este último estudio, el autor menciona la presencia de cuatro patrones de fusión/fisión de haces vasculares en el sistema pecíolo-raquis.

El pecíolo está articulado al filopodio del rizoma por medio de una banda de abscisión. Las meristelas del cilindro central del rizoma, al pasar al filopodio, presentan un proceso de reducción y diferenciación, proceso que continúa plasmándose en el eje pecíolo-costa/raquis. El primer indicio de que se está observando el pecíolo es la aparición, en la región cortical, de un tejido mecánico y en algunos casos se nota la ausencia de una zona medular. El pecíolo, en corte transversal, es redondo, con tendencia a aplanarse o acanalarse una o dos veces en la superficie adaxial. La epidermis es la capa externa y presenta una cutícula gruesa; en *Polypodium colpodes*, *P. hispidulum*, *P. plesiosorum*, *P. subpetiolatum* tienen tricomas simples cateniformes o capitados en el canal, sobre todo en dirección acrópeta. En la zona cortical se diferencia bajo la epidermis una banda de 3 a 6 hileras de células de pared engrosada que forman un tejido mecánico de tipo esclerenquimático (cuyo grado de lignificación varía incluso en la propia especie). Esta banda forma un cilindro continuo en la mayor parte del pecíolo excepto en la parte distal y en la costa/raquis que suele interrumpirse a la altura de las alas foliares. Las fibras de esclerénquima son circulares a poligonal-redondeadas en corte transversal, con engrosamiento mediano a muy notable de la pared, que en ocasiones llega a obliterar el lumen; se pueden observar en estos engrosamientos canales que corresponden a las punteaduras. Esta banda de esclerénquima por lo general se desvanece rápidamente en la parte interna de la corteza en todos los casos estudiados, de tal manera que se puede trazar un límite topológico entre la banda y el parénquima, a excepción de *Polypodium kunzeanum*, donde se observa además parénquima esclerosado o fibras dispersas en la matriz parenquimática.

El parénquima, entre la parte interna de la corteza y la porción central, está constituido por células prismático-globosas, isodiamétricas, con meatos intercelulares conspicuos. Generalmente no se observa material extractivo en su interior o bien éste es escaso y de tipo almidón o, en *Polypodium kunzeanum*, prismático cuadrangular. Alrededor de los haces vasculares, las células de parénquima forman una vaina de una capa celular de espesor más o menos uniforme. Esta vaina consta de células cuya pared proximal, la que hace contacto con la endodermis del haz vascular, se encuentra sumamente engrosada y lignificada, atravesada por numerosos canales.

En la base del pecíolo, los haces vasculares son de dos tipos: a) los haces vasculares principales del pecíolo (HVP) que son dos (excepto en *Pleopeltis fallax*, que es uno), opuestos y ubicados del lado latero-dorsal del corte; b) y los haces vasculares secundarios

(HVS), ausentes en especies europeas del grupo *Polypodium vulgare* (Rödl-Linder, 1990) y en las americanas en *Pleopeltis fallax* y *P. munchii*, son de menor tamaño que los HVP y redondeados, se encuentran en número de 1 hasta 13 siempre desplazados a posición inferior o ventral entre los HVP o, si son varios, en forma de “U” y entonces limitan una zona central o medular de parénquima. Los HVS presentan un patrón histológico semejante al descrito para las meristelas del rizoma. Los HVP varían exclusivamente en la orientación del tejido xilemático y en la distribución del periciclo y del tejido floemático; en éstos últimos, el tejido vascular tiene forma de arco (“C”) con la concavidad mirando al lado externo lateral y por ende, el floema y periciclo se encuentran concentrados del lado cóncavo (Fig. 6). El protoxilema es exarco y se encuentra más extendido en la punta del arco dorsal que en la punta contraria.

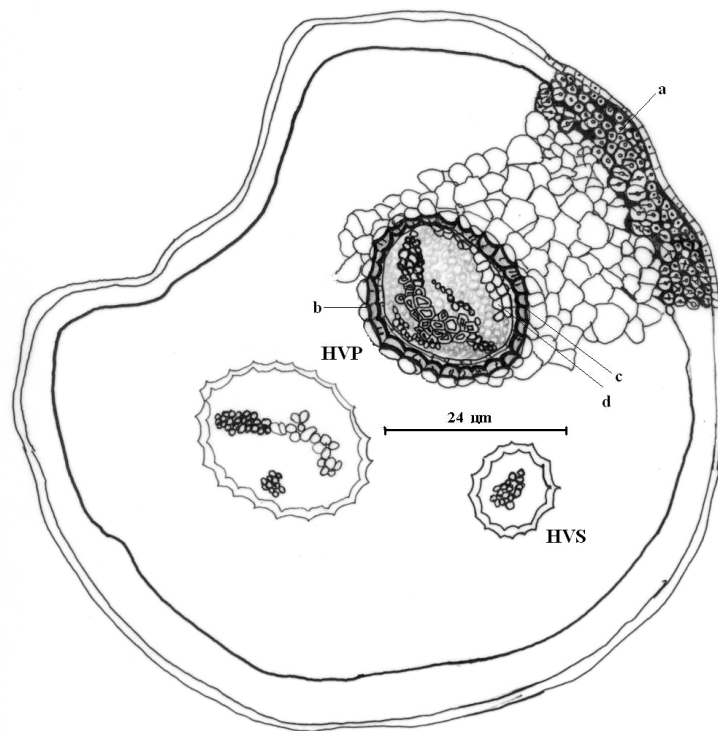


Fig. 6. Corte transversal en la base del pecíolo de *Polypodium colpodes*. (D. Tejero Díez 4270 (IZTA)) (130 X). HVP= haces vasculares principales. HVS= haces vasculares secundarios. a= capa hipodérmica de esclerenquima. b= vaina de parénquima con engrosamiento de la pared interna. c= endodermis. d= periciclo.

A partir de la base del pecíolo y en dirección acrópeta existe una tendencia a la fusión de los HVS entre sí, de los HVS con los HVP y finalmente también lo hacen los dos HVP, de tal manera que, al menos en la parte distal de la costa/raquis en la mayoría de las especies

se observa un haz vascular de forma más o menos triangular. A lo largo de la región del pecíolo costa/raquis en la cual se fusionan los dos HVP cambia la forma (contorno) del tejido xilemático. La fusión de los HVP comienza con la unión de las vainas y de los tejidos periféricos de cada haz vascular y el tejido xilemático de ambos haces se une posteriormente.

Al tocarse las espaldas proximales del los arcos xilemáticos se forma inicialmente una estructura de contorno tipo X, la cual va cambiando en dirección distal del eje costa/raquis a contornos tipo mariposa papilionada, "T" o yunque. La forma definitiva en la porción distal de la costa/raquis es de hongo. En esta última forma, el protoxilema siempre es exarco, menos diferenciado en las puntas dorsales y con menos proporción de células protoxilemáticas en las puntas basales. Se pueden observar trazas foliares que se separan a partir del HVP en la parte distal del pecíolo y fundamentalmente a lo largo de la costa/raquis (Fig. 7).

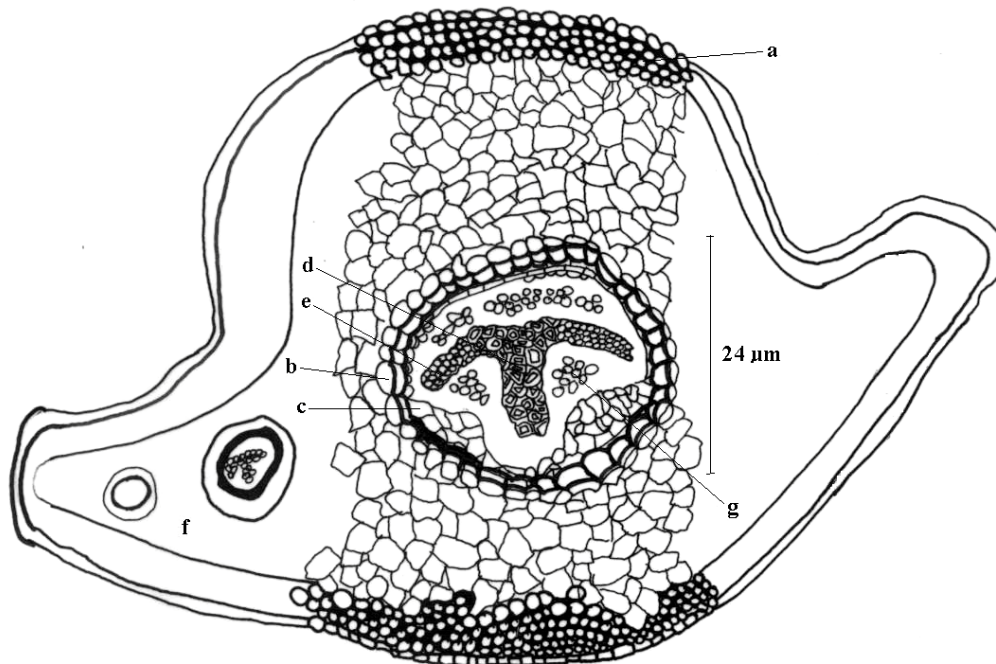


Fig. 7. Corte transversal en la base del eje costa/raquis de *Polypodium colpodes*. (D. Tejero Díez 4270 (IZTA)) (200 X). a= hipodermis. b= vaina de parénquima con pared interna engrosada. c= periciclo. d= metaxilema. e= protoxilema. f= trazas foliares. g= fibras del floema embebidas en el tejido floemático.

Debido a la fusión/fisión de haces vasculares explicada anteriormente, es posible observar distinto número de haces vasculares a lo largo del eje pecíolo-costa/raquis en las especies estudiadas, de acuerdo con el número inicial de los HVS, así como con los distintos lugares y formas en que se fusionan (o fisionan), tanto los HVS como los HVP. La presenta-

ción del número y sitios de fusión/fisión de éstos haces vasculares se puede correlacionar con posibles grupos taxonómicos, situación ya observada por Ching (1933) en taxa asiáticos. Estos tipos en las especies estudiadas son (Fig. 8):

Tipo I, *Polypodium vulgare*; de acuerdo con Rödl-Linder (1990) las especies europeas del grupo *P. vulgare* (*P. vulgare* y *P. someyae*) carecen de HVS y presentan dos HVP iniciales, que se fusionan hacia la parte media del pecíolo y permanecen así en dirección acrópeta. Entre las especies estudiadas se encontró que *Pleopeltis munchii* presenta este patrón. *Pleopeltis fallax* es excepcional en la familia Polypodiaceae por presentar un solo haz vascular inicial.

Tipo II, *Polypodium californicum*; las especies de este tipo presentan inicialmente dos HVP y uno o dos HVS. Se pudieron distinguir tres variantes: en la variante A, los HVP y el HVS se fusionan pronto, de tal forma que en la parte distal del pecíolo y en la costa sólo corre un haz vascular (*P. californicum* y *P. feuillei*). En la variante B, los HVP se fusionan en la parte baja y en la parte media-alta lo hacen con el HVS (*P. eatonii*, *P. colpodes*). En la variante C, el HVS se fusiona en la base del pecíolo, pero los HVP se fusionan entre la parte media y alta del pecíolo (*P. polypodioides* y *Pleopeltis angusta*).

Tipo III, *Polypodium plesiosorum*; este tipo aparentemente es típico de las especies norteamericanas tropicales de lámina no escamosa. Los HVP se fusionan entre la parte basal y media-alta del pecíolo y los HVS, 2 a 4 de inicio, se fusionan hacia la porción media, finalmente, un solo haz se observa en la parte alta del pecíolo (*P. arcanum*, *P. flagellare*, *P. hispidulum*, *P. martensii*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*). Un caso aparte es *P. rhachipterygium*, que presenta dos HVS en la parte media del pecíolo, patrón que representa el estado intermedio entre éste y el siguiente tipo.

Tipo IV, *Polypodium guttatum*; en este caso, los HVP se fusionan entre las partes media y alta del pecíolo, mientras que los HVS, que de inicio son 2 a 4, se fusionan hacia la porción media del pecíolo y puede o no quedar uno residual. Dos variantes se pueden reconocer: en la variante A, los HVP se fusionan entre la porción media o alta del pecíolo (*P. alansmithii*, *P. fraternum*, *P. guttatum*, *P. lepidotichum*, *P. phyrrolepis*, *P. plebeium*, *P. remotum*) y un HVS residual desaparece en la parte situada entre el pecíolo alto y la costa/raquis. En la variante B, los HVP se fusionan la región entre el pecíolo distal y

costa/raquis proximal, mientras que los HVS lo hacen entre las partes media y alta del pecíolo (*P. furfuraceum* y *Pleopeltis mexicana*).

Tipo V, *Pecluma*; en este caso, tanto los HVP como los HVS (que son 2 a 4 en la base del pecíolo) se unen entre la parte baja y la parte media del pecíolo (*P. dispersa*).

Tipo VI, *Polypodium subpetiolatum*; los dos HVP se conservan separados a lo largo del pecíolo y hasta la mitad superior del raquis, mientras que 6 a 12 HVS se unen entre sí a lo largo de la primera mitad del pecíolo y uno o dos corren independientes hasta que se fusionan con los HVP en la parte media superior del raquis (*P. echinolepis* y *P. subpetiolatum*).

Tipo VII, *Phlebodium areolatum*; en esta especie se observó que la fusión de los dos HVP se da entre la parte basal y media de la costa, mientras que 6 a 9 HVS se fusionan formando una unidad en la parte media del pecíolo para desaparecer a lo largo de la porción media alta del mismo. *P. areolatum* y *Polypodium pleurosorum*.

Tipo VIII, *Goniophlebium argutum*; los dos HVP se unen en la región media alta del pecíolo y así corre a lo largo del eje pero, a diferencia de los tipos similares aquí expuestos, los HVS, que inicialmente son 7 a 10, se fusionan entre sí a lo largo del eje pecíolo/raquis hasta que desaparecen en la mitad superior del raquis (*Polypodium triseriale*, *P. kunzeanum* y, según Rödl-Linder (1990), *Goniophlebium argutum*, *G. mengtzeense* y *G. lachnopum*).

Tipo IX, *Goniophlebium percusum*; en este caso los dos HVP corren separados hasta la mitad superior del raquis donde se unen, mientras que los HVS, al igual que en el caso anterior, se van fusionando poco a poco a lo largo del eje hasta que en la mitad superior del raquis el último (o los últimos) se fusionan con el HVP. Según Rödl-Linder (1990), se presenta en *G. percusum*, *G. demersum*.

Tipo X, *Polypodium loriceum*; es un tipo único entre los tipos de *Polypodium* estudiados, dado que los dos HVP se fusionan en la parte media superior del pecíolo (o primera parte del raquis) para fusionarse nuevamente y recorrer así casi todo el raquis. Los HVS, inicialmente 4 a 7, se han fusionando a lo largo del pecíolo y del raquis hasta que el último lo hace con el HVP en la parte media superior del raquis (*P. falcaria* y, según Rödl-Linder (1990), *P. fraxinifolium* y *Goniophlebium subauriculatum*).

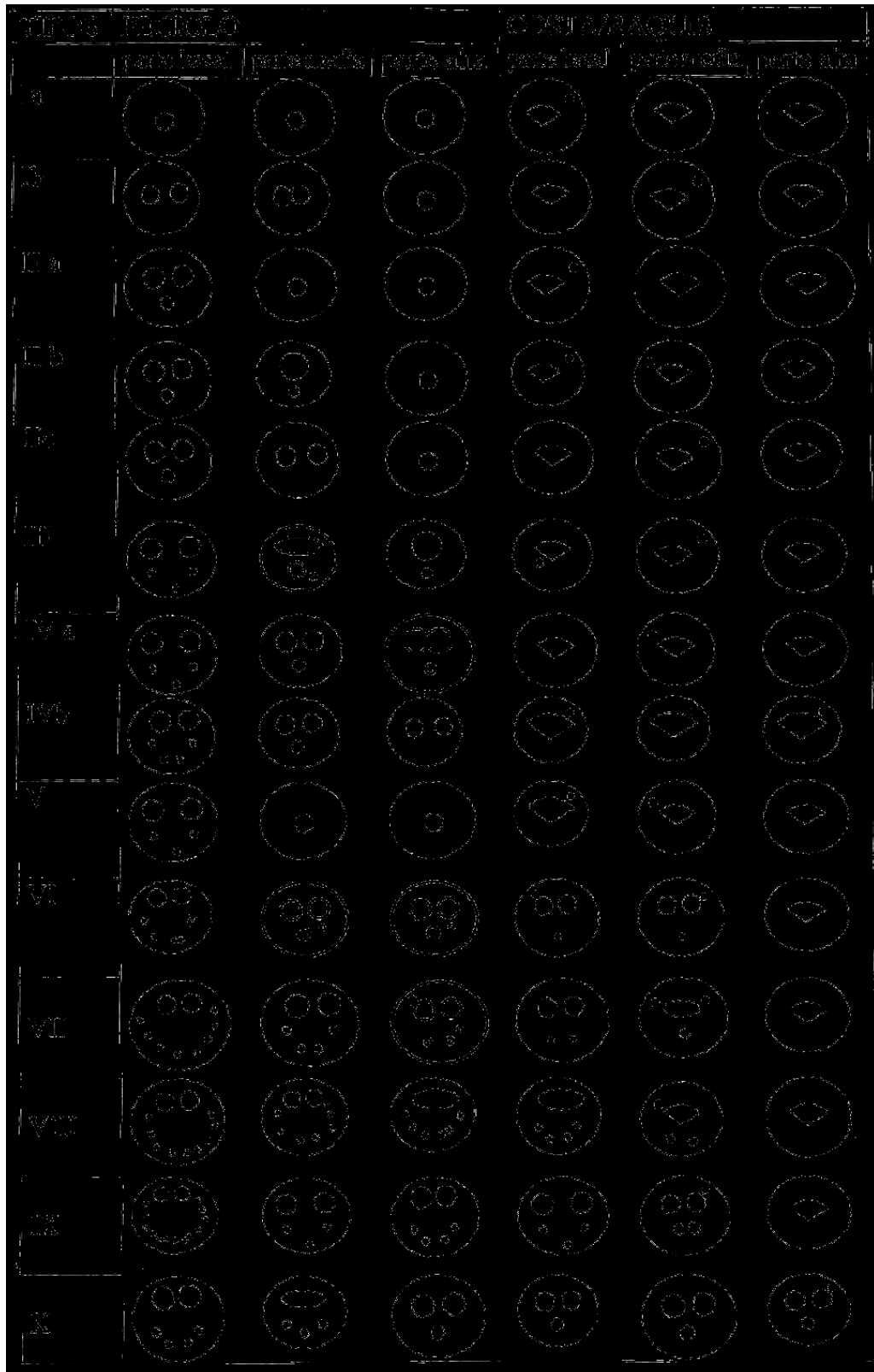


Fig. 8. Patrones en la fusión/fisión de haces vasculares a lo largo del eje pecíolo-costa/raquis. Los HVP se representan con círculos grandes, los HVS con círculos pequeños y las trazas foliares con puntos negros.

Además de los tipos descritos por Rödl-Linder (1990) para *Goniophlebium*, en este estudio se describen otros cinco a partir de *Phlebodium* y algunas especies en *Pleopeltis* y *Polypodium*. Estos tipos son muy sugerentes desde los puntos de vista taxonómico y filogenético: *Polypodium eatonii* y *P. colpodes* presentan el tipo II junto con *P. californicum*; esta última especie, del grupo de *P. vulgare*, grupo con el cual Haufler y Ranker (1995) indican que algunas especies del complejo *P. plesiosorum* tiene una relación filogenética. El resto de las especies del grupo de *P. plesiosorum* (Tryon y Tryon, 1982) presentan el tipo III, con excepción de ciertas especies de hoja pinnada (*P. subpetiolatum* y *P. echinolepis*) que presentan mayor cantidad de HVS y por ello estarían más relacionadas a *Phlebodium*. Las especies del grupo de *P. loriceum* aquí estudiadas y *P. kunzeanum* presentan tipos de fusión/fisión que corresponden a alguno de los formulados por Rödl-Linder (1990) para *Goniophlebium*. De acuerdo con de la Sota (1966), el grupo de *P. squamatum* presenta el tipo IV, mismo que se observó en *P. guttatum* y *P. plebeium* (grupo *P. pycnocarpum* de Tryon y Tryon, 1982); grupos que actualmente suelen considerarse dentro de la misma línea taxonómica (Windham, 1993).

4.2) Arquitectura de la lámina.-

4.2.1) *División*.- La división de la lámina en el grupo de *Polypodium plesiosorum* (Moran, 1995) es variable, ya que existen varios tipos, por lo que en este sentido no constituye un grupo homogéneo. En general, ocho especies presentan la lámina pinnatisecta (*P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii*, *P. feuillei*, *P. hispidulum*, *P. plesiosorum*, *P. rhodopleuron*), dos de las cuales la presentan basi-pinnada (*P. castaneum* y *P. colpodes*) una pinnatipartida (*P. rhachipterygium*), otra semipinnada (*P. flagellare*) y tres más la tienen pinnada (*P. fraternum*, *P. kunzeanum* y *P. pleurosorum*).

La lámina semipinnada propia de *Polypodium flagellare* es aparentemente un caso derivado de la condición pinnatisecta, dado que sus segmentos son adnatos, sursumcurrentes y al microscopio se observa una ala estrecha no herbácea en el raquis, la cual une los segmentos entre sí. Además, la porción apical de la lámina es pinnatisecta, condición que la acerca al resto de las especies pinnatisectas del grupo *P. plesiosorum*.

Por otra parte, la lámina en *Polypodium fraternum*, *P. kunzeanum* y *P. pleurosorum* es totalmente pinnada, con las pinnas basales cuneadas o redondeado-sésiles. En la ma-

yor parte de las poblaciones de estas tres últimas especies el segmento apical es conforme o levemente subconforme. Esta condición hace que estas especies sean muy similares al común denominador del grupo.

Las dos especies del grupo con lámina pinnatipartida son *Polypodium eatonii* y *P. rhachipterygium*. La primera presenta una variación extrema; la lámina xerófila es pinnatisecta y recuerda a las de *P. arcanum*, mientras que en el extremo opuesto, la lámina higrófila es pinnatipartida, semejante a la de *Phlebodium*. *P. rhachipterygium* es entonces la única especie de las consideradas con hoja pinnatipartida, con segmentos anchos unidos por medio de un ala delgada y cuyo par de segmentos proximales presentan un ala largamente decurrente sobre el pecíolo, carácter este último que comparte con varias de las especies del grupo de *P. polypodioides* y con *Pleopeltis*.

Los tipos de división de la lámina anteriormente descritas para las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum* son compartidas en diferentes proporciones con otros grupos del propio género y con otros taxa hermanos. De la revisión del tipo de división de la lámina en todas las especies de *Polypodium*, se deduce que la lámina pinnatisecta es el común denominador, ya que lo presenta el 75 % de las especies: todo el grupo de *P. vulgare*, de distribución boreal y, entre las especies neotropicales, el 80 % de las especies del grupo *P. polypodioides-squamatum* (en este grupo se encuentran 3 ó 4 especies pinnado-pinnatífidas a 4 pinnadas) y el 65 % del grupo de *P. loriceum*. En el grupo de *P. dulce*, la tendencia es contraria; sólo 10 % de las especies son pinnatisectas, 33 % presentan la lámina semipinnada (pinnada sólo entre la cuarta parte y la mitad basal de la lámina) y el resto de las especies (57 %) tienen la lámina totalmente pinnada. Por lo anterior, se podría suponer que el carácter de lámina pinnatisecta que presentan las especies del grupo en estudio es una condición básica compartida con el grupo de *P. vulgare* y en parte con el grupo *P. polypodioides-squamatum*, mientras que aquellas especies con lámina semipinnada y pinnada (como *P. fraternum*) están más estrechamente relacionadas al grupo de *P. dulce* y *P. loriceum*.

Entre los casos especiales se encuentra *Polypodium kunzeanum* que, además de presentar la lámina pinnada, es la única especie en América con las pinnas articuladas al raquis, carácter típico del género asiático *Goniophlebium* (Rödl-Linder, 1990).

4.2.2) *Segmento apical*.- La región distal de la lámina varía de acuerdo con los patrones de división de la hoja mencionados. Entre las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum* se encuentran tres formas básicas del ápice laminar: conformado, subconformado y gradual. La presencia de un segmento apical conformado, generalmente sésil o con un peciólulo, es una condición relegada a las especies de hoja totalmente pinnada tales como *Polypodium triseriale* del grupo *P. loriceum*; *P. fraternum*, *P. kunzeanum* y *P. pleurosorum* en el grupo de *P. plesiosorum* y *P. echinolepis* en el grupo de *P. dulce* (Moran, 1995). En algunas de estas últimas especies se presentan poblaciones con un segmento apical intermedio con el ápice subconformado.

El ápice laminar subconforme consiste en que el segmento apical es lo bastante largo como para compararse con los segmentos laterales, al menos los distales, pero en su base se presenta(n) algún(os) lóbulo(s) lateral(es). Este último tipo de segmento apical, es el común denominador en las especies del género *Polypodium* y *Phlebodium*. De acuerdo con Tryon (1964), a partir de este tipo de ápice se pueden originar por reducción las hojas simples que se presentan en *Pleopeltis* y otros géneros de Polypodiaceae. Probablemente esta tendencia esté ejemplificada en la variación de la lámina de *Polypodium feuillei* y *Phlebodium areolatum* (Tryon y Tryon, 1982; Looser, 1951) entre las especies estudiadas, especies de lámina pinnatisecta con ápice subconforme, pero que tienen poblaciones (o ejemplares) cuyas hojas son simples.

La lámina con ápice graduado es una condición frecuente en las especies neotropicales de *Polypodium* y géneros cercanos. Entre las especies pertenecientes a otros grupos o géneros, se observó este tipo de ápice en *Polypodium californicum*, *P. falcaria* y en el género *Pecluma*. Aparentemente, varias de las especies del grupo *P. vulgare* presentan esta condición, al igual que los representantes de hoja pinnatisecta del grupo *P. loriceum*. Sin embargo, muchas de las especies del grupo *P. plesiosorum*, *P. dulce* y *P. polypodioides* tienen una condición plástica, ya que presentan individuos con ápice gradual o subconforme en forma indistinta.

4.2.3) *Margen*.- En las especies consideradas por Moran (1995) como pertenecientes al grupo *Polypodium plesiosorum*, generalmente el margen es muy homogéneo. Con excepción de *P. eatonii* y *P. rhachipterygium*, todas las especies presentan el margen crenado o crenulado; este carácter se puede presentar indistintamente en todo el segmento

o sólo en la mitad distal. En ocasiones es casi inconspicuo o bien puede estar muy pronunciado e incluso formar lóbulos en el margen acroscópico de los segmentos proximales, como en *P. anisomeron* var. *elongatum* (= *P. plesiosorum* var. *plesiosorum*). La condición de margen crenado aparentemente es el común denominador en el género, ya que también aparece en algunas especies del grupo *P. vulgare*, en la mayoría de los grupo *P. polypodioides* y en varias especies de los grupos *P. dulce* y *P. loriceum*.

Por el contrario, entre los helechos polipodiáceos no es común la presencia de un margen entero a repando. Este carácter es propio de los géneros *Phlebodium* y *Pecluma*, pero se puede observar en algunas especies de *Pleopeltis*, en otras grupo *Polypodium dulce* y en *P. rhachipterygium* y *P. eatonii* del grupo bajo estudio.

De igual forma, el margen dentado, aserrado o biserrado no es común entre los helechos polipodiáceos. En el caso del grupo *Polypodium plesiosorum*, no se observó en ninguna de las especies; sin embargo, entre las especies estudiadas lo presentan *P. californicum* (grupo *P. vulgare*) y *P. subpetiolatum* (grupo *P. dulce*).

4.3) Disposición de las vénulas (venas secundarias).- En *Polypodium* y géneros cercanos el sistema de venas (las derivadas a partir de la costa o vena principal media de la lámina o segmento) de la lámina adulta se caracterizan por ser catádromas. Así, en una vénula, la primera ramificación será la venilla (o rama) fértil (rf). Los patrones de división, fusión o reducción de las ramas fértiles y estériles de una vénula en las especies estudiadas se caracterizan por presentar variación gradual que va desde las vénulas abiertas (o libres) hasta las anastomosadas (cerradas, reticulares) y, estas últimas, en varios niveles de complejidad al formar distintos tipos de aréolas anguladas (goniofleboide) (Fig. 9).

La forma en que se disponen las venas en los helechos ha proporcionado información taxonómica, aunque Wagner (1979) advierte de las dificultades en el análisis de las venas reticuladas debido a la plasticidad de las mismas. En el caso de la familia Polypodiaceae, el sistema de venas presenta tal diversidad de patrones que han servido para establecer distintos grupos y géneros (Presl, 1836; Maxon, 1916 b; Ching, 1940; Copeland, 1947). Sin embargo, sólo se han publicado algunos ensayos (Christensen, 1928; Tindale, 1960; de la Sota, 1963, 1966; Hettterscheid y Hennipman, 1984; Mitsuta, 1984; Hensen, 1990 y Röedl-Linder, 1990) donde se discute la relación entre los patrones en que se disponen las venas y sus implicaciones taxonómicas y/o evolutivas.

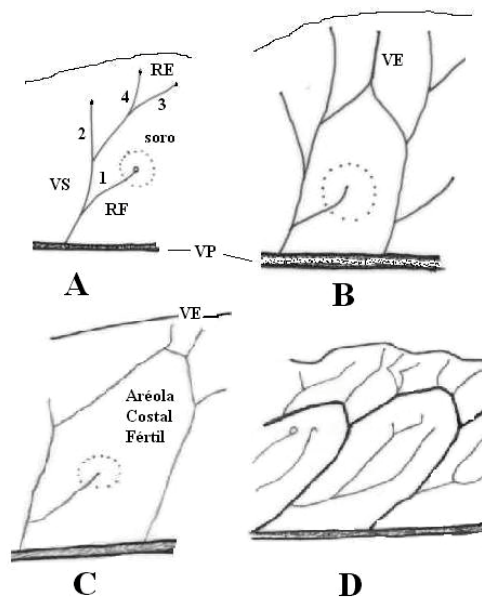


Fig. 9. Niveles básicos de complejidad en la disposición de las vénulas. A) Vénulas libres o abiertas; VP= vena primaria del segmento, VS= vénula o vena secundaria, RF= rama fértil (1), RE= ramas estériles (2, 3, 4); 1, 3 ramas catádromas; 2, 4 ramas anádromas. B-D) Tipos de aréolas costales fértiles. B) Aréola pentagonal, por la unión en ángulo agudo de las ramas 3^a y 2^a de dos venas secundarias contiguas; VE= venilla excurrente. C) Aréola hexagonal por la unión en ángulo recto de las ramas de dos venas secundarias contiguas; presenta dos venillas excurrentes. D) Aréola poliangular, por la unión en ángulo obtuso de las ramas de orden superior de dos venas secundarias contiguas.

En los trabajos influenciados por las ideas de Presl (1836), *Polypodium* se definía por poseer venas libres en tanto que *Goniophlebium* por tenerlas anastomosadas formando aréolas anguladas. En América, los grupos de *Polypodium loriceum*, *P. plesiosorum* (Moran, 1995), *P. squamatum* (de la Sota, 1966) y el género *Phlebodium* fueron ubicados dentro de los helechos goniofleboides. Los grupos de *Polypodium dulce*, *P. vulgare*, *P. pycnocarpum* y el género *Pecluma* fueron considerados como pertenecientes a *Polypodium* debido a que tienen las venas libres.

Un análisis comparativo entre las especies del grupo bajo estudio y con las especies seleccionadas de grupos y géneros cercanos (tabla I) permitió observar que la distribución y forma de las vénulas es muy heterogéneo. Al menos se pudieron establecer los siguientes tipos y sus patrones:

Tipo I, Venas secundarias libres; aparentemente esta condición es común entre las especies del género *Polypodium* norteamericanas, pero no está presente en las especies sudamericanas (específicamente el grupo de *P. loriceum* junto con *P. kunzeanum*, *P. feuillei* y especies cercanas).

Entre las especies norteamericanas de *Polypodium* es el tipo común, tanto en el grupo de *P. vulgare* como en los grupos de *P. dulce* y *P. pycnocarpum* (*sensu* Tryon y Tryon, 1982), que se distribuyen desde Canadá, hasta Centroamérica. El sistema de vénulas en estos grupos de *Polypodium* forma un patrón pectinado con respecto a una vena principal que corre a lo largo de cada segmento. Cada una de estas vénulas es de tipo simpódico (anisótoma *sensu* Foster & Gifford, 1974) o dicótomo-simpódico, donde las ramificaciones son alternas, ascendentes y forman un ángulo agudo con respecto al eje principal. En estas vénulas, la primera ramificación es la distal, con el crecimiento limitado; forma lo que será la venilla o rama fértil, dado que en el ápice surge la matriz esporangial. Generalmente las ramificaciones subsecuentes (dos o tres en la condición básica) se alternan y llegan casi hasta el margen (Fig. 10).

El sistema abierto simpódico de venas descrito puede dar origen por una parte a vénulas simples por reducción del número de ramas, tal como se observa en el género *Pecluma*. Por otra parte, puede observarse que dos ramas de vénulas contiguas no fértiles con frecuencia coincidan y formen aréolas que encierran a la venilla fértil, tal como ocurre en varias especies de los grupos de *P. dulce* y *P. vulgare*. Esta tendencia de anastomosis se da generalmente cuando la segunda rama se une con la tercera venilla o rama de una vénula contigua. El resultado es la formación de aréolas pentagonales (Fig. 9 B). Entre las especies caracterizadas por tener vénulas libres, es posible señalar ejemplos donde los pasos anteriormente descrito para la formación de aréolas se presentan: en forma incipiente se observa en *P. californicum*; en *P. fraternum* existen ejemplares con vénulas mixtas [libres (p. ej. *Tejero-Díez* 4359 IZTA) o anastomosadas (p. ej. *Tejero-Díez* 4245 IZTA)]; en *P. echinolepis* casi siempre son anastomosadas.

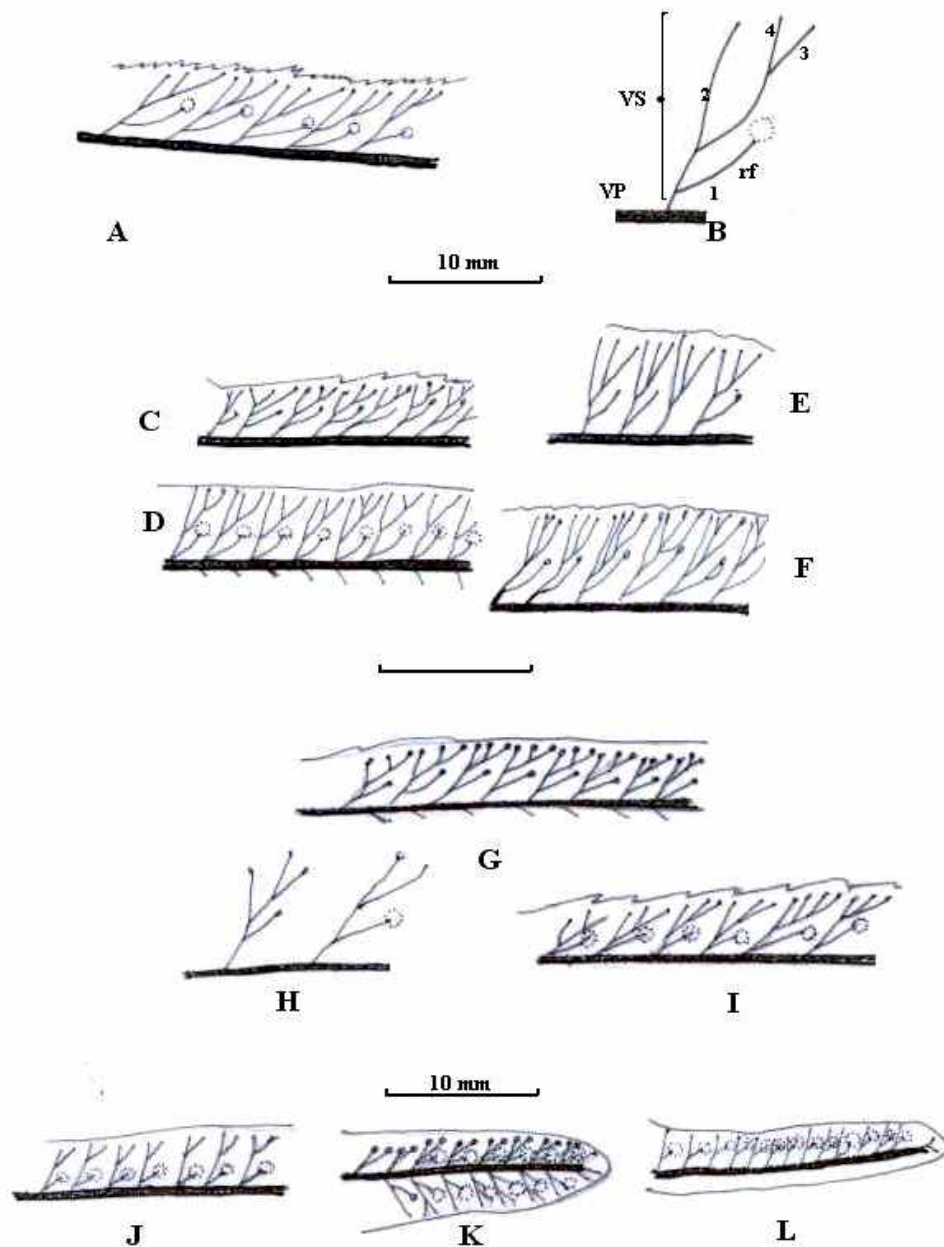


Fig. 10. Venas secundarias libres en subniveles de complejidad. A) *Polypodium californicum* (González s.n. (IZTA)). B) Esquema: VP= vena principal; VS= vécula o vena secundaria; rf= rama o venilla fértil; 1-3= ramas o venillas catádromas, 2-4= anádromas. C) *P. plesiosorum* (D. Tejero-Díez 4206 (IZTA)). D) *P. fraternum* (D. Tejero-Díez 4359 (IZTA)). E) *P. longepinulatum* (D. Tejero-Díez 4068 (IZTA)). F) *P. subpetiolatum* (D. Tejero-Díez 4363 (IZTA)). G) *Polypodium plebeium* (D. Tejero-Díez 4194 (IZTA)). H) *Pleopeltis fallax* (D. Tejero-Díez 4347 (IZTA)). I) *P. alan-smithii* (D. Tejero-Díez 4074 (IZTA)). J) *Pecluma dispersa* (D. Tejero-Díez 4341 (IZTA)). K) *Polypodium martensii* (D. Tejero-Díez 4088 (IZTA)). L) *P. furfuraceum* (D. Tejero-Díez 4355 (IZTA)).

El grupo de *Polypodium plesiosorum* representa entonces el lado extremo de la tendencia anterior; en sus especies es común que las venas se encuentren anastomosadas.

Tipo II, Aréolas costales fértiles (ACF) o primarias: este tipo de aréolas se forman cuando las ramas pares e impares estériles de dos vénulas contiguas se unen y encierran en su interior a la venilla fértil.

Como se discutió en el punto anterior en las especies del grupo de *P. vulgare* son raras las anastomosis de las vénulas, mientras que en la mayoría de las especies del grupo de *P. dulce* se forman algunas aréolas en los segmentos e incluso, algunas especies presentan individuos o poblaciones con vénulas anastomosadas. En el grupo *P. plesiosorum*, todas las especies presentan segmentos con venas anastomosadas y las vénulas libres están restringidas a la parte distal de los segmentos. Por tanto, la presencia de aréolas simples es una característica común en las especies del grupo de *P. plesiosorum*.

Las aréolas costales fértiles en el grupo de *Polypodium plesiosorum* y sus congéneres tienen detalles dignos de tomarse en cuenta (Wagner, 1979) y, para su mejor comprensión y estudio, aquí se han dividido por el tipo de ángulo que forma la unión de las ramas laterales (que a su vez depende del nivel de división de la rama) (Fig. 9 B, C, D).

a- Penta-angulares (Fig. 9 B); unión en ángulo agudo de la rama 3^a y 2^a de dos vénulas contiguas, generalmente con una ramilla excurrente. Este tipo de fusión de venillas se puede considerar como la más sencilla, si consideramos que se presenta también casualmente en especies con venas libres. Este tipo de aréola es una constante al menos en *P. plesiosorum*, *P. rhodopleuron* y *P. hispidulum*. La unión descrita forma aréolas pentagonales muy altas, dado que los ápices de las venillas suelen tocarse cerca del margen y encierra a la rama fértil. En estas especies, las ramas de las vénulas posteriores a las de la unión generalmente son indivisas, libres y suelen extenderse hasta muy cerca del margen. La ACF pentagonal es también propia del grupo *P. loriceum*, representada por los ejemplares estudiados de *P. falcaria* y *P. triseriale*.

b- Mixtas (Fig. 9 C): son aréolas penta- y hexa- (o hepta)-angulares por unión en ángulo recto de las ramas tercera ó quinta y segunda ó cuarta de dos vénulas contiguas, generalmente con dos a tres ramillas excurrentes. La presencia de aréolas con distinto número de ángulos en un mismo ejemplar representa otro modelo de for-

mación de una aréola. Para que existan aréolas con seis o siete ángulos, las vénulas no deben tener eje dominante como en el caso anterior. Estas vénulas, esencialmente dicótomas (o isótomas, sensu Foster & Gifford, 1974), forman ramillas de segundo o tercer orden, siempre con grosor de menor calibre y formando ángulos agudos a rectos. Las aréolas pueden formarse tanto con la rama primaria de dos vénulas contiguas (aréola pentagonal) o con la combinación de ramas y ramillas de orden superior (aréola 6-7 angulares). Las aréolas presentarán entonces dos o tres ramillas excurrentes. En el grupo de *P. plesiosorum* se presentan en las especies ligadas a *Polypodium colpodes* (Tejero-Díez y Pacheco, 2004 a); *P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* y *P. flagellare*.

- c- Poliangular (Fig. 9 D): unión en ángulo obtuso de las ramas quinta o superiores y cuarta o superiores de dos vénulas contiguas, generalmente con cuatro o más ramillas excurrentes. Para que exista este tipo de aréola, las vénulas se dividen dicotómicamente. La unión de las ramas de este tipo de venas secundarias forma aréolas de 8 a 12 ángulos (con multitud de ramas excurrentes). Este tipo de aréolas se presentan tanto en *Polypodium pleurosorum* y en *Phlebodium* como en las especies sudamericanas *P. kunzeanum* y *P. feuillei*. También se encuentran en el grupo de *Polypodium squamatum*, representadas en este estudio por *P. pyrrolepis*, *P. cryptocarpon*, *P. lepidotrichum* y en el género *Pleopeltis*. Lo anterior sugiere que el carácter pudiera presentar un paralelismo en el desarrollo de la vénula.

Tipo III, Aréolas discoides (AD) o secundarias: son aquellas que se forman entre las ACF y el margen; como producto de anastomosis secundarias de las ramas superiores de la ACF. Dependiendo del tipo de dominancia del eje de la vénula pueden ser apiladas o alternas con respecto a la ACF. A su vez, pueden o no contener internamente una venilla y ésta puede o no ser fértil (Fig. 11). La presencia en un segmento de este tipo de aréolas probablemente está correlacionado con el aumento en la superficie foliar. Se identificaron dos tipos:

- a.- Aréolas discoides alternas (ADal). Cuando las aréolas se forman a partir de vénulas con patrón dicotómico de división, entonces las ramas primarias tienen múltiples divisiones, produciendo ramillas más delgadas. Las aréolas en este caso se forman a partir de ramillas de segundo o tercer orden y por tanto se disponen en forma alter-

na (o azarosa) con respecto a las ACF. Una particularidad de este tipo de aréolas es que carecen de una rama excurrente interna (a excepción de *Polypodium kunzeanum*, Fig. 12 E) y por tanto son estériles (ADE) (Fig. 12 C, D, F). Este tipo de aréolas discoides son casuales o irregulares a lo largo del segmento en *P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. eatonii*, *P. flagellare* y *P. colpodes*, mientras que en *P. eatonii*, *P. pleurosorum*, *P. kunzeanum* y *Phlebodium* con el común denominador, aunque el número de hileras es variable (Fig. 12). En todos los casos estudiados, las aréolas discoides tanto estériles como fértiles, producen cerca del margen ramillas excurrentes libres.

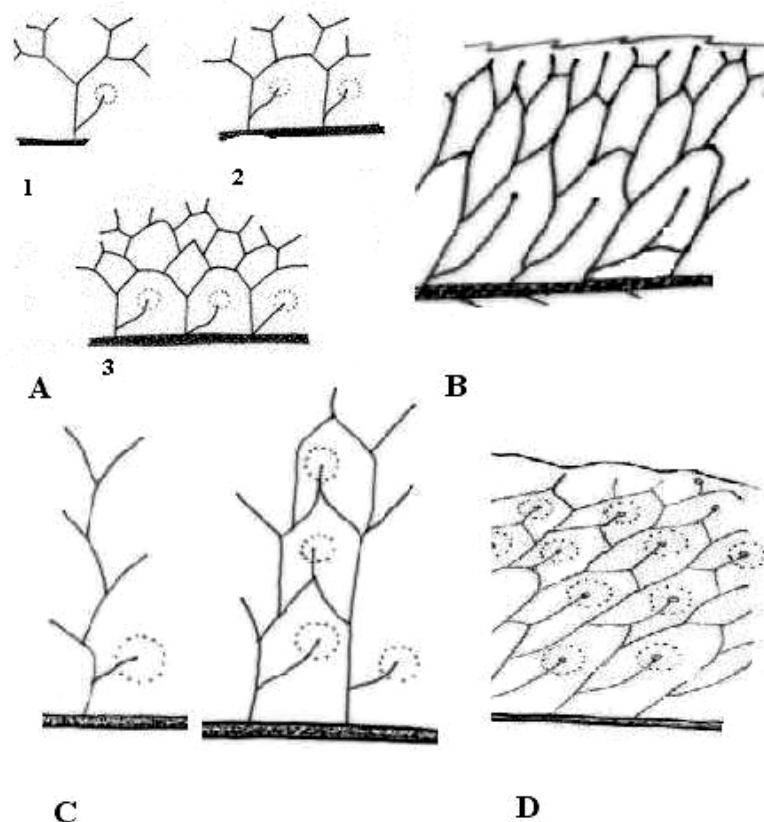


Fig. 11. A, B) Aréolas discoides alternas infértiles; A) probable proceso de formación (1-3). B) *Polypodium pleurosorum*. C, D) Aréolas discoides apiladas fértiles; C) probable proceso de formación (1, 2). D) *Polypodium triseriale*.

b- Aréolas discoides apiladas (ADap): cuando las aréolas discoides se forman a partir de venas secundarias simpódicas, en las cuales las ramas no se vuelven a dividir, se forman aréolas discoides pentagonales a partir de la unión de las ramas primarias de dos vénulas contiguas. Éstas se caracterizan por estar apiladas y por presentar una vénula excurrente interna, a partir del ángulo de unión de la aréola precedente, las

cuales generalmente son fértiles (Fig. 12 G). Este tipo de aréola es propio de algunas especies de un subgrupo de *P. loriceum*, en *Phlebodium decumanum* y en el género *Goniophlebium* (Rödl-Linder (1990)).

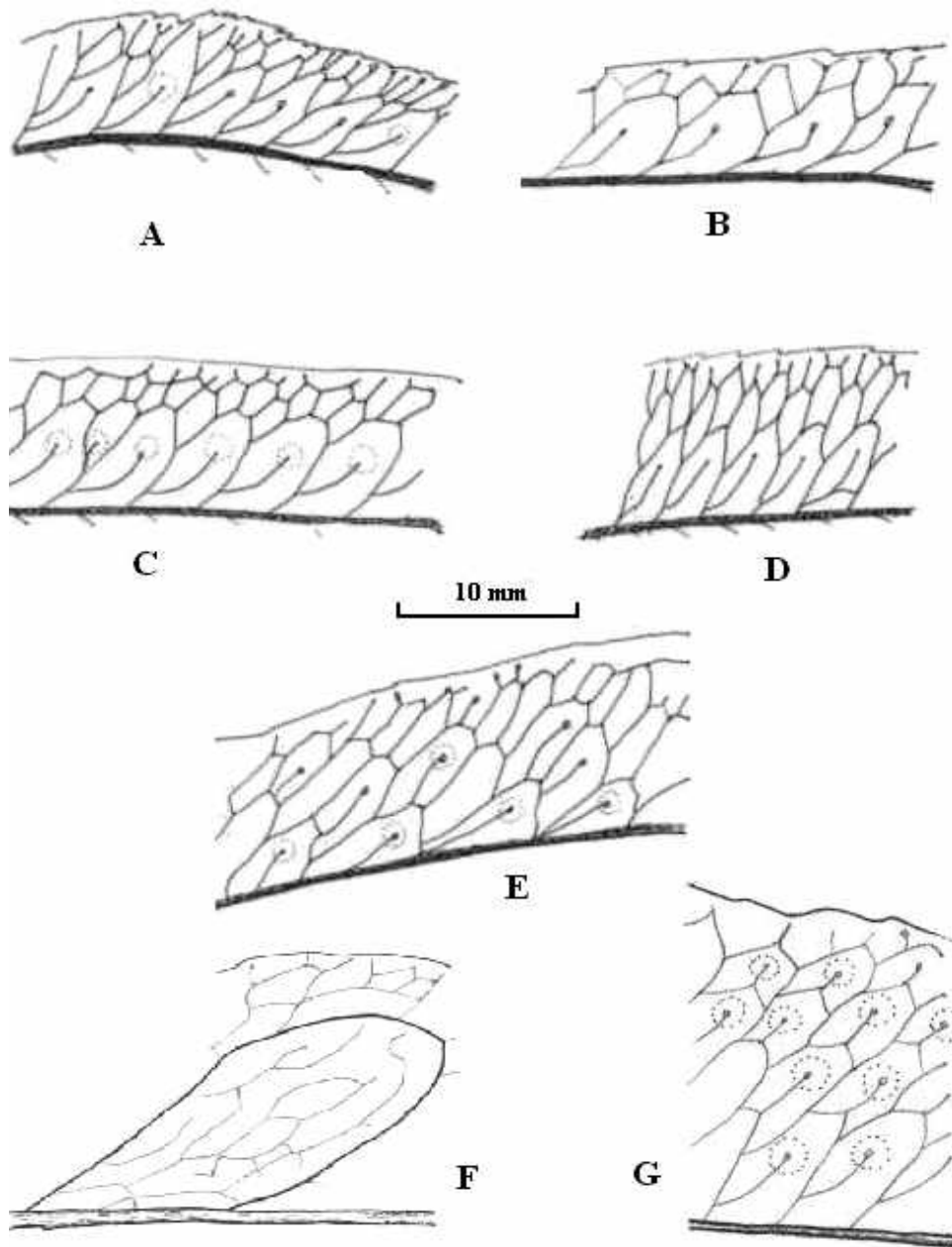


Fig. 12. Tipos de aréolas discoides. A, B) incipientes. A) *Polypodium arcanum* (D. Tejero-Díez 4250 (IZTA)). B) *P. flagellare* (D. Tejero-Díez 4314 (IZTA)). C, D) alternas no fértiles. C) *P. eatonii* (D. Tejero-Díez 4517 IZTA)). D) *P. pleurosorum* (D. Tejero-Díez 4366 (IZTA)). E) alterna fértil en *P. kunzeanum* (H. H. Smith 2564 (L)). F) heterogéneas infértiles en *Pleopeltis mexicana* (D. Tejero-Díez 4334 (IZTA)). G) apiladas fértiles en *Polypodium triseriale* (D. Tejero-Díez 4186 (IZTA)).

Tipo IV, Patrones en que se dispone la venilla o rama fértil: como se indicó en subcapítulos precedentes, la primera rama de las venas secundarias en cada segmento o pinna de una lámina es la fértil. En la presentación más simple, esta rama fértil es indivisa, tal como se observa en las especies de los grupos de *Polypodium dulce*, *P. loriceum*, *P. plesiosorum*, *P. pycnocarpum* y *P. vulgare* (Fig. 15). Se puede pensar que es la condición básica; sin embargo, en el grupo de *P. squamatum* y en los géneros *Phlebodium* y *Pleopeltis*, la rama fértil adquiere configuraciones complejas debido a división secundaria. Las formas más simples de estos patrones complejos ya se esbozan en forma incipiente en algunas de las especies de los grupos objeto de estudio de la siguiente forma:

- a- Aréola costal estéril (ACE): este tipo de aréolas es característica de las especies del género *Phlebodium*; sin embargo, *Polypodium eatonii* también las presenta al lado de la costa y ocasionalmente *P. pleurosorum* las produce, ambas especies del grupo de *P. plesiosorum* (Moran, 1995). *Polypodium pleurosorum* y *Phlebodium* sp. suelen presentar a lo largo de las pinnas varios estados de desarrollo de este tipo de aréola que permiten dilucidar los siguientes pasos en su formación: en primer lugar, la rama fértil se divide formando dos ramilla, una de ellas se extiende paralela a la costa o vena principal hasta unirse a la vénula contigua, mientras que la porción fértil de la rama tiene dirección marginal (Fig. 14 A). La formación de la doble ramilla que alimenta al sorro en *Phlebodium* ahora es sólo consecuencia de una segunda división en la ramilla paralela a la costa anteriormente descrita; mientras que la ramilla principal se une al eje de la vénula contigua, la nueva ramilla vuelve a tener dirección marginal y converge con la primera ramilla fértil, en el punto donde se forma la matriz esporangial (Fig. 13).
- b- Aréola tipo ojal en la vénula fértil (ATO): este tipo de aréola presenta muchas formas progresivas que son propias de las especies del grupo *Polypodium polypodioides* (*sensu* Moran, 1995) y el género *Pleopeltis*; de manera excepcional se ha visto en los grupos *Polypodium dulce* y *P. plesiosorum*. La secuencia en la formación de las ATO, la rama fértil de una vena secundaria, al contrario que en el caso anterior, tiene una primera dicotomía en ángulo agudo, donde la rama resul-

tante forma un arco contrario a la rama fértil; ambas ramas convergen nuevamente y forman la matriz esporangial; el resultado es un “ojillo” (Fig. 14). La formas incipientes de este tipo de aréola se pueden observar en *Polypodium fallax* y *P. guttatum* del grupo de *P. polypodioides* con vénulas libres, mientras que en las especies del mismo grupo, pero con vénulas anastomosadas, se observa en *P. cryptocarpon* y *P. lepidotrichum*.

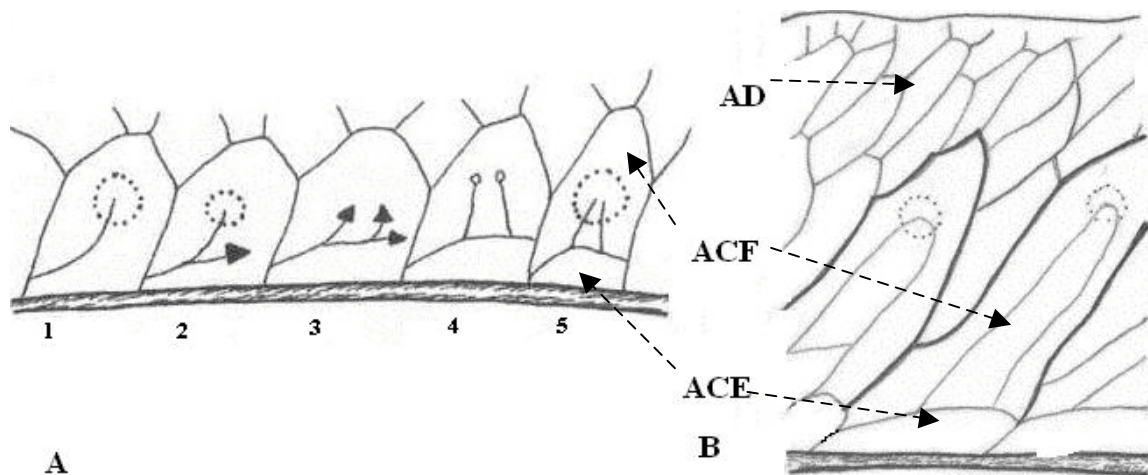


Fig. 13. A) Secuencia posible en la formación de una aréola costal secundaria a partir de la rama fértil (1 - 5). B) (*Phlebodium*), ACE= aréola costal estéril; ACF= aréola costal fértil; AD= aréola discoide.

Un grado superior de complejidad en este tipo de aréola es cuando la ATO presenta ramas excurrentes que se alargan y se ramifican repetidamente. Las ramillas resultantes quedan ciegas o se cierra nuevamente con las ramas periféricas de la ACF de múltiples ángulos, formando areolillas internas (a su vez con o sin venillas excurrentes). Este último nivel de complejidad se observa en su primera fase en *Polypodium munchii* y *P. lepidotrichum*, mientras que en *Pleopeltis mexicana* y *P. angusta* se ven múltiples areolillas internas. En este último tipo de división de la rama fértil se forma una matriz esporangial en la base de la unión de varias ramillas o en el punto de una ramificación profusa de ellas (soro compital). De la Sota (1966) hace un análisis mas detallado de esta forma de aréola fértil en el grupo *Polypodium squamatum* e indica su parecido con las del género *Pleopeltis*. Históricamente se han considerado los caracteres analizados en los grupos de *P. lepidotrichum/squamatum* (*P. polypodioides*) y *Pleopeltis* como convergencias evolutivas (de

la Sota, 1966 y Tryon y Tryon, 1982), pero actualmente otros autores los consideran como un mismo conjunto (Windham, 1993 y Hooper, 1994).

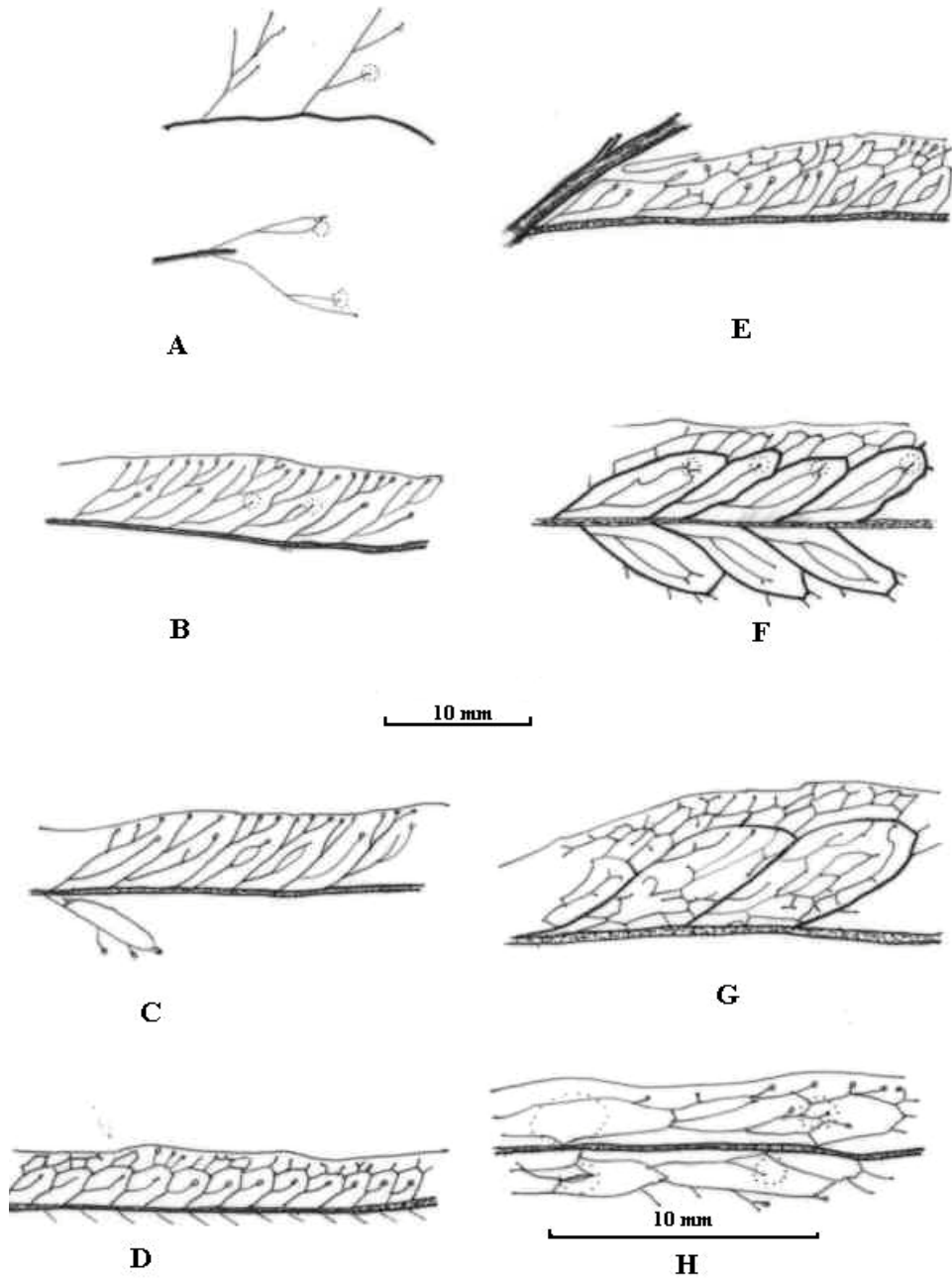


Fig. 14. Niveles de complejidad en el grupo *Polypodium polypodioides-Pleopeltis*. A) *Pleopeltis fallax* (D. Tejero-Díez 4347 (IZTA)). B) *Polypodium polypodioides* (D. Tejero-Díez 4346 (IZTA)). C) *P. guttatum* (D. Tejero-Díez 4192 (IZTA)). D) *P. pyrholepis* (D. Tejero-Díez 4356 (IZTA)). E) *P. munchii* (D. Tejero-Díez 4353 (IZTA)). F) *P. lepidotrichum* (D. Tejero-Díez 4332 (IZTA)). G) *Pleopeltis mexicana* (D. Tejero-Díez 4334 (IZTA)). H) *P. angusta* (D. Tejero-Díez 4352 (IZTA)).

Wagner (1952) y de la Sota (1973) piensan que las formas primitivas en los polipodiáceos, poseen venas reticuladas y por tanto, las especies con venas libres, generalmente distribuidas en las zona templadas de ambos hemisferios, pueden considerarse como derivadas. Sin embargo, en el Nuevo Mundo, donde los polipodiáceos han tenido patrones secundarios de evolución (Lellinger, 1993 y Hennipman et al., 1990), tanto las vénulas libres como las anastomosadas aparecen indistintamente, al menos en los grupos que se originan en el hemisferio norte ya que las del hemisferio sur presentan vénulas anastomosadas. En Norteamérica, de acuerdo con Li (1997) y Li y Haufler (1996), el grupo *Polypodium plesiosorum* comparte al menos un ancestro común con el complejo de *P. vulgare* (subgrupo *P. glycyrrhiza*, diploides, con venas esencialmente libres, hoja pinnatisecta). Considerando lo anterior y las evidencias, quizá intuitivas, de autores como de la Sota (1973), *Polypodium* “looks like a mosaic groups of species complex, each of them having a homogeneous [¿?] composition and without close relationships”, se puede postular la hipótesis de que el género *Polypodium* radia secundariamente en América, probablemente en forma independiente tanto en el hemisferio norte como en el sur a partir de ancestros distintos. Además, a la luz de los datos expuestos en este estudio, es posible indicar que el grupo de *Polypodium plesiosorum* está compuesto por dos subgrupos de especies y por otras especies aisladas de afinidades heterogéneas. Por otro lado, tal parece ser que los grupos de *Polypodium* norteamericanos están íntimamente relacionados entre sí y con géneros como *Phlebodium*, *Pleopeltis* y *Pecluma* a través de varias líneas divergentes, donde las especies del grupo en estudio juegan un papel intermedio; por ello, los caracteres distintivos expuestos en este estudio para separar los grupos y géneros se diluyen en múltiples ocasiones. Sin embargo, más que tratar de encajonar las especies en grupos, con los resultados arriba expuestos se podrían reconocer varias líneas de divergencia/convergencia, donde las especies del grupo *P. plesiosorum* juegan un papel importante (fig. 15). El punto de partida para entender la relación entre los grupos y los géneros norteamericanos puede recaer en el complejo de *P. vulgare*, tal como se hipotetizó en las líneas anteriores; por tanto la hoja pinnatisecta, con margen crenado y las vénulas libres dicotómico-simpodiales podría ser el prototipo precursor de las otras formas de hojas con venas anastomosadas aquí postuladas.

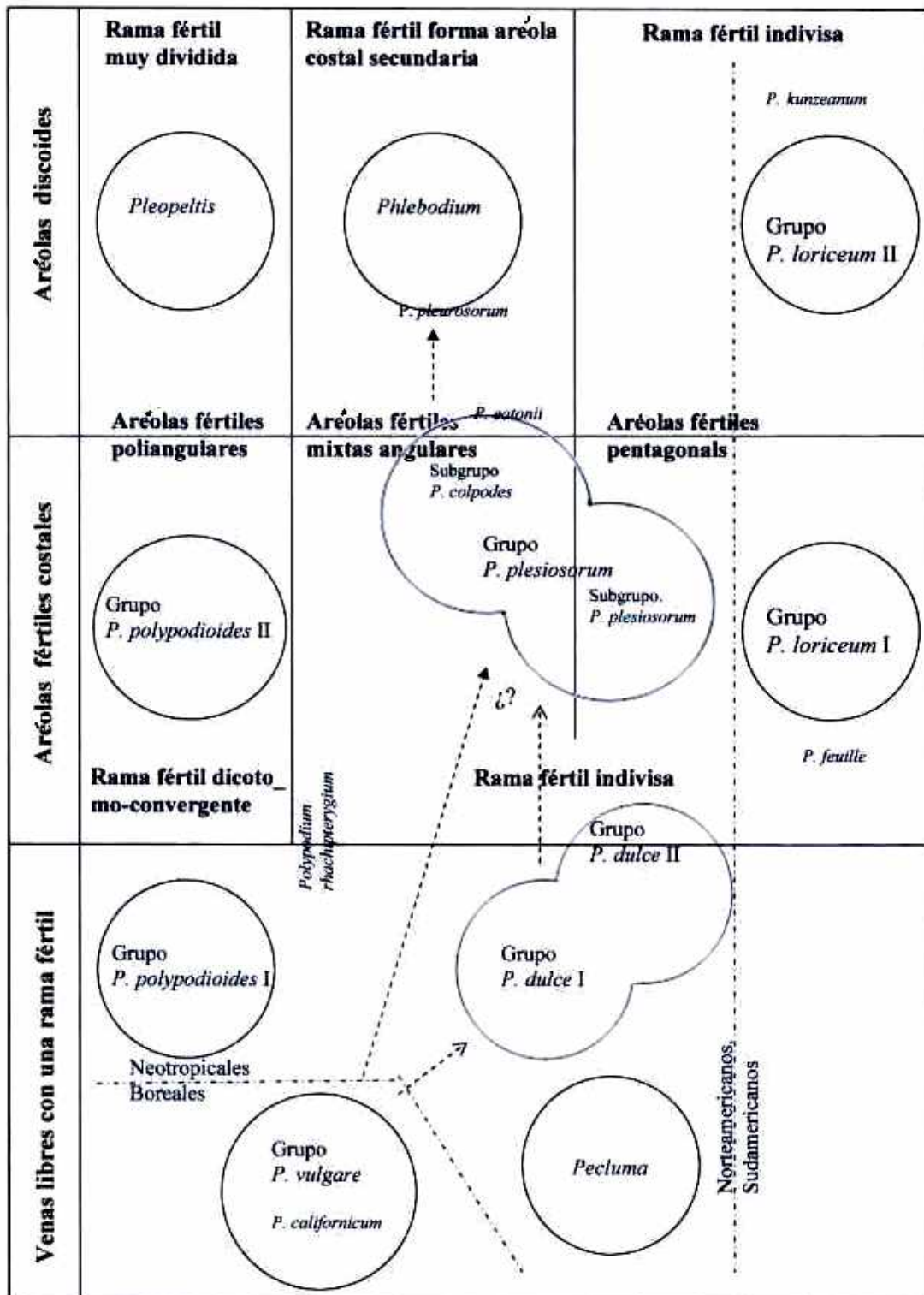


Fig. 15. Esquema resumen donde se exhibe los niveles de complejidad de las venas en los grupos de *Polypodium* y géneros cercanos.

4.4) Histología de la lámina.- Los cortes transversales de la lámina, pertenecen a una pinna o a un segmento; incluyen la costa o vena principal, las vénulas y el tejido foliar (epidermis y mesofilo).

4.4.1) *Epidermis*.- La lámina presenta epidermis adaxial y abaxial diferenciadas debido a la presencia de un sistema de estomas en el hipofilo. En el epifilo, las células epidérmicas forman una capa, sólo interrumpida por los hidatodos cerca de la parte marginal de la lámina, muy característico del género *Polypodium* (de la Sota 1966). Las células epidérmicas tienen tamaños variables y se muestran con un contorno lateral hendido (*P. rhachipterygium*), lobado (*P. flagellare*, *P. fraternum* y *P. kunzeanum*), ondulado (en la mayor parte de las especies estudiadas) o sinuado (*P. guttatum* y *Phlebodium aureum*), sin que ello tenga un valor taxonómico perceptible a nivel de grupos. Las células son abolsadas dorso-centralmente y en las inmediaciones con sus congéneres se aplanan, de tal manera que en corte transversal la epidermis de ve muy irregular. Es *P. rhodopleuron* la especie que presentó las células epidérmicas con mayor volumen, lo que tal vez contribuya a la especial brillantez y textura que se observa en la superficie de su hoja. La mayoría de las especies presenta una cutícula muy delgada. Los hidatodos presentan un pie, formado por células epidérmicas rectangulares y una glándula de forma ovada compuesta de células cuadrangulares.

Los estomas generalmente están distribuidos y orientados en la dirección del eje longitudinal de la hoja. Sen y Hennipman (1981) reconocieron en la familia Polypodiaceae un total de nueve tipos estomáticos y precisan que en las 32 especies del género *Polypodium* que estudiaron, los tipos polocítico y copolocítico son los principales, mientras que el anomocítico es de menor importancia o incluso no se encuentra en algunas especies. En este estudio, además de los tipos anteriores, también se distinguió el tipo diacítico propuesto por Fryens-Claessens y van Cotthem (1973), (parte del polocítico de Sen y Hennipman (1981)). En la práctica, tal como de la Sota (1966) indicó, no siempre es posible distinguir adecuadamente entre el tipo anomocítico y el polocítico debido a la variación en la longitud de los brazos de la célula anexa; por tanto en este estudio se consideraron polocíticos aquellos estomas semirrodeados por una célula anexa en forma de herradura, al menos hasta la mitad del estoma y anomocítico aquellos cuyas células anexas tienen los brazos más cortos que la mitad del estoma. A su vez, se consideraron diacíticos (Fig. 16 d, e) cuando dos células anexas en forma de media herradura se oponen y encierran al estoma.

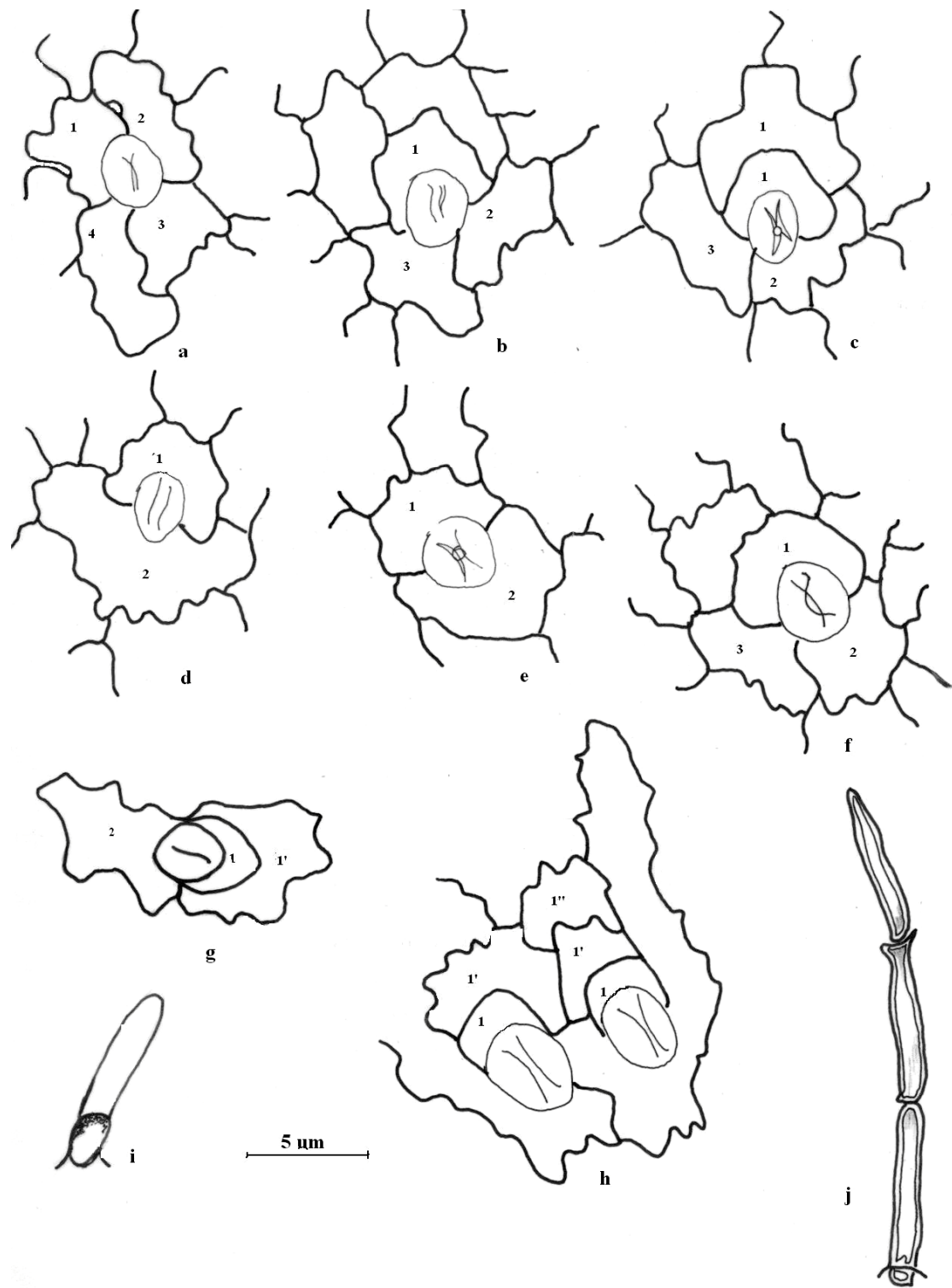


Fig. 16. Tipos estomáticos (Sen y Hennipman, 1981, excepto el tipo diacítico de Frys-Claessens y van Cotthem (1973) tomados en diferentes especies de *Polypodium*. a= anomocítico. b, f= polocítico. c= copolocítico. d, e= diacítico. g, h= copolocíticos (variante A, donde la célula anexa interacciona con dos células opuestas (5 c) y B, donde la célula anexa interacciona con una célula opuesta (5 g). i= Tricoma hispido de *P. echinolepis*. j= Tricoma cateniforme común en las especies estudiadas.

A partir del análisis llevado a cabo en las especies del complejo bajo estudio y algunas otras para su comparación (Tabla II), se llegó a la conclusión que no existe ningún tipo estomático que pudiese ser característico de algún grupo taxonómico de los aquí considerados, con excepción de *Polypodium feuillei*, donde el único tipo presente es el polocítico. La distribución porcentual de cada tipo estomático, las dimensiones, la forma celular y profundidad de las ondulaciones perimetrales, obedecen a características propias de cada especie.

Tabla II: Porcentaje en la distribución de tipos de aparatos estomáticos para cada especie de *Polypodium* estudiada.

Especie	Anomocítico	Polocítico	Diacítico	Copolocítico	
				A	B
<i>Polypodium alcansmithii</i>	44.00	34.00	06.00	00.00	16.00
<i>P. arcanum</i>	16.00	44.00	02.00	00.00	38.00
<i>P. californicum</i>	12.00	38.00	00.00	18.00	32.00
<i>P. colpodes</i>	10.00	48.00	04.00	04.00	34.00
<i>P. eatonii</i>	08.00	40.00	10.00	04.00	38.00
<i>P. echinolepis</i>	30.00	58.00	00.00	00.00	12.00
<i>P. feuillei</i>	00.00	100.00	00.00	00.00	00.00
<i>P. flagellare</i>	02.00	56.00	14.00	00.00	28.00
<i>P. fraternum</i>	12.00	54.00	00.00	00.00	34.00
<i>P. guttatum</i>	50.00	38.00	00.00	00.00	12.00
<i>P. hispidulum</i>	26.00	42.00	02.00	04.00	26.00
<i>P. kunzeanum</i>	06.00	28.00	18.00	04.00	44.00
<i>P. loriceum</i>	04.00	36.00	02.00	08.00	50.00
<i>P. martensii</i>	16.00	22.00	08.00	12.00	42.00
<i>P. plebeium</i>	34.00	46.00	04.00	00.00	16.00
<i>P. plesiosorum</i>	20.00	52.00	00.00	00.00	28.00
<i>P. pleurosorum</i>	02.00	26.00	02.00	20.00	50.00
<i>P. rhachipterygium</i>	28.00	48.00	02.00	00.00	22.00
<i>P. rhodopleuron</i>	04.00	44.00	04.00	00.00	48.00
<i>P. triseriale</i>	02.00	34.00	00.00	30.00	34.00
<i>Phlebodium areolatum</i>	28.00	32.00	18.00	02.00	10.00

El análisis de los tipos estomáticos llevado a cabo por Sen y Hennipman (1981) presenta evidencia sólida para reconocer posibles grupos naturales en la familia Polypodiaceae. Los grupos de especies sugeridos por los anteriores autores son en parte congruentes con los reconocidos para la familia por Crabbe et al. (1975) y Pichi-Sermolli (1977). De acuerdo con los autores anteriores, la presencia de los tipos polocítico aunado a los tipos copolocítico y anomocítico en *Polypodium* es una condición primitiva que

comparte con la familia Grammitidaceae. En este sentido, llama la atención la presencia de un solo tipo estomático en *P. feuillei*; especie de distribución austral que según Tryon y Tryon (1982) está lejanamente relacionada con el grupo *P. loriceum* y a la vez comparte caracteres de la anatomía del pecíolo con el grupo *P. vulgare*.

En la mayor parte de las especies estudiadas se observaron primordios de tricomas epidérmicos, muy escasos en las especies glabras y frecuentes en las pubescentes. Se desarrollan adecuadamente en *Polypodium hispidulum*, *P. subpetiolatum* y *P. echinolepis*. La mayoría de las especies pubescentes del grupo *P. plesiosorum* (Tryon y Tryon, 1982) presentan tricomas cateniformes, hialinos, de 1 a 4 células de longitud (Fig. 16 j), con excepción de *P. echinolepis* (Fig. 16 i) cuyos tricomas son unicelulares, rígidos y cónicos con la base estrecha.

4.4.2) *Mesofilo*.- Se observaron dos tipos: unifacial y bifacial. El primero consiste en un parénquima esponjoso uniforme aparentemente formado por pilas de células parenquimáticas dispuestas en forma de columna, “Y” o “X” (Fig. 17). En la parte abaxial se encuentran cámaras subestomáticas rodeadas por células parenquimáticas globosas. Se observó en *Polypodium arcanum*, *P. californicum*, *P. colpodes*, *P. hispidulum*, *P. loriceum*, *P. plesiosorum*, *P. rhachipterygium*, *P. rhodopleuron* y *Phlebodium areolatum*.

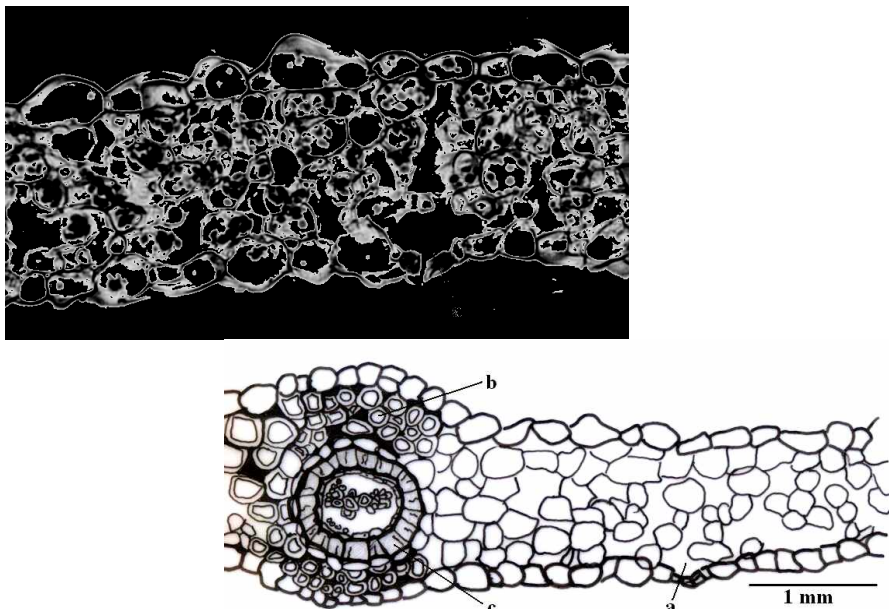


Fig. 17. Corte transversal del segmento de *Polypodium rhodopleuron* (D. Tejero Díez 4193 (IZTA)), donde se observa el mesofilo unifacial. Superior fotografía a 40X; inferior corresponde al esquema a 20X. a= complejo estomático (cámara subestomática y estoma). b= tejido mecánico. c= vaina con pared interna engrosada.

En el mesofilo bifacial, se diferencian dos estratos distintos; el parénquima en empalizada debajo del epifilo y el esponjoso en contacto con el hipofilo. El parénquima en empalizada esta constituido por células isodiamétricas a cuadrangulares, dispuestas en 2 a 4 capas, mientras que el parénquima esponjoso esta ligado a las cámaras subestomáticas. Aquí se encuentran las especies: *Polypodium echinolepis*, *P. fraternum*, *P. subpetiolatum*, *P. triseriale*, las estudiadas del grupo de *Polypodium polypodioides*, así como todas las del género *Pleopeltis*. De acuerdo con de la Sota (1966), el grupo *P. squamatum* también lo presenta. Aparentemente, entre los helechos polipodiáceos la condición bifacial podría ser una situación derivada, adquirida como consecuencia de la adaptación a medios ecológicos xerófilos.

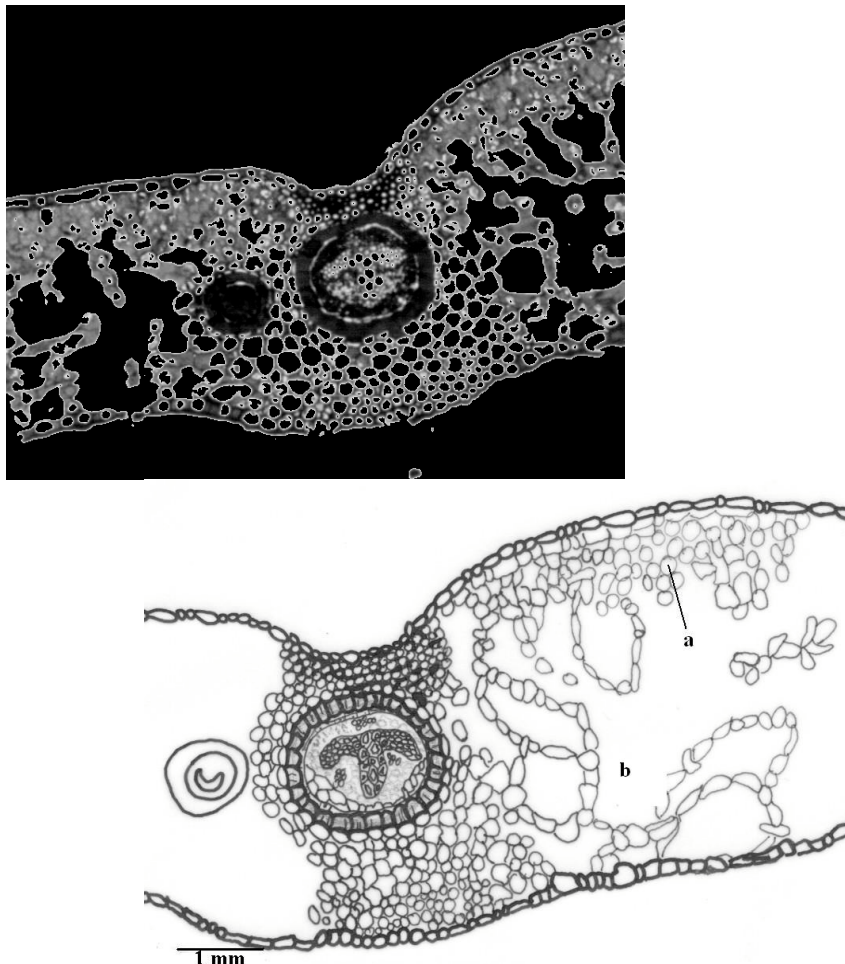


Fig. 18. Corte transversal de una pinna de *Polypodium fraternum* (D. Tejero-Díez 4245 (IZTA)), donde se observa el mesofilo bifacial. Imagen superior fotografía a 40 X; la inferior es el esquema a 20 X. a= parénquima en empalizada. b= parénquima esponjoso.

En general, los grupos *Polypodium plesiosorum* (Moran, 1995) y *P. vulgare* presentan una lámina con estructura unifacial, mientras que los grupos de *P. dulce* y *P. loricum* (Moran, 1995) las tienen unifacial o bifacial y en el grupo de helechos con escamas laminares (*P. polypodioides*, Moran, 1995) la presenta bifacial en casi todas las especies.

La costa o vena principal es una estructura semejante a la descrita para la porción distal de la costa/raquis; hay que destacar que alrededor de ella se localiza un tejido mecánico. Este tejido mecánico puede o no estar esclerosado y el número de capas es variable. El tejido mecánico se presenta en ambas caras de la lámina y generalmente se interrumpe a la altura de la región en contacto con el mesofilo laminar (Fig. 17 b).

III) Morfología del esporangio y la espora¹.

Los estudios sobre la estructura de las esporas en géneros y grupos de especies de la familia Polypodiaceae se iniciaron en el siglo pasado. Algunos de los trabajos pioneros sobre las especies del Viejo Mundo fueron realizados por Nayar y Devi (1964) y Mitui (1977), mientras que Lloyd (1969) y Tryon y Tryon (1982) lo hacen con taxadel Nuevo Mundo. Los trabajos de Pal y Pal (1970), Lugardon (1974), Devi (1978), Lloyd (1981), Tryon y Lugardon (1991) y Giudice et al. (2004), han abordado la descripción de esporas de la familia Polypodiaceae o alguno de sus miembros. En estos estudios se ha cuestionado la relativa utilidad de la estructura del exosporio y del perisporio para dilucidar las relaciones taxonómicas o filogenéticas de la familia, debido a que los patrones morfológicos no permiten establecer correlaciones entre los taxa que se han propuesto en los diferentes sistemas de clasificación. De la Sota (1973) y Hennipman (1986) indican que la morfología de la espora en contadas ocasiones auxilia a la solución de parentesco entre especies cercanas pues hay poca variabilidad de formas y ornamentaciones. Sin embargo, los estudios monográfico-taxonómicos realizados en géneros o grupos relacionados a *Polypodium*, que incluyen algún capítulo sobre la estructura de la espora (Lloyd y Lang, 1964; Evans, 1969;

¹ Una versión resumida del presente trabajo se presentó en el XVI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxaca (17-22 octubre 2004).

Hensen, 1990 y Rödl-Linder, 1990), permiten ahora tener una visión más clara de la variación morfológica de la espora en relación al taxa.

En el presente subcapítulo se lleva a cabo un estudio comparativo de la morfología del esporangio y de las esporas de las especies del complejo *P. plesiosorum* (Moran, 1995) y de algunas especies pertenecientes a otros grupos de *Polypodium* o géneros hermanos. Con los caracteres obtenidos a partir de las observaciones con el MEB y el MO y la literatura preexistente (Devi, 1978; Tryon y Tryon, 1982 y Tryon y Lugardon, 1991), se definió la variación existente en estas estructuras que permite su descripción y análisis.

Las esporas de las Polypodiaceae se diferencian en una leptosporangio (Bold et al., 1980). En las especies bajo estudio este leptosporangio presenta un anillo del tipo *Leptochilus* (Foster y Gifford, 1974) con (9) 13 (18) células de pared engrosada, dispuestas en forma lineal. De las especies del grupo *Polypodium plesiosorum*, sólo *P. arcanum*, *P. eatonii*, *P. colpodes* y *P. hispidulum* presentan en la porción latero-apical de la cápsula en algunos de los esporangios (generalmente entre el 5 y 15 % de los esporangios de un soro) 1 a 2 tricomas, inconspicuos, de una o dos células de altura, carácter que según Moran (1995) es común entre las especies del grupo de *P. dulce* (Figs. 19 y 20).

Se observó con el MO que las esporas variaban indistintamente de un color amarillo pálido hialino a un color ámbar, lo que probablemente se deba a diferentes estados de madurez. Su forma en general es elíptica (2:1) en la vista polar distal, con una variación elíptica (3:2) u oblonga. En *Polypodium arcanum* var. *arcanum*, se observaron formas heteromorfas con esporas tanto elípticas como anchamente elípticas (6:5) en menor proporción (esta última forma de esporas se observó casualmente en varias de las especies del complejo). En vista meridional, la forma de todas las especies revisadas es de tipo hemisférico (el diámetro mayor y la altura son muy semejantes) con excepción de *P. falcaria*, cuyas esporas son cóncavas en el polo proximal. El tamaño de las esporas tiene poca variación (Tabla III): las esporas más pequeñas se encontraron en el género *Phlebodium* y en *Polypodium pleurosorum* y *P. rhachipterygium* (entre 36 y 39 µm en el diámetro mayor x 22 a 26 µm en el diámetro menor). *P. arcanum* y *P. eatonii* tienen las esporas más grandes, 69-77 µm x 45-61 µm.

El resto de las especies presentan esporas con medidas intermedias entre las máximas y mínimas anotadas.

Tabla III. Promedio de las medidas de las esporas (fracciones aproximadas al entero cercano). Entre paréntesis el mínimo y el máximo. En negritas los promedios de las esporas medidas en varios ejemplares. Las referencias se especifican en la tabla I.

Especies <i>Polypodium</i>	Referencias	Diámetro mayor μm	Diámetro menor μm	Alto μm
<i>P. arcanum</i> var. <i>arcanum</i> **	4230	(67)75(79)	(49)55(59)	(47)51(57)
	4240	(69)76(87)	(55)59(63)	(49)53(61)
	4253	(71)74(79)	(51)54(55)	(45)49(55)
	4264	(67)76(81)	(57)61(66)	(41)45(49)
	4267	(66)75(80)	(49)51(55)	(41)49(53)
		(66)75(87)	(59)56(66)	(41)49(61)
<i>P. arcanum</i> var. <i>bakeri</i>	4364	(61)70(80)	(40)45(53)	(38)44(49)
	4365	(57)69(75)	(43)45(51)	(39)43(47)
		(57)69(80)	(40)45(53)	(38)43(49)
<i>P. californicum</i>	González s/n	(58)67(77)	(41)45(52)	(34)41.5(48)
<i>P. colpodes</i> var. <i>colpodes</i>	2139	(57)63(71)	(32)36(40)	(34)39(43)
	2867	(45)53(59)	(33)37(41)	(29)35(39)
	3194	(48)58(66)	(30)41(50)	(30)39(43)
	4302	(44)50(58)	(31)37(44)	(26)33(39)
	4368	(51)57(63)	(34)36(40)	(32)36(40)
		(44)56(71)	(30)37(50)	(26)36(43)
<i>P. eatonii</i>	4315 ^a	(67)76(83)	(45)51(53)	(46)50(59)
	4315 ^b	(61)77(83)	(49)51(55)	(45)50(53)
	4315 ^c	(63)72(79)	(45)47(51)	(39)46(53)
	4315 ^d	(58)69(74)	(42)47(52)	(42)45(52)
	4317	(61)67(72)	(43)47(50)	(41)45(49)
		(58)72(83)	(42)49(55)	(39)47(59)
<i>P. echinolepis</i>	4207	(46)51(56)	(24)31(34)	(26)29(32)
<i>P. fraternum</i>	4245	(46)53(60)	(29)33(37)	(28)33(39)
	4254	(42)49(54)	(30)32(36)	(30)32(34)
	4258	(43)50(54)	(33)37(43)	(29)32(34)
	4265	(45)51(57)	(35)37(39)	(33)35(37)
		(42)51(60)	(29)35(43)	(28)33(39)
<i>P. guttatum</i>	4192	(42)48(58)	(30)32(36)	(20)28(36)
<i>P. hispidulum</i>	4328	(40)49(53)	(32)34(36)	(25)33(36)
	4329	(46)53(64)	(31)38(44)	(32)35(40)
		(40)51(64)	(31)36(44)	(25)34(40)
<i>P. falcaria</i>	4351	(40)46(51)	(28)31(35)	(25)27(30)
<i>P. plesiosorum</i> var. <i>plesiosorum</i>	2447	(48)55(66)	(38)44(47)	(31)39(43)
	4148	(50)59(64)	(38)41(46)	(37)41(44)
	4220	(50)61(72)	(41)44(55)	(35)46(48)
		(48)58(72)	(38)43(55)	(31)42(48)
<i>P. plesiosorum</i> var. <i>pleiolori</i>	López 29	(44)56(63)	(36)39(44)	(30)38(43)

<i>P. plesiosorum</i> var. <i>rubicundum</i>	Lira 110	(46)57(61)	(34)39(42)	(27)37(45)
<i>P. pleurosorum</i> *	4366	(32)37(42)	(18)22(26)	(17)24(28)

Tabla III (Continúa)

<i>P. rhachipterygium</i>	<i>Ramamoorthy</i> 3348	(38)42(47)	(23)27(32)	(26)29(34)
	<i>Ramamoorthy</i> 4157	(28)36(40)	(22)25(27)	(22)25(30)
		(28)39(47)	(22)26(32)	(22)27(34)
<i>P. rhodopleuron</i>	4239b	(54)63(74)	(42)47(51)	(38)45(56)
	4243	(58)69(78)	(44)51(58)	(46)51(55)
	4248	(50)56(63)	(34)36(42)	(32)38(44)
	4316	(51)59(64)	(38)43(48)	(34)40(47)
		(50)62(78)	(34)44(58)	(32)44(56)
<i>P. subpetiolatum</i>	4363	(45)51(55)	(30)33(38)	(25)30(35)
<i>P. triseriale</i>	4186	(42)45(47)	(26)27(28)	(22)26(30)
<i>Phlebodium areolatum</i> *	4195	(33)38(45)	(21)24(26)	(17)22(26)
<i>Ph. sp.</i>	4362	(33)39(45)	(23)26(29)	(22)26(33)

NOTA: * Medidas sin considerar los tubérculos; estos hasta 3.2 μm de alto y heteromorfos.

** Sin considerar elementos anchamente elípticos (6:5).

El exosporio presenta un grosor que varía entre 0.8 μm (*P. rhachipterygium*) y 3.2 μm (*P. californicum* y *P. eatonii*), siendo la media en las especies de 2.4 μm . Con el MO no se aprecia el velo del perisporio, el cual generalmente sí es distinguible con el MEB; sin embargo, con el MO si se pueden apreciar tanto las irregularidades del exosporio como la presencia o no de ciertos ornamentos. Los datos anteriores son consistentes con los de Tryon y Lugardon (1991).

A partir de las observaciones con el MEB y de la literatura preexistente se analizaron las esporas en los siguientes rubros:

1) Exosporio

De la superficie de la espora se establecieron cuatro tipos:

Tipo 1- Superficie psilada, que de acuerdo a Lloyd (1981), lo presenta *P. flagellare* (grupo *Polypodium plesiosorum*) y *P. villagranii* Copel. Según Rödl-Linder (1990) este tipo de esporas está presente en al menos un tercio de las especies de *Goniophlebium*. La mención de este último tipo de exosporio en *Polypodium flagellare* por parte de Lloyd (1981) puede deberse a variación o a un error de interpretación, pues los tres ejemplares de esta especie vistos presentan exosporio finamente verrugado (tipo 2a) (Fig. 28 b).

Tipo 2- Superficie verruculosa a verrugada. Las verrugas tienen una amplia variación en altura y ancho difícil de definir en términos cualitativos, aunque las siguientes combinaciones se establecieron en forma particular para las descripciones: a) con verrugas individualizadas, redondeadas, isomorfas y dispuestas más o menos en forma regular, b) con verrugas coalescentes, alargadas y dispuestas en forma estratificada u ordenada, c) igual a la anterior pero dispuestas en forma insular. Este tipo de superficie es al parecer el más difundido en las Polypodiaceae (Lloyd, 1981 y Tryon y Lugardon, 1991). Las verrugas en la mayor parte de las especies estudiadas, exhiben una variación tanto del ancho y altura como en la forma en que éstas se unen entre sí, tal como Lloyd (1981) indica; aspecto que puede llevar a errores de interpretación (p. ej. véase comentario en *P. flagellare*, Tipo 1). Se puede destacar que de las especies del grupo *Polypodium plesiosorum*, este tipo de superficie está presente en *P. colpodes*, *P. eatonii*, *P. flagellare*, *P. hispidulum*, *P. plesiosorum*, *P. rhachipterygium* y *P. rhodopleuron*.

Tipo 3- Superficie verrugada gruesa (almohadillado), presenta los siguientes subtipos: a) sin verrugas finas intercaladas, b) con verrugas finas intercaladas. Al primer subtipo parecen corresponder la mayoría de las especies del grupo sudamericano de *Polypodium loriceum* (Hensen, 1990), entre ellas *P. falcaria* y *P. sessilifolium* de las aquí estudiadas (Figs. 32 y 38) y *P. feuillei* y *P. kunzeanum* (Figs. 27 y 33) del grupo *P. plesiosorum* (Moran, 1995). Sin embargo, la presencia de este carácter en las dos últimas especies parece sugerir una relación más estrecha con el grupo *P. loriceum* tal como Tryon y Tryon (1982) indican. Del segundo subtipo, destacan las esporas de las especies del grupo *P. vulgare*, representado en este estudio por *P. californicum* (Fig. 23), además de *P. arcanum* y *P. alansmithii* (Figs. 21 y 22) que pertenecen a distintos grupos. La coincidencia de este tipo de exosporio en estas dos últimas especies con *P. californicum* probablemente sea indicadora de que se trata de un carácter homoplásico o retenido.

Tipo 4- Superficie tuberculadas. De las diferentes formas de tubérculos reportadas en la literatura, solo se encontraron en *Phlebodium areolatum* (Fig. 41), *Ph. decumanum* (según Tryon y Lugardon, 1991), *Phlebodium* sp. y *Polypodium pleurosorum* tubérculos en forma de domo y traslapadas. Al parecer este tipo de exosporio no se comparte con ninguna otra polipodiácea y evidentemente auxilia a definir al género *Phlebodium*. Por ello, es altamente sugerente que *P. pleurosorum*

rum, considerado por Moran (1995) como parte del grupo de *P. plesiosorum*, las presente, ya que implica que tienen una estrecha relación taxonómica.

Tabla IV. Características del exosporio y perisporio (vistas al MEB) de acuerdo con los tipos expuestos en el texto. s/o= sin ornamento perceptible. Numeración del ornamento: 73- Cuerpos esféricos. 74- Cuerpos alargados. 75- Farinado. 76- Escamoso o aparentes restos de perisporio. 77- Glaseado (como nieve brillante en la cima de verrugas). 78- Espinulado (equinulado). 79- Granulado.

Especie	Referencia (véase tabla I)	Exosporio	Perisporio	Perisporio ornamento
<i>Polypodium alansmithii</i>	4074	3b	1	73+74+75(es)
<i>P. arcanum</i> v. <i>arcanum</i>	4160	3a	2b	s/o
<i>P. arcanum</i> v. <i>bakeri</i>				
<i>P. californicum</i>	González s/n	3a	1/2b	77+78(ab)
<i>P. colpodes</i>	2139	2 ^a	2b	s/o
<i>P. colpodes</i> v. <i>oligomeron</i>	4313			
<i>P. eatonii</i>	4315a	2b	2b	s/o
<i>P. echinolepis</i>	4213	2a	2a	s/o
<i>P. falcaria</i>	4196	3a	3e	75 (es)
<i>P. feuillei</i>	Levin 509	3a	1/2a	s/o
<i>P. flagellare</i>	4306	2a	2+3c	s/o
	Dodge 16567			
	L. D. Gómez 467			
<i>P. fraternum</i>	4202	2b	2b	s/o
<i>P. guttatum</i>	4192	2a	1	73+75(re)
<i>P. hispidulum</i>	4329	2a	2a	s/o
<i>P. kunzeanum</i>	Grayum 8602	3a	3e	75 (es)
<i>P. plesiosorum</i>	4129	2a	1/2a	s/o
<i>P. pleurosorum</i> *		4a	s/o	s/o
<i>P. rhachipterygium</i>	4185	2a	2a	73 (ab)
	Ramamoorthy 3348, 4157			
<i>P. rhodopleuron</i>	4243	2a	2b	s/o
<i>P. sessilifolium</i>	Rojas 5420	3?	3a	75 (es)
<i>P. triseriale</i>	4195	2a	2a	75 (re)
<i>P. subpetiolatum</i>	4180	2a	1	76 (ab)
<i>Phlebodium areolatum</i> *	4195	4a	2b	76(ab)+73(re)
<i>Ph. sp.</i>		4a	s/o	s/o

2) Perisporio (Ae)

El velo que se dispone alrededor de la espora es en muchos casos difícil de observar. El espesor de esta estructura sólo pudo notarse debido a elementos de juicio tales como la presencia de pequeños pliegues o por la definición en que se aprecia la forma del exosporio (Lloyd, 1981). Se establecieron los siguientes estados: 1, ausente o no aparente; 2, un velo fino transpa-

rente (deja ver claramente al exosporio) y adpreso, puede o no tener micropliegues; 3, velo grueso (no deja ver claramente al exosporio) abolsado o adpreso, que a su vez puede o no presentar a) pliegues (o crestas) cristados, b) pliegues alados, c) pliegues circulares.

En el caso de las especies aquí estudiadas, la mayor parte presentan un perisporio delgado, adpreso, que deja entrever fácilmente el patrón de ornamentación del exosporio. Al parecer el perisporio grueso es propio del género *Goniophlebium* (Rödl-Linder, 1990) y en algunas especies del grupo de *Polypodium loriceum*; entre las especies del primer género es común el perisporio con pliegues alados y entre las especies del segundo hay con formas cristadas (*P. sessilifolium*, Fig. 38) o adpresa (*P. falcaria* (Hensen, 1990)). *Polypodium flagellare* (Figs. 28 a) es un caso excepcional en la familia Polypodiaceae porque el patrón de pliegues del perisporio forma círculos; sin embargo, este carácter exhibe una amplia variación, tanto en el grosor del perisporio como en la presencia de los pliegues circulares. El caso de *Polypodium kunzeanum*, con perisporio grueso y adpreso y, con verrugas anchas semejantes al de *P. falcaria*, sugiere una relación más estrecha con el grupo de *P. loriceum*, tal como indican Tryon y Tryon (1982) y no con el grupo de *P. plesiosorum*.

En este estudio se optó por definir la categoría de perisporio ausente (tipo 1), cuando éste no se aprecia con el MEB. Lloyd (1981) no considera esta categoría, dado que las diferentes formas de lo que aquí se ha considerado como “ornamento” (tipo III en Lloyd), las presenta como formas del perisporio. Es muy probable que el perisporio esté sujeto a variación de espesor; al menos en *Polypodium plesiosorum* y *P. feuillei*, este carácter se observó desde ausente hasta con presencia de espesor variable. La presencia o ausencia de un perisporio fino no se puede correlacionar aparentemente con algún grupo taxonómico.

3) Ornamentos (Af)

Estudios sobre la formación de la pared de la espora (in Tryon y Lugardon, 1991) sugieren que los ornamentos se originan a partir de distintas vías y sustancias que se depositan sobre el exosporio y perisporio. Con el MEB se puede descubrir una gran variabilidad de formas de ornamentos, los cuales se presentan tanto sobre el exosporio como en el perisporio. Algunos de estos ornamentos (o su ausencia) pueden tener un valor taxonómico. Con finalidad descriptiva, los ornamentos se cualificaron de la siguiente forma: re= representados (1 a 10 % cobertura); es= escasos (11-40 % cob.); reg= regulares (41-70 % cob.); ab= abundantes (71-100 % cob.).

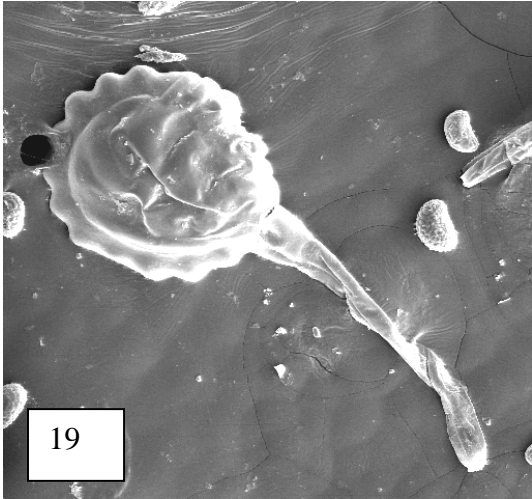
Según Lloyd (1981) existen ornamentos que por sí mismos definen a un taxon; tal es el caso del tipo equinado (espinoso) característico de los géneros *Colysis* y *Crypsinus* del Viejo Mundo y *Solanopteris* del Neotrópico. Otro ornamento distintivo observado en las especies estudiadas es el equinulado de *Polypodium californicum* (Fig. 23 b), ornamento propio del grupo de *P. vulgare* al cual pertenece esta especie.

Lloyd (1981) indica que los cuerpos esféricos o globulares, al presentarse en diferentes géneros (*Pleopeltis*, *Dicranoglossum*, *Campyloneurum*, *Niphidium*, *Neurodium* y *Platyserium* y en menor abundancia en otros), tienen un control genético o de desarrollo simple y por tanto este carácter no debe ser usado en la determinación de relaciones taxonómicas. Sin embargo, en este estudio se observó que, a excepción de *P. rhachipterygium*, ninguna de las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum* presenta estos cuerpos o bien si acaso son casuales y suelen no aparecer en otros ejemplares de la misma especie. En cambio, los elementos de tipo esférico en el género *Pleopeltis* s.str. y en la mayoría de las especies del grupo de *Polypodium polypodioides* (Moran, 1995) son una comunes; estos dos grupos hoy día se comienzan a vislumbrar como muy relacionados (Windham, 1993). Llama la atención que *P. rhachipterygium* (Fig. 18), considerado por Moran (1995) como perteneciente al grupo de *P. plesiosorum*, presente una alta cobertura de estos cuerpos; aspecto interesante pues por las características morfológicas de esta especie puede asociársele estrechamente con *P. bradeorum* Rosenst. (= *P. colysoides* Maxon et Copeland ex Copeland) del grupo *P. polypodioides*.

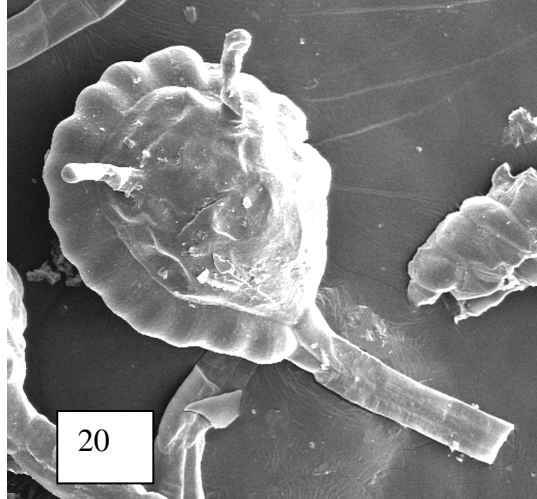
Tal como Lugardon (1974), Mitui (1979) y Lloyd (1981), han observado, las especies estudiadas de *Polypodium* exhiben un exosporio predominantemente verrugado y presentan perisporio. Las formas de estas dos estructuras son variadas y podrían usarse para delimitar complejos de especies o inferir ciertas relaciones filogenéticas en los helechos polipodiáceos americanos. Sin embargo, lo anterior debe ser visto con cautela, ya que no necesariamente se pueden correlacionar con otros caracteres de índole morfo-anatómica con los cuales se podrían delinear grupos o complejos más certeramente.

En este estudio se ha observado que de las especies que forman al grupo de *Polypodium plesiosorum*, el conjunto formado por *P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii*, *P. flagellare*, *P. hispidulum*, *P. plesiosorum*, *P. rhodopleuron*, parecen tener ciertas similitudes en sus esporas, mientras que *Polypodium kunzeanum*, *P. feuillei*, *P. pleurosorum*, *P.*

fraternum y *P. rhachipterygium*, presentan características en las esporas que permiten correlacionarlas con alguna(s) de la(s) especie(s) usadas en este estudio para comparación, lo que sugiere se pueda hacer una reconsideración del grupo al que deberían pertenecer.

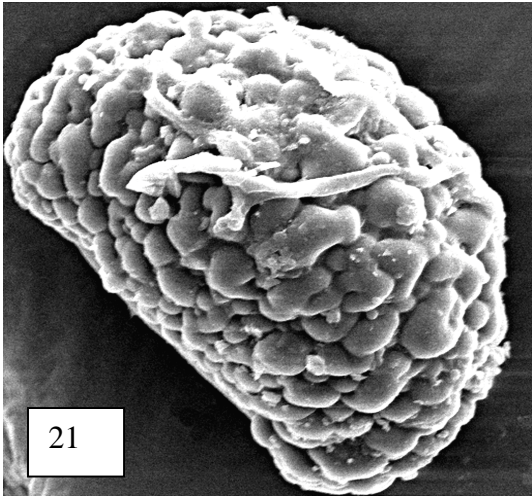


19

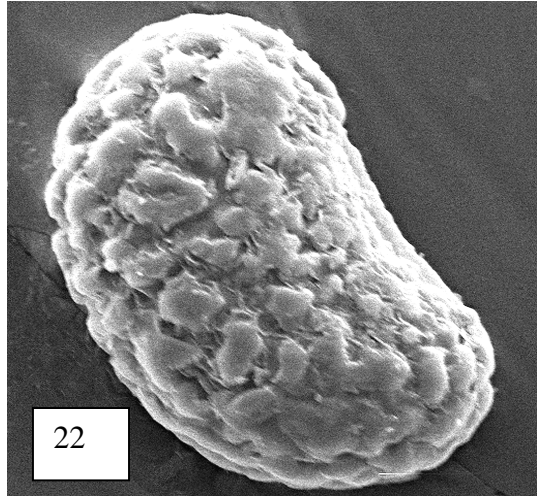


20

Esporangio de *P. arcanum* (DTD 4160 (IZTA)) a 200X. Esporangio de *P. subpetiolatum* (DTD 4180 (IZTA)) 250X.

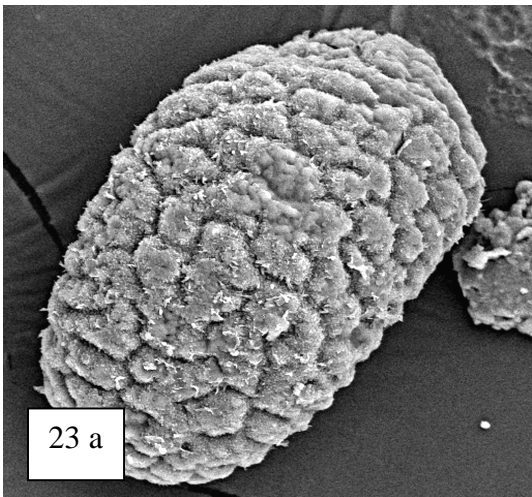


21

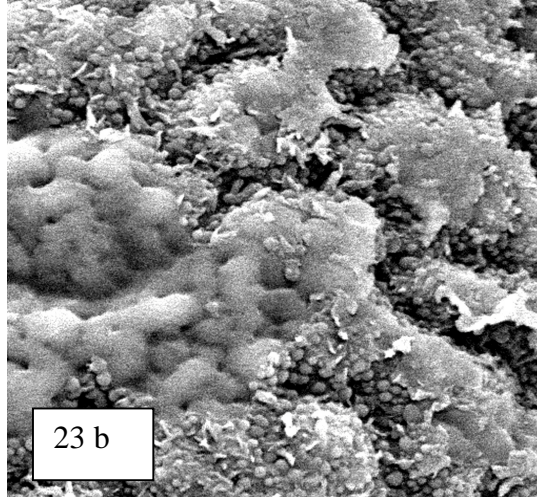


22

Polypodium alan-smithii (DTD 4074 (IZTA)) a 1200X. *Polypodium arcanum* (DTD 4160 IZTA)) a 2300X.

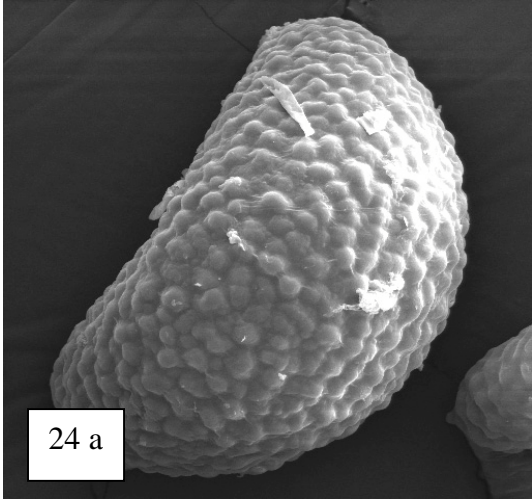


23 a



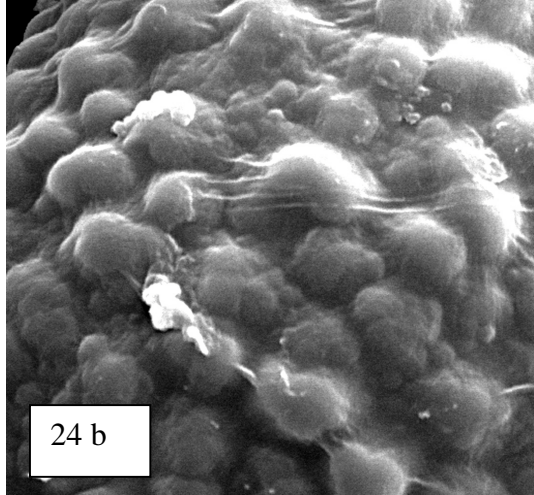
23 b

Polypodium californicum (González s.n. (IZTA)) a 1400X acercamiento 5000X.



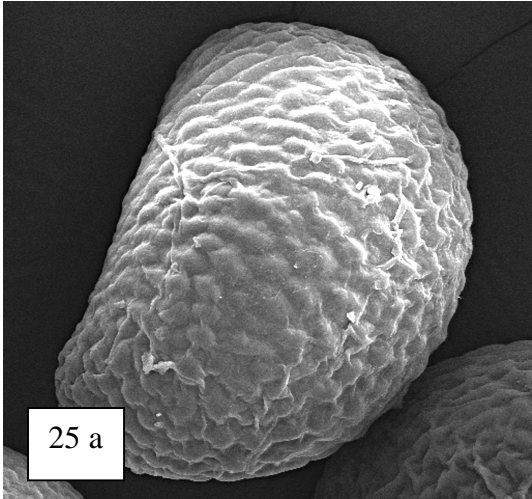
24 a

Polypodium colpodes (DTD 2139 (IZTA)) a 1400X



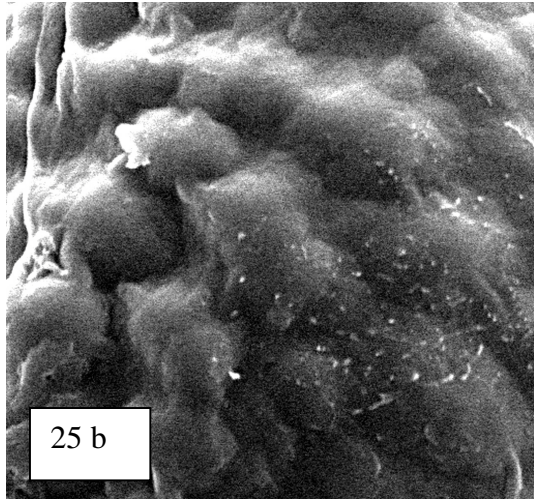
24 b

acercamiento a 5000X



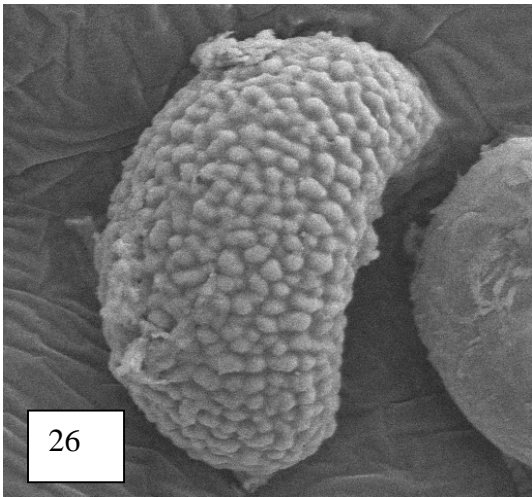
25 a

Polypodium eatonii (DTD 4315 (IZTA)) a 1200X



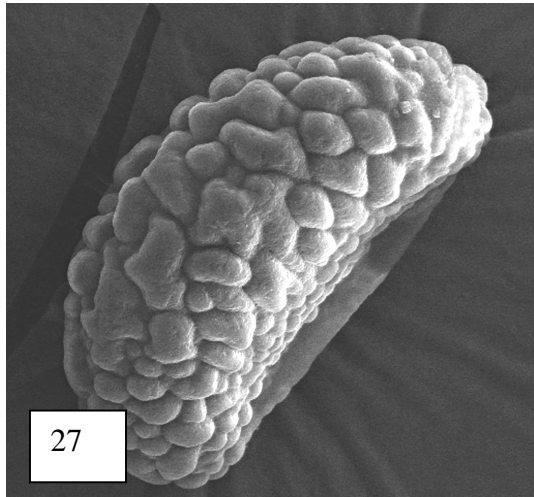
25 b

acercamiento a 5000X.



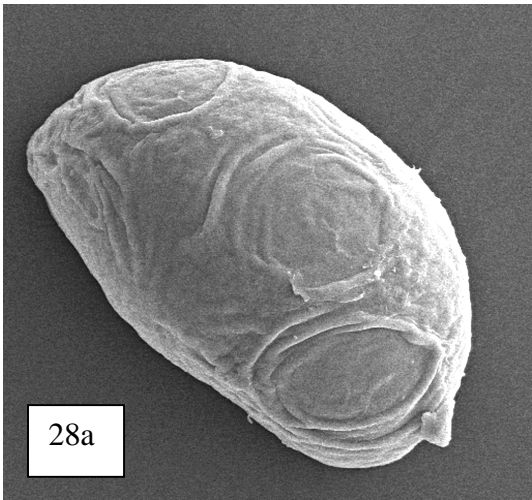
26

Polypodium echinolepis (DTD 4213 (IZTA)) a 1500X.



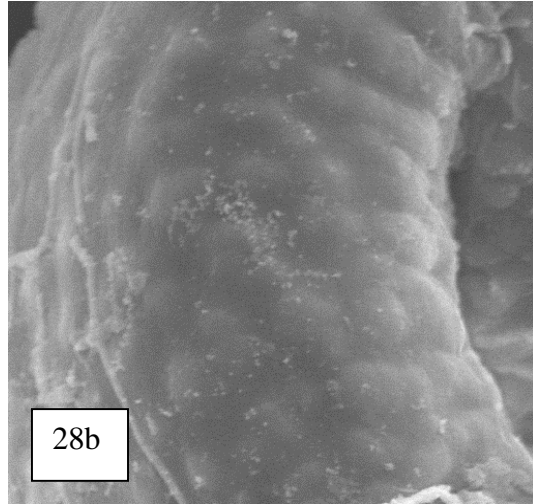
27

Polypodium (Synammia) feuillei (Levin 509 (P)) a 1850X.



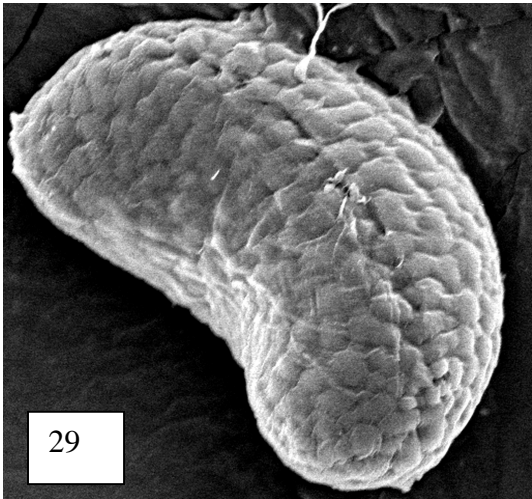
28a

Polypodium flagellare (DTD 4306 (IZTA)) a 1500X



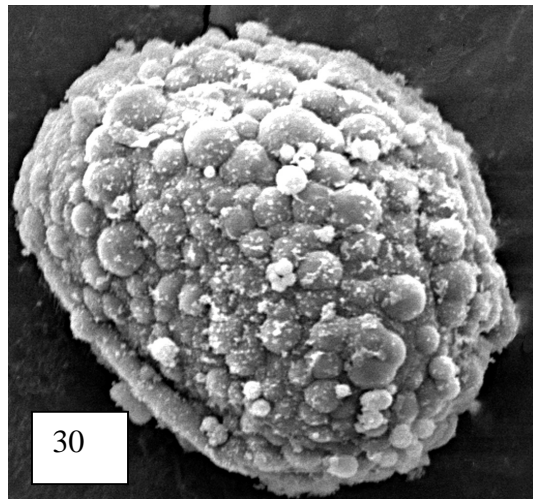
28b

P. flagellare (Dodge 16567 (P)) a 5000X.



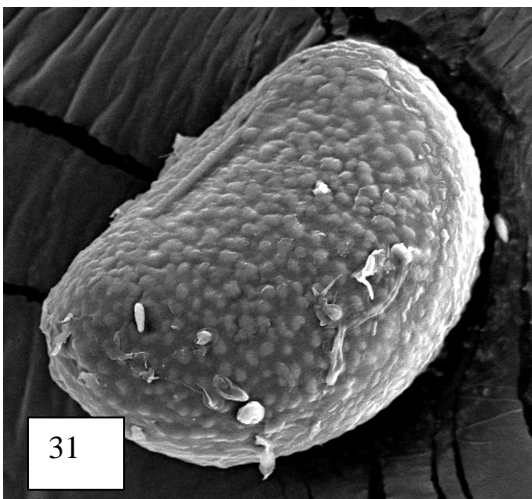
29

Polypodium fraternum (DTD 4202 (IZTA)) a 2000X.



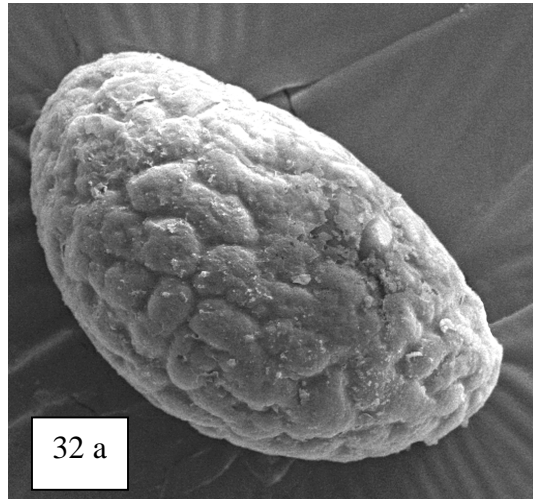
30

Polypodium guttatum (DTD 4192 (IZTA)) a 2500X.



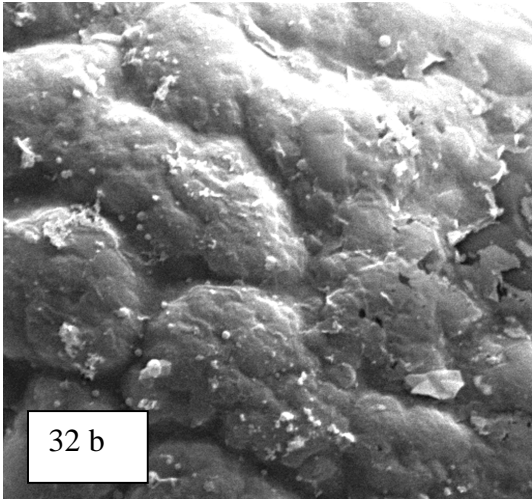
31

Polypodium hispidulum (DTD 4329 (IZTA)) a 1600X.



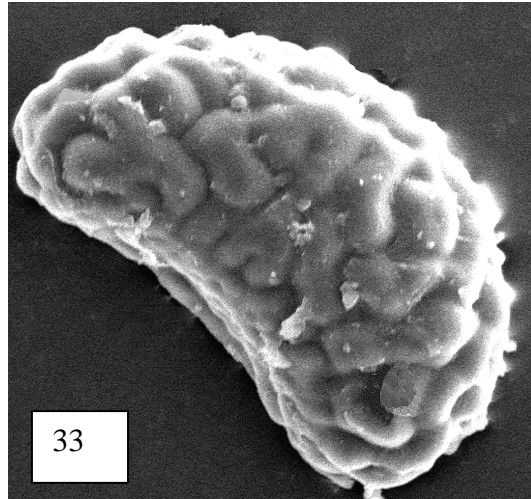
32 a

Polypodium kunzeanum (Grayum 8602 (INB)) a 1700X



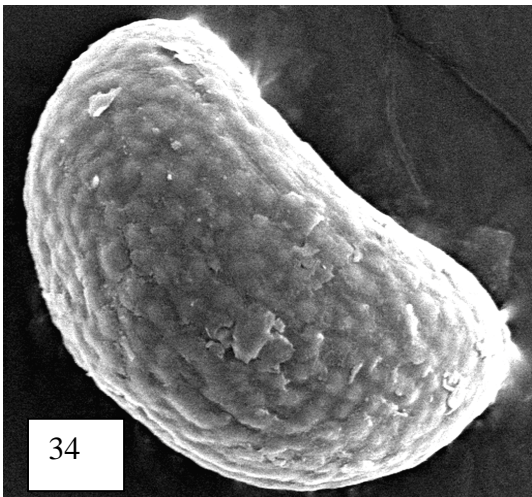
32 b

P. kunzeanum acercamiento a 5000X.



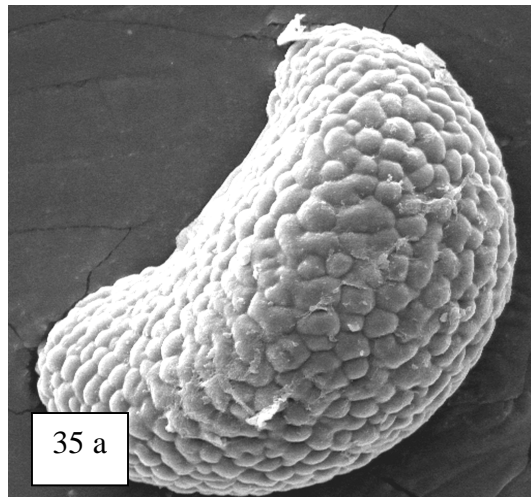
33

Polypodium falcaria (DTD 4196 (IZTA)) a 2500X.



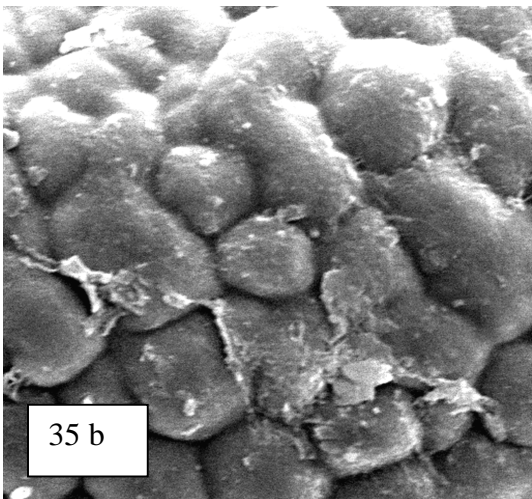
34

Polypodium plesiosorum (DTD 4129 (IZTA)) a 1800X.



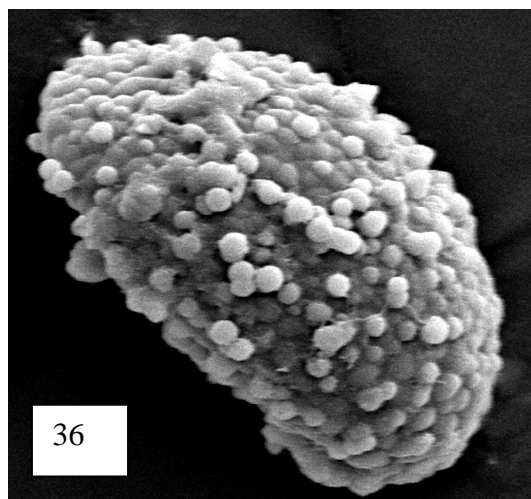
35 a

Polypodium plesiosorum (DTD 4220 (IZTA)) a 1400X.



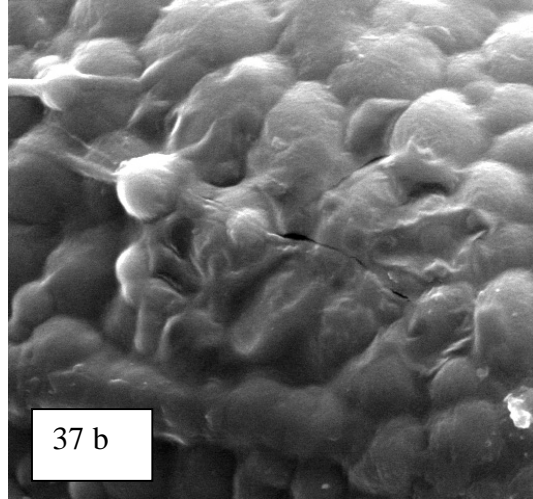
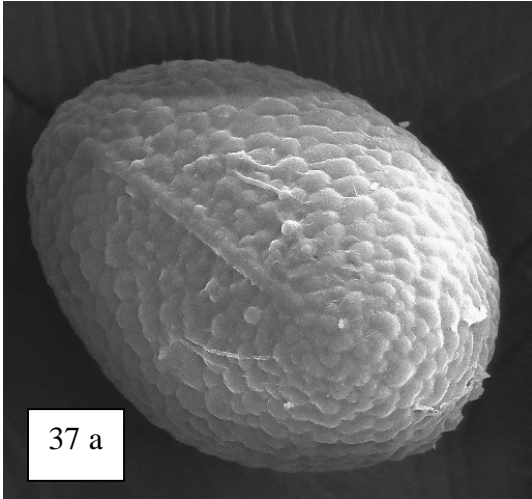
35 b

P. plesiosorum. acercamiento a 5000X.

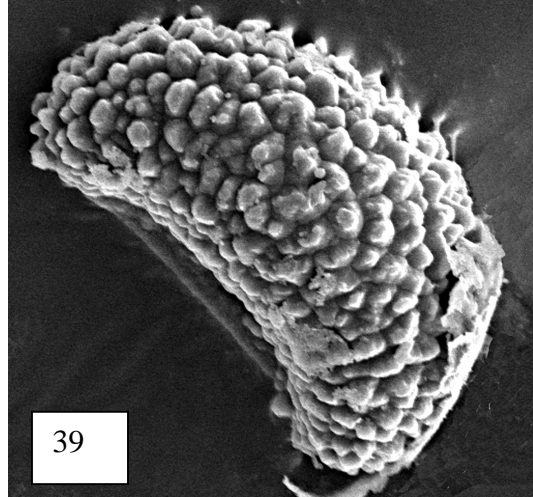
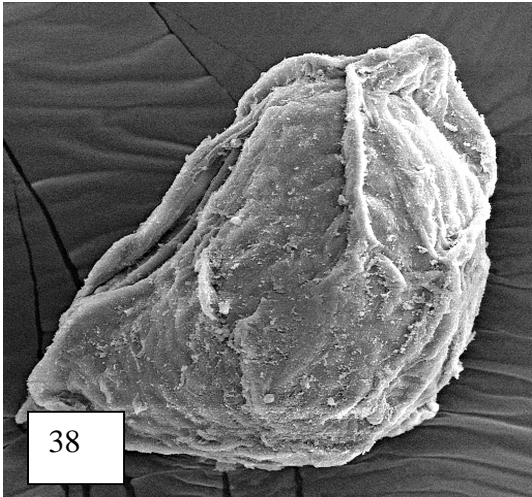


36

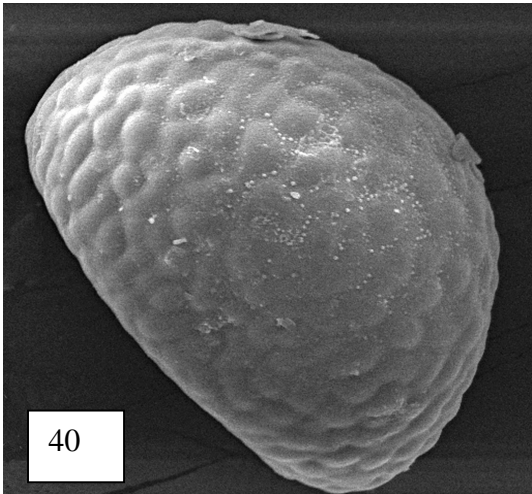
Polypodium rhachipterygium (DTD 4185 (IZTA)) a 3000X.



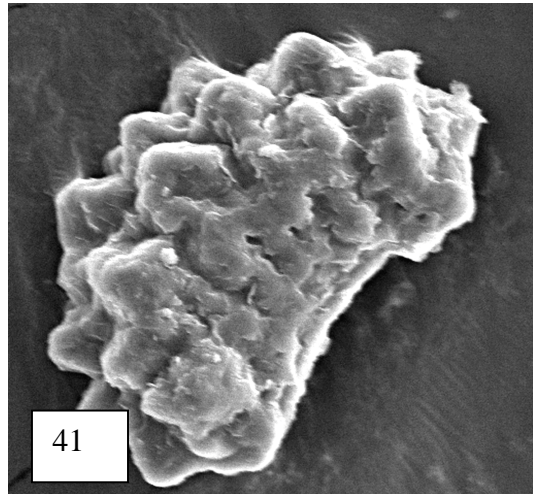
Polypodium rhodopleuron (DTD 4243 (IZTA)) a 1300X acercamiento a 5000X.



Polypodium sessilifolium (A. Rojas 5420 (INB)) a 1400X. *Polypodium subpetiolatum* (DTD 4180 (IZTA)) 1800X.



Polypodium triseriale (DTD 4186 (IZTA). 1500 X



Phlebodium areolatum (DTD 4195 (IZTA). 2500 X

Análisis taxonómico y filogenético

I) Introducción

Para establecer la filogenia de los helechos, se ha utilizado el método cladístico tanto usando caracteres morfológicos (Bosman, 1991; Hennipman y Roos, 1982, 1983; Hensen, 1990; Hovenkamp, 1986; Rödl-Linder, 1990; Roos, 1985) como moleculares (Crane et al., 1995; Gastony y Rollo, 1995; Gastony y Ungerer, 1997; Hasebe et al., 1995; Manhart, 1995; Murakami et al., 1999; Pryer et al., 1995; Pryer et al., 2001; Wolf, 1995; entre otros). Algunos pocos estudios (Ranker et al., 2004) han considerado ambos tipos de caracteres. Hoy en día, existe polémica sobre la conveniencia del uso exclusivo de caracteres moleculares o morfológicos (Bromham et al., 2002; Hovenkamp, 1996). Sin embargo, la tendencia es a considerar ambos tipos de estudios complementarios y por ende los resultados filogenéticos puedan ser usados con mayor exactitud para inferir la evolución de caracteres morfológicos (Smith et al., 2000).

La familia Polypodiaceae está entre los primeros grupos de plantas estudiados usando el método cladístico, aunque algunos de los primeros trabajos (Bosman, 1991; Hennipman y Roos, 1982, 1983; Hensen, 1990; Hovenkamp, 1986, 1996; Rödl-Linder, 1990; Roos, 1985; Zink, 1993) no hicieron contribuciones substanciales a la clasificación y filogenia de la familia, debido tanto a las limitaciones de la herramienta analítica como al alto grado de homoplasias de los caracteres morfológicos considerados como taxonómicamente importantes (Hovenkamp, 1996).

En el género *Polypodium*, el complejo *P. vulgare* ha recibido una atención especial (Haufler et al., 1995; Haufler et al., 1995; Haufler y Ranker, 1995), así como algunas especies y sus cogenéricos (Li, 1997). Los estudios filogenéticos más recientes de la familia Polypodiaceae (Schneider et al., 2004) y del género *Polypodium* (Haufler et al., 2001), muestran que este último género es polifilético, originado a partir de géneros del Viejo Mundo. Aunque en varios de los trabajos anteriores se han estudiado algunas especies del complejo *P. plesiosorum*, ya sea como parte de las unidades del grupo interno o como grupo externo, en ningún caso se ha llevado a cabo un estudio filogenético de las especies neotropicales de afinidad templada del grupo *P. plesiosorum-dulce* o de géneros cercanos (*Pecluma*, y *Phlebodium* entre los aquí estudiados).

Debido a que el complejo *Polypodium plesiosorum* presenta evidencias morfológicas de ser heterogéneo, el objetivo de esta sección fue el de llevar a cabo un análisis cladístico mediante el cual se pudiese comprobar la anterior premisa, así como conocer las relaciones taxonómicas entre las especies.

II) Caracteres seleccionados y sus estados

Se evaluaron 35 especies. La información de los caracteres se obtuvo de los estudios realizados en los capítulos precedentes y, en algunos casos, de la literatura disponible. Estos caracteres, en su mayoría, fueron cualitativa debido a que los cuantitativos se trasladan extensamente. Excepcionalmente se consideró el grosor del rizoma, la longitud de las escamas del rizoma y el diámetro mayor de las esporas, caracteres con los cuales se formaron unidades discretas en forma empírica de acuerdo con las observaciones comparativas de las especies o posibles grupos hipotéticos.

a-Rizoma: se consideró la extensión y diámetro del rizoma. En las polipodiáceas revisadas, la mayor parte de los rizomas son alargados con excepción de *Pecluma*. En cuanto al diámetro se consideraron empíricamente tres clases; este carácter está directamente relacionado con el número de haces vasculares presentes en la anatomía del rizoma.

1-Longitud: alargados (0); cortos (1)

2- Diámetro: delgado, menos de 1.5 mm (0); esbelto, entre 1.6 y 3 mm (1); robusto, mayor a 3 mm (2)

b- Vaina esclerenquimática de las meristelas: este carácter sólo se encontró en *P. kunzeanum*. Se consideró ya que también se presenta en algunas especies de *Goniophlebium*.

3- Presencia de vaina esclerenquimática en las meristelas: ausente (0); presente (1)

c- Fibras en la matriz parenquimática de la corteza: es una característica exclusiva en *Goniophlebium*.

4- Fibras en corteza del rizoma: ausente (0); presente (1)

5- Fibras en corteza del pecíolo: ausente (0); presente (1)

d- Número y sitios de fusión/fisión de los paquetes vasculares en el eje pecíolo-costa/raquis.

6-HVP, sitio donde ya se encuentran fusionados entre si formando una unidad: pecíolo medio (0); pecíolo alto (1); costa/raquis bajo (2); costa/raquis medio (3); costa/raquis alto (4); sin fusionarse (5)

- 7- HVP, número de unidades al inicio del pecíolo: uno (0); dos (1)
- 8- HVS, número de unidades al inicio del pecíolo: ninguno (0); uno (1); dos a cuatro (2); cinco a seis (3); siete a ocho (4); nueve o más (5)
- 9- HVS, número de unidades al inicio de la costa/raquis: ninguno (0); uno (1); dos (2); tres (3); 4 ó más (4)
- 10- HVS, sitio donde se encuentra(n) fusionado(s) al (a los) HVP: pecíolo medio (0); pecíolo alto (1); costa/raquis bajo (2); costa/raquis medio (3); costa/raquis alto (4); sin fusionarse (5)
- 11- HVS, sitio donde se fusionan entre sí formando un cuerpo: sin HVS (0); pecíolo bajo (1); pecíolo medio (2); pecíolo alto (3); costa/raquis bajo (4); costa/raquis medio (5); costa/raquis alto (6); sin fusionarse (7)
- e- Mesofilo foliar:
- 12- Tejidos del mesofilo: unifacial (0); bifacial (1)
- f- Disposición de las ER: todas las escamas del rizoma revisadas en el género *Polypodium* son asimétricamente peltadas. El cuerpo laminar puede encontrarse adpreso al rizoma o separado, ya sea recostado o erecto.
- 13- ER: erectas a recostadas (0); adpresas (1)
- g- Densidad de escamas: Las ER se observan con diferentes grados de densidad; se consideró que son muy densas cuando éstas forman una cubierta espesa y no permiten ver al rizoma; medianamente densas cuando el rizoma se vislumbra y flojamente densas cuando las escamas se sobreponen marginalmente y/o el rizoma se puede observar.
- 14- Densidad: alta (0); medianamente (1); flojamente (2)
- h- Textura de las ER: se consideraron dos tipos básicos; las uniformes y la doble textura. Este último caso se estableció cuando las ER exhiben celdillas con forma y/o grosor de paredes diferenciadas entre la región marginal y central. A las ER con textura uniforme, se les clasificó de la siguiente forma: a) membranosa, generalmente translúcidas y flexibles; b) papiráceo, rígidas y generalmente opacas; c) esclerosadas cuando las paredes se encuentran con evidencias de lignificación.
- 15- ER: textura: membranosa (0); papiráceas (1); esclerosada (2)
- 16 (20)- ER: textura uniforme (0), incipientemente diferenciada (1), presencia de un margen estrecho (2); presencia de un margen ancho (3)

i- Forma de la escama: la zona laminar donde se encuentra el pie (área basal) tiene una forma que en general depende de la posición relativa del pie. A partir del área basal, la escama generalmente se prolonga hasta terminar en el ápice de diferente forma (Fig. 2 B-G).

17- Forma de la ER: linear (2 C) (0); ovada a orbicular con ápice acuminado (2 D) (1); ovado a elíptico-obtusa (2 F, G, H) (2); orbicular caudado (2 E) (3)

j- Ápice de la escama: se observó que el ápice de las ER presentan un ápice el ápice acuminado o agudo y en estas últimas puede o no haber un pelo apical.

18- Tipo de ápice en la ER: piliforme (0); acuminada (1); agudo-obtusa (2)

k- Pigmentación en la ER (vistos con el microscopio estereoscópico a 40 x sobre fondo blanco): Las coloraciones de las ER dependen del tipo de sustancia que se almacene en ellas (lignina, taninos o incluso, extractivos aceitosos), el sitio (en la pared o en la membrana del lumen) y el área (parte corporal o marginal) de su depósito. Por otra parte, la variabilidad en la intensidad del color aparentemente depende de factores como la edad, el sustrato, la exposición, la humedad, etc. En este trabajo, se consideró la combinación de tonalidad del color entre la porción central basal-corporal y la sección marginal en las escamas, tonalidades que suelen traslaparse. Se reconocieron cuatro diferentes combinaciones de colores en las escamas estudiadas y en cada uno se consideró, en primer lugar, las gamas de tonos oscuros característicos del área basal-corporal y en segundo término la tonalidad del color, generalmente mas clara, de la región marginal. El término ambarino se refiere, independientemente de la gama del color, a la impresión a la vista de una textura aceitosa de la posible sustancia que provoca (o contiene) dicho color. El término marfil corresponde al amarillo blanquecino (5 Y, 8/2) de Munsell Color Co.

19- ER castaño-rojizo/marfil (bicoloras en la literatura): ausente (0); presente (1)

20-ER negro/castaño (escamas clatradas): ausente (0); presente (1)

21- ER ambarino; gama de rojizo-amarillentos (monocolores): ausente (0); presente (1)

22- ER castaño oscuro/castaño claro (monocolores grises a amarillentos de escamas no clatradas): ausente (0); presente (1)

- l- Inserción al rizoma: las ER, en las especies de *Polypodium* americanas, poseen un pie mediante el cual se fijan al rizoma. En especies segregadas de *Polypodium* de géneros del Viejo Mundo ésta pueden ser basifijas o perfoliadas. La forma en que el pie se fija al rizoma también se consideró.
- 23- ER: peltadas (0); perfoliadas o basifijas (1).
- 24- Inserción al rizoma: invaginado (0); protuberante (1)
- m- Tricomas en el punto de inserción: la presencia de tricomas en la región circumbasal de la superficie dorsal en las ER es un carácter variable y en ocasiones difícil de observar. El estado de carácter “mixto” se acuñó para referirse a aquellas especies donde algunas de las escamas poseen estos tricomas (grupo de *Polypodium dulce* (Moran, 1995)). En otros casos (*Pleopeltis*), las escamas con tricomas se presentes en casi todas las escamas.
- 25- Tricomas dorso-basal en las ER: ausente (0); mixta (1); presente(2)
- n- Grado de pigmentación de la pared de las celdillas: el término clatrado, referido en la literatura a las celdillas con paredes oscuras y lumen hialino es ambiguo; por ello, se ha preferido analizar por separado la pared de la celdilla y la membrana del lumen. En el caso de la pared de la celdilla se observaron desde traslúcidas (sin pigmentos), hasta ennegrecidas. Es difícil establecer si en realidad se trata de distintas sustancias (tal como taninos) o concentraciones de una misma (lignina). Se respetó en lo posible la denominación de color referida en la literatura para las especies estudiadas.
- 26- Pigmentación en el sector circumbasal: traslúcido (0); castaño-rojizo (1); gris o con una línea obscurecida a castaña en diferentes tonos (2); castaño uniforme (3); negro (4)
- 27- Pigmentación en el sector central o costa: traslúcido (0); castaño-rojizo (1); gris o con una línea obscurecida a castaña en diferentes tonos (2); castaño uniforme (3); negro (4)
- 28- Pigmentación en nódulos del lado menor de la celdilla: ausente (0); castaño-rojizo (1); gris o con una línea obscurecida a castaña en diferentes tonos (2); castaño uniforme (3); negro (4)
- 29- Pigmentación en el sector marginal: traslúcido (0); castaño-rojizo (1); gris o con una línea obscurecida a castaña en diferentes tonos (2); castaño uniforme (3); negro (4)

- ñ- Grado de opacidad de la membrana del lumen: este carácter se estableció haciendo pasar un haz de luz a través de la escama. El lumen traslúcido (transparentes) tienen un parecido al celofán, con una ornamentación escasa; pueden o no presentar pigmentos. La opacidad generalmente se debe a la presencia de una ornamentación densa en la membrana del lumen (como si se arrugase un papel celofán). El lumen ocluido se presenta cuando la membrana del lumen se cancela por la presencia de alguna sustancia (quizá se lignifica).
- 30- Sector circumbasal: traslúcido (0); pigmentado (1); opaco (2); ocluido (3)
- 31- Sector central-costa: traslúcido (0); pigmentado (1); opaco (2); ocluido (3)
- 32- Sector marginal: traslúcido (0); pigmentado (1); opaco (2); ocluido (3)
- o- Diferenciación de las celdillas en el sector marginal de la ER: con excepción de *Polydium martensii*, las celdillas ubicadas en la región corporal de la ER son prismáticas; no así las marginales que pueden tener distintas formas o engrosamientos. Por tanto, el tipo de diferenciación en posición, forma o tipo de pared, de las celdillas marginales con respecto a las costales, es un complemento de la doble textura anteriormente expuesta.
- 33- Celdillas marginales: indiferenciadas (0); transversales-fimbriadas (1); sigmoides (2); isodiamétricos (3); con paredes o lumen distinto a las celdillas corporales (4)
- p- Longitud de la ER: se seleccionaron empíricamente tres valores en la longitud de las ER de interés comparativo o discriminatorio.
- 34- Longitud de las ER: medianas, entre 3 y 8 mm (0); grandes, mayores a 8 mm (1); pequeñas, menores a 3 mm (2)
- q- Traslapamiento de las celdillas en las ER: es posible observar, a través de cortes ópticos en el microscopio compuesto, que en algunas especies existe un tabique que atraviesa longitudinalmente el lumen de la celdilla. Este traslapamiento se ha interpretado por lo pronto como la presencia de más de una capa histológica o bien, por la presencia de un volumen de la celdilla.
- 35- ER: celdilla sin tabique intermedio (0); celdilla con un tabique intermedio (1)
- r- Organización de las celdillas: este carácter, difícil de distinguir, propone que en ciertas especies, las celdillas llegan a disponerse con cierto orden de estratificación, al menos en la porción corporal.
- 36- Celdillas alternadas (0); subestratificadas (1)

- s- Morfología de la lámina: la forma y textura de la lámina exhiben poca variación en las plantas examinadas. Sin embargo, el tipo de división de la lámina, la deflexión, la forma y la unión de los segmentos basales a la costa/raquis y las formas en que se disponen los segmentos apicales, pueden tener un valor taxonómico. Por otra parte se consideraron también las formas del margen de la lámina.
- 37- División de la lámina: enteras a simpódico-partidas (0); pinnatisectas (1); pinnatipartidas (2); basi-pinnadas (3), semi-pinnadas (4); holo-pinnadas (5)
- 38- Ápice de la lámina: gradual (0); conforme a subconforme (1); indistintos (2)
- 39- Tipo de margen de los segmentos: entero/repando (0); crenado (1); dentado (2)
- t- Unión de segmento a la costa/raquis: es la forma en que los segmentos de la mitad proximal de la lámina se unen al eje. Al menos seis estados de este carácter se pueden considerar:
- 40- Unión al pecíolo del primer par de segmentos: adnato (0); cortamente decurrente (1); mediano a largamente decurrente (2)
- 41- Forma de unión de los primeros segmento a la costa/raquis: sursumcurrentes (0); surcurrentes (1); decurrente (2); corto-adnatas (3); sésiles (4); peciolulados (5); peciolulado-articulados (6)
- u- Venas secundarias (véculas): los patrones de las véculas son muy variados en los géneros de la familia Polypodiaceae. Varias de las especies aquí estudiadas se caracterizan por presentar una serie de patrones que van desde las véculas libres hasta las anastomosadas; estas últimas con varios niveles de complejidad (Fig. 12).
- 42- Patrón de disposición de las véculas: dicotómico-regulares (1); monopódica (2); casualmente anastomosadas (3); anastomosadas, (4); mixtas, donde plantas de la misma especie pueden presentarlas libres o anastomosadas (5)
- v- Tipos de aréolas costales fértiles (ACF) o primarias: este tipo de aréolas se forman por diversas vías ontogenéticas, a partir de unión de las ramas de dos véculas contiguas. En su interior se encuentra la venilla fértil. El resultado es que las presentaciones de las aréolas, dependen del tipo de ángulo y del orden de división de las ramas laterales de las véculas (Fig. 12 B, C, D).
- 43- Aréolas penta-angulares: ausente (0), incipientes o mixtas (1), presentes (2).
- 44- Aréolas penta a hexa-angulares: ausentes (0), presente o mixtas (1).
- 45- Aréolas poli-angular: ausente (0), presente o mixtas (1).

- w- Aréolas discoides (AD) o secundarias: son aquellas que se forman entre las ACF y el margen. Se forman por diferentes vías ontogenéticas dependiendo del tipo de dominancia de las vénulas; pueden ser apiladas o alternas con respecto a las ACF. A su vez, pueden o no contener internamente una venilla y ésta, además, puede a su vez ser fértil o estéril (Fig. 13).
- 46- Aréolas discoides alternas (ADal): ausentes (0); incipientes, sin llegar a formar una hilera continua (1); presentes (una o más hileras) (2)
- 47- Aréolas discoides apiladas (ADap): ausentes (0); incipientes (1); presentes (una o más hileras) (2)
- 48- Presencia de venilla excurrente interna en aréola discoides: ausente (0); incipiente (infértil y con una presencia aleatoria) (1); presente (fértil) (2)
- x- Aréolas costales estériles (ACE): estas aréolas se forman a partir del alargamiento y división de la venilla fértil que termina por unirse a la rama de la vénula vecina inmediata. Las vías de formación de estas aréolas son distintas, de acuerdo con el patrón de división de la venilla fértil, por ello se consideraron los caracteres en forma independiente.
- 49- AC intrasegmentales (Fig. 14): ausente (0); presente (1)
- 50- AC estéril alargada (Fig. 13): ausente (0); incipiente (1); presente (2)
- 51- AC estéril irregular (Fig. 14 G): ausente (0); presente, incipientemente o fijado (1)
- y- Aréola tipo “ojillo” (ATO): esta aréola se forma debido a la dicotomía y alargamiento cóncavo de la venilla fértil, de tal forma que se produce una aréola como el ojillo de una aguja de coser (Fig. 17 A, E).
- 52- ATO: ausente (0); incipiente, sin aréola costal (1); incipiente a sencilla, dentro de una aréola costal (2); complejas (ramificada), dentro de aréolas costales (3)
- z- Alimentación al soro: como producto de los tipos de división de la venilla fértil visto en las figuras 13 y 14, el soro es alimentado de distintas formas.
- 53- Alimentación del soro (se considera la incipiente de la forma): por una rama (0); por dos ramas convergentes (1); por dos ramas arqueadas (2); por varias ramas (compital) (3)
- Aa- Indumento en la lámina: las láminas pueden ser glabras, presentar tricomas o escamas. La presencia o no de escamas es el carácter de mayor significado taxonómico.
- 54- Escamas de la lámina: ausentes (0); presente (1)

- Ab- Esporas: se consideró exclusivamente la longitud del eje ecuatorial, dado que la longitud polar y la forma tienen poca variación. La longitud oscila entre los 28 y 87 μm .
- 55- Longitud de las esporas: muy chicas, menos de 39 μm (0); chicas, 39.1 a 49 μm (1); medianas, 49.1 a 59 μm (2); grandes, 59.1 a 69 μm (3); muy grandes, más de 69.1 μm (4)
- Ac- Exosporio: el exosporio se caracteriza por poseer verrugas de diferentes anchos y alturas. Tres estados se consideraron.
- 56- Verruculosa (0); verrugas anchas (1); tuberculada (2)
- Ad- Perisporio: es extraordinariamente difícil establecer tanto la presencia de esta capa como el espesor de la misma. Estos caracteres solo se pudieron determinar indirectamente. Se establecieron los siguientes tipos: 1, ausente o no aparente; 2, representado por un velo fino transparente y adpreso; 3, representado por un velo grueso abolsado o adherido. A su vez, el perisporio puede o no presentar distintas formas de pliegues.
- 57- Perisporio: ausente (0); presente delgado (1); presente grueso (2)
- 58- Pliegues: ausentes (0); micropliegues (1); circulares (2); crestas (3)
- Ae- Cuerpos ornamentales: ciertos tipos de ornamentaciones, que se presentan sobre el exosporio o el perisporio, pueden tener un valor taxonómico. Existe variación en las vías de formación de los ornamentos (Tryon y Lugardon, 1991) producto de lo cual las sustancias de que se componen son de distinta índole. Por tal motivo se codificaron como ausente/presente.
- 59- Cuerpos esféricos: ausente (0); presente (1)
- 60- Cuerpos alargados: ausente (0); presente (1)
- 61- Microcuerpos sobre perisporio: ausente (0); presente (1)
- 62- Glaseado (como nieve brillante en la cima de verrugas): ausente (0); presente (1)
- 63- Espinulado (equinulado) sobre exosporio: ausente (0); presente (1)
- Af- Paráfisis (en soros): aunque ninguna de las especies del grupo en estudio presenta paráfisis en los soros, este carácter se consideró dado que están presentes en el género *Pleopeltis*.
- 64- Paráfisis: ausente (0); presente (1)
- Ag- Tricomias esporangiales: a decir de Moran (1995) son característicos del grupo de *P. dulce*, sin embargo también están presentes en algunas especies del grupo estudiado.
- 65- Epiparáfisis: ausente (0); presente (1)

III) Método cladístico

Con los taxa (tabla I) y los estados de 65 caracteres seleccionados se generó una matriz de datos (tabla V), la cual fue analizada mediante el programa de cómputo denominado “Phylogenetic Analysis Using Parsimony” (PAUP) versión 3.1 (Swofford, 1993). El análisis se corrió empleando el método heurístico con 1000 repeticiones con secuencias de adición al azar. Se buscaron los cladogramas igualmente parsimoniosos por el método de intercambio de ramas (branch-swapping), al activar la opción del programa denominada “mulpars”. Dado que los árboles así obtenidos tienen la misma longitud y no tienen una raíz definida, se usó la instrucción “root=outgroup” y se propuso a *Polypodium californicum* como grupo externo (Schuh, 2000).

Para determinar la confianza en los resultados del análisis cladístico, se decidió utilizar modelos de pruebas estadísticas insertados en el propio programa PAUP tal como la prueba de Bootstrapping (Morrone, 2000; Schuh, 2000) con el mismo juego de caracteres y el método de Bremer o soporte de ramas (Forey et al., 1992; Morrone, 2000), para determinar los valores de confianza de los clados, con la combinación del juego de datos, mediante cálculo del decaimiento posterior de cada nodo. Los árboles extremos en el decaimiento a partir de la última prueba consistieron : a) el máximo decaimiento (mínima resolución) generó un árbol de consenso estricto a partir de 408 pasos examinando 28750 árboles y b) el de mínimo decaimiento (máxima resolución) generó un árbol de consenso estricto de 347 pasos examinando 192 árboles; por ello, se satisficieron todos los criterios de longitud menor o igual a 347 pasos y 192 árboles retenidos por filtración a partir de 30765 árboles originalmente guardados en la memoria.

IV) Cladograma

Se obtuvo un cladograma a partir de polarizar 65 caracteres de los grupos internos contra *Polypodium californicum*, donde 52 % de ellos definen el nivel de homoplasias del árbol. Se observó que el cladograma de consenso estricto resultante es politómico en los nodos internos (Fig. 42), pero se resuelve satisfactoriamente al aplicar la regla mayoritaria (Fig. 43). El análisis heurístico de máxima parsimonia (MP) indica la presencia de 192 árboles igualmente parsimoniosos guardados en la memoria, con una longitud (L)= de 347 pasos. Los índices de consistencia (CI= 0.52), de homoplasía (HI= 0.602) y el de retención (RI= 0.683) indican que el cladograma presenta una adecuada -ligeramente mayor a 50 %- respuesta al análisis de los caracteres seleccionados.

El resto de los clados monofiléticos de la fig. 42, tiene un interés relativo en este estudio, dado que en ellos se presentan alguna de las especies que Moran (1995) sugirió como parte del grupo de *Polypodium plesiosorum*; estas especies se repartieron en los clados de la siguiente forma:

- a- La rama 42 A 7, donde se encuentran *Polypodium rhachipterygium* y *P. kunzeanum*. La primera especie se presenta como grupo hermano a los taxa estudiados del grupo de *P. loriceum* y, a su vez, *P. kunzeanum*, que se comporta como taxón hermano de *Goniophlebium benguetense*, esta última especie de distribución asiática. Esta rama se caracteriza por la presencia de seis caracteres homoplásicos, cuatro de los cuales están relacionados con las escamas clatradas del rizoma, uno por la presencia de aréolas pentagonales en la lámina y otro, por el número de haces vasculares secundarios existentes en la base de la costa/raquis.
- b- La rama 42 B donde se encuentra *Polypodium fraternum*. Esta especie es parte de un grupo monofilético, caracterizado por presentar tricomas en el dorso de algunas de las escamas del rizoma, lámina dividida, venas laminares libres o cerradas, numerosos haces vasculares secundarios en la base del pecíolo y esporangios con epiparáfisis, entre los caracteres mas destacados, que Moran (1995) definió como grupo *P. dulce*.
- d- El clado 42 C contiene a la mayoría de los taxa originalmente considerados por Moran (1995) como cercanos a *Polypodium plesiosorum*. En realidad son 5 especies ligadas a *Polypodium colpodes* (*P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* y *P. flagellare*), grupo monofilético definido con una sinapomorfia, consistente en la característica combinación de color (castaño-rojiza) de las escamas del rizoma y siete caracteres homoplásicos, tal como la forma y pigmentación del área corporal en las escamas del rizoma, así como el sitio donde se une los haces vasculares secundarios a los primarios en el eje costa/raquis y la ausencia de perisporio en la espóra.
- e- Finalmente, en la rama E se encuentra *Polypodium pleurosorum* como taxa hermano del género *Phlebodium*. Caracteres sinapomórficos como el tamaño de la espóra y la presencia de un exosporio con tubérculos, así como el conjunto de otros caracteres homoplásicos relacionados con el número y sitio de fusión de haces vasculares en el eje pecíolo-costa/raquis, el tamaño grande y la peculiar coloración ambarina en las escamas del ri-

zoma y la posición de la matriz esporangial en el punto de connivencia de dos ramillas fértiles de las vénulas, caracterizan a este clado.

La posible relación que estos clados presentan entre si se puede apreciar en la fig. 43. En esta figura se observa en primer lugar dos grandes clados A y B. El clado A esta pobremente definido con dos caracteres homoplásicos y por carecer del conjunto de caracteres que definen al clado B. El clado B se define principalmente por tener escamas en el rizoma de textura uniforme, traslapadas en más de una capa, con el ápice acuminado y con el lumen de las celdillas opaco.

El primero de los clados mencionados (Fig. 43 A) presenta como grupo basal (o menos inclusivo) a las especies del complejo de *Polypodium plesiosorum* (Fig, 43 A2) diferenciado del resto de las ramas esencialmente por carecer de escamas laminares y escamas del rizoma con paredes de las celdillas subesclerosadas, mientras que la rama contraria (Fig. 43 A1) contiene por un lado a las especies del grupo de *P. loriceum* junto con *P. kunzeanum* y *Goniophlebium benguetense* (Fig. 43 A 1.1) y como grupo hermano a *Pleopeltis fallax* y *Pecluma*. En la contraparte, con una definición menor, se agrupan las especies con escamas laminares (el clado *Pleopeltis-Marginaria*. Fig. A 1.2).

La segunda rama o clado principal (Fig. 43 B) incluye a su vez dos subgrupos: el de las especies asociadas a *Polypodium subpetiolatum* (Fig. 43 B1) tiene como grupo hermano al género *Phlebodium* y en el clado opuesto (Fig. 43 B2) se encuentra a las especies ligadas a *P. colpodes*.

Los resultados de este análisis son muy significativos para la taxonomía y filogenia del género *Polypodium*. Es un género polifilético y en las especies estudiadas se destacan cinco clados, los cuales tienen una alta consistencia ya que resistieron las pruebas de Bootstrapp y decaimiento de ramas de Bremen.

Además, de lo anterior se deduce inmediatamente que el grupo *Polypodium plesiosorum* originalmente establecida por Moran (1995) es polifilético. Para el interés de este estudio, se estableció un grupo monofiléticos con las especies *P. hispidulum*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*. El resto de las especies consideradas en la definición de Moran (1995) (*P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii*, *P. flagellare*, *P. fraternum*, *P. kunzeanum*, *P. pleurosorum* y *P. rhachipterygium*) forman un clado propio o bien, se asocian a otros géneros.

V) Análisis taxonómico y filogenético

Con el afán de resolver las relaciones existentes entre las especies del grupo *Polypodium plesiosorum* (Moran, 1995) y, dado que la monofilia del género *Polypodium* ha sido cuestionada (Haufler et al., 2001 y Schneider et al., 2004), se compararon con otras especies de México y Centroamérica del género en cuestión o de géneros cercanos.

Se sabe que los caracteres morfológicos de los helechos polipodiáceos presentan un alto nivel de homoplasia y ello conlleva a considerables errores en la clasificación (Jarrett, 1980; Hovenkamp, 1996) y en los estudios filogenéticos (Hennipman y Roos, 1983 y Hovenkamp, 1996). Por ejemplo, varios caracteres que suelen considerarse como taxonómicamente relevantes en *Polypodium*, se ha demostrado que pueden ser homoplásicos en grupos internos o géneros. Estos caracteres homoplásicos pueden ser el grado de disección de la hoja (Tryon, 1964), la organización de las venas (Hettterscheid y Hennipman, 1984), la morfología de las esporas (Lloyd, 1981; Tryon y Lugardon, 1991) y los tipos estomáticos (Sen y Hennipman, 1981). Sin embargo, se debe señalar que es posible obtener mayor probabilidad de encontrar árboles igualmente parsimoniosos si se aumenta el detalle del análisis; ello se logra tanto al incorporar un mayor número de especies para el análisis, que automáticamente amplía el abanico de caracteres a comparar, como al disponer de otras fuentes de caracteres tales como los anatómicos o moleculares (Villaseñor y Dávila, 1966). Un aporte importante del presente trabajo son los datos morfo-anatómicos obtenidos que ahora pueden ser comparados con datos moleculares, lo que permitieron tener una mayor certidumbre taxonómica y filogenética. Así pues, los resultados aquí expresados tienen implicaciones para la taxonomía genérica e infragenérica de *Polypodium*, así como para los estudios que se enfocan a aspectos de la evolución morfológica, de la anatomía, de la ecología y de la fitogeografía; así mismo, perfilan nuevos problemas a resolver.

El análisis cladístico llevado a cabo presenta tanto coincidencia como diferencias con el cladograma obtenido por Schneider et al., (2004; rama 4b de la fig. 3), formado con datos moleculares (Fig. 44). Posiblemente algunos detalles de diferencias de posición topológica de algunas especies pueda deberse a incongruencias basadas en las homoplasias.

Entre las coincidencias se encuentran:

- a- La posición de *Polypodium feuillei* en los nodos basales del cladograma de la Fig. 42 y 43 y la rama que representa a los géneros neotropicales en la Fig. 44;
- b- El hecho de que el grupo de *Polypodium colpodes* y parte del grupo *P. dulce* sean hermanos y éstos a su vez estén ligados al grupo *P. vulgare*.
- c- La ubicación del género *Phlebodium* como grupo hermano-basal de las especies que forman el subgrupo de hojas pinnadas del grupo *Polypodium dulce*, representado por *P. echinolepis*, *P. fraternum* y *P. subpetiolatum* y...
- e- El hecho que el género *Pleopeltis* y las especies del género *Polypodium* con escamas laminares (género *Marginaria*) formen un clado homogéneo.

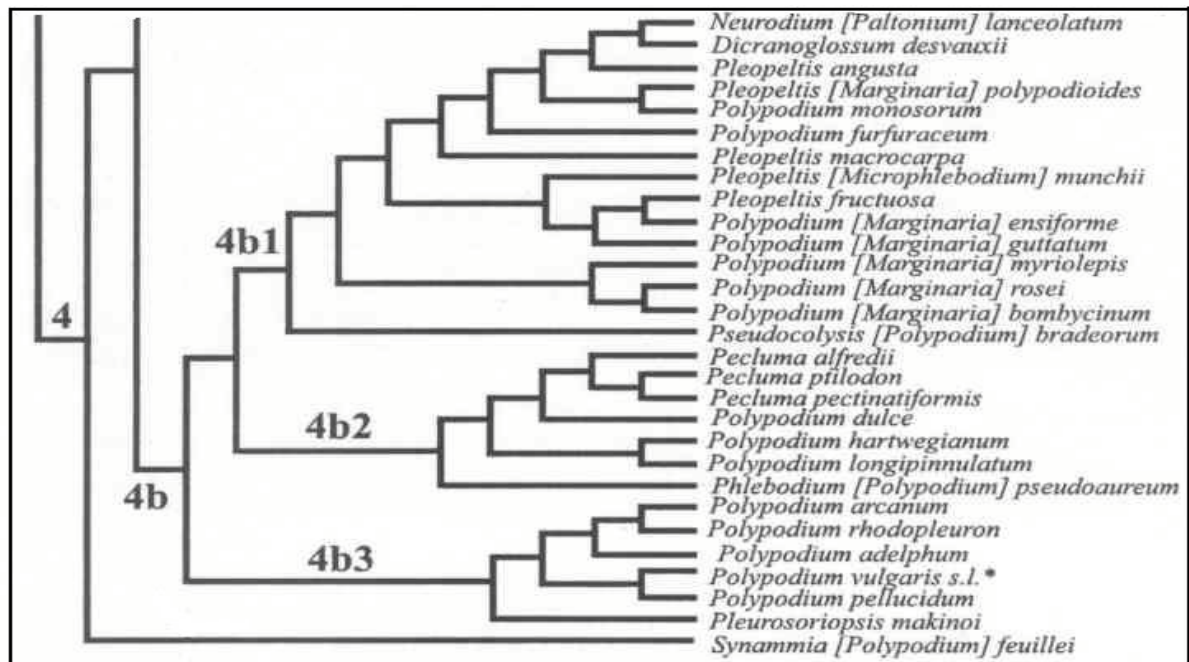


Fig. 44. Rama del cladograma seleccionado de la fig. 3 del trabajo en Scheider *et al.*, (2004). La rama 4b es la que compete a los taxa norteamericanos; en 4b3, se presenta a *P. arcanum* y *P. rhodopleuron* como especies hermanas; mismas que representa en el presente estudio a dos líneas diferentes una vez consideradas todas las especies conocidas del grupo (NOTA editorial: los autores denotan entre corchetes el género de uso alternativo de algunas especies).

Entre las diferencias existentes, probablemente debidas tanto a ciertas incongruencias topológicas por homoplasias en el análisis anatómico-morfológico, como al uso en este estudio de un abanico amplio de especies exclusivamente México-centroamericanas, se encuentran en (Figs. 43 vs. 44):

- a- La posición relativa que guardan las tres especies del grupo *Polypodium plesiosorum*. Estas, se asocian como grupo basal a la rama donde se encuentran las especies de escamas laminares y de escamas del rizoma clatradas vs. hermano del grupo *P. colpodetes* en el trabajo de Shneider et al. (2004).
- b- La posición del género *Pecluma*, cercana al grupo de *Polypodium loriceum* vs. hermano de las especies del grupo de *P. dulce* en el trabajo de Shneider et al. (2004).
- c- La ubicación del grupo *Polypodium loriceum* como clado hermano de *Pleopeltis* y las especies de *Marginaria*.
- d- Incongruencias topológicas de *Polypodium muenchii* [considerada también bajo los géneros *Pleopeltis* y *Microphlebodium*] y *Pleopeltis fallax* que pueden denotar su rareza morfológica.

Considerando los estadísticos obtenidos del ejercicio cladístico en este estudio es posible indicar que en términos generales el cladograma producido es confiable. Al menos un clado, el de *P. plesiosorum*, es de gran importancia en este estudio y ha permanecido inalterado en las pruebas estadísticas de consistencia y decaimiento de ramas aplicados. Otros cuatro clados, también altamente robustos, permiten definir con mayor precisión la circunscripción taxonómica del resto de las especies originalmente consideradas por Moran (1995). Por ello las siguientes consideraciones taxonómicas y filogenéticas son viables.

A partir de la comparación de los grupos monofiléticos obtenidos en este análisis con los grupos de *Polypodium* reconocidos empíricamente por otros autores como Moran (1995), Tryon y Tryon (1982) y Hennipman et al. (1990), se puede señalar que *Polypodium*, tal como tradicionalmente se define, es polifilético, aspecto ya reconocido en otros trabajos (Haufler y Ranker, 1995; Haufler, Smith, 2001 y Schneider et al., 2004). Especialmente, el conjunto de especies tradicionalmente llamado *P. plesiosorum* (Moran, 1995 y Tryon y Tryon, 1982 en parte).

Como corolario a la anterior discusión se puede indicar que las especies norteamericanas del género y géneros cercanos considerados (sin considerar a las especies del grupo de *P. loriceum*, *P. kunzeanum*, *P. feuillei* y probablemente *P. rhachipterygium* que formaron una rama independiente) aparecen como un grupo monofilético, en el cual las especies del complejo *P. vulgare*, representado en este estudio por *P. californicum*, constituyen el prototipo hipotético (Haufler y Ranker, 1995; Schneider et al., 2004). A partir de esta consideración se puede establecer, a partir de observar la fig. 42, que existen varias líneas de divergencia:

En primer término, el grupo *Polypodium plesiosorum* constituido por tres especies es monofilético debido a la presencia de caracteres sinapomórficos como las escamas del rizoma adpresas y de textura membranosa, además de otros caracteres homoplásicos. Esta rama del cladograma presenta correlación media, con el clado donde se encuentra *Pleopeltis*, las especies de *Marginaria* (Figs. 42 E; 43 A2) y del grupo *P. loriceum*, cuando generalmente en otros estudios se le ha asociado a alguna especie del grupo *P. colpodes* (Schneider et al., 2004). Lo anterior, se debe a que comparte con las especies del nodo interno una incipiente doble textura en las escamas del rizoma, carácter contrario al grupo *P. colpodes* y sus clados hermanos del grupo *P. dulce* y *Phlebodium*. Dado que los caracteres que definen al grupo son homoplásicos, lo más probablemente es que en realidad, el grupo *P. plesiosorum* aquí definido sea una línea independiente, radiada a partir de un ancestro común a las especies que forma parte de los grupos norteamericanos.

En segundo, lugar el grupo *Polypodium colpodes*, caracterizado fundamentalmente por la presencia de coloración castaño-rojiza en la paredes de las celdillas del sector circumbasal de la escama del rizoma y la combinación de caracteres homoplásicos como, el tipo de celdilla y la forma linear de la escama del rizoma, el tipo de ángulos que presentan las aréolas fértiles en la lámina y la presencia de aréolas discoides incipientes (Figs. 42 C; 43 B2).

En tercer lugar, el género *Phlebodium* (Figs. 42 F; 43 der. B1) y su grupo hermano de especies ligadas a *Polypodium subpetiolatum* (= *P. adelphum*) de definen como un grupo monofilético; relación cladística que también destaca Schneider et al. (2004). Este clado comparte el tipo de escama del rizoma y el tener numerosos haces vasculares secundarios a la entrada del pecíolo. Aunque el estudio de estos dos grupos monofiléticos escapa al presente trabajo, se menciona aquí dado que dos de las especies que originalmente Moran (1995) colocó como parte del grupo *P. plesiosorum* (*P. fraternum* y *P. pleurosorum*), se encuentran claramente ubicadas en este clado. *P. frater-*

num se incorpora como parte de la rama donde están *P. subpetiolatum* y *P. echinolepis* debido a la presencia de tricomas en la base de la superficie dorsal de la escama del rizoma, vénulas libres o anastomosadas, lámina pinnada y a la presencia de numerosos haces vasculares secundarios en la base del pecíolo. La segunda especie forma parte del clado de *Phlebodium*, debido a la presencia de aréolas discordes alternas en la lámina, a semejanzas en la organización y a la forma de las escamas del rizoma y el número y tipo de fusión de los haces vasculares en el pecíolo. Posición taxonómica esta última nada novedosa, ya que T. Moore propuso dicha especie como parte de éste género en 1855 (*Phlebodium inaequale*, *nom. illeg. non* Link, 1833) (in: Mickel y Smith, 2004).

El resto de las especies propuestas por Moran (1995) como parte del grupo bajo estudio (*Polypodium kunzeanum*, *P. rhachipterygium* y *P. feuillei*), aparecen en el análisis (fig. 42 A7) como una unidad filogenética. Por un lado hay que destacar el origen sudamericano de algunas de estas especies y la relación entre varias de ellas pueden ser reanalizadas. La posición topológica de *Polypodium feuillei* aparece dependiendo del cladograma que se analice; como base de las especies estudiadas (Nuevo Mundo) o bien, de acuerdo a Schneider et al., (2004) como base de géneros del Viejo Mundo; las pruebas estadísticas de posición que estos autores realizan para esta especie, indican que es compatible en cualquiera de los dos sitios del cladograma. Estos resultados soportan fuertemente su segregación de *Polypodium* y su incorporación al género *Synammia*.

Polypodium kunzeanum es otra especie poco estudiada y que ha sido dejada de lado en otros trabajos taxonómicos (Rödl-Linder, 1990 y Hensen, 1990). Sin embargo, Hensen (1990.) indica que presenta caracteres cercanos a *Goniophlebium*, lo cual es corroborado en este estudio. Una verdadera incógnita es la posición de *Polypodium rhachipterygium*, ya que sus escamas del rizoma subclatradas, el número y lugar en que se fusionan los haces vasculares, el tipo de ornamentación que presenta el exosporio, la acerca al grupo *P. loriceum*, mientras que las vénulas foliares libres o anastomosadas, la arquitectura peculiar de la lámina, la presencia de glóbulos en la espora, entre otros caracteres homoplásicos, la hace inconsistente con el grupo antedicho. Es evidente que estas últimas especies necesita mayor estudio y que no pertenece a la línea del complejo *P. colpodes-plesiosorum*

Tabla V. Matriz básica de datos generada a partir de las especies estudiadas y los estados de los caracteres enumerados según el texto

Especies/caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	
<i>Go. benguetense</i>	0	1	1	1	1	1	0	5	4	4	6	?	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	3	0	3	1	1	1	0	0	0	?	
<i>P. alansmithii</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	1	0	0	2	3	2	2	0	1	0	0	0	0	0	4	4	0	3	3	3	0	1	2	0	0	
<i>P. arcanum</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2	2	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	2	2	0	0	0	0	
<i>P. californicum</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0&1	0	2	0	2	2	2	0	0	1	0
<i>P. castaneum</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. colpodes</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. eatonii</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. echinolepis</i>	0	2	0	0	0	4	0	5	3	4	5	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	2	2	0	0	1	0	
<i>P. falcaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1	5	2	0	0	2	2	2	2	2	0	1	0	0	0	0	0	3	3	0	3	1	0	0	4	2	0	1	
<i>P. feuillei</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0&2	0&2	0	0	2	2	2	0	0	0	1	
<i>P. flagellare</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2	2	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	2	2	0	0	0	0	
<i>P. fraternum</i>	0	2	0	0	0	1	0	2	0	2	3	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0&2	0&2	2	0	2	2	2	0	0	1	0	
<i>P. furfuraceum</i>	0	1	0	0	0	2	0	2	0	1	1	1	0	0	2	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	4	0&2	2	0	2	2	2	0	2	0	0	
<i>P. guttatum</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	1	0	0	2	3	2	2	0	1	0	0	0	0	0	4	4	0	3	3&0	3&0	0	1	2	0	0	
<i>P. hispidulum</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0	2	2	0	1	2	0	1	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0&2	0&2	0	0	2	2	0	3	0	1	0	
<i>P. kunzeanum</i>	0	2	1	0	1	1	0	5	3	4	6	0	0	0	1&2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0&2	0&2	0	0	2	2	2	1	0	0	1	
<i>P. lepidotrichum</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0	2	2	1	0	0	1&2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>P. martensii</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0	0	1	0	0&1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	2	2	2	0	0	1	0	
<i>P. muenchii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	4	2	0	0	2	2	2	0	0	0	0	
<i>P. plebeium</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	1	0	0	2	3	2	2	0	1	0	0	0	0	0	4	4	0	3	3	3	0	1	2	0	0	
<i>P. plesiosorum</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0&1	2&3	2	0	1	2	0	1	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0&2	0&2	2	0	2	2	0	3	0	1	0	
<i>P. pleurosorum</i>	0	2	0	0	0	3	0	4	2	4	5	0	0	0	1	0	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	2	2	0	2	1	1	0	
<i>P. polypodioides</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	3	0	2	0	1	0	0	0	0	0	4	4	0	3	3	3	2&0	1	2	0	0	
<i>P. pyrrholepis</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	1	3	2	1	0	0	1&2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	4	3&4	0	3	3&2	3&0	0	1	2	0	0	
<i>P. remotum</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	1	0	0	2	3	2	2	0	1	0	0	0	0	0	4	4	0	3	3	3	0	1	2	0	0	
<i>P. rhachipterygium</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	1	3	3	0	0	2	2	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	3	3	0	0&2	1	0	0	0	2	0	1	
<i>P. rhodopleuron</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	0	2	2	0	1	2	0	1	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0&2	0&2	2	0	2	2	0	3	2	1	0	
<i>P. subpetiolatum</i>	0	2	0	0	0	4	0	3	1	4	2	1	0	0	1	0	0&1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	2	2	2	0	0	1	0	
<i>P. triseriale</i>	0	2	0	0	0	1	0	5	3	4	6	1	0	0	2	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	3	3	0	3	1	0	0	4	0	0	1	
<i>Pe. dispersa</i>	1	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	?	0	1	2	0	2	2	0	1	0	0	0	0	1	4	4	0	3	3	0&3	0	0	2	0	0	
<i>Ph. areolatum</i>	0	2	0	0	0	3	0	4	2	4	5	0	0	0	1	0	0&2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	
<i>Ph. sp</i>	0	2	0	0	0	3	0	4	2	4	5	0	0	0	1	0	1&2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	2	2	2	2	1	1	0	
<i>Pl. angusta</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	2	3	2	2	0	1	0	0	0	0	2	4	3&4	0	3	3	3	2	1	2	0	0	
<i>Pl. fallax</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	3	2	2	0	1	0	0	0	0	2	4	4	0	3	3	3	0	1	2	0	0	
<i>Pl. mexicana</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	2	1	0	0	2	3	2	2	0	1	0	0	0	0	2	4	3&4	0	3	3	3	2	1	2	0	0	

Tabla V (continúa)

Especie/caracteres	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	
<i>Go. benguetense</i>	5	1	2	0	6	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	
<i>P. alansmithii</i>	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	
<i>P. arcanum</i>	1	2	1	0	0	4	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	
<i>P. californicum</i>	1	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	
<i>P. castaneum</i>	3	2	1	0	0	4	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	
<i>P. colpodes</i>	3	2	1	0	0	4	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	
<i>P. eatonii</i>	1&2	2	0	0	0	4	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	
<i>P. echinolepis</i>	5	1	1	0	4	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>P. falcaria</i>	1	0	0	0	1	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>P. feuillei</i>	3	1	1	1	2	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0&1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>P. flagellare</i>	4	1	1	0	0	4	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1&2	0&2	0	0	0	0	0	0	0	
<i>P. fraternum</i>	5	1	0	0	5	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>P. furfuraceum</i>	3	1	0	2	3	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	
<i>P. guttatum</i>	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	
<i>P. hispidulum</i>	1	2	1	1	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>P. kunzeanum</i>	5	1	0	0	6	4	0	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	?	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>P. lepidotrichum</i>	3	1	0	1	3	4	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	3	2	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>P. martensii</i>	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0&1	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>P. muenchii</i>	0	1	1	2	2	4	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	2	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>P. plebeium</i>	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	
<i>P. plesiosorum</i>	1	2	1	1	0	4	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0&1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>P. pleurosorum</i>	5	1	1	0	0	4	0	1	0	2	0	0	0	0&1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	0	0	
<i>P. polypodioides</i>	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0&1	0	1	1	0	0	0	0	0	
<i>P. pyrrolepis</i>	3	1	0	1	3	4	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	?	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>P. remotum</i>	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	
<i>P. rhachipterygium</i>	2	1	0	2	2	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>P. rhodopleuron</i>	1	2	1	1	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>P. subpetiolatum</i>	5	2	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	
<i>P. triseriale</i>	5	1	0	0	4	4	2	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Pe. dispersa</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0&1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Ph. areolatum</i>	2	1	0	1	0	4	0	1	0	2	0	0	1	2	0	0	1	0&1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Ph. sp</i>	4	1	0	0	0	4	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	?	0	0	0	
<i>Pl. angusta</i>	0	1	0	2	2	4	0	0	1	1	0	0	0	0	1	3	3	1	?	0	0&1	0	0&1	0	0	0	0	1	0	
<i>Pl. fallax</i>	1	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	
<i>Pl. mexicana</i>	0	1	0	2	2	4	0	0	1	2	0	0	0	0	1	3	3	1	?	0	0&1	0	1	0	0	0	0	1	0	

Fitogeografía

La abundancia de ramas obtenidos en el análisis cladístico de este estudio y la alta tasa de heterogeneidad de sustitución de nucleótidos en tres regiones genómicas del cloroplasto observada por Schneider et al. (2004) indican una rápida diversificación morfoecológica de los helechos polipodiáceos en América. Aspectos similares se han visto en otros grupos de plantas, tanto en angiospermas (Barracough y Savolainen, 2001) como en helechos y plantas afines (Soltis et al., 2002; Pryer et al., 2001) y, aparentemente, ello está correlacionado con la diversificación ecológica y morfológica.

De acuerdo con Schneider et al. (2004), un rápido y antiguo proceso de diversificación de las principales líneas de los helechos polipodiáceos fue aceleradamente establecido. Esta hipótesis se presenta bajo un escenario en el cual la diversificación de los grupos epífitos (los representados por los nodos basales en el cladograma de Schneider et al. (2004)), en los helechos polipodiáceos (davalioides-polygrammoides), se debe a la propia evolución de los bosques dominados por angiospermas desde el Cretácico tardío y principios del Terciario. Según Schneider et al. (2004), con excepción del grupo de *Polypodium vulgare*, que es de distribución circumboreal, los nodos básicos del cladograma de los helechos polipodiáceos exhiben un proceso básico de diversificación de clados del Viejo y Nuevo Mundo, indicando la presencia de sólo dos eventos primarios de colonización: Viejo Mundo al Nuevo Mundo y viceversa.

Los resultados del análisis cladístico del presente estudio, junto con los obtenidos por de Schneider et al. (2004) y Haufler y Ranker (1995), permiten formular la hipótesis de que los helechos polipodiáceos de Norteamérica tropical (al menos los clados *Polypodium colpodoides*, *P. dulce*, *P. plesiosorum*, *P. subpetiolatum*, *Pleopeltis* (s.l.) y *Phlebodium*) pudieron haber tenido una diversificación primaria en México-Centroamérica durante finales del Cenozoico (Plioceno) y a lo largo del Cuaternario. Lo anterior probablemente ocurrió a partir de un reservorio de especies derivadas del complejo *Polypodium vulgare*, empujadas al sur por el advenimiento de los sistemas glaciares. Según Schneider et al. (2004), la rápida diversificación de esta familia de helechos pudo haber sido impulsada en parte por las innovaciones morfo-anatómicas tal como la tolerancia a la desecación (p. ej., en el clado de *Pleopeltis*, Haufler et al., 2000), mutualismo con hormigas en géneros tropicales (p. ej., en *Lecanopteris*,

en el Viejo Mundo (Haufler et al., 2003) y *Solanopteris* en América) y esporas clorofílicas con gametófitos de larga vida en hábitos epifíticos (p. ej., en Grammitidaceae).

La radiación de los helechos polipodiáceos epífitos depende de la riqueza y distribución de los bosques templados y cálidos de angiospermas y éstos tipos de bosques a su vez, han estado sometidos en tiempos relativamente recientes (finales del Cenozoico) en México y Centroamérica a factores como los cambios climáticos, orogenia, glaciares y transgresiones o retiradas marinas (Bartlett y Barghoorn, 1973; Coney, 1982; Gómez, 1982; Graham., 1973; Howard, 1973; Prance, 1982; Rzedowski, 1983; Toledo, 1976). La expansión y contracción de los bosques durante el Cenozoico en la región Centro-Norteamericana pueden ser los mecanismos que explican la alta diversidad de líneas filogenéticas de los helechos estudiados, así como el origen y la distribución de las especies del grupo *Polypodium plesiosorum* (s.s). Por lo anterior, no es de extrañarse entonces que la mayor diversidad de especies y variación de este último grupo se encuentre precisamente en la región montañosa comprendida entre el sureste de México (Chiapas, Veracruz y Oaxaca) y Costa Rica.

Polypodium plesiosorum dentro del grupo *P. plesiosorum* (s.s), muestra la mayor variación y más amplia distribución; a partir de Centroamérica, se distribuye al norte a lo largo tanto de la Sierra Madre del Sur como de la Sierra Madre Oriental y al sur a través de las sierras centroamericanas hasta Panamá, generalmente en la vertiente continental y Atlántica, en ambientes templado a semicálidos subhúmedos y húmedos, cuya vegetación aparentemente tiene continuidad (Lauer, 1968). La variedad *P. plesiosorum* var. *rubicundum* se encuentra en sistemas vegetales cálido-húmedos desde Veracruz hasta Panamá con una importante ausencia en la región seca del Caribe (Yucatán y Belice) y *P. plesiosorum* var. *pleiolori* se distribuye en las zonas húmedas de las sierras antedichas en vegetación templado húmeda. El área observa de distribución de estas especies está de acuerdo a eventos postglaciares Cuaternarios en la montaña tropical, tal como propone Gómez (1982) (Fig. 45).

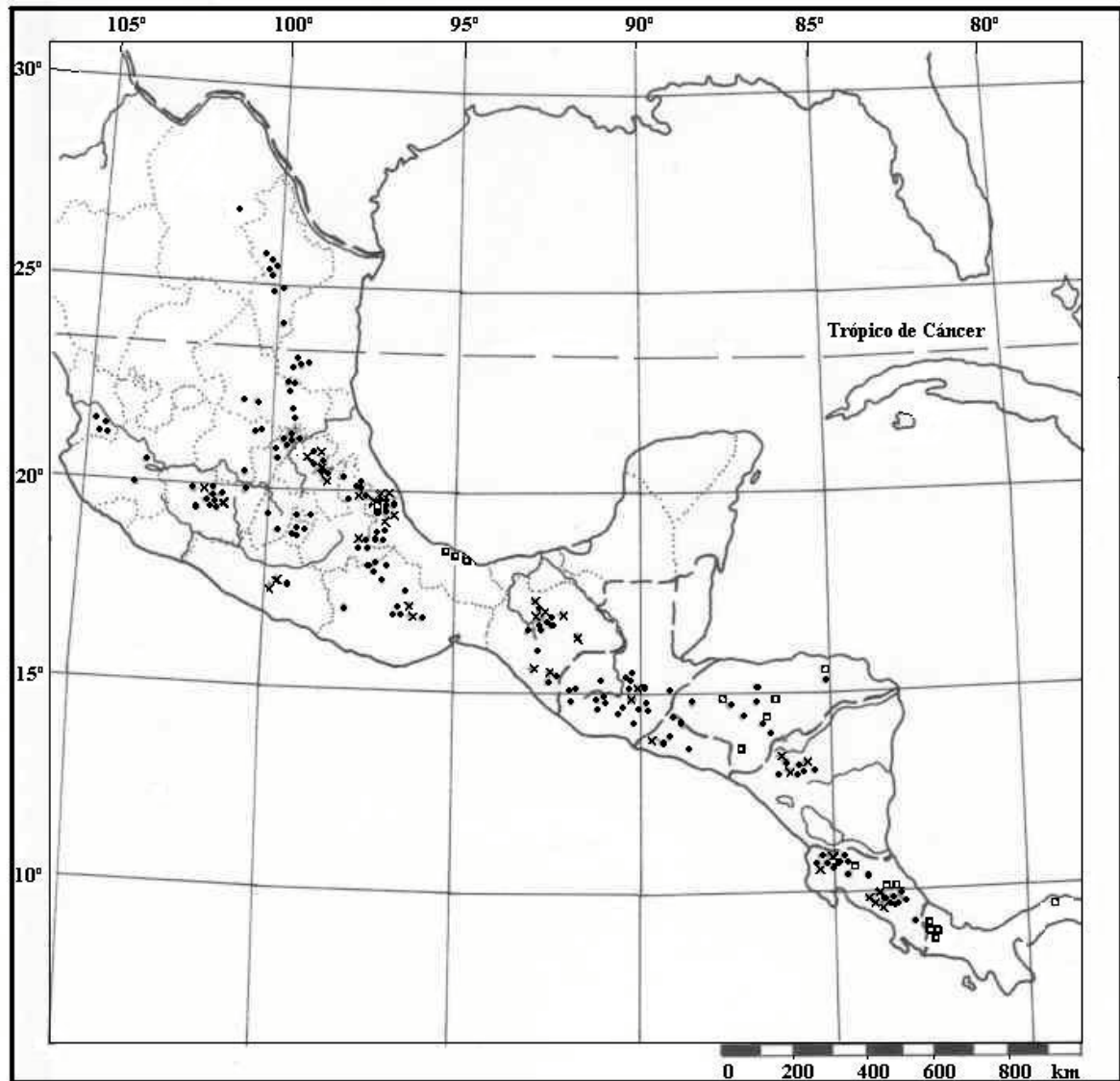


Fig. 45. Distribución conocida de *Polypodium plesiosorum*: círculos=*P. plesiosorum* var. *plesiosorum*; cruces=*P. plesiosorum* var. *pleiolori*; cuadros=*P. plesiosorum* var. *rubicundum*.

Una distribución paralela a la anterior por darse en ambientes cálidos y semicálidos húmedos ligados a la vertiente del Atlántico, muestran las especies ligadas a *Polypodium plesiosorum*. *P. hispidulum* se encuentra en ambientes cálidos dominado por el bosque tropical perennifolio y subperennifolio, mientras que *P. rhodopleuron* se distribuye en ambientes más frescos y húmedos, principalmente en bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, contrariamente al comportamiento de distribución geográfica de *P. plesiosorum*, tienen una distribución mucho más restringida, entre Veracruz y el norte de Nicaragua; del tipo Megaméxico 2 (Rzedowski, 1991) (Fig. 46).

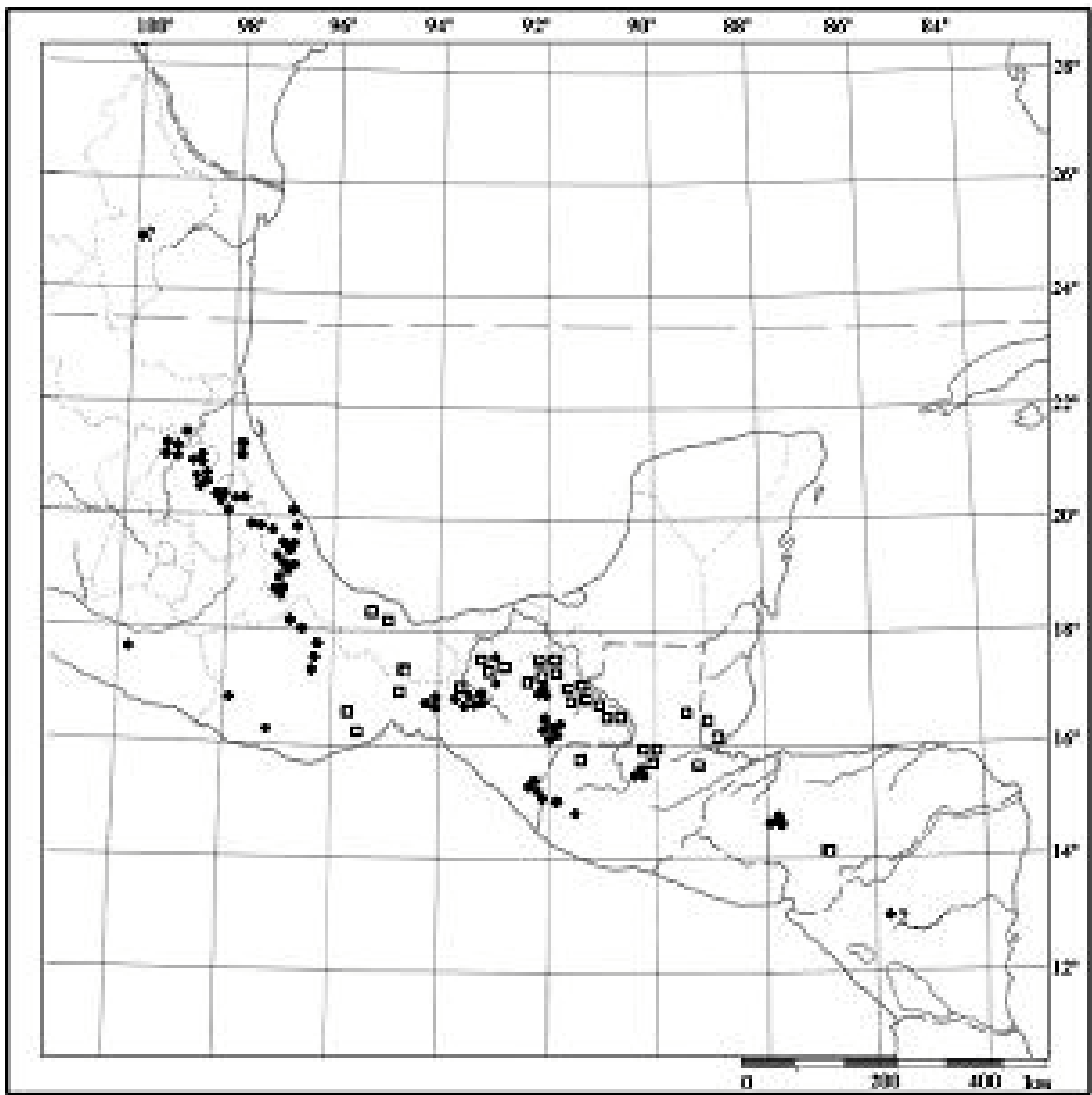


Fig. 46. Distribución conocida de *Polypodium rhodopleuron* (círculos) y *P. hispidulum* (cuadros)

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS FINALES

A lo largo del presente trabajo, se han estudiado aspectos morfológicos y anatómicos de las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum* (Moran, 1995) y éstas han sido comparadas con otras especies y géneros cercanos, propios de México y Centroamérica, con la finalidad de establecer afinidades o diferencias taxonómicas. En los capítulos previos se ha puesto de manifiesto la alta heterogeneidad morfológica y taxonómica del grupo estudiado.

Como resultado del análisis cladístico se propuso la existencia de un grupo monofilético compuesto por tres especies: *Polypodium hispidulum*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*. El resto de las especies originalmente propuestas por Moran (1995) forman otro grupo monofilético (*P. colpodes*) o bien se asocian a otros grupos o con definición incierta.

Por lo tanto, las propuestas de de la Sota (1973), Moran (1995), Lellinger (1993), Tryon y Tryon (1982), de subdivisiones infragenéricas en *Polypodium*, no concuerdan con los resultados obtenidos en este estudio y en trabajos como los de Haufler, Smith et al. (2001) y Schneider et al. (2004). Ahora se presenta la necesidad de redefinir a *Polypodium* taxonómicamente, junto con algunos de los géneros cercanos en América. De los resultados del presente estudio y los mencionados se sugiere que al menos es posible formar subgéneros nuevos con las especies ligadas a *P. dulce*-*P. martensii* y *P. colpodes*; géneros nuevos con las especies ligadas a *Polypodium triseriale*, *P. loriceum* y *P. subpetiolatum*; ampliar la circunscripción de *Pleopeltis* y *Phlebodium* y segregar del género algunas especies aisladas desde el punto de vista taxonómico como el caso de *Polypodium feuillei* (considerada ya como *Synammia* por Presl, 1836), *P. kunzeanum* y *P. rhachipterygium*, entre otras.

A partir del estudio de las especies del grupo *P. plesiosorum* de Moran (1995), el siguiente conjunto de especies –a los que podría otorgárseles categoría subgenérica– se definió como monofilético y se les harán un tratado taxonómico en el siguiente capítulo:

Grupo de *Polypodium plesiosorum*. Constituido por *P. hispidulum*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*. El grupo se distingue principalmente por tener las escamas del rizoma membranosas, glabras, adheridas al rizoma, con tendencia a presentar una doble textura (porción central de la escama con celdillas de paredes engrosadas y subesclerosadas o bien lumen opaco y la porción marginal membranosa translúcida),

coloración castaña en la gama de los grises; en la lámina, las vénulas anastomosadas forman una hilera de aréolas fértiles pentagonales y carecen de aréolas discoideas, puede o no tener un indumento de tricomas cateniformes. Las plantas de estas especies se distribuyen como epífitas o rupícolas, tanto en clima templado como cálido, en México y Centroamérica principalmente, a lo largo de la vertiente atlántica.

El resto de las especies que Moran (1995) consideró como parte del grupo *Polypodium plesiosorum*, se definen ahora claramente como componentes de otros grupos o géneros y por tanto no serán tratadas taxonómicamente Tal es el caso de:

- a- Grupo de *Polypodium colpodes*, que consta al menos de *P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* y *P. flagellare*. Se distingue principalmente por el tipo y coloración de las escamas del rizoma (bicoloras con área circumbasal o cuerpo central de color castaño rojizo en diferentes gamas y el resto de color marfil, con textura y tipo de las celdillas homogéneas y lumen de cada una opaco), vénulas en la lámina anastomosadas (cuyas aréolas fértiles son penta- y hexagonales y con presencia irregular de aréolas discoideas o infértiles alternas) e indumento laminar glabro o con tricomas cateniformes. *Polypodium colpodes* se distribuye como epífita en bosques semicálidos y cálidos en México y Centroamérica a lo largo de las montañas de la vertiente del Pacífico y, una de sus variedades (*P. colpodes* var. *venezuelense*), vive en las Antillas y la zona del mar Caribe de Colombia a Guayana Francesa.

Polypodium castaneum y *P. flagellare* son endémicas en pequeñas áreas de Centroamérica y, de acuerdo a la posición que ocupan en el cladograma, se puede suponer que probablemente su área de distribución ha disminuido en los últimos milenios al igual que *P. eatonii* en México. Por otro lado, *P. arcanum* se distribuye a lo largo de la sierra Madre Oriental y Occidental de México en ambientes más frescos y húmedos, pero no alcanza Centroamérica.

- a- *Polypodium fraternum*. La presencia en algunas de las escamas del rizoma de tricomas en el dorso de la lámina alrededor del punto donde se une con el pie, la lámina pinnada, las vénulas libres y areoladas (mixtas) en la lámina y numerosos haces vasculares en el pecíolo, la emparentan estrechamente con *P. subpetiolatum* y *P. echinolepis*. Estas es-

pecies tal vez puedan también formar parte de un grupo o de un género en el futuro, diferenciado de las especies con hojas pinnatisectas, vénulas laminares libres y haces vasculares secundarios en pecíolo en menor número, como *P. dulce*, *P. conterminans* y *P. martensii*, entre otras. Es necesario llevar a cabo un estudio taxonómico en el denominado grupo *P. dulce* (Moran, 1995), que aparece en este estudio con fuerte evidencia de ser heterogéneo. *Polypodium fraternum* se distribuye de México (Sierra Madre Oriental y Eje Volcánico Transversal) a Costa Rica.

- b- *Polypodium pleurosorum*. La presencia en el rizoma de escamas grandes, homogéneas en color y textura, no clatradas y sin tricomas dorsales; el pecíolo con varios haces vasculares secundarios que se fusionan a lo largo del raquis; las vénulas en la lámina anastomosadas que forman una hilera de aréolas fértiles costales y otra de aréolas discoides alternas e infértiles y las esporas pequeñas y tuberculadas, la emparentan estrechamente a *Phlebodium*. *Polypodium pleurosorum* se distribuye desde México (Oaxaca, ambas vertientes y sierra Madre del Sur y Occidental hasta Sinaloa), hasta Costa Rica.
- c- *Polypodium kunzeanum*. Se caracteriza por tener en el interior de las paredes de las celdillas en las escamas del rizoma una línea ennegrecida, los haces vasculares en el pecíolo con fusión tipo *Goniophlebium* y una peculiar anastomosis de las vénulas en la lámina que permite que se presenten tanto aréolas fértiles costales como aréolas discoides alternas fértiles. Es una especie de posición taxonómica inconsistente, con características únicas, cuya distribución va de Brasil, Perú hasta Costa Rica, en clima cálido.
- d- *Polypodium rhachipterygium*. Se caracteriza por poseer las escamas del rizoma tenuemente clatradas, muy pequeñas, el pecíolo con haces vasculares escasos, las vénulas en la lámina pueden o no estar anastomosadas, el tejido laminar glabro y los soros elongados. Su posición taxonómica es incierta, ya que presenta caracteres que la podrían emparentar tanto con especies de hoja pinnatisecta del grupo de *P. loriceum*, *P. dulce* o incluso *P. polypodioides*. De acuerdo con Lellinger (1993), *P. rhachipterygium* y *P. plectolepidioides* Rosenst. forman un grupo aislado dentro de los helechos goniofleboides por la presencia de soros elongados. Es necesario desarrollar más estudios en esta especie, endémica de los estados de Veracruz, Chiapas y Oaxaca en México, donde vive en el bosque tropical húmedo.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

A lo largo de este estudio se ha demostrado que el grupo de *Polypodium plesiosorum* originalmente propuesto por Moran (1995) es polifilético. Como resultado del análisis cladístico se reconocen ahora un grupo de *P. plesiosorum* compuesto de tres especies (*P. hispidulum*, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*). Las especies *P. arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii*, *P. flagellare*, *P. fraternum*, *P. kunzeanum*, *P. pleurosorum*, *P. rhachipterygium* y *P. feuillei*, reconocidas por Moran (1995) dentro del grupo *P. plesiosorum*, han sido segregadas.

Las especies del grupo *P. plesiosorum* reconocido aquí son ahora presentadas taxonómicamente. Las especies se ordenaron alfabéticamente. Se presenta una breve diagnosis del grupo, seguido por una clave dicotómica para determinar de las especies. Cada taxa es acompañado por la sinonimia correspondiente, por una descripción y por la referencia a los especímenes consultados; estos últimos se ordenaron de norte a sur y oeste a este de acuerdo al país y a la división política del mismo, con los nombres de los colectores de una misma localidad en orden alfabético. Además, se incluye una fotografía del tipo, así como los pormenores de su hábitat y su distribución geográfica y ecológica. Para los taxa que así lo requirieron, se incluyó una discusión acerca de los problemas taxonómicos o nomenclaturales.

GRUPO *Polypodium plesiosorum* Kunze*

Polypodium plesiosorum, *P. rhodopleuron* y *P. hispidulum* se caracterizan por tener las escamas del rizoma membranosas, glabras, poco densas, adpresas al rizoma (excepcionalmente libres y recostadas en algunos ejemplares de *P. plesiosorum* var. *pleiolori*), no clatradas pero con tendencia a presentar una doble textura (porción central de la escama con celdillas de paredes engrosadas y subesclerosadas y el lumen opaco, mientras que la porción marginal es membranosa translúcida), coloración castaña en la gama de los grises, mas oscura en la región central que en la marginal; en la lámina, las vénulas anastomosadas (excepcionalmente libres en algunos ejemplares de *P. plesiosorum* var. *plesiosorum*) forman una hilera de aréolas

*NOTA: sección modificada de Tejero-Díez y Pacheco (2004 b). Formato editorial original.

fértiles pentagonales y carecen de aréolas discoides, pueden o no tener un indumento de tricomas cateniformes. Número cromosómico $n=37$, contado en *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron* (Li, 1997). Las plantas de estas especies se distribuyen como epífitas o rupícolas, tanto en clima templado como cálido, en México y Centroamérica principalmente, a lo largo de la vertiente atlántica.

De las especies de *Polypodium* con venas anastomosadas, sin escamas en la lámina y hoja pinnatisecta, *P. plesiosorum*, *P. rhodopleuron* y *P. hispidulum* tiene un parecido morfológico con el grupo *Polypodium colpodes*. A diferencia de las tres especies mencionadas, las especies de este último grupo presentan escamas del rizoma orbicular-caudadas a lineares, con el ápice acuminado terminado en un pelo, son bicoloras con combinación de una gama de tonos castaño-rojizos en la parte central y marfil en la región marginal, la textura es uniforme, papiráceas y están erectas a recostadas; en la lámina, las aréolas fértiles son penta-, hexa- y hepta- angulares y generalmente presentan areolas infértiles entre las aréolas soríferas y el margen (el tratamiento taxonómico del grupo *P. colpodes* puede verse en Tejero-Díez y Pacheco, 2004^a -apéndice 1).

Clave para separar las especies del grupo *Polypodium plesiosorum*.

1. Hoja glabra, lámina de color verde-olivo a verde claro, con frecuencia presenta tonos rojizos marcando las vénulas.....*P. rhodopleuron*
1. Hoja con tricomas en los ejes y/o lámina, densa a glabrescente, lámina de color verde claro a glauco, en caso de tener tonos rojizos, éste tiñe parte de la lámina.
 2. Lámina con tricomas largos (1 a 2 mm); escamas del rizoma con doble textura.....
.....*P. hispidulum*
 2. Lámina glabra, ejes y venas con tricomas menores a 1 mm; escamas del rizoma uniforme o con tendencia a una doble textura pero nunca con la zona marginal membranosa sin color.....*P. plesiosorum*

1- *Polypodium hispidulum* Bartlett, Proc. Amer. Acad. Arts. 43: 48. 1907. *Holotipo*:

GUATEMALA. IZABAL: Los Amates, 11 feb. 1905, *Ch. C Deam 117* (GH!). Fig. 47.

Rizoma esbelto, ramificado, (1.9) 3.2 (4.3) mm de diámetro (hasta 6.8 mm cuando húmedo), superficie verde pajizo, laxamente cubierto por las escamas; filopodios ortósticos separados de 1.0 a 2.5 cm. Escamas del rizoma membranosas, con doble textura y bicoloras (las paredes de las células en la región media gruesas y la membrana de la lúmina con pigmento castaño concentrado a lo largo de las paredes, región marginal ancha y translúcida), margen entero a eroso, glabras, monomorfas, íntimamente adpresas (en seco, se marca el contorno corrugado del rizoma), ovadas a estrechamente lanceoladas, con la porción apical atenuada, (3.1) 3.8 (5.1) mm de longitud por (0.3) 1.0 (1.6) mm de ancho, ápice acuminado. Hojas erectas, (13) 26 (36) cm de longitud; pecíolo corto, proporción pecíolo/hoja (1/7) 1/5 (1/3), pajizo, glabro a puberulento o seríceo en el canal o en dirección acrópeta; lámina pinnatisecta, triangular, oblonga a ovado-lanceolada, (8) 10.6 (17) cm de ancho, proporción con respecto a la longitud (1/6) 2/5 (3/5), ápice graduado o subconforme con el sub-segmento terminal hasta 3 cm de longitud; segmentos 15 a 25 pares, lanceolados a oblongo- deltados, ápice agudo a redondeado, margen inconspicuamente serrado, par basal opuesto a sub-opuesto, surcurrentes, en ángulo recto o poco descendentes (hasta 100°), segmentos medios, sursumcurrentes, en ángulo recto y los segmentos apicales poco ascendentes; costa de color pajizo, piloso a pubescente en ambas superficies al igual que las venas; vénulas mediana a nulamente visibles, anastomosadas al menos en el 75 % proximal del segmento (excepcionalmente libres); aréolas fértiles pentagonales, inclinadas acroscopicamente 45° (60°); aréolas estériles ausentes u ocasionales; tejido herbáceo, medianamente grueso, de color verde claro o algo glauco, piloso en ambas superficies. Indumento de tricomas simples, catenados, erectos, de 0.5 a 1.0 mm, translúcidos. Soros circulares, inframedios, de 1.0 a 1.5 mm de diámetro. Esporangios con 0 a 2 tricomas lateroapicales de 0.2 mm. Espora sin color o algo amarillo, verrugada (granulada), perisporio delgado adpreso, long (40) 51 u (64), ancho (31) 36 u (44), alto (25) 34 u (40).

Distribución y ejemplares representativos examinados: MEXICO. VERACRUZ: Hidalgotitlán; La Es-cuadra, 17°19' N y 94°38.5' W, 7 agosto 1974, *P. E. Valdivia 1324* (XAL). San Pedro Sotepan; 1 km W de San Fernando, arroyo Sotepan, 3 agosto 1980, *R. Riba y col. II-48* (UAMIZ). Sgo. Tuxtla; rancho Ilusión, a 2 km de Santiago, 27 agosto 1997, *L. Zelaya 77* y *R. Riba* (UAMIZ). CHIAPAS: Ocosingo; 200 m al E de la cooperativa Benito Juárez, 5 nov. 1993, *A. Reyes y A. Challenger 2597* (MEXU). Cerro Bola al N de San Martín por la ruta 239, *T. Hawkins 1330* (MEXU, MO). En el arroyo Nayte, a 8 km al NE de cruceo Corozal camino Palenque a Boca Lacantún, 19 oct. 1984, *E. Martínez 8490 b* (ENCB, MEXU). 2 km SE Nvo. Guerrero a Boca Lacantún, 2 nov. 1985, *E. Martínez 14665, 14679* (MEXU, NY). 16 km NW Boca Lacantún rumbo a Palenque, 4 nov. 1985, *E. Martínez 14790* (MEXU). 14 km SE Nvo. Guerrero a Boca Lacantún, 7 enero 1986, *E. Martínez 15532* (GH, MEXU, NY). Nvo. Guerre-ro a 8 km al NE cruceo Corozal-Palenque rumbo a Boca Lacantún, 16°4' N y 88°59' W, 7 dic. 1986, *E. Martínez 16938 b* (MO). Nvo. Guerrero a Boca Lacantún, 26-29 enero 1986, *E. Martínez 16938* (F, MEXU, MO, UAMIZ). 4 km S ejido Benemérito de las Américas rumbo a Flor de Cacao, 18 feb. 1985, *E. Martínez 10838* (MEXU). Yaxchilán; a orillas Río Usumacinta, 26 feb. 1973, *D. E. Breedlove 33959* (DS). Yaxchilán, 16°53'53" N y 90°58'25" W, 13 dic. 1997, *M. A. Romero 3320* (MEXU). Alrededores de las ruinas de Lacanjá, 16 enero 1984, *F. Vázquez y S. Avendaño 1575* (MEXU, XAL). Alrededores del nuevo centro de población Velasco Suárez, selva Lacandona, 22 nov. 1976, *J. I. Calzada 2821* (XAL). 70 km al SW Palenque rumbo a Ocosingo, 4 dic. 1980, *D. E. Breedlove 48387* (CAS). Ocozo-coautla; km 3 al 45 al N Ocozocoautla a Mal Paso, 1971, 1973, 1979, *D. E. Breedlove 21878, 38245, 32822, 32878*, (DS, ENCB). km 24 Ocozocoautla rumbo Apicpac, 3 dic. 1988, *F. Pimentel 203* (UAMIZ). Reserva ecológica "El Ocote", 17 feb. 1986, *M. Palacios-Ríos 2897* (XAL). 26-28 km N Ocozocoautla a Mal Paso, 15 nov. 1971, *D. E. Breedlove 22436* (DS, F, MEXU). Palenque; zona ar-queológica Palenque, 17°29'17" N y 92°02'28" W, 22 marzo 2002, *D. Tejero Díez 4328* (IZTA, UAMIZ). 6-12 km al S Palenque a Ocosingo, 12 oct. 1972, *D. E. Breedlove 28848* (DS). Salto Misol Ha, 17°23'33" N y 92°00'00" W, 22 marzo 2002, *D. Tejero Díez 4329* (IZTA, UAMIZ). Solosuchiapa; 3-5 km arriba Solosuchiapa a Tapilula, 26 julio 1972, *D. E. Breedlove 26470* (DS). Yajalón; km 5 Yajalón a Petalcingo, 1984, *A. Méndez Ton 7142, 7199* (MEXU, NY). OAXACA: Tehuantepec; ca. Chiguzhé, 24 julio 1972, *B. Hallberg 1693* (MEXU, NY). Sgo. Lachiguiri; Lachiguiri, sur de Gugonelago, 18 dic. 1977, *J. Pérez Ortiz 251* (ENCB). Sta. Ma. Chimalapa; 4 km N Sta. María, vereda al paso de la cuenca, 16°56' N y 94°40'30" W, 30 nov. 1985, *H. Hernández 1858* (CHAPA, MO, NY, UAMIZ).



Fig. 47. *Holotipo de Polypodium hispidulum: Deam 117 (GH)*

BELICE. TOLEDO: entrada Las Cuevas B. M. Reserch Camp, 16°23'53" N y 89°08'37" W, 10 feb. 1997, *T. Hawkins 1078* (MEXU, MO). Toledo Camp, 29 enero 1986, *T. Hawkins 1330* (F, MEXU, MO).

GUATEMALA. ALTA VERAPAZ: Cubilquitz, dic. 1900, *H. Von Tuerckheim 8053* (GH, K, P). Cubilquitz, agosto 1904, *H. Von Tuerckheim II 216* (B, P). 2.5 millas NW Cubilquitz, 28 feb. 1942, *J. A. Steyermark 44318* (F). Huehuetenango; 10 millas al SE Barillas, sierra Cuchumatanes, 11 julio 1942, *J. A. Steyermark 48520* (F). PETÉN: Dolores, Valle de Dolores, 29 sep. 1961, *E. Contreras 3000* (GH). Sin localidad: 1 ago. 1920, *H. Jonson s.n.* (CHAPA, NY).

HONDURAS. FCO. MORAZÁN: Tatumbla, Carretera rumbo a Danli 101, 23 sep. 1983, *E. Lara 44* (BM).

Forma biológica y microambiente: principalmente epífita y en ocasiones hemigeófitas humícolas (sobre rocas o suelo), rizomatosa colonial, de hojas erectas.

Hábitat: especie termohigrófila, generalmente abundante en bosque cálido ripícola y en el borde o ambientes abiertos del bosque tropical perennifolio o subperennifolio y en menor medida en bosque tropical caducifolio; entre 120 y 900 m s.n.m.

Distribución: México (Ver., Oax., Chis.), Belice, Guatemala y Honduras.

Discusión: Esta especie se encuentra poco representada en los herbarios, tal vez por su escasa presencia en el campo. Entre las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum*, es quizá la que menos problemas taxonómicos y nomenclaturales presenta; el tipo de indumento foliar con tricomas catenados, erectos, grandes y las escamas del rizoma con doble textura y color la hace única e inconfundible, incluso con respecto a las especies más cercanas como son *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*.

2- *Polypodium plesiosorum* Kunze, *Linnaea* 18: 313. 1844 [1845]. *Lectotipo*: (designado por Tejero-Díez y Pacheco, 2004 b) MÉXICO. VERACRUZ: *Leibold 90* (P!, herb. Doefler marcado por Kunze con el número 50; *isolectotipos* P?, en herb. Roemer y P!, en herb. Doefler). *Sintipo*: MÉXICO. VERACRUZ: *Leibold 91 ad partem*. (P!). *Goniophlebium plesiosorum* (Kunze) Fée, *Mém. Foug.* 9: 24. 1857. *Polypodium loriceum* L. var. *plesiosorum* (Kunze) J. Bommer y H. Christ., *Bull. Soc. Bot. Belgique* 35(1): 221. 1896. **NOTA**: Los tipos *Leibold 90* y *91* procedentes del herbario Roemer, citados en la publicación de Kunze (op. cit.) y supuestamente depositados en (LZ), no han sido localizados recientemente por varios autores (Smith, 1981 y Mickel y Beitel, 1988) por lo que se puede asumir que se destruyeron en la segunda guerra. Sin embargo, en el herbario (P) se encontraron sintipos. El ejemplar *Leibold 90*, marcado por el propio Kunze con el número 50, presumiblemente puede ser el material originalmente mencionado en la publicación y por tanto fue considerado en este estudio como lectotipo.

Rizoma esbelto, ramificado, (2.5) 3.4 (6) mm de diámetro (hasta 9.8 mm cuando húmedo), superficie verde a pajizo-castaño, laxamente cubierto por las escamas; filopodios de la línea ortóstica separados de 1.4 a 3.5 cm. Escamas del rizoma membranosas, con paredes de las células en la región de la costa y punto de inserción esclerosadas en diferentes magnitudes, concoloras o sub-bicoloras en tonos castaños a beige con tonos rojizos o amarillentos, margen entero o con algunas papilas, superficie glabra, monomorfas a sub-dimorfas; las escamas del cuerpo íntimamente adpresas (en seco, se marca el contorno corrugado del rizoma), anchamente ovada a ovado-lanceoladas, con la porción apical corto atenuada a cimbiforme, (2) 4 (6.8) mm de longitud por (1) 2.2 (3.5) mm de ancho, ápice obtuso; escamas de los meristemos apicales y/o foliares erectas o encorvadas, iguales a las del cuerpo u ovado-lanceoladas a lanceoladas (2.5) 4.8 (6.1) de longitud por (0.8) 1.2 (1.5) de ancho, con la porción apical corto atenuada aguda. Hojas erectas (arqueadas en los individuos epífitos), (10) 42 (75) cm de longitud; pecíolo mediano, proporción pecíolo/hoja (1/4) 1/3 (1/2), pajizo a verdoso-pajizo (algunas poblaciones castaño oscuro), glabro a glabrescente en dirección acrópeta o pubescente a lo largo del canal; lámina pinnatisecta, triangular-oblonga a lanceolada, (6) 10 (18) cm de ancho, proporción ancho/longitud (1/6) 1/3 (4/5), ápice subconforme (2/3 de los ejemplares observados) hasta de 4

cm de longitud o graduado; segmentos (10) 23 (41) pares, lanceolados a oblongo-lanceolados, ápice agudo a redondeado, margen crenado, par basal opuesto a sub-opuesto, surcurrentes, en ángulo recto o poco descendentes (90 a 125°), segmentos medios, sursumcurrentes, en ángulo recto y los segmentos apicales poco ascendentes; costa de color beige claro a beige-castaño, de glabrescente a densamente puberulenta en la superficie adaxial y glabra a medianamente pubescente en la cara abaxial; venas medianamente pubescentes en la cara adaxial y glabro a glabrescente en la abaxial; vénulas mediana a nulamente visibles, anastomosadas al menos en la mitad proximal (excepcionalmente libres); aréolas fértiles pentagonales, inclinadas acroscopicamente entre 40 y 45°; aréolas estériles ausentes u ocasionales; tejido herbáceo medianamente grueso, verde-amarillento en tonos claros a algo oscuros, glabro en ambas superficies. Indumento de tricomas simples, cateniformes, erectos, de 0.1 a 0.3 (0.4) mm, translúcidos. Soros circulares, inframedios, 1.5 a 2 mm de diámetro. Esporangios sin epiparáfisis. Espora color amarillo a ámbar, forma elíptica (2:1 a 3:2), exosporio averrugado homogéneo; perisporio muy delgado (deja entrever al exosporio) a ausente, pliegues casuales y ocasionalmente con cuerpos esferoidales.

Discusión: *Polypodium plesiosorum* presentan un mayor conflicto taxonómico con *P. rhodopleuron* por la estrecha similitud morfológica. Esta similitud ha ocasionado que *P. rhodopleuron* se considere sinónimo de *P. plesiosorum* (Christensen, 1905-1906) o como una variedad del mismo (Stolze, 1981). Además, *P. plesiosorum* presenta una amplia variación morfológica y una vasta distribución geográfica y ambiental que ha ocasionado que se le ponga numerosos nombres. Por ello, en distintos estudios florísticos, existen contradicciones en las diagnosis y distribución de ambas especies (Conzatti, 1946; Mickel y Beitel, 1988; Moran, 1995; Smith, 1981, Vareschi, 1968). Sin embargo, los trabajos citogenéticos de Haufler y Raunker (1995) y Li (1997), permiten establecer sin duda la individualidad de estas dos especies y un alto grado de aislamiento reproductivo entre ellas; en la tabla VI se puede observar una comparación morfológica entre estas dos especies que permite diferenciarlas con mayor exactitud (para mayor detalle consultar a Tejero-Díez y Pacheco, 2004b en el apéndice 1).

Clave para determinar las variedades:

1. Segmentos basales de la lámina predominantemente surcurrentes; segmentos aproximados, alguno de los cuales (generalmente los superiores) incluso se traslapan en ocasiones; margen generalmente crenado a serrado. Escamas del rizoma monomorfas.....
.....*P. plesiosorum* var. *pleiolori*
1. Segmentos basales de la lámina sursumcurrentes (excepto el par basal); segmentos generalmente separados; margen inconspicuamente crenado. Escamas del rizoma monomorfas a dimorfas (diferencia de forma y tamaño entre las escamas del cuerpo del rizoma y las meristemáticas foliares y/o caulinarias).
 2. Escamas del rizoma monomorfas a sub-dimorfas (y en este caso las escamas de las regiones meristemáticas estrechamente ovadas, cortamente atenuadas); lámina verde amarillenta, raramente con tintes rojizos.....*P. plesiosorum* var. *plesiosorum*
 2. Escamas del rizoma evidentemente dimorfas; las de las regiones meristemáticas lanceolado-lineares, terminadas en un ápice largamente atenuado piliforme; lámina glauca, clara, generalmente con tintes rojizos.....*P. plesiosorum* var. *rubicundum*

2.1- *Polypodium plesiosorum* Kunze var. *plesiosorum*

Polypodium gonatodes Kunze, Linnaea 23: 278, 318. 1850. *Sintipos*: GUATEMALA. *H. V. Houttean 1849* (en *Hortus Lipsiensis*, probablemente destruido durante la II guerra mundial). *Ibidem H. V. Houttean 1848* (no localizado; probablemente destruido) (sinónimo de *P. plesiosorum* según Christensen, 1905-1906).

Polypodium confluens Liebm., Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturvidensk. Math. Afd. sér. 5, 1: 101. 1849. nom. illeg., non R. Brown, 1810. *Lectotipo*: (designado por Smith, 1981) MÉXICO. PUEBLA: Chinautla. *Liebmann s.n.* [*Pl. Mex.* 2716; *Fl. Mex.* 696] (C!; *isolectotipos*: BM!, K!, fragmento en US!).

Goniophlebium molestum Fée, Mém. Foug. 8: 92. 1857. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ: ca. Huatusco, entre Orizaba y Córdoba, *W. Schaffner 180* (*holotipo* P!). *NOTA*: sobre la

misma cartulina hay dos ejemplares montados; ambos la misma especie con variación en el color del pecíolo, aspecto normal en algunas colonias de *Polypodium plesiosorum* por lo que no debe establecerse tipos diferentes, tal como sugieren las anotaciones en la cartulina. *Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *molestum* (Fée) E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 81. 1872. NOTA: en la publicación se menciona como Tipo a *W. Schaffner 181* supuestamente en (P?), sin embargo debe ser un error, ya que Fée (op. cit.) estableció el número *W. Schaffner 180*. Fournier (op. cit.: 81) menciona además el siguiente material: SAN LUIS POTOSÍ: vía a San Luis, *V. O'Housl 80* (P!). MÉXICO. VERACRUZ: Mirador, *Liebman s.n.* (P!). MÉXICO. VERACRUZ; Córdoba, valle de Córdoba, *M. Bourgeau 1943 ter.* (P!, +2; B!). MÉXICO. VERACRUZ: Ca. Orizaba *M. Bourgeau 2314* (P! +3; GH!). MÉXICO. *Botteri y Sumichrast 1467, 1469* (P?).

Goniophlebium anisomeron Fée, Mém. Foug. 8: 93. 1857. *Lectotipo*: (designado por Tejero-Díez y Pacheco, 2004b) MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba *W. Schaffner 182 ad partem.* (P!; *isolectotipo*, K!). *Sintipo*: *W. Schaffner 458* (P?). *Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 81. 1872.

Goniophlebium calaguala Fée, Mém. Foug. 8: 93. 1857. *Tipo*: MÉXICO. DISTRITO FEDERAL: Coyoacán, Pedregal de San Ángel, *W. Schaffner s.n.* (*holotipo*: RB; *isotipo* MEXU!, P!). NOTA: Christensen (1905-1906) la consideró coespecífica de *Polypodium falcaria* Kunze y Hensen (1990) de *P. lasiopum* Klotzsch; sin embargo, se trata de malas determinaciones. En el valle de México no hay evidencias de la presencia de especies del grupo de *P. loriceum*, grupo al cual corresponden las mencionadas (Tejero-Díez y Arreguín, 2004).

Polypodium anisomeron (Fée) E. Fourn. var. *elongatum* E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 81. 1872. *Lectotipo*: (designado por Tejero-Díez y Pacheco, 2004) MÉXICO. VERACRUZ; Orizaba, ca. Orizaba, *W. Schaffner s.n.* (P! en herb. Fée; *isolectotipo* K!). *Sintipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, Ixhuatlancillo, *M. Bourgeau 3061bis* (P!, *isosintipo* U!).

Polypodium anisomeron (Fée) E. Fourn. var. *genuinum* E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 81. 1872. *Lectotipo*: (escogido por Tejero-Díez y Pacheco, 2004b) MÉXICO. VERACRUZ; Orizaba, ca. Ixhuatlancillo *M. Bourgeau 3062* (P!; *isolectotipos*: BM!, C!, GH!, NY!). *Sintipos*: MÉXICO. VERACRUZ; Córdoba, valle de Córdoba, *Bourgeau 1434* (P! +2; *isosintipos*:

- F!, MEXU!, UC). MÉXICO. *Botteri y Sumichrast 1474* (P?). MÉXICO. VERACRUZ: ca. San Pedro Nolasco, *Jurgersen 893* (K!). MÉXICO. *Vauthier 598* (P?).
- Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *pectinatum* E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 81. 1872. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ; valle de Córdoba, *Bourgeau 1943 bis* (*holotipo*: P!; *isotipos* B!, K!)
- Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *abortivum* E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 82. 1872. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, región Orizaba, *Bourgeau s.n.* (*holotipo*: P!).
- Polypodium feei* E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 82. 1872. Nom. illeg., non Mett., 1857. *Lectotipo*: (designado por Tejero-Díez y Pacheco, 2004b) MÉXICO. OAXACA: Cordillera, *Galeotti 6412* (P!; *isolectotipo* US! fragmento, NY! segmento). *Sintipos*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, cercanía de Orizaba, *Botteri y Sumichrast 1422* (MPU!, Herb. LeSourd), *1422 b* (P!). *NOTA*: *Botteri y Sumichrast 1422a* (P!) en realidad es *Polypodium rhodopleuron* Kunze.
- Polypodium van-heurckii* E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 82. 1872. *Lectotipo*: (designado por A. R. Smith, 1981) MÉXICO. VERACRUZ: región de Orizaba, ca. Escamela, *Botteri y Sumichrast 1471b* (P! herb. van Heurck).
- Polypodium pachyrhizon* H. Christ, Notul. Syst. (Paris) 1: 231. 1910. *Lectotipo*: (designado por A. R. Smith, 1981) MÉXICO. MICHOACÁN: al W de Punguato, *Arsène 2588* (P!; *isolectotipos* B!, MPU!).
- Polypodium rossii* H. Christ ex H. Ross, Mem. Acad. Nac. Ci. Antonio Alzate 32: 191. 1912. *Tipo*: MÉXICO. MORELOS: Cuernavaca, Santa María. *Ross Fl. Mex. 281* (*holotipo*: M, foto en BM!).
- Goniophlebium stramineum* Underw. ex Conzatti, Fl. Tax. Mex. 1(2): 105. 1939. Nom. nud. *Basado en*: MÉXICO. PUEBLA: ca. estación FFCC. Honey, *Pringle 8980* (P! +3; *distribuido en*: CAS!, GH!, MEXU!, MO! +3, US!).

Es una variedad cuyas principales características que la diferencian son las anotadas en la clave. Sin embargo, presenta amplia variación en las escamas del rizoma (de monomorfas a subdimorfas), concoloras a sub-bicoloras en tonos castaño-amarillentos a beige) y grado de pubescencia en costa y venas. Espora: long. (48)58(72) μ , ancho (38)43(55) μ y alto(31)42(48) μ .

Distribución y ejemplares representativos examinados: MÉXICO. COAHUILA: Monclova, Gloria montains, 3 agosto 1939, *E. G. Marsh* 1926 (F, GH). Zapolinamé, Las Cabritas en, 2 octubre 1942, *E. Lyonnet s.n.* 421000002 (CAS, IEB, MEXU). NUEVO LEÓN: Santiago, Camino entre cola de Caballo y Adjuntas, 27 septiembre 1975, *R. Aguirre* 513 (ENCB, XAL). Garza García, Meseta Chipingol, 15 abril 1976, *R. Aguirre* 741 (ENCB). Entre Sta. Catarina y Santiago Hisitoca, 26 agosto 1976, *R. Aguirre* 910,912 (ENCB). Santiago; salto Cola de Caballo, 1975, *R. Aguirre* 688, 683, 672, 684, 679, 685, 678 (ENCB). Zaragoza, Río Blanco (cabecera), 31 diciembre 1978, *G. B. Hinton* 17515 (ENCB, IEB). Villa Santiago, al S de Monterrey, ca. Villa Santiago (6 km E), 25°22' N y 100°8' W, 15 mayo 1964, *I. W. Knobloch* 1976 (MICH, US). Sierra de la Silla, frente a la Cd. de Los Niños, Sierra de la Silla, 12 febrero 1978, *J. Moya R.* 35 (MEXU). Guadalupe, Rincón de la Sierra, 15 junio 1986, *R. Rodríguez* 131 (ENCB, UANL). Monterrey, SW Monterrey en Mesa Chapinque, 16 noviembre 1958, *R. C. Rollins y R. M. Tryon* 5869 (GH, US). Monterrey, salto Cola de Caballo, 20 millas Monterrey por fed. 85, 25°02'30" N y 100°10' W, 1 marzo 1983, *G. Yatskievych* 83-80 (MO). Monte Morelos, km 20 Carr. La Palma-Rayones, 25 febrero 1991, *S. Zamudio et al.* 6198 (IEB, UAMIZ, XAL). TAMAULIPAS: Marmolejo, Pico del Diablo ca. Marmolejo, 12 agosto 1930, *H. H. Bartlett* 10913 (MICH), 11171 (MEXU, NY, US). Ocampo, 32 km E de Tula a Ocampo, 3 septiembre 1986, *D. E. Breedlove* 63690 y *B. Anderson* (CAS). Mina La Homogenca, hasta el parte-aguas de la Sierra San Carlos, 28 septiembre 1985, *O. L. Briones V.* 2047 (MEXU). Jaumave, Sierra de San Luis, enero 1937, *H. W. Von Rozynski* 683 (NY). 10 Km NW El progreso y 18 km NW Ocampo, 23° N y 99°30' W, 22 agosto 1941, *J. R. Stanford et al.* 1066 (GH, MO, NY, US). Gómez Farias, Reserva de la Biosfera El Cielo, 23°03'32" N y 99°12'25" W, 9 agosto 2000, *D. Tejero-Díez* 4148 (IZTA). SAN LUIS POTOSÍ: Cd. Maíz, 20 millas E Cd. Maíz-ruta 80, 1 agosto 1960, *J. T. Mickel* 568 (NY, MICH). Región de San Luis Potosí, agosto 1878, *C. C. Parry y E. Palmer* 973 (BM, F, MO, NY). Ca. Álvarez, 13 julio 1904, *E. Palmer* 175 (F, GH, K, MO, NY, US). 22 km W Sta. Catarina por carr. No. 86 y 49, 22°05' N y 100°40' W, 29 septiembre 1965, *K. Roe & E. Roe* 2193 (MICH). Cd. Maíz, 27 km al E de Cd. Maíz fed. 80 (km 235), 22°30' N y 99°25' W, 2 octubre 1965, *K. Roe & E. Roe* 2378 (MICH, US).

Rayón, 15 km E Rayón a Cd. Valles, 12 septiembre 1967, *J. Rzedowski 24461* (ENCB, NY). San Miguelito, septiembre 1877, *W. Schaffner 40* (P). Tamasopo, estación microondas Tortugas: Km 82.5 entre Tamasopo y Río Verde, 21°53'26" N y 99° 32'40" W, 11 agosto 2000, *D. Tejero-Díez 4161* (IZTA). VERACRUZ: Actopan, carr. Jilotepec-La Concha, ca. Jilotepec, 29 diciembre 1975, *S. Avendaño et al. 44* (F, IEB). Coatepec, 7 noviembre 1908, *C. R. Barnes y W. J. G. Land 596* (F, XAL). Orizaba, región de Orizaba, 23 abril 1866, *M. Bourgeau 2887a* (C) 2887 (K, MPU, P Herb. Cerol). Huatusco, cascada Tenexamaxa, 19°08' N y 96°54' W, 02 septiembre 1981, *J. I. Calzada 7991* (XAL). Orizaba, Cabeza del Valle de Orizaba, 13 enero 1938, *E. B. Copeland 131* (BM, P). Aguas Santas por Mirador, noviembre 1841, *Herb. C. Christensen s.n.* (P). Ixtaczoquitla, Cuahutlapan, 18°51' N y 97°01' W, 7 agosto 1976, *R. B. Faden y A. J. Faden 76/170* (F, P). Tlacolulan, Xoxotla, 19°44' N y 97°01' W, 25 octubre 1984, *J. García-Orta 93* (XAL). Cuauhtlalpan, Ixtaczoquitla, 18°5' N y 97°0' W, 08 julio 1976, *G. E. Facen y A. Facen 170* (MEXU, XAL). Jalapa, Cerro Macultepec, 19°33' N y 96°55' W, 14 noviembre 1979, *J. López García y J. Palma 60* (F, IEB, XAL). Entre Córdoba y Orizaba ruta 150, 15 agosto 1960, *J. T. Mickel 738* (MICH, NY). Jalapa; Banderilla, salto El Gato, río Sermeño, 10 septiembre 1964, *A. Rebolledo s.n.* (ENCB). Córdoba, Amatlán; 8 km SSE Córdoba, 11 octubre 1964, *J. Rzedowski 18889* (ENCB, MICH). Fortín de las Flores, Fortín a Orizaba, Barrancas, mayo 1948, *J. Sánchez 573* (US). Huayacocotla, aprox. 5 km al este de Huayacocotla, rumbo a Tlalchichica, 20°30'38" N y 98°27'54" W, 2 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4242* (IZTA, UAMIZ). Jilotepec, Alrededores de El Esquilón, entre Jilotepec y Naolinco, 19°38'20" N y 96°56'29" W, 15 enero 2002, *D. Tejero Díez 4318* (IZTA, UAMIZ). Maltrata, km 235 fed. 150 entre Orizaba y Puebla, 18°52'01" N y 97°16'11" W, 27 marzo 2002, *D. Tejero-Díez 4330* (IZTA, UAMIZ). Pto. de Aire W de Acultzingo a Tehuacán 150, septiembre 1962, *D. Ugent y R. Flores 2374, 2366, 2497, 2420* (NY). Ocotitlán, Ocotitlán, 19 febrero 1979, *F. Ventura 15781* (ENCB, IEB). Acatlán, 6 enero 1975, *F. Ventura 10750* (ENCB, MEXU). Acajete, La Joya, 1 abril 1982, *F. Ventura 19580* (ENCB, UAMIZ). Jalapa, Cerro Macultepec, 18 noviembre 1974, *F. Ventura 10688* (MEXU, UAMIZ). NAYARIT: Ahuacatlán, 3.5 millas NW Ahuacatlán; base Volcán Ceboruco, 13 agosto 1959, *C. Feddema 462* (CAS, MICH).

Ahuacatlán, 5 millas SE Ahuacatlán a Barranca el Oro, 25 agosto 1957, *R. McVaugh 16353* (MICH, NY, US). 9 millas N Compostela, 28 agosto 1957, *R. McVaugh 16497* (MICH, US). Ahuacatlán, 6.5 millas NW de Ahuacatlán volcán Ceboruco, 13 agosto 1963, *J. T. Mickel 1371* (NY). JALISCO: Tapalpa, 2 millas E Tapalpa, 30 octubre 1960, *R. McVaugh 20530* (CAS, MICH, MO, NY). Tlajomulco, Arroyo de Aguas, 14 agosto 1970, *J. Rzedowski 27498* (ENCB, MICH). HIDALGO: Mineral del Chico, carr. Pachuca-Zacualtipán, 28 febrero 1982, *H. Alzate 17* (CHAPA, ENCB, UAMIZ). Jacala, a 41 millas de Zimapán por la fed. 85 a Tampico, 30 diciembre 1970, *D. Dunn W. y Enright 17406* (ENCB). Jacala, rancho Viejo, 11 agosto 1946, *G. L. Fisher 46209* (US). S. M. Regla, El Carmen, diciembre 1937, *E. Lyonnet 2004* (US). Zimapán, km 238 entre Zimapán y Jacala; San Vicente, 9 agosto 1942, *H. E. Moore 4428* y *C. E. Wood* (GH). Tlahuelompa, 2 diciembre 1973, *R. Riba 777* (MEXU). Pachuca, Mineral del Chico P.N., 15 marzo 1925, *C. R. Orcutt s.n.* (CAS). Omitlán, El Carmen, febrero 1948, *H. Sánchez-Mejorada 170* (US). Jacala, 6 millas NE Jacala, 18 julio 1941, *R. W. Storer 86* (MICH). Tenango de Doria, Km 11 (estatal 126), entre Metepec y Tenango de Doria, 20°17'31" N y 98°17'20" W, 1 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4223* (IZTA). Agua Blanca, cascada San Pedrito; a 2.5 km al NNW de Agua Blanca, 20°23'24" N y 98°14'22" W 2 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4239* (IZTA). Zacualtipán, 1 km al W de Carpinteros (4 km al SE de Zacualtipán, 20°34'28" N y 98°33'29" W, 3 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4246* (IZTA). Molango, Laguna de Atezca, Molango, 20°48'12" N y 98°44'41" W, 3 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4248 b* (IZTA). Zacualtipán, km 2 del empalme a Tianguistengo, 20°34'9" N y 98°39'54" W, 2 marzo 2002, *D. Tejero-Díez 4324* (IZTA, UAMIZ). QUERÉTARO: Jalpan, 1 km al S de La Esperanza, 9 enero 1990, *E. Carranza 2292* (IEB, MICH). Pinal de Amoles, La Cuesta, 3 km al S de Escanelilla, 14 diciembre 1983, *R. Fernández Nava y M. Acosta 2134* (ENCB, MEXU), *2175* (ENCB, NY). San Joaquín, Las Ranas 2 km N San Joaquín, 25 agosto 1986, *R. Fernández Nava 3588* (ENCB, IEB, NY). Landa de Matamoros, Cañada de las Moras, 3 km al NW de Tilaco, 8 enero 1990, *E. González P. 1374* (IEB). San Joaquín, 2 km al N de San Joaquín ruinas Las Ranas, *E. Morales 6* (CHAPA, ENCB, IEB, UAMIZ). Cadereyta de Montes, 70 km delante de Vizzarrón rumbo a Jalpan, 6 octubre 1985, *G. Rodríguez S. 14* (IEB). Jalpan, 1.5 km al E de

El Saucito, 7 diciembre 1987, *H. Rubio 1393* (IEB, XAL). Landa de Matamoros, 2.5 km al E de El Sabino, 22 febrero 1989, *H. Rubio 2727* (IEB, UAMIZ). Landa de Matamoros, 2.5 km S del Aguacate, 21 octubre 1989, *H. Rubio 1244* (IEB, UAMIZ). Pinal Amoles, ca. Huazmazontla sobre la carr. a Jalpan, 15 enero 1989, *J. Rzedowski 48138* (IEB, UAMIZ, XAL). Landa de Matamoros; 12 km al S de El Lobo-Agua Zarca, 21 febrero 1987, *J. Rzedowski 42593* (IEB, UAMIZ, XAL). Cadereyta, alrededor de El Doctor, 11 octubre 1988, *J. Rzedowski 45071* (IEB, MEXU, NY, UAMIZ). Km 232 (fed. 120), inicio desviación a Valle de Guadalupe, 21°16'25" N y 99°09'32" W, 5 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4252* (IZTA, UAMIZ). A 2 km de la desviación Paso del Lobo-Agua Zarca, 21°15'47" N y 99°07'10" W, 6 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4260 b* (IZTA, UAMIZ). Pinal de Amoles, Km 162 (fed. 120) entre Pinal de Amoles y Jalpan, 21°11'03" N y 99°34' W 9 agosto 2000, *D. Tejero-Díez 4132* (IZTA, UAMIZ). Jalpan, 10 km al E de S. P. Escamela rumbo a Jalpan, 3 julio 1987, *S. Zamudio y H. Díaz Barriga 5182* (IEB, UAMIZ). Pinal de Amoles, 3 km al SE de San Pedro El Viejo, 8 febrero 1988, *S. Zamudio 6142* (IEB). GUANAJUATO: San Luis de la Paz, 2 km de Mesas de Jesús rumbo al Vergel, 20 julio 1992, *H. Díaz Barriga y E. García 7103* (IEB, UAMIZ). Jerécuaro, Cerro de Puruagua, 28 octubre 1987, *J. Rzedowski 45457* (IEB). 13 km al W Xichó carretera a S. L. de la Paz, 30 octubre 1986, *J. Rzedowski 41583* (IEB, MEXU UAMIZ). PUEBLA: Zacatlán, Rcho. Sta. Teresa, 19°45'35" N y 97°56'34" W, 10 noviembre 1998, *J. L. Contreras J. 6285* (MEXU). Necaxa, presa Infierno, diciembre 1954, *E. Lyonnet s.n. 541200006* (CAS, MEXU). Cuetzalan, Apulco, potrero ca. cañada, 4 agosto 1993, *I. Oble 2 y L. Pacheco* (IEB, UAMIZ). Honey, ca. estación FFCC., 1 mayo 1904, *C. G. Pringle 8980* (C). *Ibidem*, 7 octubre 1909, *G. C. Pringle 15707* (CAS, F, US). Zacapoaxtla (desviación Puebla-Cuetzalán), 19°52'13" N y 97°35'08" W, 23 octubre 2000, *D. Tejero-Díez 4219, 4220* (IZTA). Cascada La Gloria, ca. Apulco, 19°54'34" N y 97°37'04" W, 21 octubre 2000, *D. Tejero-Díez 4205* (IZTA). Teziutlán, Las Coles, 11 diciembre 1969, *F. Ventura 219* (ENCB, F, MICH +2), 220 (CAS, ENCB, MICH, NY). MÉXICO: Ixtapaluca, km 30 carr. Libre México-Puebla, 7 marzo 1982, *R. Cuéllar 24* (CHAPA, IEB, MEXU). Amanalco, 2 millas W Amanalco fed. 56, 9 agosto 1960, *J. T. Mickel 678* (MICH, NY). Tenancingo, salto Santa Ana, a 3.5 km NWW de Tenancingo, 18°58'05" N

y 99°38'10" W 22 abril 2000, *D. Tejero-Díez 4066* (IZTA, UAMIZ). DISTRITO FEDERAL: Coyoacán, pedregal de San Angel, octubre 1875, *W. Schaffner 1170* (NY +3), *s.n.* (P). MICHOACÁN: Morelia, Punguato 29 agosto 1912, *Arsène 8394* (L, P +2). Pátzcuaro, cerro Los Lobos entre Pátzcuaro y Morelia, 24 julio 1985, *H. Díaz Barriga 1189* (CHAPA, ENCB, IEB, MEXU). Tzintzunzan, rcho. Los Corrales, 11 octubre 1985, *H. Díaz Barriga 1403* (ENCB, IEB, UAMIZ). Chilchota, 3.5 km al S de Carapan, 29 octubre 1981, *F. Lorea 1771* (IEB). Pátzcuaro, Nvo. Tatumba, 12 noviembre 1890, *R. L. Oliver et al. 739* (GH, MICH, MO). Morelia, camino a Zapote vía Morelia, 21 agosto 1909, *E. Rosenstock fl. Mex. 13* (BM). Sta. Clara del Cobre, ca. Agua Verde, Lago Zirahuén 29 noviembre 1987, *J. Rzedowski 46101* (UAMIZ). Erongarícuaro, malpaís cercano a Tócuaro, 2 octubre 1994, *J. Rzedowski 51642* (IEB, MEXU). Morelia, ca. Zintzio, cañada río Grande, 21 octubre 1987, *J. Rzedowski 45317* (IEB, UAMIZ, XAL). Huaniqueo, a 0.8 km al NE del Pedregal Grande, 3.3 km al NE de Coeperío, 15 octubre 1992, *P. Silva-Sáenz 417* (IEB). Pátzcuaro, ca. Los Tanques, 6 km al S de Pátzcuaro, 19°27'36" N y 101°36'49" W, 1 febrero 2002, *D. Tejero-Díez 4320* y *S. Zamudio* (IZTA). Pátzcuaro, ca. Agua Verde perímetro lago Zirahuén, 19°25'27" N y 101°45'10" W, 2 febrero 2002, *D. Tejero-Díez 4322* y *S. Zamudio* (IZTA). MORELOS: Valle Tepeite, ca. Cuernavaca [Sierra de Ocuilan], septiembre 1936, *E. Lyonnet 1495* (US). Ibídem, octubre 1937, *E. Lyonnet 1833* (US). Ibídem, septiembre 1941, *E. Lyonnet 3342* (US), *3392* (CAS, MEXU). Ibídem, 17 septiembre 1938, *E. Lyonnet 2426* (CAS, IEB, MEXU). Pedregal el Tepozteco, septiembre-octubre 1955, *E. Lyonnet s. n. 551000003* y *550900015* (MEXU). GUERRERO: Omiltemi, 13 julio 1952, *C. M. Rodoell 3048* (MICH). OAXACA: Ixtlán, Barranca la Cumbre a 25 Km de Oaxaca rumbo a Tuxtepec, 1 agosto 1981, *A. García M. 651 et al.* (MEXU, MO). Teotitlán, Tenango entre Jalapa y S. Martí Caballero, 5 octubre 1971, *B. Hallberg 1394; 1363* (NY). Cuicatlán, ca. Teutila, 25 septiembre. 1973, *J. T. Mickel 7281; 7285* (NY). Ixtlán, 8 km E Ixtlán y N Capulapan, 5 octubre 1970, *J. T. Mickel 5276, 5315* y *S. W. Leonard* (MEXU, NY). Ixtlán, 76 km N Ixtlán ruta 175; 4 km S Vista Hermosa, 20 septiembre 1973, *J. T. Mickel 7147* (NY). Ixtlán, 2-6 km NE Natividad a Llano Verde, 5 octubre 1972, *J. T. Mickel 7027, 7036* y *L. Pardue* (NY). Mixes, lad. N Zempoaltepec entre Tontotepec y Candelaria, septiembre 1970, *J. T. Mickel 4614*,

4685, 4772 y *S. Leonard* (NY). Teotitlán, 22 a 29 km NE Teotitlán a Huautla, 1969-1970, *J. T. Mickel 4121, 4539* (MEXU, NY). Tlaxiaco, 38 km SW Tlaxiaco y 52 NE Pu-tla, octubre 1969, *J. T. Mickel 3937* (MICH, NY). Huautla, 8 km NE Huautla rumbo a Chilchotla, 18 abril 1975, *J. Rzedowski 32806* (ENCB). Dto. Mixe, Totontepec, 1 km al N de la desv. a Villa Alta, cerca 7.5 km al S de Totontepec, 17°14' N y 96°05' W, 25 febrero 1988, *R. Torres Colín 11784* (MEXU). CHIAPAS: San Cristóbal de las Casas, cerro Huitepec, W de S. Cristóbal de las Casas, 5 diciembre 1971, *D. E. Breedlove 23020* (F, MEXU, NY). Motozintla, 11 km NW de la Unión carr. A Motozintla, 27 junio 1972, *D. E. Breedlove 25778* (DS). Villa Corzo, Cerro Bola al W de Villa Corzo, 10 diciembre 1972, *D. E. Breedlove 30184* (DS). Cintalapa, 16 km NW Rizo de Oro a Colonia Figueroa, 8 enero 1973, *D. E. Breedlove 31325* (NY). El Porvenir, 3-4 km W El Porvenir a Siltepec-Huixtla, 17 enero 1973, *D. E. Breedlove 31752* (DS, F, MEXU, MICH). La Concordia, 96 km S de México, carr. 190 en camino a Nuevo Concordia, 10 octubre 1974, *D. E. Breedlove 38479* (MEXU). Km 99 (fed. 195) entre Pichucalco y Chiapa de Corzo, 17°07' N y 92°52' W, 17 febrero 1987, *T. B. Croat et al. 65161* (MEXU, MO). Pueblo Nuevo, Salistahuacán, en la reserva nat. Yerbabuena, 2 km al NO del Pbo. Nvo. Solistahuacán, 14 febrero 1990, *A. R. García 1599* (INB, MEXU). Huistán, desv. Las Flores de la carr. San Cristóbal-Ococingo, 23 enero 1975, *J. García et al. 253* (XAL, MEXU). Tenejapa, 2.5 km NE de Tenejapa, 31 octubre 1995, *H. Mejía y A. Luna 840* (CAS, MEXU).

GUATEMALA: ALTA VERAPAZ: 5 km NW Cobán, 10 mayo 1963, *A. R. Molina 12022* (NY). Al E de Tactic, 14 abril 1941, *P. C. Standley 92612* (F). Entre Cobán y San Pedro Carchá, río Carchá, 26 marzo 1941, *P. C. Standley 90002, 90111* (F). Cobán, 4 km E Cobán por río Cobán, 21 enero 1974, *L. O. Williams et al. 43629* (F). QUICHÉ: Nebaj, junio-agosto 1964, *G. R. Proctor 24944* (US). San Miguel Uspantán, abril 1892, *Donnell Smith 3144* (MO). Cañones serranos entre Los Encuentros y Chichiscatenango, 22 diciembre 1972, *L. O. Williams et al. 41629* (F). ZACAPA: Rillito Volcán de Moros, 10 enero 1942, *J. Steyermark 42403* (F, US). Entre loma El Picacho y cerro de Monos, 16 enero 1942, *J. A. Steyermark 42830* (F). SAN MARCOS: 10 millas S San Marcos a San

Rafael, 13 julio 1977, *T. B. Croat 41010* (MO). km 21-8 San Sebastian-San Marcos, 15 febrero 1940, *J. A. Steyermark 35749* (F, US). 6 km N de San Marcos en Sierra Madre, 13 diciembre 1963, *L. O. Williams et al. 25871* (F, NY). San Andrés, ca. San Andrés Tajumulco volcanes, 2 enero 1965, *L. O. Williams et al. 26986* (F). QUETZALTENANGO: La Esperanza, 6 km entorno a cantón La Esperanza, enero 1966, *A. Molina et al. 16635* (F). EL PROGRESO: Sierra Las Minas al SE finca Piamonte, 4 febrero 1942, *J. A. Steyermark 43390* (F). CHIMALTENANGO: Chichoy, unión de Quiché y Solá, 14°48' N y 91° W, 26 enero 1949, *L. O. Williams y A. Molina 15334* (US). SACATEPÉQUEZ: Antigua, volcán Agua, 15 febrero 1905, *W. A. Kellerman s.n.* (F). Volcán de Agua, 22 mayo 1905, *W. R. Maxon 3735,3736* (NY, US). Faldas, Volcán de Agua, ca. Sta. Ma. Jesús y San Mateo, febrero 1939, *P. C. Standley 65255,66056* (F). SOLOLÁ: Sta. Clara, Volcán Cara S ladera y sumideros, 5 junio 1942, *J. A. Steyermark 46944* (F). JALAPA: N de Jalapa en volcán Jumay, 1 diciembre 1939, *J. A. Steyermark 3624, 32455* (F). 6 millas S Miramundo a El Cumbre, 5 diciembre 1939, *J. A. Steyermark 32715* (F). Entre Palojuoj y San Juan Ostuncalco, enero 1941, *P. C. Standley 83428, 84287* (F). STA. ROSA: Los Bordes, 1 abril 1892, *Heyde et Lux 3260* (US).

HONDURAS: YORO: 16 km de Yarucha a Cerro Búfalo, 14 agosto 1982, *W. C. Holmes 4372* (NY). OLANCHO: río Chiquito a San Esteban, 20 km N de río Chiquito, en río Grande, 14 febrero 1982, *S. Blackmore y G. L. A Heath 1829* (BM, CR). FCO. MORAZÁN: montaña La Tigra 20-30 Km NE Tegucigalpa, 20 agosto 1983, *R. Andino 33* (MO). Montaña El Filio; 7 km N de La Libertad, 9 noviembre 1980, *G. Borja 110,114* (MO). Montaña San Juancito; W lado de Peña, 25 marzo 1951, *C. V. Morton 7452* (MO). Cerro Uyaca y Ca. La Labranza, 2 julio 1949, *P. C. Standley 20662* (F). Cerro Uyaca, noviembre-diciembre. 1946, *P. C. Standley y L. O. Williams 778* (F). COMAYAGUA: Comayagua-Cortés, lago Yojoa, carr. vieja a S. Pedro Sula entre Tubebe y Peña Blanca, febrero 1979, *L. D. Gómez 6849* (CR). Montañas de Comayagua, 6 marzo 1975, *D. Hazlett 2500* (F). EL PARAÍSO. Los Volcanes, 10 km SE El Paraíso, 30 septiembre 1988, *O. Iglesias 7* (BM). Alrededores de Yusuaran Cerro Monserrat, marzo 1975, *C. Nelson y E. Vargas 2463* (MO). La Paz, Los Planes, 53 km SW de La Paz, 17 septiembre 1989, *M.*

Servellon 18 (BM). LEMPIRA: N. P. Celaque; 7.5 Km WSW de Gracias, 14°34' N y 88°34' W, 11 noviembre 1991, *R. C. Moran 5518* (MO).

EL SALVADOR: STA. ANA: Metapán, 14 millas NE Metapán, 31 Julio 1977, *T. B. Croat 42393* (MO). Cerro Verde, sumidero, 28 agosto 1977, *R. Seiler 79* (F). par. nal. Saburo Hirao, Monte Cristo, 2 noviembre 1977, *R. Seiler 167* (F, NY). Volcán Sta. Ana, lado N, 24 mayo 1978, *R. Seiler 344* (F, MEXU). CHALATENANGO: al E del cerro El Pital, 10 junio 1978, *R. Seiler 407* (F). SAN SALVADOR: volcán de San Salvador, 12 junio 1977, *R. Seiler 27* (F). SONSONATE: Los Naranjos, 5 octubre 1978, *R. Seiler 594* (F, NY).

NICARAGUA: JINOTEGA: Jinotega, NW Lago de Apanas, 1-2 millas E de Turnoft, ca. San Rafael del Norte y Jinotega, 7 agosto 1977, *T. B. Croat 42971* (CR, MO). Jinotega, ca. 2 millas NW de Jinotega a San Rafael del Norte, 7 agosto 1977, *T. B. Croat 43021* (CR, MO). A 6 km al NW de Puebla, nvo. Camino a Tepesomoto, 28 agosto 1982, *E. Martínez y A. Grijalva 1823* (MEXU). Jinotega, 1.9 km NW de Aranjuez, 13°02' N y 85°56' W, 30 junio 1978, *W. D. Stevens 9154* (CR). Ocotillo ca. Sta. Lastenia y Cordillera Central, 17 enero 1965, *L. O. Williams et al. 27859* (F). ESTELÍ: Estelí, Cerro Quia-bú, 13°07' N y 86°26' W, 14 enero 1981, *P. Moreno 6007* (CR). MATAGALPA: Matagalpa, camino al sanatorio de Aranjuez, 21 febrero 1980, *M. Araquistain y J. C. Sandino 1425* (CR). Ca. Sta. María de Ostuma, 22 diciembre 1975, *W. G. D'Arcy 10436* (CR, MO). Matagalpa, carr. a El Tuma, 10 km NE de la cd. de Matagalpa, 8 septiembre 1980, *M. Guzmán, et al. 722* (CR). Sta. Ma. Ostuma al N Matagalpa (Pacífico), 25 agosto 1976, *J. H. Hall y S. M. Bockus 7898* (GH, NY). Sta. Ma. Ostuma entre Matagalpa y Jinotega, 19 febrero 1963, *L. O. Williams et al. 24779* (F). Sta. Ma. Ostuma, Disparate de Potter en la Cordillera Central, 15 enero 1965, *L. O. Williams et al. 27624* (F).

COSTA RICA: GUANACASTE: Liberia, Mayorga par. nal. Guanacaste, 10°55' N y 85°28' W, 10 febrero 1995, *F. Alvarado 58* (INB). Parque nal. Guanacaste, La Cruz 9 km al Sur de Sta. Cecilia, Estac. Pitrilla, 10°59'26" N y 85°25'40" W, 27 septiembre 1990, *C.*

Chávez 131 (CR, F, MO). Liberia, Cordillera de Guanacaste, Est. Cacao, 10°55'45" N y 85°28'15" W, 28 septiembre 1990, *C. Chávez 145* (CR, INB). Hda. Montezuma, 1 km al E río Tenorio, 10°40'15" N y 85°04'15" W, 24 enero 1985, *M. Grayum y G. Herrera 4848* (MO). Parque nal. Guanacaste, Est. Cacao, 10°55'45" N y 85°28'15" W, 5 septiembre 1996, *A. Rojas 3073* (CR). Al W de Tilarán, 3 enero 1964, *L. O. Williams et al. 26603* (F, NY). ALAJUELA: Cupalá, Bijagua; El Retiro ca. Río Tenorio, 10°41'40" N y 85°03' W, 22 julio 1993, *G. Herrera 6328* (CR). Sta. Ma. nat. park, ca. Hacienda Sta. Ma., 10°46' N y 85°18' W, 30 enero 1978, *R. Liesner 4762* (MO). San Carlos, Florencia (área no protegida), 10°28' N y 84°28' W, 20 febrero 199, *A. Rojas 4953* (INB). LIMÓN: Limón, Almirante, siguiendo la fila entre la cuenca sup. del río Xiichiary y las cabeceras del Río Boyei, 09°46'00" N y 83°20'20" W, 10 agosto 1995, *G. Herrera 8369* (CR). PUNTARENAS: Buenos Aires, entre Sipar y Olán, 9°17' N y 83°13'51" W, 23 septiembre 1989, *M. Valerio 70* (CR, MO). CARTAGO: Agua Caliente del Llano, 12 mayo 1906, *A. M. Brenes s.n.* (NY). Río Grande de Orosi entre Orosi y Tapanti, 14 abril 1973, *W. C. Burger y J. L. Gentry 9210* (CR, F). Turrialba, Tayutic, Grano de Oro 2 km al Oeste, camino a llanos del Quetzal, 09°48'50" N y 83°22'40" W, 28 julio 1995, *A. Cascante 641* (CR, F). A 1.5 millas E Cachi y 10.2 millas NE de entronque El Paraiso, 5 febrero 1979, *T. B. Croat 47060* (MO). Puebla de Cartago, 09°50' N y 83°50' W, 28 octubre 1986, *Hennipman et al. 6522* (U). Puebla de Cartago, 1 febrero 1988, *E. Hennipman, et al. 6522* (CR). Moravia de Chirripó, Raíz del Hule, 24 julio 1972, *R. A. Ocampo S. 721* (CR). Turrialba, La Suiza, margen río Tuiz y Reventazón, 09°51'15" N y 83°36'56" W, 16 junio 1994, *G. Rivera 2321*, (CR). Paraíso, Orosi (área no protegida), 09°46' N y 83°52' W, 4 septiembre 1993, *A. Rojas 454* (INB). Turrialba, res. int. Chirripó, Valle del Reventazón, La Ziuza, Chirripó abajo, 09°46'45" N y 83°22'45" W, 7 agosto 1995, *A. Rojas 2150* (CR, INB). SAN JOSÉ: San José City Park, 09°55" N y 84°05' W, 29 octubre 1986, *E. Hennipman et al. 6552* (U).

Forma biológica y microambiente: hemicriptófita largamente rizomatosa, principalmente terrestre o epipéfrica; el sustrato, sea tierra o rocas, suele contener una buena capa de materia

orgánica. Secundariamente epífita en tocones y troncos. Mesofítica, con preferencia por lugares semiabiertos y subperturbados a orilla de bosques o cerca de arroyos.

Hábitat: Escasa en bosque tropical caducifolio y bien representada en bosque de *Quercus*, mesófilo de montaña y *Quercus-Pinus* o viceversa, entre 700 y 2600 m s.n.m.

Distribución: México (frecuente en la vertiente del Golfo de México y escasa en los estados del Altiplano y vertiente del Pacífico), Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá?.

Discusión: Es la variedad más común de las tres aquí mencionadas y se puede confundir con *Polypodium praetermissum* Mickel et Tejero en el NW de México y con *P. conterminans* Liebm., a lo largo de la vertiente del Golfo de México, ambas del grupo de *P. dulce* Poir., las cuales presentan mechones de tricomas en las escamas del rizoma y tienden a tener la venación libre, caracteres que las diferencia del grupo aquí tratado. Algunos ejemplares de *P. plesiosorum*, de Querétaro (*R. Fernández Nava* 3588 (ENCB, IEB, NY); *E. Morales* 6 (CHAPA, IEB, ENCB, UAMIZ); *J. Rzedowski* 45071 (IEB, MEXU, NY, UAMIZ) e Hidalgo (*G. L. Fisher* 46209 (US)) aparecen con pecíolos castaños, por lo que fácilmente se confunden con *P. colpodes* Kunze, propia de la vertiente del Océano Pacífico; en este caso, las escamas adpresas concoloras y la lámina glabra, la distinguen. En Centroamérica varios ejemplares aparecen intermedios entre *P. colpodes* y *P. plesiosorum* (ej. *W. R. Maxon* 3735, 3736 (NY, US) y posiblemente tienen un origen híbrido.

2.2-*Polypodium plesiosorum* Kunze var. *plesiolori* Tejero, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 75(1): 24. 2004. *Tipo:* MÉXICO. QUERÉTARO: Mpio. Landa, 5 km al S de El Lobo, 21 enero 1987, *J. Rzedowski* 42552 (*holotipo:* UAMIZ!; *isotipos:* IEB!, XAL!).

Fig. 48, 49.

Se distingue de la variedad típica por presentar un rizoma más delgado en promedio, (1.5) 2.6 (3.2) mm, con los filopodios ortósticos ampliamente separados (3.4 a 5 cm), en seco se ennegre-

ce. Escamas del rizoma monomorfas, sub-bicloras y con doble textura (banda central esclerosada a sub-clatrada, negro y porción marginal membranosa, grisácea) y en ocasiones concoloras de color castaño claro o, con frecuencia, grisáceo, flojamente adpresas e incluso enconchadas. Hoja generalmente con pecíolo largo, en proporción de 1/2 del tamaño de la hoja; lámina pinna-tisecta-pectinnada (segmentos hasta traslapados en ocasiones), con los segmentos predominantemente surcurrentes y por tanto los senos agudos, par de segmentos proximales generalmente fuertemente descendentes hasta 140°, los segmentos oblongos a levemente lanceolados, en ocasiones algo falcados y el margen con frecuencia conspicuamente crenado a aserrado. Lámina verde-grisácea (verde olivo). Espora: long. (44)56(63) μ , ancho (36)39(44) μ y alto(30)38(43) μ .

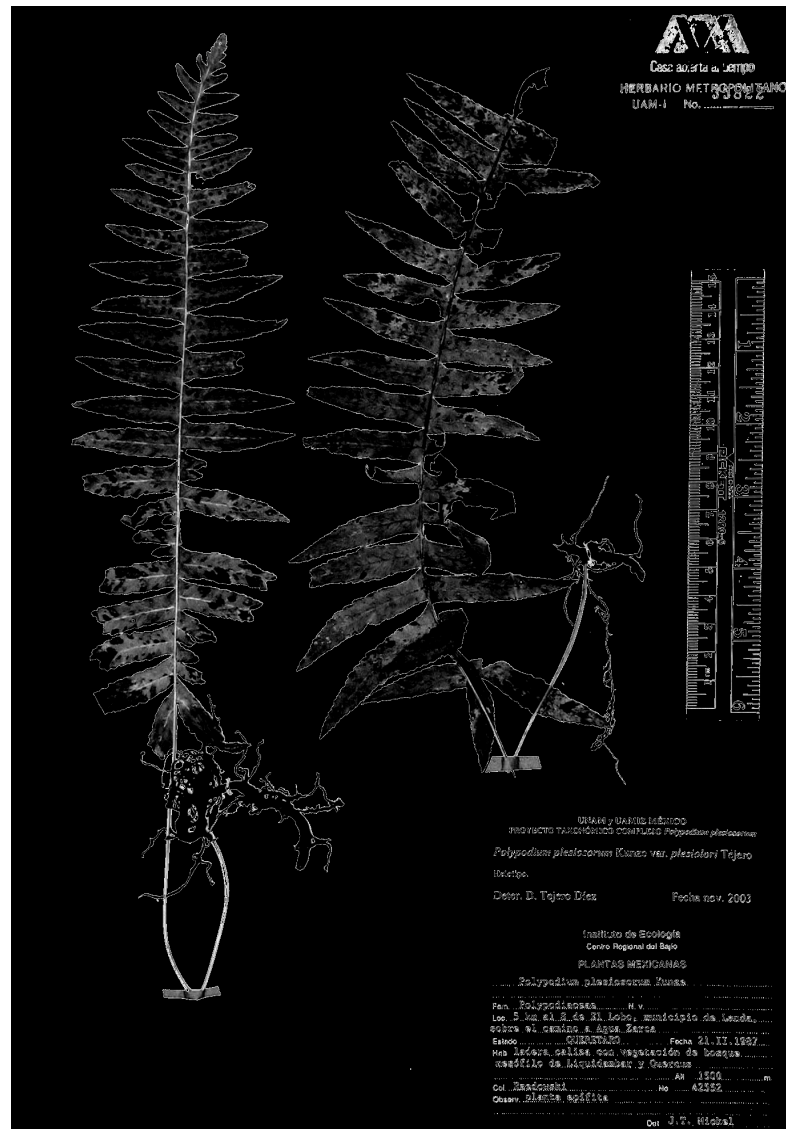


Fig. 48. Holotipo *Polypodium plesiosorum* var. *plesiolori* (J. Rzedowski 42552 (UAMIZ)).

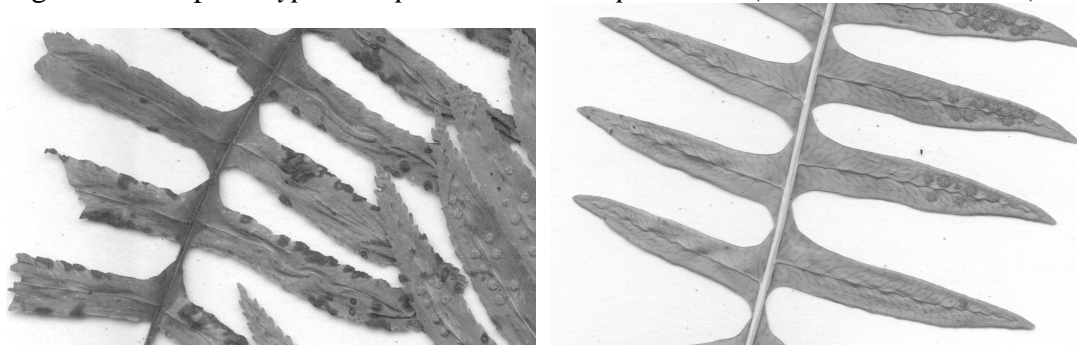


Fig. 49. Comparación de segmentos suprabasales donde se puede observar la base: a) surcurrente en *P. plesiosorum* var. *plesiolori*. b) sursumcurrente en *P. plesiosorum* var. *rubicundum*.

Distribución y ejemplares representativos examinados: MÉXICO: VERACRUZ: Jalapa, pedregal Esquilón, ca. Jilotepec, 10 km N de Jalapa, 31 diciembre 1981, *L. Bohs, et al.* 1671 (XAL). Río Metlac, 18 enero 1938, *E. B. Copeland 131a* (B, BM, CHAPA, MEXU, MICH, NY, P). Las Minas, vereda de Cruz Blanca a Rinconada, 19°38' N y 97°09' W, 9 octubre 1988, *C. Durán y P. Burgos 684* (IEB, MEXU, XAL). Tatatila, Tenepanoya, 19°40' N y 97°08' W, 25 octubre 1988, *C. Durán y P. Burgos 722* (XAL). Entre Orizaba y Jalapa, diciembre 1954, *E. Lyonnet s.n. 541200038* (MEXU). Coatepec, camino que une a Jalapa y Orizaba, diciembre 1954, *E. Lyonnet s.n. 541200023* (MEXU). Banderilla, Plan de Sendero, 6 enero 1976, *W. Márquez 487* (F, IEB, MEXU, XAL). Acultzingo, cumbres Acultzingo y camino a Pte. Colorado, límite entre Veracruz y Puebla, 18°42' N y 97°21' W, 5 noviembre 1985, *J. L. Martínez y R. Acosta P. 996* (IEB, MEXU, XAL). Acajete, rcho. Dos Hermanos, 19°37' N y 97°02' W, 10 junio 1983, *H. Narave F. 671* (XAL). Calcahualco, 5.3 km W de Escolá a Jacala, 19°10' N y 97°11' W, 12 enero 1981, *M. Nee y G. Schatt 19706* (F, MEXU, XAL). Jilotepec, El Esquilón, 7 abril 1984, *M. Palacios-Rios 3205* (XAL). Jalapa, jard. botánico, 19°33' N y 96°58' W, 8 enero 1985, *F. Vázquez B. 2176* (XAL). Ocotlán, 19 febrero 1979, *F. Ventura 1578* (ENCB, XAL). HIDALGO: Tenango de Doria, El Estribo entre Tulancingo y Tenango, 21 marzo 1972, *J. Gimete 547* (MO). Zimapán, entre Ventoleras y Verdosas, 10 septiembre 1992, *V. M. Huerta 1736* (IEB). Metztitlán, Rincón los Ahuajes rumbo a Arroyo Claro, 3 marzo 1992, *J. López García 29* (CHAPA, MEXU, UAMIZ). Metztitlán, 30 diciembre 1992, *J. López García 445* (CHAPA, IEB, MEXU). QUERÉTARO: Arroyo seco, 2 km desde El Jardín a La Florida, 14 febrero 1989, *E. Carranza 1478* (F, IEB, UAMIZ, XAL). San Joaquín, campo alegre, 1.5 km al SE de San Joaquín, 11 octubre 1986, *A. Estrada 67* (CHAPA, ENCB, IEB, MEXU, XAL). Landa, 1 km al Oriente de La Lima, 7 septiembre 1990, *H. Rubio 1923* (IEB, MEXU, XAL). Landa, El Carrizal 1 km NE pto. Hondo, 7 noviembre 1990, *H. Rubio 2081* (IEB, XAL). PUEBLA: estación FFCC. Honey, 7 octubre 1909, *C. G. Pringle 15707* (GH, MICH, MO). Zacapoaxtla, 1.5 km S. Zacapoaxtla, 19°52' N y 97°35' W, 18 noviembre 1985, *P. Tenorio 10659 et al.* (MEXU, NY). MICHOACÁN: Villa Madero, Poruas, 2 marzo 1987, *H. Díaz Barriga 3557* (IEB). Erongarícuaro, Cerca de Nocutzepo, 17 septiembre 1989, *J. Rzedowski 48923* (IEB, UAMIZ, XAL). GUERRERO: Gral. Heliodoro Castillo, cañada al E de Pto. del Gallo (ladera Oeste del cerro Teotepec), 17°28'34" N y 100°10'40" W, 15 junio 1999, *E. Do-*

mínguez 643 (FCME). Tlacotepec, km 12 entre El Jilguero y pto. El Gallo, 8 enero 1983, *F. Lorea 2268* (FCME, MEXU, US). OAXACA: Santiago Zacatepec, carr. Mitla-Zacatepec 21.6 km de Ayutlas, rumbo a Zacatepec, costado N cerro Zempoatépetl, 17°16'38" N y 96°00'17" W, 19 marzo 1998, *A. Rojas et al. 4440* (INB, UAMIZ). Dto. Mixe, Totontepec, 1 km al N de la desv. a Villa Alta, a 7.5 km al S de Totontepec, 17°14' N y 96°05' W, 25 febrero 1988, *R. Torres Colín y L. Cortes A. 1178* (MEXU). CHIAPAS: Chanal, cerca 2 mill. S de El Centro, 7 agosto 1955, *R. Alava 1238* (MEXU). San Juan Chamula, paraje Toj-Chutic, 25 mayo 1988, *C. S. Ruíz 873*, (MEXU). Tenejapa, Banabil, 7 noviembre 1971, *D. E. Breedlove 21988, 22036* (DS, MEXU). Rayón, 10 km de Rayón a Jilotal, 12 diciembre 1971, *D. E. Breedlove 23110* (DS, MEXU, MICH, MO). Huicstan, 7 km NE Huicstán a Ocosingo, 21 septiembre 1972, *D. E. Breedlove 27696* (DS, MEXU). Tenejapa, Paraje Kurus Ch'en, 29 septiembre 1972, *D. E. Breedlove 28183* (MEXU). Siltepec, Huitla a Siltepec, 18 enero 1973, *D. E. Breedlove 32005* (DS, MEXU). S. C. de las Casas, W de S. C. de las Casas., Cerro Huitepec, 21 enero 1973, *D. E. Breedlove 32066, 32067* (DS, CHAPA, MEXU). La Independencia, Las Margaritas a Campo Alegre, 18 febrero 1973, *D. E. Breedlove 33522* (MICH, MEXU). A 12 km al S de Tenejapa, 22 junio 1982, *E. Cabrera 2936 y H. de Cabrera* (MEXU). Huixtán, rcho. Merced-Bazón, 28 octubre 1988, *M. González et al. 581* (CHAPA, ENCB, XAL). Jaltenango, res. biol. El Triunfo, 15°39' N y 92°48" W, 16 noviembre 1988, *M. Heath y A. Long 235* (CAS, MEXU). Chamula, barrio La Fortuna, La Milpoteca, 16°46'44" N y 92°39'07" W, 27 enero 1995, *N. R. Marcial et al. 636* (CAS, MEXU). Jitotol, comunidad Los Lotes, km 191 de carretera fed. 195, entre Jototol y Pueblo Nuevo, 5 agosto 2002, *D. Tejero-Díez 4358* (IZTA, UAMIZ).

GUATEMALA: BAJA VERAPAZ: Rapinal, carr. del Sumidero entre dos municipios, 15°01' N y 90°29' W, 25 junio 1987, *T. B. Croat et al. 63633* (GH, MO, NY). Purulhá, 15°18' N y 90°15' W, 7 febrero 1969, *L. O. Williams et al. 40676* (F, GH, MO, NY).

EL SALVADOR: STA. ANA: Sta. Ana, Cerro el Pilón, 29 diciembre 1991, *J. L. Linares s.n.* (MO).

NICARAGUA: ESTELÍ: 8 km NW del poblado de Estelí (Pacífico), 19 octubre 1979, *A. Grijalva y M. Araquistain 603* (ENCB, MEXU, NY). Cerro Quiabú (Cerro Las Brisas), 13°06' N y 86°25' W, 24 noviembre 1979, *W. D. Stevens et al. 13266* (MEXU, MO). JINOTEGA: a lo largo

de la carr. 3, cerca 1.9 km NW de Aranjuez, 13°02' N y 85°56' W, 24 diciembre 1977, W. E. Stevens et al. 5563 (MEXU, MO).

Forma biológica y microambiente: principalmente epífita, largamente rizomatosa de hojas distantes, erectas, en troncos; ocasionalmente hemicriptófita terrestre o epipéfrica; mesofítica, esciófila bajo el dosel del bosque en sitios poco perturbados.

Hábitat: crece en bosque mesófilo montano y, en menor medida, en bosque de *Quercus*, *Pinus-Quercus*, *Pinus* y *Pinus-Abies*, entre 900 y 2950 m s.n.m.

Distribución: México, Guatemala, El Salvador y N de Nicaragua.

Discusión: Con frecuencia esta variedad está confundida en el herbario con ejemplares de especies del grupo de *Polypodium loriceum* L. con lámina pinnatisecta y una hilera de aréolas fértiles, tal como *P. falcaria* Kunze, *P. latipes* Langsd. et Fisch. o *P. loriceum* L. De éstas especies *P. plesiosorum* var. *pleiolori* se separa por las escamas del rizoma no clatradas y el raquis pubescente en la superficie adaxial. De la variedad típica se le puede distinguir principalmente por tener la base de los segmentos basales surcurrentes (fig. 2), la coloración de la lámina verde olivo y la proporción de 1/2 del pecíolo con respecto a la hoja. Fournier (Mexic. Pl. 1: 81. 1872) propuso una variedad muy parecida a la que aquí se describe dado los segmentos muy juntos y algunos traslapados (pectinados), a través del nombre de *Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *pectinatum* E. Fourn.; sin embargo, el tipo seleccionado (*Bourgeau 1943 bis* (P!, Isotipos: B!, K!)), es *P. plesiosorum* var. *plesiosorum*.

Los caracteres considerados en conjunto para esta variedad aparecen intermedios entre las especies del grupo de *Polypodium loriceum* mencionadas y *P. plesiosorum*. Lo anterior, aunado a que son simpátricas, hace pensar en un origen híbrido (de aquí el nombre de la variedad combinando partes de los epítetos específicos). Si esta suposición fuese correcta, dado que las esporas están bien formadas, podría considerarse como una especie en el futuro.

2.3- *Polypodium plesiosorum* Kunze var. *rubicundum* Tejero, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 75(1): 28. 2004. *Tipo*: COSTA RICA. CARTAGO: Paraíso, Orosí, a orillas del río Macho, faldas de la sierra Talamanca, 9°45'59" N y 83°50'38" W, *D. Tejero-Díez 4308* y *A. Rojas*. (*holotipo*, IZTA; *isotipos*, CR!, INB!, MEXU, UAMIZ!).

Se distingue de la variedad típica por las escamas del rizoma ampliamente dimorfas; las que se encuentran en los meristemas caulinar y foliar son erectas, estrechamente ovadas a lanceoladas, largamente atenuadas hacia el ápice, las cuales termina en una estructura pili-forme con el margen laxamente papilado a papilado-dentado, 5.9 a 7.8 mm de largo por 0.9 a 1.6 mm de ancho. La hoja con pecíolo glabro, beige claro, brillante, frecuentemente con tintes rosados; costa y vena media del segmento glabras en la superficie inferior y, en la superficie superior laxamente pubescentes en ejemplares de México a glabrescentes con tricomas únicamente en la porción distal del raquis (en ejemplares de Centroamérica); lámina verde-azulada, clara, con tintes rosados en la porción costal, cerca de la vena y vénulas, en ambas superficies. Indumento generalmente de tricomas de 0.1 mm, de color rojizo, coniformes de 2 a 3 células. Espora: long. (46)57(61) μ , ancho (34)39(42) μ y alto (27)37(45) μ .

Distribución y ejemplares representativos examinados: MÉXICO. VERACRUZ: ca. Pto. del Aire entre Orizaba y Tehuacán (fed. 150), 8 enero 1964, *D. S. y H. B. Correll 28795* (GH, MEXU). Jalapa, cerca 1.5 km W Xico (12 km S de Jalapa), 26 diciembre 1992, *P. Hietz y U. Seifert 811* (XAL). Catemaco, un km al S de Bastonal rumbo a Arroyo Claro, 9 diciembre 1980, *R. Lira 110* (MEXU, UAMIZ). San Pedro Soteapan, 1 km W de San Fernando, 13 agosto 1980, *R. Riba et al. 1132 y 1148a* (CHAPA, ENCB, MEXU, UAMIZ). Santiago Tuxtla, cerro el Vigía de Santiago Tuxtla, 29 agosto 1967, *M. Sousa 3195* (MEXU).

HONDURAS. FCO. MORAZÁN: Tegucigalpa, Cerro El Picacho, 29 septiembre 1981, *A. J. Hernández 86* (MO). El Hatillo, 23 agosto 1983, *O. Silva 83* (MO, UNAH). COMAYAGUA: ca. planos Siguatopeque, arroyo Achote, 17 julio 1936, *T. G. Yuncker et al. 5925* (MO, NY,

GH). OLANCHO: montaña "Mico" Concordia, 2 octubre 1978, *N. Castro 211* (MO). 15-18 km N de Pisijire, 15°15' N y 85°25'W, marzo 1972, *C. Nelson y A. Clewell 54-723* (NY, UNAH). Monte Chifiringo, 6 octubre 1979, *L. Villela 99* (MO, UNAH).

COSTA RICA. ALAJUELA: 8 km desde Tilarán al W del poblado, 26 julio 1967, *J. T. Mickel 2895*, (NY). 20 km N Florencia, 12 julio 1963, *F. R. Rickson 218* (GH). Sarapiquí (área no protegida), 10°15' N y 84°10' W, 21 agosto 1994, *A. Rojas 1402* (INB). GUANACASTE: Laguna del Arenal ca. de Tilarán, 25 junio 1930, *A. M. Brenes 12859* (CR). Tilarán, Los Ayotes, 21 junio 1926, *P. C. Standley 45428* (US, F). CARTAGO: La Fortuna, entre Cervantes y Pacayas, julio 1906, *F. Biolley s.n.* (P). Ladera de cerro Carpintero W de Cartago, *M. A. Chrysler y W. E. Roever 5528* (US). Turrialba, NW de Turrialba, ca. La Pastora, 5 agosto 1970, *D. B. Lellinger 1450* (CR, F, US). A lo largo del río Empalme y río Estrella, 1 km S de Palo Verde, 9°46' N y 83°55'07" 21 abril 1983, *W. R. Liesner y E. Judziewicz 14553*, (CR, MO). 2 km al N de Orosí ca. pte. río Navarro, 3 julio 1967, *J. T. Mickel 2288* (NY). Ca. Turrialba, laderas río Reventazón, 20 agosto, 1967, *J. T. Mickel 3347* (US, NY). 22 km E de Turrialba, 22 agosto 1967, *J. T. Mickel 3387* (NY). Paraíso, Valle del Reventazón estac. biol. tropical Río Macho, 09°46'00" N y 83°52'00" W, 4 octubre 1994, *A. Rojas 1600* (CR, INB). Pacayas, Volcán Turrialba 16 abril 1953, *E. Scamman 7225* (GH). El Muñeco al S de Navarro, 3 agosto 1960, *P. C. Standley 33485a* (US). Navarro, 20 diciembre 1923, *R. Torres 83* (US).

PANAMÁ. CHIRIQUÍ: Zona Canal, Fort Clayton, finca Collins, 24 julio 1966, *K. E. Blume y J. Dwyer 2574* (MO). Cerro Horqueta, 13 agosto 1974, *T. B. Croat 26960a* (MO). Dexter sendero, El Boquete, 7 febrero 1918, *M. A. Cornman 866* (MICH). Boquete, fca. Fred Collins, 3 agosto 1960, *J. B. Ebinger 652* (US). Río Calderón, 2 millas arriba de Chiriquí, 5 febrero 1918, *E. P. Killip 5031* (US, P). Zona del canal, S de la ladera Cerro Horqueta, marzo 1911, *W. R. Maxon 5546, 5038* (US). Palo Alto, al E de Boquete, 23 julio 1959, *W. Stern et al. 1071* (MO, NY).

Forma biológica y microambiente: Epífita rizomatosa de hojas distantes, erectas; plantas fotófilas en árboles aislados y tocones.

Hábitat: En potreros, ruderales, cafetales y otros cultivos tropicales, acahual y ambientes secundarios del bosque tropical perennifolio y montano húmedo; en México entre 500 y 1000 m s.n.m. y en Centroamérica, entre 100 y 2100 m s.n.m.

Distribución: México (Ver.), Honduras, Costa Rica y Panamá.

Discusión: La mayoría de las veces, esta variedad se encontró determinada como *Polypodium rhodopleuron*, debido a los tintes rojizos de la lámina y al estado glabrescente que presenta la costa y venas. Esta situación es mucho más extrema en los ejemplares de centroamérica donde los tricomas de la superficie adaxial de la costa no se aprecian fácilmente porque son escasos y muy esparcidos en la mitad distal. En realidad, aparte de la presencia de tricomas en la superficie adaxial de la costa, se puede separar esta variedad de *P. rhodopleuron* tanto por el color glauco de la lámina (vs. verde oscuro) como por las escamas notablemente dimorfas del rizoma (vs. escamas monomorfas). De las variedades propuestas de *P. plesiosorum* se le separa por la forma alargada de la escamas meristemáticas del rizoma (fig. 50) y el ambiente más cálido en el que medran.

Polypodium plesiosorum var. *rubicundum* es fácilmente distinguible cuando se colecta en época de canícula o estiaje, pues adquiere la coloración glauca claro con las características tinturas rojizas (aspecto que inspiró el nombre de la variedad), pero en época de lluvia la coloración no es tan obvia y hay que acudir a la observación de las escamas del rizoma.

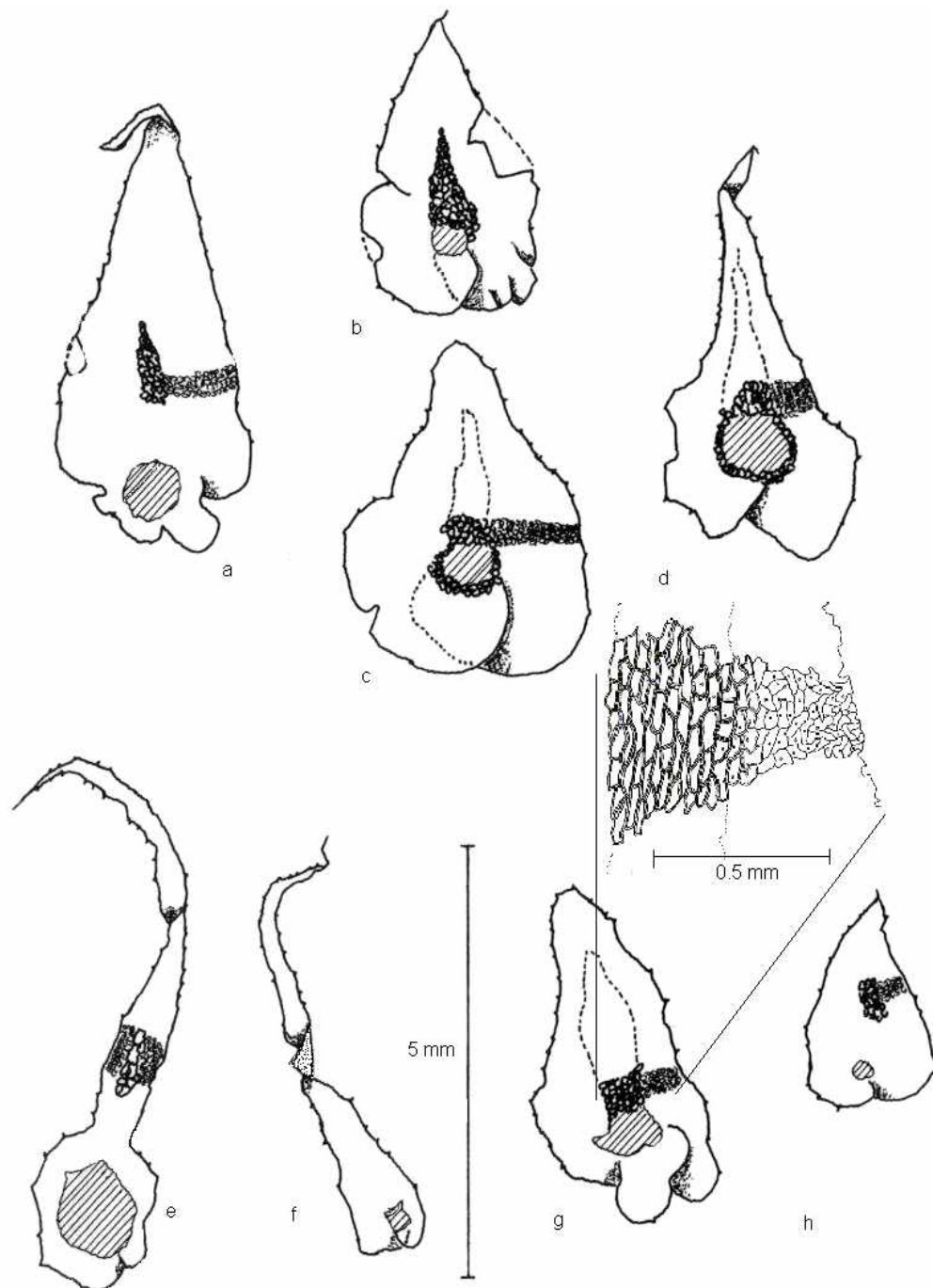


Fig. 50. Comparación de escamas meristemáticas del rizoma. a-d= *Polypodium plesiosorum* var. *plesiosorum*: a) D. Tejero-Díez 4205 (IZTA); b-c) D. Tejero-Díez 4223 (IZTA); d) J. Rzedowski 46101 (UAMIZ). e-f= *P. plesiosorum* var. *rubicundum*: e) R. Lira 110 (UAMIZ); f) D. Tejero-Díez 4308 (IZTA). g-h= *P. plesiosorum* var. *plesiolori*: g) D. Tejero-Díez 4358 (IZTA) y recuadro 100 x en escala reducida donde se observar la forma de las celdas o células; h) J. Rzedowski 42552 (UAMIZ).

8- *Polypodium rhodopleuron* Kunze, *Linnaea* 18: 315. 1844 [1845]. *Lectotipo*: (designado por Tejero-Díez y Pacheco, 2004b) MÉXICO. VERACRUZ: Xalapa, "in nubosis" por Jalapa, agosto 1828, *Schiede y Deppe* 745 (B!; *isolectotipo* *Schiede s.n.* P!). *Sintipo*: MÉXICO. *Leibold 91 ad partem.* (P!, marcado con el n° 51 por Kunze; *sintipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Zacuapan, *Leibold s.n.* (K!, Herb. Reichen.). NOTA: En el caso del ejemplar *Leibold 91* que Kunze (op. cit.) mencionó tanto para *P. plesiosorum* como *P. rhodopleuron* probablemente se trató de una colecta mixta. Los ejemplares que se repartieron en los herbarios (K) y (P) no contienen el número de colecta en la etiqueta, pero están marcados por Kunze con el número 51. Los números 50 y 51 de Kunze sobre los ejemplares corresponden a *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron* respectivamente en la publicación. Por otra parte, el sintipo de *P. rhodopleuron* (*Schiede y Deppe* 745) fue localizado en el herbario B y, ante la confusión posible de los ejemplares de *Leibold 91*, se escogió como lectotipo para esta última especie. *Polypodium californicum* Schltdl. y Cham. *Linn.* 5: 606. 1830. nom. illeg., non Kaulfus 1824. *Goniophlebium rhodopleuron* (Kunze) Fée, *Mém. Foug.* 9: 24. 1857.

Polypodium isomeron E. Fourn., *Mex. Pl.* 1: 80. 1872. *Tipo*: MÉXICO. PUEBLA: Proximidades de Teziutlán, *Hahn s.n.* (*Holotipo*: P!).

Polypodium lesourdianum E. Fourn., *Mex. Pl.* 1: 82. 1872. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, por Escamela, *Botteri y Sumichrast 1471a* (*Holotipo*: P!; *isotipo* MPU!, Herb. LeSourd).

Rizoma esbelto, ramificado, (1.9) 2.7 (3.6) mm de diámetro, superficie verde a pajizo-castaño, laxamente cubierto a sub-cubierto por las escamas; filopodios ortósticos separados de 1 a 1.8 cm. Escamas del rizoma membranosas, concoloras en tonos castaños a castaño-grisáceo o castaño-rojizas, margen entero a irregular, superficie glabra, monomorfas, las escamas del cuerpo íntimamente adpresas (en seco, se marca el contorno corrugado del rizoma), de orbicular a anchamente ovado-lanceoladas, con la porción apical corto atenuada, (2) 2.7 (5) mm de longitud por (0.6) 1.3 (2) mm de ancho, ápice acuminado. Hojas arqueadas, (10) 28 (45) cm de longitud; pecíolo corto a mediano, proporción pecíolo/hoja 1/4 a 1/3,

pajizo a castaño claro, glabro; lámina pinnatisecta, lanceolada, (5) 8 (13) cm de ancho, proporción ancho/longitud 1/3 a 1/2, ápice subconforme hasta de 4 cm de longitud o graduado; segmentos (10) 22 (34) pares, lanceolados a oblongo-lanceolados, ápice agudo a redondeado, margen microcrenado distalmente, par basal opuesto a sub-opuesto, surcurrentes, en ángulo recto o poco descendentes (90 a 125°), segmentos medios, sursumcurrentes, en ángulo recto y los segmentos apicales poco ascendentes; costa de color pajizo a castaño, glabro; venas glabras; vénulas realzadas a medianamente visibles, anastomosadas al menos en los 2/3 proximales; aréolas fértiles (aréolas costales con una vénula incluida excurrente) pentagonales, inclinadas acroscópicamente 45°; aréolas estériles ausentes u ocasionales; tejido herbáceo delgado a medianamente grueso, verde-azulado claro, generalmente con tintes rojizos en el contorno de las venas y vénulas, glabro en ambas superficies. Soros circulares, inframedios, 1.5 a 2 mm de diámetro. Esporangios sin epiparáfisis. Espora color amarillo a ámbar, forma elíptica (2:1 a 3:2), exosporio averrugado homogéneo; perisporio muy delgado (deja entrever al exosporio), pliegues casuales, sin cuerpos esferoidales; longitud (50)62(78) μ , ancho (34)44(58) μ y alto (32)44(56) μ .

Distribución y ejemplares representativos examinados: MEXICO. NUEVO LEÓN: s/d, 28 agosto 1947, S. S. White y R. M. Chatter 34 (MICH). SAN LUIS POTOSÍ: Xilitla, 4 km al NE de Xilitlilla, 5 mayo 1959, J. Rzedowski 10574 (ENCB). VERACRUZ: región de Orizaba, 23 agosto 1866, Bourgeau, 2887a (GH), 2887 (BM, MO, MPU, NY, P), 2887b (C). *Ibidem*, 18 septiembre 1866, Bourgeau 3063 (P). Entre Jalapa y Coatepec, 14 diciembre 1902, E. Seler 3615 (GH). Jalapa, Rcho. Gpe. jar. bot. a 3 km de Jalapa por la carr. vieja a Coatepec, 30 julio 1976, G. Castillo C. et al. 00051 (XAL). Tepetzintla, Sierra Otontepec, 21°16' N y 97°52' W, 14 diciembre 1981, G. Castillo et al. 2502 (F, IEB, MEXU, XAL). Dos mill. S de Jalapa, en camino a Coatepec, 7 enero 1964, D. S. Correll y H. B. Correll 28762 (MEXU). Zongolica, distribuido a lo largo del río Los Reyes-Zongolica, aprox. a 1 km de Zongolica, 28 noviembre 1980, E. L. Chavero s.n. (FCME). Nautla, 7 km al S de Nautla, 18 julio 1977, J. D. Dwyer 14384 (CR, MEXU, MO). Ixhuacan, cañada rocosa a 4.5 km antes de llegar a Ixhuacan viniendo por Pocitos, 22 junio 1986, M. Cházaro y P. Padilla 3807 (IEB, XAL). Cordillera, Junio-Octubre 1840, H. Galeotti 6331 (P). Atzalán, vic. "pte. de rie-

les", 4 km NE de Altotonga, 16.5 km por el camino a Tlapacoyan, 19°48' N y 97°13' W, 28 junio 1980, *M. Nee y B. F. Hansen 18700* (F, MEXU, XAL). Jalapa, 10 febrero 1910, *C. R. Orcutt 2830 b* (BM, CAS), 2838 (CAS). Tlatotongo, 10 km SW Huatusco, 11 octubre 1964, *J. Rzedowski 18985* (ENCB, MICH). Ca. Jalapa, 2 enero 1894, *C. L. Smith 2218* (MICH). Orizaba, 10 km N de Orizaba entre Atzacán y Dos Ríos, 15 julio 1974, *H. Sohmer 9511* (F, MEXU). Naolinco, Paz de Enríquez, ca. Naolinco, entre Jalapa y Misantla, 30 diciembre 1979, *C. R. Sperling 4949* (GH). Huayacocotla, 17 km NNE Huayacocotla a Zontecomatlán, 28°38' N y 90°27' W, 27 enero 1984, *K. Taylor y M. Nee 255* (F, NY). Banderilla, ca. 6 km NNW del centro de Jalapa, cuenca del río Sedeño, 19° 35' 00" N y 96° 56' 44" W, 15 enero 2002, *D. Tejero-Díez 4316* (IZTA, UAMIZ). Yecuatla, 6 km al NW de Sta. Rita, 22 febrero 1975, *M. Vázquez v-1860* (ENCB). Miahuatlán, 18 septiembre 1975, *F. Ventura 11833* (ENCB, UAMIZ). Chiconquiaco, Planta del Pié, 7 enero 1976, *F. Ventura 12270* (ENCB, UAMIZ). Coacoatzintla, Chapultepec, 4 noviembre 1977, *F. Ventura 14670* (ENCB, MEXU, XAL). San Miguel El Soldado, 29 agosto 1970, *F. Ventura 2223* (ENCB). Tepetzintla, Sierra Filo de Moralillo, en la sierra de Ocontepec, 21°14' N y 97°51' W, 20 septiembre 1989, *P. Zamora, et al. 1179* (XAL). HIDALGO: Tlanchinol, alrededores de Tlanchinol, 17 octubre 1993, *M. L. Arreguín 1099* (IEB). Jacala, N de Jacala km 330, 21 marzo 1938, *E. B. Copeland s.n.* (MICH). Río Malila, 9 agosto 1985, *B. Pérez-García 752* (UAMIZ). Tenango de Doria, El Estribo entre Metepec y Tenango, 3 diciembre 1972, *J. Gimete 796* (ENCB, MEXU, MICH). Ca. San Bartolo, 17 septiembre 1945, *E. Hernández X. 862* (US). Zacualtipán, enero 1961, *T. Herrera y R. Riba s.n.* (MEXU). Nonoalco, 12 km después de Nonoalco, Río Malita, 28 octubre 1994, *S. Lara s.n.* (FCME). Zacualtipán, 4 km al N de Tlahuelompa, 31 julio 1965, *R. Riba 60, 67* (MEXU). Tlanchinol, 5 km N Tlanchinol a Huejutla, 25 septiembre 1971, *J. Rzedowski 28694* (ENCB, MEXU, MICH). Tenango de Doria, 2 km al S de Tenango de Doria sobre la carr. a Metepec, 14 enero 1973, *J. Rzedowski 30216a* (ENCB). Molango; Laguna de Atezca, 20°48'12" N y 98°44'41" W, 3 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4248* (IZTA). Tenango de Doria, Km 19 (estatal 126), entre Metepec y Tenango de Doria, 20°17'55" N y 98°17'20" W, 1 noviembre 2000, *Tejero-Díez 4228* (IZTA). QUERÉTARO: Landa de Matamoros, Joya del Hielo, 6 mayo 1991, *H. Díaz y E. Carranza 6642, 6647* (IEB, MEXU). Landa, 3.5 km al Sureste de Agua Zarca, 26 octubre

1988, *H. Rubio 254* (IEB, MEXU, XAL). Landa, 10 km al NE de Agua Zarca, sobre el camino a Neblinas, 23 junio 1988, *J. Rzedowski 46818* (IEB). Landa, 4 km al N de Agua Zarca sobre el camino a El Lobo, 17 marzo 1987, *J. Rzedowski 42868* (IEB, MEXU). Landa 10 km al NW de El Madroño, sobre el camino a Tres Lagunas, 1 agosto 1987, *J. Rzedowski 44090* (IEB). Landa de Matamoros, desviación Paso El Lobo-Agua Zarca, km 8 ca. Agua Zarca, 21°13'47" N y 99°06'48" W, 6 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4262* (IZTA). PUEBLA: Xicotepec de Juárez, 5 km al NE de Xicotepec carr. La Ceiba, 20°19'00" N y 97°48'00" W, 23 abril 1987, *A. Campos et al. 192* y *G. Toriz 359* (IEB, MEXU). Cerca de Teziutlán camino a Coxeatl, septiembre 1961, *T. Herrera y R. Riba s.n.* (MEXU). Villa Juárez, diciembre 1950, *H. Sánchez-Mejorada 665* (US). Zacapoaxtla, Cascada La Gloria, ca. Apulco, 19°54'34" N y 97°37'04" W, 21 octubre 2000, *D. Tejero-Díez 4201* (IZTA). Huauchinango, barranca de Huauchinango, 1953, *A. Lefebure s.n.* (CAS, GH, K). OAXACA: Guevea de Humboldt, Cerro Picacho, 8.3 km al N de Guevea de Humboldt, 18 febrero. 1987, *R. Torres-Colín et al. 9182*, (MEXU). Entre Teotilán y Chilchotla (3 millas-Huautla), 23 febrero 1979, *T. B. Croat 48355* (MO). Santiago Comaltepec, 1.9 km en línea recta al S (198°) de la Esperanza, 17°36'37" N y 96°22'26" W, 10 enero 1995, *C. Gallardo 1288* (MEXU, XAL). Tenango, mitad del tramo entre W San Martín y Jalapa, 5 octubre 1971, *B. Hallberg 1366* (NY). Km 12 entre Oaxaca y Tuxtepec, 2 agosto 1967, *R. L. Hellwig 448* (NY). San Miguel Chimalapa, cima del cerro Salomón al NO de Benito Juárez, cerca 44 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 16°46'15" N y 94°11'45" W, 11 febrero 1986, *M. Ishiki 1352* (CHAPA, MEXU). Ca. Zacatepec a 1 km por el sendero, 30 julio 1969, *J. T. Mickel 1587* (NY, IOWA). Juquila, 33 km N San Gabriel, 41 km S pte. Juchatenango, 9 agosto 1971, *J. T. Mickel 6022, 6196* (ENCB, MEXU, NY). Ixtlán, 4 km S Vista Hermosa a 174, 17 septiembre 1972, *J. T. Mickel 6601, 6603* (NY). San Miguel Chimalapa, cerro Sabinal, 16°44' N y 94°11'30" W, 21 diciembre 1984, *T. Wendt et al. 4673* (CHAPA). San Miguel Chimalapa, 43 km al N de S. P. Tapanatepec, 16°45' N y 94°11'30" W, 23 diciembre 1985, *T. Wendt et al. 5161* (CHAPA, MEXU, MO, NY). CHIAPAS: El Bosque, 7 km NE de la desv. Pichucalco a Simojovel, 26 enero 1973, *D. E. Breedlove 32498* (DS). Berriozábal, Pozo Turipache, 13 km N Berriozábal, 1971-1973, *D. E. Breedlove 20283, 21647, 30799, 31500* (DS, MEXU, NY). Ocozocoautla, 18-20 km N Ocozingo a Bachajón, 1971, *D. E. Breedlove*

21883 (DS). Ocosingo, 6-8 km N Ocosingo a Bachajón, 1971, 1972 *D. E. Breedlove* 22160, 27920 (DS), 27920 (F, MEXU). Ocosingo, Laguna Ocotol grande, 6 febrero 1973, *D. E. Breedlove* 32938 (DS, MEXU, MICH, MO, NY). La Trinitaria, Sumidero y lagunas de Montebello, 1971-1973, *D. E. Breedlove* 22296, 22373, 32142 (DS), 32197 (DS, MEXU, MICH). Motozintla, 45-50 km NE Huixtla rumbo a Motozintla, 17 noviembre 1971, *D. E. Breedlove* 22672 (DS, F, MEXU, MICH, MO, NY). Cintalapa, 16 km NW Rizo de Oro a Col. Figueroa, ca. de Oaxaca, 8 enero 1973, *D. E. Breedlove* 31325, 31432 (DS, F), 31325 (MICH). Rayón, 10 km arriba de Rayón a Jitotol, 27 enero 1973, *D. E. Breedlove* 32676 (DS). Cintalapa, 3 km E de Fco. I. Madero, 25 agosto 1974, *D. E. Breedlove* 36667 (DS). La Independencia, 12 km de Laguna Tsiskaw a Ixcán, 19 octubre 1974, *D. E. Breedlove* 38949 (DS). Niquivil, 6.5 km de El Rosario a Ojo de Agua-Niquivil, 5 noviembre 1986, *D. E. Breedlove* 65614 (CAS). Las Margaritas, 12 km E Tzisco (carretera fronteriza), 16 noviembre 1984, *D. Herrit y G. Davidse et al.* 29870 (MEXU, U). A 22 km al E de las lagunas de Monte Bello, sobre el camino a Sta. Elena, 22 noviembre 1982, *E. Cabrera* 3685 (MEXU), 3699 (MEXU, UAMIZ). Margaritas, 12 km E de Tizcao de la carr. Fronteriza, 16 noviembre 1984, *G. Davidse & M. Sousa et al.* 29870 (MO). Unión Juárez, Volcán Tacaná/Tlalquia y la cima, 19 junio 1985, *E. Martínez* 13178 (MEXU, UAMIZ, XAL). Las Margaritas, a 12 km al E de lago Tzisco, camino a Ixcán, 16 noviembre 1984, *E. Martínez* 8634 (MEXU). Cerro al N de Ocozocuatla, 13 enero 1952, *J. Rzedowski* 603 (NY). GUERRERO: Atoyac, Km 20 Pto. El Gallo-Atoyac, 24 agosto 1984, *F. Lorea* 3177 (F, US).

GUATEMALA. ALTA VERAPAZ: Finca Senahu, 24 julio 1936, *W. R. Hatch y C. L. Wilson* 120 (GH). Cobán, 5 km a NW de Cobán, 10 marzo 1963, *H. R. Molina* 12022 (BM). Entre Cobán y S. P. Carchá; río Carchá, 26 marzo 1941, *P. C. Standley* 90049 (F). Cobán, Agosto 1887, *H. von Tüerckheim* 1337 (P). Cobán, región de Cobán, junio 1908, *H. von Tüerckheim II* 2395 (P). Finca Searray, 14 febrero 1939, *C. L. Wilson* 203 (F). SAN MARCOS: Una milla arriba de África y 3.3 de San Rafael, 13 julio 1977, *T. B. Croat* 40802, 40914 (MO, MEXU). QUETZALTENANGO: Finca Helvetia, 2 mayo 1937, *W. C. Muenscher* 12129 (F).

HONDURAS. COMAYAGUA: Siguatepeque; ravine near El Achote, junio-agosto 1936, *T. G. Yuncker et al.* 5925 (K). Ca. de El Achote, plano arriba de Siguatepeque, 17 julio 1936, *T. G. Yuncker et al.* 5925 (U).

NICARAGUA. s/d, *P. Levy* 1186 (P).

Forma biológica y microambiente: Epífita rizomatosa colonial de hojas distantes, arqueadas, sobre troncos y ramas bajas de árboles, esciófila e higrófila. Raramente epipétrica en sitios con gran acumulo de materia orgánica.

Hábitat: Básicamente bosque mesófilo de montaña y ripícola, entre (800) 1100 y 2300 m s.n.m.

Distribución: México (NL., SLP., Ver., Qro., Hgo., Pue., Gro., Oax., Chis.), Guatemala, Honduras y Nicaragua?.

Discusión: Es evidente el estrecho parecido de la arquitectura foliar de esta especie con *Polypodium plesiosorum*, lo que siempre ha hecho dudar a los taxónomos sobre el rango taxonómico que debe ocupar. *Polypodium rhodopleuron*, en general, tiene medidas promedio de los órganos menores al de *P. plesiosorum* (excepto de la espora) y una serie de diferencias que se pueden comparar en la tabla VI. Aunque los trabajos de Li (1997) establecen el alto grado de aislamiento reproductivo entre las dos especies mencionadas, en campo se pueden hallar casualmente organismos que aparentemente son híbridos: costa glabra (generalmente también con otras características propias de *P. rhodopleuron*) pero con la vena de los segmentos laxamente pubescente (MÉXICO. NUEVO LEÓN: Sta. Catarina, Sierra Anahuac, 27 noviembre 1949, *G. B. Hinton* 16920 (GH). MÉXICO. VERACRUZ: Jalapa, Las Vigas, 5 km E entre Jalapa y las Vigas, 3 enero 1980, *C. R. Sperling* 5010 (GH)).

Tabla VI. Comparación entre *Polypodium plesiosorum* y *P. rhodopleuron*.

Caracteres	<i>Polypodium plesiosorum</i>	<i>Polypodium rhodopleuron</i>
Rizoma; anchura	(1.8) 3.4 (5.4) mm	(1.9) 2.7 (3.6) mm
Escamas del rizoma; long.	(2.1) 4.1 (8.2) mm	cortas, (2) 2.7 (5) mm
Proporción hoja/pecíolo	1/3 a 1/2	1/4 a 1/3
Pecíolo y costa	pajizos y verdosos a castaño claro (oscuro en alguna población)	pajizo a castaño con tonos rosados a rojizos
Tricomas en la superficie superior de la costa	presentes, al menos someramente en el tercio distal	ausentes
Tricomas en el resto de las venas	presentes o ausentes	ausentes
Vénulas; visibilidad	mediana a nulamente	alta a medianamente
Vénulas; coloración	verdosas y raramente ennegrecidas	verdosas a oscuras con tonos rojizos a rosados a francamente rojizas
Lámina; textura	herbáceo de grosor intermedio a grueso	herbáceo delgado a intermedio
Lámina; coloración	verde claro a verde-glaucos; ocasionalmente con tintes rosados a rojizos cerca de las venas	verde olivo a claro frecuentemente con tintes rojizos
Células epidérmicas (en corte transversal de lámina)	estrechamente abolsadas	anchamente abolsadas
Complejo estomático; anomocítico	representa el 20 % aprox.	representa el 5 % aprox.
Complejo estomático; diacítico	ausente	representa el 5 % aprox.
Esporas, ornamentación (visto con MEB).	verrugado, perisporio ausente o muy delgado; ápice de las verrugas con escasa harina.	verrugado, perisporio delgado; ápice de las verrugas farinadas.
Hábitat	preferentemente terrestre y epipétrico, húmico; ocasionalmente epífita en troncos o tocones	preferentemente epífita en troncos y ramas
Vegetación	amplia variedad de tipos de vegetación, incluyendo el bosque mesófilo de montaña en ambas vertientes	preferentemente bosque mesófilo de montaña en la vertiente del Golfo de México y Caribe

LITERATURA CITADA

- Aguilar Rodríguez, S. 1998. Apéndice I: Técnicas de laboratorio para el estudio de los embrión-fitos: pp. 247-272. *In*: D. Tejero-Díez y M. P. Granillo-Velázquez (coord.). *Plantae; introducción al estudio de las plantas con embrión*. Universidad Nacional Autónoma de México-Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Tlalnepantla, Edo. México. 301 pp.
- Ameneyro, G., R. Fernández Nava y M. L. Arreguín Sánchez. 1995. Clave para la identificación de géneros, especies y variedades de pteridofitas del estado de Querétaro, México. *Anales Esc. Nal. Cienc. Biol., Méx.* 40: 11-82.
- Anthony, N. C. y E. A. C. L. E. Schlepe. 1985. *xPleopodium-* a putative intergeneric fern hybrid from Africa. *Bothalia* 15: 555-559.
- Barraclough, T. G. y V. Savolainen. 2001. Evolutionary rates and species diversity in flowering plants. *Evolution* 55: 677-683.
- Bartlett, A. S. y E. S. Barghoorn. 1973. Phylogeographic history of the Isthmus of Panama during the past 12,000 years (a history of vegetation, climate and sea-level change). 203-299. *In*: A. Graham (ed.). *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier. Amsterdam. 393 pp.
- Beck, C. B., R. Schmid y G. W. Rothwell. 1982. Stellar morphology and the primary vascular systems of seed plants. *Bot. Rev.* 48: 691-815.
- Bold, H. C., C. J. Alexopoulos y T. Delevoryas. 1980. *Morphology of plants and fungi*. Harper & Row. New York. 819 pp.
- Bommer, J. E. y H. Christ. 1896. Filices. *In*: T. Durand y H. Pittier (eds.). *Primitiae florum costaricensis*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 35(1): 167-249.
- Bosman, M. T. M. 1991. A monograph of the fern genus *Microsorium*. *Leiden Bot. Ser.* 14: 1-161.
- Bozzola, J. J. y L. D. Russell. 1992. *Electron Microscopy. Principles and techniques for biologists*. Jones & Bartlett. Inc. Boston. 542 pp.
- Bromham, L., M. Woolfit, M. S. Y. Lee y A. Rambaut. Testing the relationship between morphological and molecular rates of change along phylogenies. *Evolution* 56: 1921-1930.
- Coney, P. J. 1982. Plate tectonic constraints on the biogeography of Middle America and Caribbean region. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 432-443.
- Conzatti, C. 1946. *Flora taxonómica mexicana*. Tomo I. Sociedad Mexicana de Historia Natural. México, D. F. 377 pp.

- Copeland, E. B. 1947. Genera filicum; the genera of ferns. *Chronica Botanica*. Waltham, Mass. 247 pp.
- Crabbe, J. A., A. C. Jermy y J. T. Mickel 1975. A new generic sequence for pteridophyte herbarium. *Fern Gaz.* 11(2-3): 141-162.
- Crane, E. H., D. R. Farrar y J. F. Wendel. 1995. Phylogeny of the Vittariaceae: convergent simplification leads to a polyphyletic *Vittaria*. *Amer. Fern J.* 85: 283-305.
- Ching, R. C. 1933. The study of Chinese ferns. XI. *Polypodium*. *Contr. Inst. Bot. Acad. Peiping* 2: 31-52.
- Ching, R. C. 1940. On natural classification of the family "Polypodiaceae". *Sunyatsenia* 5: 201-268.
- Christensen, C. 1905-1906. Index filicum: enumeratio omnium generum (anno 1753-1905) specierumque filicum et Hydropteridum ab anno 1753 ad finem anni 1905 descriptorum. H. Hagerup. Copenhagen. 745 pp.
- Christensen, C. 1913. Index filicum: Supplementum 1906-1912. H. Hagerup. Copenhagen. 60 pp.
- Christensen, C. 1917. Index filicum: Supplément préliminaire pour les années 1913, 1914, 1915, 1916. H. Hagerup. Copenhagen. 60 pp.
- Christensen, C. 1928. On the systematic position of *Polypodium vulgare*. *Dansk Bot. Ark.* 5: 1-10.
- Christensen, C. 1934. Index filicum: Supplementum tertium pro annis 1917-1933. H. Hagerup. Copenhagen. 219 pp.
- de la Sota, E.R. 1963. Conceptos sobre la evolución de la venación en las filices leptosporangiadas superiores. *Ameghiniana* 3: 37-42.
- de la Sota, E. R. 1965. Las especies escamosas del género *Polypodium* (s. str.) en Brasil. *Revista Mus. La Plata, secc. Bot.* 9: 243-271.
- de la Sota, E. R. 1966. Revisión de las especies americanas del grupo *Polypodium squamatum* L. *Revista Mus. La Plata, secc. Bot.* 10: 69-186.
- de la Sota, E. R. 1973. On the classification and phylogeny of the Polypodiaceae. *In*: A. C. Jermy, J. A. Crabbe y B. A. Thomas (eds.). *The phylogeny and classification of the ferns.* *J. Linn. Soc., Bot.* 67(1): 229-244.
- de Luna, E. y B. D. Mishler. 1996. El concepto de homología filogenético y la selección de caracteres taxonómicos. *Bol. Soc. Bot. México* 59: 131-146.
- Devi, S. 1978. Studies on the spore morphology of some members of Polypodiaceae. *Brenesia* 14-15: 283-303.

- Evans, A. M. 1963. New chromosome observations in the Polypodiaceae and Grammitidaceae. *Caryologia* 16: 671-677.
- Evans, A. M. 1969. Interspecific relationships in the *Polypodium pectinatum-plumula* complex. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 55: 193-293.
- Falk, R. H. 1980. Preparation of plant tissues for SEM. *Scanning Electron Microscopy* 1: 79-90.
- Font Quer, P. 1979. *Diccionario de Botánica*. Labor. Barcelona. 1244 pp.
- Forey, P. L., C. J. Humphries, I. L. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams. 1992. *Cladistics; a practical course in systematics*. Oxford University Press (The Systematics Association, Publication N° 10). Oxford. 191 pp.
- Foster, A. S y E. M. Gifford. 1974. *Comparative morphology of vascular plants*. W. H. Freeman and Co. San Francisco. 751 pp.
- Fryns-Claessens, E. y W. van Cotthem. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.* 39(1): 71-137.
- Gastony G. J. y D. R. Rollo. 1995. Phylogeny and generic circumscription of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: cheilanthoidea) inferred from *rbcl* nucleotide sequences. *Amer. Fern J.* 85: 341-360.
- Gastony, G. J. y M. C. Ungerer. 1997. Molecular systematics and revised taxonomy of the onocleoid ferns (Dryopteridaceae: Onocleae). *Amer. J. Bot.* 84: 840-849.
- Gómez, L. D. 1975. Contribuciones a la pteridología costarricense VIII: La hibridización en el trópico; *Microgramma* x *Polypodium* y *Polypodium aspidiolepis* Baker. *Brenesia* 6: 49-57.
- Gómez, L. D. 1982. The origin of the pteridophyte flora of Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 548-556.
- Graham., A. 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin America biota. pp. 301-314. In: A. Graham (ed.). *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier. Amsterdam. 393 pp.
- Greuter, W., J. McNeill, F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, T. S. Filgueiras, D. H. Nicolson, P. C. Silva, J. E. Skog, P. Trehane, N. J. Turland y D. L. Hawksworth (eds.). 2000. *International Code of Botanical Nomenclature (Saint Luis Code)*. Adopted by the Sixteenth International Botanical Congress St. Louis, Missouri, July-August 1999. Koeltz Scientific Books. Königstein. [Reg. Veg. 138]. 474 pp.
- Giudice, G. E., M. A. Morbelli, M. R. Piñeiro, M. Copello y G. Erra. 2004. Spore morphology of the Polypodiaceae from northwestern Argentina. *Amer. Fern J.* 94(1): 9-27.

- Hasebe, M., P. G. Wolf, K. M. Pryer, K. Ueda, M. Ito, R. Sano, G. J. Gastony, J. Yokohama, J. R. Manhart, N. Murakami, E. H. Crane, C. H. Haufler y W. D. Hauk. 1995. Fern phylogeny based on *rbcl* nucleotide sequences. *Amer. Fern J.* 85: 134-181.
- Haufler, C. H., M. D. Windham, F. A. Lang y S. A. Whitmore. 1993. *Polypodium*. pp. 315-423. *In: Flora of North America: Pteridophytes and gymnosperms. Vol. 2.* Oxford University Press. New York. 475 pp.
- Haufler, C. H. y T. A. Ranker. 1995. *rbcl* sequences provide phylogenetic insights among sister species of the fern genus *Polypodium*. *Amer. Fern J.* 85(4): 361-374.
- Haufler, C. H., M. D. Windham y E. W. Rabe. 1995. Reticulate evolution in the *Polypodium vulgare* complex. *Syst. Bot.* 20(2): 89-109.
- Haufler, C. H., D. E. Soltis y P. S. Soltis. 1995. Phylogeny of the *Polypodium vulgare* complex: insights from chloroplast DNA restriction site data. *Syst. Bot.* 20(2): 110-119.
- Haufler, C. H., E. A. Hooper y J. P. Therrien. 2000. Modes and mechanism of speciation in pteridophytes: implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical clades. *Pl. Spec. Biol.* 15: 223-236.
- Haufler, C. H., A. R. Smith, H. Schneider, T. Hildebrand, R. Cranfill y T. Ranker. 2001. *Polypodium* redefined: morphology, biogeography and DNA sequences provide clues to lineages. Botany 2001 (abstract). Albuquerque, New Mexico (www.botany2001.org).
- Haufler, C. H., W. A. Grammer, E. Hennipman, T. A. Ranker, A. R. Smith, H. Schneider. 2003. Systematics of the ant-fern genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae); testing phylogenetic hypothesis with DNA sequences. *Syst. Bot.* 28: 217-228.
- Hennipman, E. P. 1986. The systematics of the Polypodiaceae (Filicales): posing the problems. *Acta Bot. Neerl.* 35: 115.
- Hennipman, E., P. Veldhoen y K. U. Kramer. 1990. Polypodiaceae. *In: Kramer, K. U. y P. S. Green (eds. del volumen). Pteridophytes and gymnosperms. In: K. Kubitzki, (ed. gral.) The families and genera of vascular plants. Vol. 1.* Springer-Verlag. Berlin. 404 pp.
- Hennipman, E. P. y M. C. Roos. 1982. A monograph of the fern genus *Platyserium* (Polypodiaceae). *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk., Tweede Sect.* 80: 1-126.
- Hennipman, E. P. y M. C. Roos. 1983. Phylogenetic systematics of the Polypodiaceae (Filicales). *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg.* 26: 321-342.
- Hensen, R. V. 1990. Revision of the *Polypodium loriceum* complex (Filicales, Polypodiaceae). *Nova Hedwigia* 50(3-4): 279-336.

- Hettterscheid, W. L. A. y E. P. Hennipman. 1984. Venation patterns, soral characteristics and shape of the fronds of the microsorioid Polypodiaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 105: 11-47.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60(1): 17-33.
- Hooper, E. A. 1994. Biosystematic analysis of the *Pleopeltis macrocarpa* complex in the Neotropics. Ph.D. Thesis, University of Kansas, Lawrence.
- Hovenkamp, P. 1986. A monograph of the fern genus *Pyrrhosia*, Polypodiaceae. *Leiden Bot. Ser.* 9: 1-280.
- Hovenkamp, P. 1990. The significance of rhizome morphology in the systematics of the Polypodiaceous ferns (*sensu stricto*). *Amer. Fern J.* 80(2): 33-43.
- Hovenkamp, P. 1996. The inevitable instability of generic circumscriptions in Old World Polypodiaceae. pp. 249-260. *In: J. M. Camus, M. Gibby, R. J. Johns (ed.) Pteridology in perspective.* Royal Botanic Gardens. Kew. 700 pp.
- Howard, R. A. 1973. The vegetation of Antilles. pp. 1-38. *In: A. Graham (ed.) Vegetation and vegetational history of northern Latin America.* Elsevier. Amsterdam. 393 pp.
- Index Herbariorum, edition 8: part I. The Herbaria of the world. 1990. P. K. Holmgren y N. H. Holmgren (eds.). The New York Botanical Garden. New York. 704 pp.
<http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp>
- Jarrett, F. M. 1980. Studies in the classification of the leptosporangiate ferns –1. The affinities of Polypodiaceae *sensu stricto* and the Grammitidaceae. *Kew Bull.* 34: 823-835.
- Jarrett, F. M. 1985. Index filicum: supplementum quintum (pro annis 1961-1975). Clarendon Press. Oxford. 245 pp.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill. New York. 523 pp.
- Johns, R. J., P. J. Edward y R. E. G. Pichi-Sermolli (R. Linklater, ed. gral.). 1996. Index filicum: supplementum sextum (pro annis 1976-1990). The Royal Botanical Gardens. Kew. 414 pp.
- Johns, R. J., P. J. Edwards, R. Davies y K. Challis (R. Linklater ed. gral.). 1997. Index filicum: supplementum septimum (pro annis 1991-1995). The Royal Botanical Gardens. Kew. 124 pp.
- Knobloch, I. W. y D. S. Correll. 1962. Ferns and fern allies of Chihuahua, Mexico. Texas Research Foundation. Renner, Texas. 198 pp.
- Lauer, W. 1968. Problemas de la división fitogeográfica en América Central pp. 139-154. *In: Geocología de la región montañosa de las Américas tropicales.* F. Duemmlers Verlag. Bonn.

- Lellinger, D. B. 1993. Application of the name *Goniophlebium* and new subgeneric name in *Polypodium*. Amer. Fern J. 83(1): 37-38.
- Li, J. 1997. Biosystematic analyses of the Hawaiian endemic fern species *Polypodium pellucidum* (Polypodiaceae) and related congeners. Ph.D. thesis. Faculty of the Graduate School, University of Kansas. Lawrence. 166 pp.+ 8 appendix.
- Li, J. y C. H. Haufler. 1996. A numerical analysis of karyotypes among diploid species in the genus *Polypodium* (Polypodiaceae). Amer. J. Bot. (abstracts) 83(6): 360.
- Llorente Bousquets, J. 1989. Algunas ideas de la teoría sistemática contemporánea; conceptos en cladismo. Ciencias (nº esp.) 3: 74-87.
- Lorea H., F. y E. Velázquez M. 1998. Pteridophyta. In: Diego Pérez, N. y R. M. Fonseca (eds.). Estudios florísticos en Guerrero 9. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 94 pp.
- Looser, G. 1951. El género *Polypodium* L. y sus representantes chilenos. Revista Universitaria (Universidad Católica de Chile) XXXVI(1): 39-54, figs. 1-13.
- Lucansky, T. W. y R. A. Withe. 1974. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the neotropical Cyatheaceae. III. Nodal and petiole patterns; summary and conclusions. Amer. J. Bot. 61: 472-480.
- Lugardon, B. 1974. La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinales Isosporées II. Filicales. Commentaires. Pollen et Spores 16: 161-226.
- Lloyd, R. M. y F. A. Lang. 1964. The *Polypodium vulgare* complex in North America. Brit. Fern Gaz. 9: 168-177.
- Lloyd, R. M. 1969. Occurrence of a winged perispore in New World species of *Polypodium*. Brittonia 21: 80-82.
- Lloyd, R. M. 1981. The perispore in *Polypodium* and related genera (Polypodiaceae). Can. J. Bot. 59: 175-189.
- Manhart, J. R. 1995. Chloroplast 16S rDNA sequences and phylogenetic relationships of fern allies and ferns. Amer. Fern J. 85(4): 182-191.
- Maxon, W. R. 1903. Studies of certain Mexican and Guatemalan species of *Polypodium*. Contr. U.S. Natl. Herb. 8: 271-280.
- Maxon, W. R. 1916a. *Polypodium furfuraceum* and related species. Contr. U.S. Natl. Herb. 17: 557-579.
- Maxon, W. R. 1916b. *Polypodium squamatum* and its allies. Contr. U.S. Natl. Herb. 17: 579-596.

- Maxon, W. R. 1916c. Studies of tropical American ferns: No 6. Contr. U.S. Natl. Herb. 17: 541-608.
- Mickel, J. T. 1992. Pteridophytes. *In*: R. McVaugh (W. M. Anderson gen. ed.). Flora Novogaliciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Vol. 17: 120-467. Univ. Michigan Herb. Ann Arbor.
- Mickel, J. T. y J. M. Beitel. 1987. Notes on *xPleopodium* and *Pleopeltis* in tropical America. *Amer. Fern J.* 77: 16-27.
- Mickel, J. T. y J. M. Beitel. 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 46: 1-568.
- Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. Mexican pteridophytes. *Mem. New York Bot. Gard.* 88: 1-1054.
- Mitui, K. 1977. Spores wall structure of some Japanese species in Polypodiaceae S. St. *Bull. Nippon Dent. Univ. Gen. Ed.* 6: 119-124.
- Mitsuta, S. 1984. Studies in the venation of Polypodiaceae II. Venation of Polypodiaceae (2) and some other ferns. *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., ser. Biol.* 9: 57-85.
- Moran, R. C. 1995. *Polypodium* L. 349-365 pp. *In*: R. C. Moran y R. Riba (eds.). Psilotaceae a Salviniaceae. Flora Mesoamericana. Vol 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum. México D.F. 470 pp.
- Moran, R. C. 2004. A natural history of ferns. Timber Press. Oregon. 301 pp.
- Moran, R. C. y R. Riba (eds.). 1995. Psilotaceae a Salviniaceae. *In*: Davidse G., M. Sousa y S. Knapp. (ed. Grales.) Flora Mesoamericana I. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum. México 470 pp.
- Moreno, N. P. 1984. Glosario ilustrado botánico. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y Compañía Editorial Continental S. A. México D.F. 300 pp.
- Morrone, J. J. 2000. El Lenguaje de la cladística. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F. 109 pp.
- Murakami, N., S. Nogami, M. Guatanabae y K. Iwatsuki. 1999. Phylogeny of Aspleniaceae inferred from *rbcl* nucleotide sequences. *Amer. Fern J.* 89: 232-243.
- Munsell Color Co. 1992. Munsell soil color Charts. New York. 14 pp.
- Nayar, B. K. y S. Devi. 1964. Spore morphology of Indian ferns. III. Polypodiaceae. *Grana Palynologica* 5: 342-395.
- Neuroth, R. 1996. Biosystematik und Evolution des *Polypodium vulgare*-Komplexes (Polypodiaceae, Pteridophyta). *Dissert. Bot.* 256: 1-209.

- Pal, S. y N. Pal. 1970. Spore morphology and taxonomy of Polypodiaceae. *Grana Palynologica* 10: 141-148.
- Palacios Rios, M. 1995. Pteridofitas del estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 362 pp.
- Payne, W.W. 1968. The use of cellulose acetate film for the production of epidermal cast. *Ward's Bull.* 7(52): 6-7.
- Pérez García, B. y R. Riba. 1990. Glosario para Pteridophyta. Consejo Nacional de la Flora de México A. C. México D. F. 58 pp.
- Pérez-García, B., A. Mendoza, R. Riba. 2001. Development of the sexual phase of *Pseudocolysis bradeorum* (Polypodiaceae). *Amer. Fern J.* 91(4): 214-226.
- Pichi-Sermolli, R. E. G., F. Ballard, R. E. Holttum, H. Ito et al. 1965. Index filicum: Supplementum quartum (pro annis 1934-1960). International Association for Plant Taxonomy. Utrecht. pp. 226-251.
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31(2): 313-512.
- Plá Dalmau, J. M. 1961. Polen. Talleres Gráficos D.C.P. Gerona. 525 pp.
- Prance, G. T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 594-624.
- Presl, C. B. 1836. Tentament pteridographiae. T. Haase. Praha..
- Price, M. G. 1983. *Pecluma*, a new tropical American fern genus. *Amer. Fern J.* 73: 109-116.
- Pryer, K. M., A. R. Smith y J. E. Skog. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcl* sequences. *Amer. Fern J.* 85: 202-282.
- Pryer, K. M., A. R. Smith, J. S. Hunt y J. Y. Dubuisson. 2001. *rbcl* data reveal two monophyletic group of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 1118-1130.
- Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey y C. R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row. New York. 891 pp.
- Ranker, T. A., A. R. Smith, B. S. Parris, J. M. O. Geiger, C. H. Haufler, S. C. K. Starub y H. Schneider. 2004. Phylogeny and evolution of grammitid ferns (Grammitidaceae): a case of rampant morphological homoplasy. *Taxon* 53(2): 415-428.
- Riba, R., L. Pacheco, A. Valdés y Y. Sandoval. 1996. Pteridoflora del estado de Morelos. Lista de familias, géneros y especies. *Acta Bot. Mex.* 37: 45-65.

- Rödl-Linder, G. 1990. A monograph of the fern genus *Goniophlebium* (Polypodiaceae). *Blumea* 34: 277-423.
- Roos, M. C. 1985. Phylogenetic systematics of the Drynarioideae (Polypodiaceae). *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk., Tweede Sect.* 85: 1-318.
- Rzedowski, J. 1983. *Vegetación de México*. Limusa. México. D. F. 432 pp.
- Rzedowski, J. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* 14: 3-21.
- Saiki, Y., M. Matsumoto y Y. Mitsuda. 1988. Vascular patterns in the petioles of Aspleniaceae. *Proc. ISSP.* 273-278.
- Schneider, H. 1995. The root anatomy of ferns: A comparative study. *In: J. M Camus, M. Gibby y R.J. Johns (eds.). Pteridology in perspective. Proceeding of the Holttum Memorial Pteridophyte Symposium, Kew.* pp. 271-283.
- Schneider, H., A. R. Smith, R. Cranfill, T. E. Hildebrand, C. H. Haufler y T. A. Ranker. 2004. Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae & Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. *Molec. Phylogenet. Evol.* 31: 1041-1063.
- Schuh, R. T. 2000. *Biological systematics; principles and applications*. Cornell University Press. Ithaca. 236 pp.
- Sen, U. y E. Hennipman. 1981. Structure and ontogeny of stomata on Polypodiaceae. *Blumea* 27(1): 175-201.
- Smith, A. R. 1981. Pteridophytes. *In: D. E. Breedlove (ed.). Flora of Chiapas Vol. 2.* California Academy of Sciences. San Francisco. 130 pp.
- Smith, A. R., H. Schneider, B. S. Parris, C. H. Haufler, T. A. Ranker, J. P. Terrien y J. M. O. Geiger. 2000. Phylogeny of Grammitidaceae and Polypodiaceae inferred from two large data sets: rbcL and morphology. *Amer. J. Bot.* 87: 97 (abstract).
- Soltis, P. S., D. E. Soltis, V. Savolainen, P. R. Crane y T. G. Barraclough. 2002. Rate heterogeneity among lineages of tracheophytes: integration of molecular living fossils. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 4430-4435.
- Sousa S., M., R. Riba, F. Chiang, B. Pérez-García, S. Zárate y L. Pacheco. 1995. Glosario 411-432 p. *In: R. C. Moran y R. Riba (eds.). Psilotaceae a Salviniaceae. Flora Mesoamericana. Vol 1.* Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum. México D. F. 470 pp.

- Swofford, D. L. 1993. PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony); version 3.1. Illinois Natural History Survey. Illinois.
- Steeves, T. A. 1988. Phylogenetic and ontogenetic interpretation of the fern vascular system. Proc. ISSP. 279-284.
- Stewart, W. N. 1983. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge University press. Cambridge. 405 pp.
- Stolze, R. G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala. Part II: Polypodiaceae. Fieldiana, Bot. n.s. 6: 1-522.
- Tejero-Díez, D. 1998. Pteridoflora del occidente del estado de México, México. Tesis Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 142 pp. y I-X apéndices.
- Tejero-Díez, D. y L. Pacheco. 2004a. Taxa nuevos, nomenclatura, redefiniciones y distribución en las especies relacionadas a *Polypodium colpodes* Kunze (Polypodiaceae, Pteridophyta). Acta Bot. Mex. 67: 75-115.
- Tejero-Díez, D. y L. Pacheco. 2004b. Notas taxonómicas y de distribución en *Polypodium plesiosorum* y *P. rhodopleuron* (Polypodiaceae: Pteridophyta). Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 75(1): 11-35.
- Tejero-Díez, D. y M. L. Arreguín-Sánchez. 2004. Lista con anotaciones de los pteridófitos del estado de México, México. Acta Bot. Mex. 69: 1-83.
- Tindale, M. D. 1960. Vein patterns in *Microsorium scandens* and its allies. Amer. Fern J. 50: 241-245.
- Toledo, V. M. 1976. Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación tropical cálida y húmeda de México. Tesis (Maestría en Ciencias), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F. 73 pp.
- Tryon, R. M. 1964. Evolution in the leaf of living ferns. Mem. Torrey Bot. Club 21: 73-82.
- Tryon, R. M. 1970. The classification of the Cyatheaceae. Contr. Gray Herb. 200: 3.53.
- Tryon, A. F. y B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophyta; surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag. New York. 648 pp.
- Tryon, R. M. y R. G. Stolze. 1993. Pteridophyta of Peru. Part V. 18. Aspleniaceae. 21. y Polypodiaceae. Fieldiana, Bot. n.s. 32: 1-90.
- Tryon, R. M. y A. F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants, with special reference to tropical America. Springer-Verlag. New York. i-xii, 857 pp.

- van Cotthem F. L. S., W. R. J. 1973. Stomatal types and systematics. *In*: A. C. Jermy, J. A. Crabbe y B. A. Thomas (ed.). The phylogeny and classification of the ferns. Journ. Linn. Soc. London Bot. 67 (sup. 1): 59-71.
- Vareschi, V. [1968] 1969. Helechos, vol. I, tomo II. *In*: T. Lasser (ed.). Flora de Venezuela. Edición especial del Instituto Botánico de la Dirección de Recursos Naturales renovables, pp. 1-1033.
- Villaseñor, J. L. y P. Dávila. 1996. Breve introducción a la metodología cladista. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 48 pp.
- Wagner, W. H. 1952. Types of foliar dichotomy in living ferns. Amer. J. Bot. 39. 578-592.
- Wagner, W. H. 1979. Reticulate veins in the systematics of modern ferns. Taxon 28: 87-95.
- Wagner, W.H. 1986. The new world fern genus *Marginariopsis* (Polypodiaceae): an example of leaf dimorphy and coenosory in generic delimitation. Bull. Torrey Bot. Club 113(2): 159-167.
- Wagner, W. H. y F. S. Wagner. 1975. A hybrid polypody from the new world tropics. Fern Gaz. 11: 125-135.
- Wardlaw, C.W. 1944. Experimental and analytical studies of pteridophytes. IV. Stelar morphology: experimental observations on the relation between leaf development and stelar morphology in species of *Dryopteris* and *Onoclea*. Ann. Bot. 8: 387-399.
- Weatherby, C. A. 1922. The group of *Polypodium lanceolatum* in North America. Contr. Gray Herb. 65: 3-14.
- Weatherby, C. A. 1939. The group of *Polypodium polypodioides*. Contr. Gray Herb. 124: 22-35.
- Weatherby, C. A. 1947. *Polypodium lepidopteris* and its relatives in Brazil. Contr. Gray Herb. 165: 76-82.
- Weng-Liang, Ch. y D.R. Farrar. 1997. Comparative gametophyte morphology of selected species of the family Polypodiaceae. Amer. Fern J. 87(3): 77-86.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford. 1025 pp.
- Windham, M. D. 1993. New taxa and nomenclatural changes in the North American fern flora. Contr. Univ. Michigan Herb. 19: 31-61.
- Withe, R. A. 1984. Comparative development of vascular tissue patterns in the shoot apex of ferns. *In*: R. A. Withe y W.C. Dickison (eds). Contemporary problems in plant anatomy. Academic Press. New York. Pp. 53-107.

- Wolf, P. G. 1995. Phylogenetic analyses of *rbcl* and nuclear ribosomal RNA gene sequences in Dennstaedtiaceae. *Amer. Fern J.* 85: 306-327.
- Zink, M. J. 1993. Systematics of the fern genus *Lepisorus* (J. Smith) Ching (Polypodiaceae-Lepisoreae). ADAG Administration & Druck AG. Zurich.

APÉNDICE I

Artículos publicados

Tejero-Díez, D. y L. Pacheco. 2004

- a.- Taxa nuevos, nomenclatura, redefiniciones y distribución en las especies relacionadas a *Polypodium colpodes* Kunze (Polypodiaceae, Pteridophyta). *Acta Botanica Mexicana* 67: 75-115.
- b.- Notas taxonómicas y de distribución en *Polypodium plesiosorum* y *P. rhodopleuron* (Polypodiaceae: Pteridophyta). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica* 75(1): 11-35.

APÉNDICE II

Exsiccata de las especies de *Polypodium* tratadas taxonómicamente.

(1) <i>Polypodium hispidulum</i>			
(2.1) <i>P. plesiosorum</i> var. <i>plesiolori</i>			
(2.2) <i>P. plesiosorum</i> var. <i>plesiosorum</i>			
(2.3) <i>P. plesiosorum</i> var. <i>rubicundum</i>			
(3) <i>P. rhodopleuron</i>			
A. B. Ghiesbreght 246	(2.2)	C. Nelson y E. Vargas 2463	(2.2)
A. Campos y col. 192 y G. Toriz 359	(3)	C. R. Barnes y W. J. G. Land 596	(2.2)
A. Cascante 641	(2.2)	C. R. Orcutt 2830 a, 3377, s.n	(2.2)
A. Estrada 67	(2.1)	C. R. Orcutt 2830 b, 2838	(3)
A. Grijalva y M. Araquistain 603	(2.1)	C. R. Sperling 4949	(3)
A. Herrera 17	(2.2)	C. R. Sperling 5010	(2.2)
A. J. Hernández 86	(2.3)	C. S. Ruíz 873	(2.1)
A. Jiménez 2435	(2.2)	C. Sartorius s.n.	(2.2)
A. Lefebure 53.1191	(3)	C. V. Morton 7452	(2.2)
A. Lefebure s.n.	(3)	Cael y E. Seler 2237	(2.2)
A. Limon 53, 117	(2.2)	Cael y E. Seler 3615	(3)
A. M. Brenes 12859	(2.3)	D. B. Dunn y D. Dunn 19030; 19022; 1907	(2.2)
A. M. Brenes s.n.	(2.3)	D. B. Dunn y col.. 23091	(2.2)
A. M. Brenes s.n.	(2.2)	D. B. Dunn y Enright 17406	(2.2)
A. M. Ton 7142, 7199	(1)	D. B. Lellinger 1450	(2.3)
A. Molina 12022; y col. al. 16635	(2.2)	D. E. Breedlove 15110, 23020, 25778, 30184,	
A. Ochoa 078	(3) ¿	31325, 31752, 38479	(2.2)
A. R. García 1599; y col.. 651	(2.2)	D. E. Breedlove 20283, 21647, 21883, 22160,	
A. Rebolledo s.n.	(2.2)	22296, 22373, 22672, 27920, 30799, 31500,	
A. Reyes y A. Challenger 2597	(1)	32142, 32197, 32498, 32676, 32938, 36667,	
A. Rojas 1402, 1600	(2.3)	38949, 65614	(3)
A. Rojas 2150, 3052, 4953, 4954	(2.2)	D. E. Breedlove 21878, 22436, 26470, 28848,	
A. Rojas 4440, L. Pacheco y col..	(2.1)	32822, 32878, 33959, 38245, 48387	(1)
A. Shilon 1993	(2.2)	D. E. Breedlove 21988, 22036, 23110, 27696,	
B. Corres 15480	(2.2)	28183, 32005, 32066, 32067, 33522	(2.1)
B. Hallberg 1366	(3)	D. E. Breedlove 63690 y B. Anderson	(2.2)
B. Hallberg 1394; 1363	(2.2)	D. Herrit y G. Davidse y col.. 29870	(3)
B. Hallberg 1693	(1)	D. S. Conant y H. B. Correll 28795	(2.3)
B. Pérez García y col.. 562	(2.3)	D. S. Conant 773	(2.2)
B. Pérez García, y col.. 274 y 275, 498, 752	(3)	D. S. Correll y H. B. Correll 28762	(3)
B. Servín 644, 1432	(2.2)	D. Schiede s.n.	(3)
Botteri 1422 b	(3)	D. Smith 3144	(2.2)
Botteri 59	(2.2)	D. Tejero Díez 2747, 4066, 4205, 4219, 4220,	
Botteri y Sumichrast 1422a	(2.2)	4223, 4318, 4320, 4322, 4324, 4330, 4132, 4148,	
Botteri y Sumichrast 1471	(3)	4161, 4234, 4239, 4242, 4246, 4252, 4257, 4260 b	(2.2)
Botteri y Sumichrast 1471b	(2.2)	D. Tejero Díez y A. Rojas 4307, 4308-tipo	(2.3)
C. A. Purpus 5684, 6442, 6555, 15729	(2.2)	D. Tejero Díez 4328, 4329	(1)
C. C. Deam 117-tipo	(1)	D. Tejero Díez 4358	(2.1)
C. C. Parry y E. Palmer 973	(2.2)	D. Tejero-Díez 4193, 4201, 4228, 4243, 4248,	
C. Chávez 128, 129, 131, 145	(2.2)	4262, 4316	(3)
C. Christensen (Herb)	(2.2)	D. Ugent y R. Flores 2374, 2366, 2497, 2420	(2.2)
C. Durán y P. Burgos 684, 722	(2.1)	Don Hazlett 2500	(2.2)
C. Feddema 462	(2.2)	E. B. Copeland 131a	(2.1)
C. G. Pringle 3354, 8980, 15707, s.n.	(2.2)	E. B. Copeland Herb. S.n.	(3)
C. G. Pringle 8980, 15707	(2.1)	E. B. Copeland s.n., 131	(2.2)
C. Gallardo 1288	(3)	E. Cabrera 2936 y H. de Cabrera	(2.1)
C. H. Lankester 634a	(2.3)	E. Cabrera 3685, 3699	(3)
C. H. Mueller 2746	(2.2)	E. Carranza 1146 A, 1376, 2292	(2.2)
C. Jurgensen 893	(2.2)	E. Carranza 1478	(2.1)
C. L. Smith 2218	(3)	E. Contreras 3000	(1)
C. L. Wilson 203	(3)	E. Domínguez 643	(2.1)
C. Liebmann 1841	(2.2)	E. G. Marsh 1926	(2.2)
C. M. Rodoell 3048	(2.2)	E. González 927, 1317, 1334, 1374	(2.2)
C. Nelson y A. Clewell 54-723	(2.3)	E. Hennipman y col.. 6522, 6552	(2.2)

<i>E. Hernández X.</i> 862	(3)	<i>H. Pittier y col.</i> 3662	(2.3)
<i>E. L. Chavero s.n.</i> (2)	(3)	<i>H. R. Molina</i> 12022	(3)
<i>E. Lara</i> 44	(1)	<i>H. Ross fl. Mex.</i> 281, 553	(2.2)
<i>E. Lyonnet (Hno.)</i> 168, 768, 1495, 1833, 2004, 2426, 3342, s.n. [421000002, 441200001, 541200006, 551000003 y 550900015]	(2.2)	<i>H. Rubio</i> 1923, 2081	(2.1)
<i>E. Lyonnet (Hno.) s.n.</i> [541200023, 541200038]	(2.1)	<i>H. Rubio</i> 254	(3)
<i>E. Martínez</i> 8490 b, 10838, 14679, 14665, 14790, 15532, 16938 a, 16938 b	(1)	<i>H. Rubio</i> 61, 213, 1244, 1390, 1393, 1394, 1975, 2102, 2599, 2658, 2727	(2.2)
<i>E. Martínez</i> 8634, 13178	(3)	<i>H. Sánchez Mejorada</i> 170	(2.2)
<i>E. Martínez y col.</i> 1728, 1823, 5331, 16938	(2.2)	<i>H. Sánchez Mejorada</i> 665	(3)
<i>E. Matuda</i> 204-A	(2.2)	<i>H. Sohmer</i> 9511	(3)
<i>E. Matuda</i> 2393	(2.1)	<i>H. von Türckheim</i> 1337, 2395	(3)
<i>E. Mayo</i> 484	(2.2)	<i>H. von Türckheim</i> 216, 8053	(1)
<i>E. Morales</i> 6	(2.2)	<i>H. von Türckheim</i> 646	(2.2)
<i>E. P. Killip</i> 5031, 5413 y <i>L. R. Cornman</i> 977	(2.3)	<i>H. W. von Rozynski</i> 683	(2.2)
<i>E. Palmer</i> 175, 1374	(2.2)	<i>Hahn s.n.</i>	(3)
<i>E. R. de la Sota</i>	(2.2)	<i>Heyde y lux</i> 3260, 3263	(2.2)
<i>E. Rosenstock fl. Mex.</i> 13	(2.2)	<i>I. Chacón Gamboa</i> 15	(2.2)
<i>E. Scamman</i> 6114, 7225	(2.3)	<i>I. Oble 2 y L. Pacheco</i>	(2.2)
<i>F. A. Barkley</i> 36077	(2.2)	<i>I. W. Knobloch</i> 1976	(2.2)
<i>F. Alvarado</i> 58	(2.2)	<i>J. A. Steyermark</i> 3624, 32455, 32715, 35749, 42403, 42830, 43390, 46944	(2.2)
<i>F. Arsène</i> 2192, 2588, 6259, 8394, s.n.	(2.2)	<i>J. A. Steyermark</i> 44318, 48520	(1)
<i>F. Biolley s.n.</i>	(2.3)	<i>J. B. Ebinger</i> 652	(2.3)
<i>F. Kemp s.n.</i>	(2.2)	<i>J. B. Paxon y col.</i> 17 M 678 ^a	(2.2)
<i>F. Lorea</i> 1771	(2.2)	<i>J. Cruz Pineda</i> 71	(2.2)
<i>F. Lorea</i> 2268, 2303, 2389	(2.1)	<i>J. D. Dwyer</i> 14384	(3)
<i>F. Lorea</i> 3177	(2.3)	<i>J. D. R. Martínez</i> 21	(2.2)
<i>F. Pimentel</i> 203	(1)	<i>J. Donnel Smith</i> 2441	(2.2)
<i>F. R. Rickson</i> 218	(2.3)	<i>J. García y col.</i> 93, 253	(2.2)
<i>F. Vázquez y S. Avendaño</i> 1575	(1)	<i>J. Gimata</i> 547	(2.1)
<i>F. Vázquez</i> 1578, 2176, 12750	(2.1)	<i>J. Gimata</i> 796	(3)
<i>F. Ventura</i> 219, 220, 9627, 10688, 10750, 15659, 15781, 19580	(2.2)	<i>J. Gómez y D. Tejero Díez</i> 32	(2.2)
<i>F. Ventura</i> 295, 2223, 11833, 1220, 12270, 14670	(3)	<i>J. H. Hall y S. M. Bockus</i> 7898	(2.2)
<i>F. W. Pennell</i> 17838	(2.2)	<i>J. I. Calzada</i> 2821	(1)
<i>G. B. Hinton</i> 16920, 17515	(2.2)	<i>J. I. Calzada</i> 7991	(2.2)
<i>G. Borja</i> 114, 110	(2.2)	<i>J. Ismael</i> 1905, 1933	(3)
<i>G. Castillo y col.</i> 00051, 2502	(3)	<i>J. L. Contreras J.</i> 6285	(2.2)
<i>G. Davidse y M. Sousa y col.</i> 29870	(3)	<i>J. L. Linares s.n.</i>	(2.1)
<i>G. E. Facen y A. Facen</i> 170	(2.2)	<i>J. L. Martínez y R. Acosta</i> 996	(2.1)
<i>G. Herrera</i> 6328, 8369	(2.2)	<i>J. López García</i>	(2.1)
<i>G. L. Fisher</i> 46209	(2.2)	<i>J. López García y J. Palma</i> 60	(2.2)
<i>G. R. Proctor</i> 24944	(2.2)	<i>J. M. Escobedo</i> 334	(2.2)
<i>G. Rdz. Scherzer</i> 148	(2.2)	<i>J. Moya R.</i> 35	(2.2)
<i>G. Rivera</i> 2321	(2.2)	<i>J. Pérez Ortíz</i> 251	(1)
<i>G. Rodríguez S.</i> 14	(2.2)	<i>J. R. Stanford y col.</i> 1066	(2.2)
<i>G. Yatskievych</i> 83-80	(2.2)	<i>J. Rzedowki</i> 603, 10574, 18985, 28694, 30216 a, 42868, 44090, 46818	(3)
<i>Gómez y Villa</i> 6330	(2.2)	<i>J. Rzedowski</i> 09700, 18889, 24461, 27498, 30231, 31761, 32806, 41583, 42239, 42593, 45071, 45239, 45317, 45457, 46101, 46101, 48138, 51642	(2.2)
<i>H. Alzate</i> 17	(2.2)	<i>J. Rzedowski</i> 42552- tipo , 48923	(2.1)
<i>H. Brunes</i> 12647	(2.2)	<i>J. S. Itall y S. M. Bockus</i> 7898	(2.2)
<i>H. Chist</i> 1902	(2.2)	<i>J. Sánchez (Hno.)</i> 573	(2.2)
<i>H. Díaz Barriga</i> 1189, 1403, 6440, y <i>A. Grimaldo</i> 4488, y <i>E. Carranza</i> 6672, y <i>E. García</i> 7103	(2.2)	<i>J. Spence</i> 107	(2.2)
<i>H. Díaz Barriga</i> 3557	(2.1)	<i>J. T. Mickel</i> 1587, 6196, 6022, 6601, 6603b, 6603,	(3)
<i>H. Díaz Barriga y E. Carranza</i> 6642, 6647	(3)	<i>J. T. Mickel</i> 2288, 2895, 3347, 3387, 3596	(2.3)
<i>H. E. Moore</i> 4428 y <i>C. E. Wood</i>	(2.2)	<i>J. T. Mickel</i> 568, 678, 738, 1371, 1610, y <i>R. L. Hellwig</i> 3711, y <i>R. L. Hellwig</i> 3937, 4048, 4121, 4473, 45394614, 4685, y <i>S. W. Leonard</i> 4772, 5276, y <i>S. W. Leonard</i> 5315, 5552, 7027, y <i>L. Pardue</i> 7036, 7147, 7281, 7285	(2.2)
<i>H. Gadow s.n.</i>	(2.2)	<i>J. W. Knobloch</i> 712	(2.2)
<i>H. Galeotti</i> 6412, 6549	(2.2)	<i>K. E. Blume y J. Dwyer</i> 2574	(2.3)
<i>H. H. Barlett</i> 10409, 10913, 11171	(2.2)	<i>K. Roe y E. Roe</i> 2193, 2378	(2.2)
<i>H. Hernández</i> 1858	(1)	<i>K. Taylor y M. Nee</i> 255	(3)
<i>H. Johnson</i> 702	(2.2)		
<i>H. Jonson s.n.</i>	(1)		
<i>H. Mejía y A. Luna</i> 840	(2.2)		
<i>H. Narave F.</i> 671	(2.1)		

<i>L. Bohs y col.</i> 1671	(2.1)	<i>P. E. Valdivia</i> 01971	(3)
<i>L. D. Gómez</i> 6849	(2.2)	<i>P. E. Valdivia</i> 1324	(1)
<i>L. F. Stanford y col.</i> 1066	(2.2)	<i>P. Hietz y U. Seifert</i> 811	(2.3)
<i>L. López</i> 200	(2.2)	<i>P. Levy</i> 1163	(2.2)
<i>L. O. Williams y col.</i> 23537, 24779, 25871, 26603, 26986, 27432, 27598, 27624, 27859, 41629, 42594, 43629 y <i>A. Molina</i> 15334	(2.2)	<i>P. Levy</i> 1186	(3)
<i>L. O. Williams y col.</i> 40676	(2.1)	<i>P. P. Moreno</i> 6007	(2.2)
<i>L. Raulerson</i> 22020	(2.2)	<i>P. Silva-Sáenz</i> 417	(2.2)
<i>L. Villela</i> 99	(2.3)	<i>P. Tenorio</i> 10659 y <i>col.</i> y <i>F. Tenorio</i> 18555	(2.1)
<i>L. Zelaya</i> 77	(1)	<i>P. Tenorio</i> 15522	(2.2)
<i>Leibold</i> 50, <i>s.n</i>	(3)	<i>P. Zamora, y col.</i> 1179	(3)
<i>Leibold</i> 51, 90-tipo	(2.2)	<i>R. A. Ocampo</i> S. 721	(2.2)
<i>Liebman fl. Mex.</i> 151 (<i>pl. Mex.</i> 2553), <i>fl. Mex.</i> 152 (<i>pl. Mex.</i> 2553) <i>pl. Mex.</i> 2716	(2.2)	<i>R. Aguirre</i> 513	(2.2)
<i>Liebmán fl. Mex.</i> 154 (<i>Lieb.pl. Mex.</i> 2553)	(3)	<i>R. Aguirre</i> 688, 683, 672, 684, 679, 685, 678, 741, 910, 912	(2.2)
<i>M. A. Chrysler y W. E. Roever</i> 5195, 5528	(2.3)	<i>R. Alava</i> 1238	(2.1)
<i>M. A. Cornman</i> 866	(2.3)	<i>R. Andino</i> 33	(2.2)
<i>M. A. Romero</i> 3320	(1)	<i>R. B. y A. J. Faden</i> 76/170	(2.2)
<i>M. Araquistain y J. C. Sandino</i> 1425	(2.2)	<i>R. C. Moran</i> 5518	(2.2)
<i>M. Bourgaeu</i> 1943, 1434, 1943, 1943 <i>Ter, s.n</i> 2314, 2887, 3061, 3062, 3063 <i>a,</i>	(2.2)	<i>R. C. Rollins y R. M. Tryon</i> 5869	(2.2)
<i>M. Bourgaeu</i> 2887b, 3063 <i>b</i>	(3)	<i>R. Cuéllar</i> 24	(2.2)
<i>M. C. Carlson</i> 1569	(2.2)	<i>R. Cuéllar</i> 8	(2.1)
<i>M. Cházaro y P. Padilla</i> 3807	(3)	<i>R. Evans Schultor y B. P. Reko</i> 344	(2.2)
<i>M. de la Rosa</i> I. 6	(2.2)	<i>R. Fernández Nava</i> 3588, 3762 y <i>M. Acosta</i> 2103, 2134, 2175	(2.2)
<i>M. del C. Aguilar</i> 2	(2.2)	<i>R. G. Ortega</i> <i>s.n.</i>	(3)
<i>M. Galeotti</i> 6331	(3)	<i>R. L. Hellwig</i> 448	(3)
<i>M. González</i> 420	(2.2)	<i>R. Liesner</i> 4762	(2.2)
<i>M. González el al.</i> 581	(2.1)	<i>R. Liesner y E. Judziewicz</i> 14553	(2.3)
<i>M. Grayum y G. Herrera</i> 4848, 10947	(2.2)	<i>R. Lira</i> 110, 157	(2.3)
<i>M. Guzmán, A. Montiel y D. Castro</i> 722	(2.2)	<i>R. M. Tryon</i> <i>s.n.</i>	(2.2)
<i>M. Hahn</i> 431 <i>pl.</i>	(3)	<i>R. McVaugh</i> 176, 16353, 16497, 20530	(2.2)
<i>M. Heath y A. Long</i> 235	(2.1)	<i>R. Riba</i> 60, 67	(3)
<i>M. Ishiki</i> 1352	(3)	<i>R. Riba</i> 777, 1301 y <i>B. Pérez</i> 1007	(2.2)
<i>M. L. Arreguín</i> 495 <i>b,</i> 1099	(3)	<i>R. Riba y col.</i> 1132 y 1148-A	(2.3)
<i>M. M. Lacás</i> 191, 501, 524	(2.2)	<i>R. Riba y col.</i> II-48	(1)
<i>M. M. Martínez</i> <i>s.n.</i>	(3)	<i>R. Rodríguez</i> 12, 131, 229	(2.2)
<i>M. Nee y B. F. Hansen</i> 18700	(3)	<i>R. Salinas y col.</i> 16 M 586	(2.2)
<i>M. Nee y G. Schat</i> 19706	(2.1)	<i>R. Seiler</i> 27, 79, 167, 344, 407, 594	(2.2)
<i>M. Nee</i> 33103	(2.1)	<i>R. T. Clausen</i> 7553	(2.2)
<i>M. Palacios-Rios</i> 2897	(1)	<i>R. Torres</i> 7981	(2.1)
<i>M. Palacios-Rios</i> 3205	(2.1)	<i>R. Torres</i> 83	(2.3)
<i>M. Servellon</i> 18	(2.2)	<i>R. Torres y col.</i> 9182	(3)
<i>M. Sousa</i> 3195	(2.3)	<i>R. Torres y L. Cortes</i> 11784, y <i>H. Hernández</i> 3125	(2.2)
<i>M. Valerio</i> 2255, <i>s.n</i>	(2.3)	<i>R. W. Storer</i> 86, 138, y <i>col.</i> 1133	(2.2)
<i>M. Vázquez</i> 1860	(3)	<i>S. Avendaño y col.</i> 44	(2.2)
<i>N. A. Harriman</i> 11,712	(2.2)	<i>S. Avila</i> 47	(2.2)
<i>N. Castro</i> 211	(2.3)	<i>S. Blackmore y G. L. A. Heath</i> 1829	(2.2)
<i>N. R. Marcial y col.</i> 636	(2.1)	<i>S. Lara</i> <i>s.n.</i>	(3)
<i>Nicolás (Hno.)</i> <i>s.n.</i>	(2.2)	<i>S. Palma</i> 257	(2.2)
<i>O. Iglesias</i> 7	(2.2)	<i>S. S. White y Roy M. Chatters</i> 34	(3)
<i>O. Kuntze</i> 2193	(2.3)	<i>S. Zamudio</i> 5854, 6142, 6198, y <i>E. Pérez</i> 7530, (2.2)	
<i>O. L. Briones</i> 2047, 2129	(2.2)	y <i>H. D. Barriga</i> 5182	
<i>O. Rohweder</i> 2703	(2.2)	<i>S. Zamudio y E. Pérez</i> 9907a	(3)
<i>O. Silva</i> 83	(2.3)	<i>Salinas, Rowell y Barkley</i> 16M586	(2.2)
<i>O. Tellez</i> 9165, 10876, 12367	(3.1)	<i>Schiede y Deppe</i> 745-tipo	(3)
<i>P. Armond</i> 111	(2.3)	<i>Schumann</i> 1875	(3)
<i>P. Biolley</i> 16993	(2.3)	<i>T. B. Croat y Hannon</i> 63633	(2.1)
<i>P. Biolley</i> 90, <i>s.n.</i>	(2.2)	<i>T. B. Croat</i> 15714, 41010, 41953, 42393, 42971, 43021, 47060, 65161	(2.2)
<i>P. C. Standley</i> 20662, 65255, 66056, 83428, 84287, 90002, 90111, 92612 y <i>L. O. Williams</i> 778	(2.2)	<i>T. B. Croat</i> 26960a	(2.3)
<i>P. C. Standley</i> 33485 <i>a,</i> 45428	(2.3)	<i>T. B. Croat</i> 40802, 40914, 48355	(3)
<i>P. C. Standley</i> 90049	(3)	<i>T. G. Yuncker y col.</i> 5925	(3)
<i>P. Case y col.</i> 308	(2.2)	<i>T. Hawkins</i> 1078, 1330	(1)
<i>P. D. Opler</i> 1087	(2.3)	<i>T. Herrera y R. Riba</i> <i>s.n.</i>	(3)
		<i>T. Wendt y col.</i> 4673, 5062, 5161, 5396	(3)
		<i>V. H. Chase</i> 7291	(2.2)

<i>V. M. Huerta 1349, 1530</i>	(2.2)	<i>W. E. Stevens y col.. 5563</i>	(2.1)
<i>V. M. Huerta 1736</i>	(2.1)	<i>W. G. D'Arcy 10436, 10487</i>	(2.2)
<i>Veitch y Endress</i>	(2.3)	<i>W. Marquez 487</i>	(2.1)
<i>W. A. Kellerman s.n.</i>	(2.2)	<i>W. R. Hatch y Col. Wilson 120</i>	(3)
<i>W. C. Burger y J. L. Gentry 9210</i>	(2.2)	<i>W. R. Liesner y E. Judziewicz 14553</i>	(2.3)
<i>W. C. Holmes 4372</i>	(2.2)	<i>W. R. Maxon 3735, 3736, y R. Hay 3358</i>	(2.2)
<i>W. C. Muenscher 12129</i>	(3)	<i>W. R. Maxon 5038, 5546</i>	(2.3)
<i>W. C. Shannon 446</i>	(2.2)	<i>W. R. Maxon 5546</i>	(3) i
<i>W. D. Stevens 9154</i>	(2.2)	<i>W. Schaffner 40, 180, 182, 1170, s.n., s.n.</i>	
<i>W. D. Stevens y col.. 5563, 13266</i>	(2.1)	<i>(herb. Underwood)</i>	(2.2)
<i>W. E. Manning y M. S. Manning 53751</i>	(2.2)	<i>W. Stern y col.. 1071</i>	(2.3)

Notas taxonómicas y de distribución en *Polypodium plesiosorum* y *P. rhodopleuron* (Polypodiaceae: Pteridophyta)

J. DANIEL TEJERO-DÍEZ*
LETICIA PACHECO**

Resumen. Se discuten los caracteres diacríticos que diferencian a *Polypodium plesiosorum* de *P. rhodopleuron*; ambas especies crecen en México y Centroamérica. Se lectotifican los nombres de estas especies y algunos de sus sinónimos. Se describen dos nuevas variedades de *Polypodium plesiosorum*. Con base en la revisión de ejemplares de herbario se actualiza la distribución hasta ahora conocida de ambos taxa.

Palabras clave: Centroamérica, México, *Polypodium*, Polypodiaceae, Taxonomía.

Abstract. The characters separating *Polypodium plesiosorum* from *P. rhodopleuron* sister species from Mexico and Central America, are discussed. The names of these species and some of their synonyms are lectotypified. Two new varieties of the former are described. Based on revision of herbarium specimens, the known distribution of both species is updated.

Key words: Central America, Mexico, *Polypodium*, Polypodiaceae, Taxonomy.

Introducción

El grupo *P. plesiosorum*, se caracteriza por venas anastomosadas, una hilera de areolas con vénula fértil incluida, escamas del rizoma no clatradas, sin mechones de tricomas en el dorso del punto de inserción y láminas sin indumento escamoso (Moran, 1995). Dos especies en este grupo, *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*, presentan un mayor conflicto taxonómico. La estrecha similitud morfológica entre las dos especies ha ocasionado que *P. rhodopleuron* se considere sinónimo de *P. plesiosorum* (Christensen, 1906) o como una variedad (Stolze, 1981). Aunado a lo anterior, *P.*

* Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Carrera de Biología; Apartado Postal 314, Tlalnepantla 54090, Estado de México, México.

** Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa; Depto. Biología, Botánica Estructural y Sistemática Vegetal; Apartado Postal 55-535, Iztapalapa 09340, México D. F.

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Carrera de Biología; Apartado Postal 314, Tlalnepantla 54090, Estado de México, México.

** Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa; Depto. Biología, Botánica Estructural y Sistemática Vegetal; Apartado Postal 55-535, Iztapalapa 09340, México D. F.

* Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Carrera de Biología; Apartado Postal 314, Tlalnepantla 54090, Estado de México, México.

** Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa; Depto. Biología, Botánica Estructural y Sistemática Vegetal; Apartado Postal 55-535, Iztapalapa 09340, México D. F.

plesiosorum presenta una amplia variación morfológica y una vasta distribución geográfica y ambiental que ha ocasionado la existencia de numerosos sinónimos. Por ello, en distintos estudios florísticos, existen contradicciones en la diagnosis y distribución de ambas especies (Mickel y Beitel, 1988; Moran, 1995; Smith, 1981, Vareschi, 1968).

Hasta el momento no existe una monografía del grupo de *Polypodium plesiosorum*; sin embargo, trabajos paralelos aplicados a otros grupos o especies de este género han permitido conocer aspectos citogenéticos relevantes en *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron*. Haufler y Ranker (1995) establecen en su estudio de secuenciación de nucleótidos que estas especies surgen como hermanas; sin embargo, se sorprenden de que el número de diferencias nucleóticas sea amplio dada su similitud morfológica. A partir del trabajo de Li (1997) se puede deducir que la variación genética entre las poblaciones de *P. plesiosorum* es mayor que la obtenida para *P. rhodopleuron*. A su vez, la variación genética en *P. plesiosorum* es similar al de los helechos homospóricos tropicales continentales y la de *P. rhodopleuron* se acerca al de otras especies de origen insular (Cuadro 1).

Cuadro 1. Comparación de la variación aloenzimática. A= número medio de alelos por locus. P= proporción de locus polimórficos. H_e = heterozigosis esperada. Cuadro generado a partir de los datos de Li (1977)

Especies	A	P	H_e
Media en helechos homospóricos	1.65	36.0	0.109
Media en taxa insulares	1.32	25.0	0.064
<i>Polypodium plesiosorum</i>	1.48	35.7	0.245
<i>Polypodium rhodopleuron</i>	1.25	23.1	0.103

Otro aspecto interesante que se puede extraer del estudio de Li (1997) es que tanto la fórmula como la simetría del cariotipo en ambas especies, son significativamente diferentes y que, los análisis de entrecruzamiento practicados sugieren que existe un alto grado de aislamiento reproductivo entre ellas. Estos estudios permiten establecer sin duda, la individualidad de las especies consideradas.

Por otra parte, Li y Haufler (1996) indican que en nueve poblaciones estudiadas de *Polypodium plesiosorum* se presentan al menos tres citotipos: $2n = 74$, $2n = 111$ y $2n = 148$ de origen autoploiploide, a los cuales no se les detectaron atributos morfológicos.

Las observaciones morfológicas de un gran número de ejemplares en campo y herbario, la redeterminación de ejemplares de herbario, la revisión de literatura pertinente y los ejemplares tipo, ahora permiten establecer con precisión la variación, sinonimia y distribución de ambas especies.

Método

Los nombres, sinonimia, diagnosis y distribución de las especies se determinaron mediante consultas a la literatura florística (Ameneyro *et al.*, 1995; Haufler *et al.*, 1993; Knobloch y Correll, 1962; Lorea y Velázquez, 1998; Mickel, 1992; Mickel y Beitel, 1988; Moran, 1995; Palacios-Rios, 1995; Riba *et al.*, 1996; Smith, 1981; Stolze, 1981; Tejero-Díez y Arregín-Sánchez, 2004; Tryon y Stolze, 1993) y taxonómica (Christensen, 1905-06, 1913, 1917, 1934; Pichi-Sermolli *et al.*, 1965; Jarrett *et al.*, 1985 y Johns *et al.*, 1996, 1997).

La revisión de cerca de 1500 ejemplares en 25 herbarios permitió establecer con precisión la variación de ambas especies y su distribución geográfica. Ejemplares de herbario selectos, por presentar sus órganos completos, y los colectados en campo por el primer autor en México y Costa Rica, depositados en IZTA y UAMIZ, fueron revisados en detalle para aportar datos sobre la morfología y escamas del rizoma, hoja, soros y esporangios. Esta información se incorporó a las descripciones de cada taxón, en las que se señalan los valores mínimo y máximo de los caracteres cuantitativos, entre paréntesis, con el valor promedio entre ellos. Los especímenes examinados se dispusieron en orden latitudinal (de norte a sur) y aquellos ejemplares que coinciden en la misma provincia, en orden alfabético del apellido del colector.

Taxonomía

Polypodium plesiosorum y *P. rhodopleuron* se diferencian del resto de las especies del grupo de *P. plesiosorum* (*P. arcanum* Maxon, *P. eatonii* Baker, *P. flagellare* H. Christ, *P. fraternum* Schldtl. et Cham., *P. fuscopetiolatum* A. R. Sm., *P. hispidulum* Bartlett, *P. kunzeanum* C. Chr., *P. pleurosorum* Kunze ex Mett., *P. rhachipterygium* Liebm.), por tener la lámina pinnatisecta, tejido laminar glabro y las escamas del cuerpo del rizoma de textura membranosa, concoloras (a sub-bicoloras con diferencia de tono), escasamente traslapadas pero íntimamente adheridas al rizoma y entre ellas, tanto en fresco como en seco (excepcionalmente libres y recostadas en algunos ejemplares de *P. plesiosorum* var. *plesiolori*).

Entre las dos especies de referencia, el único carácter que permite una correcta separación es la presencia o ausencia de tricomas en la costa de la lámina y venas de los segmentos: *Polypodium rhodopleuron* debe ser totalmente glabro mientras que *P. plesiosorum* puede estar desde glabrescente (excepcionalmente glabro), al menos en la superficie superior de la mitad distal de la costa, a pubescente a lo largo de la costa y venas en ambas superficies. El Cuadro 2 contiene otros caracteres que pueden usarse en su conjunto para separar ambas especies en el herbario:

Cuadro 2. Comparación entre *Polypodium plesiosorum* y *P. rhodopleuron*.

Caracteres	<i>Polypodium plesiosorum</i>	<i>Polypodium rhodopleuron</i>
Rizoma; anchura	(1.8) 3.4 (5.4) mm	(1.9) 2.7 (3.6) mm
Escamas del rizoma; long.	(2.1) 4.1 (8.2) mm	cortas, (2) 2.7 (5) mm
Proporción hoja/pecíolo	1/3 a 1/2	1/4 a 1/3
Pecíolo y costa; coloración	pajizos y verdosos a castaño claro (oscuro en alguna población)	pajizo a castaño con tonos rosados a rojizos
Tricomas en la superficie superior de la costa	presentes, al menos someramente en el tercio distal	ausentes
Tricomas en el resto de las venas	presentes o ausentes	ausentes
Vénulas; visibilidad	mediana a nulamente	alta a medianamente
Vénulas; coloración	verdosas y raramente ennegrecidas	verdosas a oscuras con tonos rojizos a rosados a francamente rojizas
Lámina; textura	herbáceo de grosor intermedio a grueso	herbáceo delgado a intermedio
Lámina; coloración	verde claro a verde-glaucos; ocasionalmente con tintes rosados a rojizos cerca de las venas	verde olivo a claro frecuentemente con tintes rojizos
Células epidérmicas (en corte transversal de lámina)	estrechamente abolsadas	anchamente abolsadas
Complejo estomático; anomocítico	representa el 20 % aprox.	representa el 5 % aprox.
Complejo estomático; diacítico	ausente	representa el 5 % aprox.
Esporas, ornamento (visto con MEB).	averrugado, perisporio ausente o muy delgado; ápice de las verrugas con escasa harina.	averrugado, perisporio delgado; ápice de las verrugas farinado-nevadas.
Hábitat	preferentemente terrestre y epipétrico, húmico; ocasionalmente epífita en troncos o tocones	preferentemente epífita en troncos y ramas
Vegetación	amplia variedad de tipos de vegetación, incluyendo el bosque mesófilo de montaña en ambas vertientes	preferentemente bosque mesófilo de montaña en la vertiente del Golfo de México y Caribe

Polypodium plesiosorum Kunze, Linnaea 18: 313. 1844 [1845]. *Lectotipo*: (aquí escogido) MÉXICO. VERACRUZ: *Leibold 90* (P!), herb. Doefler marcado por Kunze con el número 50; *isolectotipos* P?, en herb. Roemer y P!, en herb. Doefler. *Sintipo*: MÉXICO. VERACRUZ: *Leibold 91 ad partem*. (P!). *Goniophlebium plesiosorum* (Kunze) Fée, Mém. Foug. 9: 24. 1857. *Polypodium loriceum* L. var. *plesiosorum* (Kunze) J. Bommer y H. Christ., Bull. Soc. Bot. Belgique 35(1): 221. 1896. NOTA: Los tipos *Leibold 90* y *91* procedentes del herbario Roemer, citados en la publicación de Kunze (op. cit.) y supuestamente depositados en (P), no han sido localizados nuevamente por varios autores (Smith, 1981 y Mickel y Beitel, 1988), por lo que se puede presumir que se han perdido, o bien, existió alguna confusión en la literatura. Sin embargo, los isosintipos se hallan en el herbario (P). El ejemplar *Leibold 90*, marcado por el propio Kunze con el número 50, presumiblemente puede ser el material originalmente mencionado en la publicación y por tanto fue considerado en este estudio como lectotipo.

Rizoma esbelto, ramificado, (2.5) 3.4 (6) mm de diámetro (hasta 9.8 mm cuando húmedo), superficie verde a pajizo-castaño, laxamente cubierto a sub-cubierto por las escamas; filopodios ortósticos separados de 1.4 a 3.5 cm. Escamas del rizoma membranosas, con paredes de las células en la región de la costa y punto de inserción esclerosadas en diferentes magnitudes, concoloras o sub-bicoloras en tonos castaños a beige con tonos rojizos o amarillentos, margen entero o con algunas papilas, superficie glabra, monomorfas a sub-dimorfas; las escamas del cuerpo íntimamente adpresas (en seco, se marca el contorno corrugado del rizoma), anchamente ovada a ovado-lanceoladas, con la porción apical corto atenuada a cimboriforme, (2) 4 (6.8) mm de longitud por (1) 2.2 (3.5) mm de ancho, ápice obtuso; escamas de los meristemos apicales y/o foliares erectas o encorvadas, iguales a las del cuerpo u ovado-lanceoladas a lanceoladas (2.5) 4.8 (6.1) de longitud por (0.8) 1.2 (1.5) de ancho, con la porción apical corto atenuada aguda. Hojas erectas (arqueadas en los individuos epífitos), (10) 42 (75) cm de longitud; pecíolo mediano, proporción pecíolo/hoja (1/4) 1/3 (1/2), pajizo a verdoso-pajizo (algunas poblaciones castaño oscuro), glabro a glabrescente en dirección acrópeta o pubescente a lo largo del canal; lámina pinnatisecta, triangular-oblonga a lanceolada, (6) 10 (18) cm de ancho, proporción ancho/longitud (1/6) 1/3 (4/5), ápice subconforme (2/3 de los ejemplares observados) hasta de 4 cm de longitud o graduado; segmentos (10) 23 (41) pares, lanceolados a oblongo-lanceolados, ápice agudo a redondeado, margen crenado, par basal opuesto a sub-opuesto, surcurrentes, en ángulo recto o poco descendentes (90 a 125°), segmentos medios, sursumcurrentes, en ángulo recto y los segmentos apicales poco ascendentes; costa de color beige claro a beige-castaño, de glabrescente a densamente puberulenta en la superficie adaxial y glabra a medianamente pubescente en la cara abaxial; venas medianamente pubescentes en la cara adaxial y glabro a glabrescente en la abaxial; vénulas mediana a nulamente visibles, anastomosadas al menos en la mi-

tad proximal (excepcionalmente libres); aréolas fértiles pentagonales, inclinadas acrosópicamente entre 40 y 45°; aréolas estériles ausentes u ocasionales; tejido herbáceo medianamente grueso, verde-amarillento en tonos claros a algo oscuros, glabro en ambas superficies. Indumento de tricomas simples, cateniformes, erectos, de 0.1 a 0.3 (0.4) mm, translúcidos. Soros circulares, inframedios, 1.5 a 2 mm de diámetro. Esporangios sin epiparáfisis. Espora color amarillo a ámbar, forma elíptica (2:1 a 3:2), exosporio averrugado homogéneo; perisporio muy delgado (deja entrever al exosporio) a ausente, pliegues casuales y ocasionalmente con cuerpos esferoidales.

Se reconocen las siguientes variedades:

1. Segmentos basales de la lámina predominantemente surcurrentes; segmentos aproximados, alguno de los cuales (generalmente los superiores) incluso se traslapan en ocasiones; margen generalmente crenado a serrado. Escamas del rizoma monomorfas....
..... *P. plesiosorum* var. *pleiolori*
1. Segmentos basales de la lámina sursumcurrentes (excepto el par basal); segmentos generalmente separados; margen inconspicuamente crenado. Escamas del rizoma monomorfas a dimorfas (diferencia de forma y tamaño entre las escamas del cuerpo del rizoma y las meristemáticas foliares y/o caulinarias).
 2. Escamas del rizoma monomorfas a subdimorfas (y en este caso las escamas de las regiones meristemáticas estrechamente ovadas, cortamente atenuadas); lámina verde-amarillenta, raramente con tintes rojizos..... *P. plesiosorum* var. *plesiosorum*
 2. Escamas del rizoma evidentemente dimorfas; las de las regiones meristemáticas lanceolado-lineares, terminadas en un ápice largamente atenuado piliforme; lámina glauca, clara, generalmente con tintes rojizos..... *P. plesiosorum* var. *rubicundum*

Polypodium plesiosorum* Kunze var. *plesiosorum

Polypodium gonatodes Kunze, *Linnaea* 23: 278, 318. 1850. *Sintipos*: GUATEMALA.

H. V. Houttean 1849 (en *Hortus Lipsiensis*, probablemente destruido durante la II guerra mundial). Íbidem *H. V. Houttean* 1848 (no localizado; probablemente destruido) (sinónimo de *P. plesiosorum* según Christensen, 1906).

Polypodium confluens Liebm., *Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturvidensk. Math. Afd. sér. 5, 1: 101. 1849. nom. illeg., non R. Brown, 1810. Lectotipo*: (escogido por Smith, 1981) MÉXICO. PUEBLA: Chinautla. *Liebmann s.n. [Pl. Mex. 2716; Fl. Mex. 696]* (C!; *isolectotipos*: BM!, K!, fragmento en US!).

Goniophlebium molestum Fée, *Mém. Foug.* 8: 92. 1857. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ: ca. Huatusco, entre Orizaba y Córdoba, *W. Schaffner 180 (holotipo P!)*. NOTA: sobre la misma cartulina hay dos ejemplares montados; ambos la misma especie con variación en el color del pecíolo, aspecto normal en algunas colonias de *Polypodium plesiosorum* por lo que no deben establecerse tipos diferentes, tal como sugieren las anotaciones en la cartulina. *Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *molestum* (Fée) E. Fourn., *Mexic. Pl.* 1: 81. 1872. NOTA: en la publicación se menciona como tipo a *W. Schaffner 181* supuestamente

- en (P?); sin embargo, debe ser un error, ya que Fée (op. cit.) estableció el número *W. Schaffner* 180. Fournier (op. cit.: 81) menciona además el siguiente material: SAN LUIS POTOSÍ: vía a San Luis, *V. O'Housl* 80 (P!). MÉXICO. VERACRUZ: Mirador, *Liebman s.n.* (P!). MÉXICO. VERACRUZ: Córdoba, valle de Córdoba, *M. Bourgeau* 1943 *ter.* (P!, +2; B!). MÉXICO. VERACRUZ: ca. Orizaba *M. Bourgeau* 2314 (P! +3; GH!). MÉXICO. *Botteri* y *Sumichrast* 1467, 1469 (P?).
- Goniophlebium anisomeron* Fée, *Mém. Foug.* 8: 93. 1857. *Lectotipo*: (aquí escogido) MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba *W. Schaffner* 182 *ad partem.* (P!; *isolectotipo*, K!). *Sintipo*: *W. Schaffner* 458 (P?). *Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn., *Mexic. Pl.* 1: 81. 1872.
- Goniophlebium calaguata* Fée, *Mém. Foug.* 8: 93. 1857. *Tipo*: MÉXICO. DISTRITO FEDERAL: Coyoacán, Pedregal de San Ángel, *W. Schaffner s.n.* (*holotipo*: RB; *isotipo* MEXU!, P!). NOTA: Christensen (1906) la consideró coespecífica de *Polypodium falcaria* Kunze y Hensen (1990) de *P. lasiopum* Klotzsch; sin embargo, se trata de malas determinaciones; además, en el valle de México no hay evidencias de la presencia de ninguna especie del grupo de *P. loriceum* L., grupo al cual corresponden las mencionadas (Tejero-Díez y Arreguín-Sánchez, presentado 2002).
- Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *elongatum* E. Fourn., *Mexic. Pl.* 1: 81. 1872. *Lectotipo*: (aquí escogido) MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, ca. Orizaba, *W. Schaffner s.n.* (P! en herb. Fée; *isolectotipo* K!). *Sintipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, Ixhuatlancillo, *M. Bourgeau* 3061bis (P!, *isosintipo* U!).
- Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *genuinum* E. Fourn., *Mexic. Pl.* 1: 81. 1872. *Lectotipo*: (aquí escogido) MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, ca. Izhuatlancillo *M. Bourgeau* 3062 (P!; *isolectotipos*: BM!, C!, GH!, NY!). *Sintipos*: MÉXICO. VERACRUZ: Córdoba, valle de Córdoba, *Bourgeau* 1434 (P! +2; *isosintipos*: F!, MEXU!, UC). MÉXICO. *Botteri* y *Sumichrast* 1474 (P?). MÉXICO. VERACRUZ: ca. San Pedro Nolasco, *Jurgensen* 893 (K!). MÉXICO. *Vauthier* 598 (P?).
- Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *pectinatum* E. Fourn., *Mexic. Pl.* 1: 81. 1872. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ: valle de Córdoba, *Bourgeau* 1943 bis (*holotipo*: P!; *isotipos* B!, K!).
- Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *abortivum* E. Fourn., *Mexic. Pl.* 1: 82. 1872. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, región Orizaba, *Bourgeau s.n.* (*holotipo*: P!).
- Polypodium feei* E. Fourn., *Mexic. Pl.* 1: 82. 1872. *Nom. illeg., non Mett., 1857.* *Lectotipo*: (aquí escogido) MÉXICO. OAXACA: Cordillera, *Galeotti* 6412 (P!; *isolectotipo* US! fragmento, NY! segmento). *Sintipos*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, cercanía de Orizaba, *Botteri* y *Sumichrast* 1422 (MPU!, herb. LeSourd), 1422 b (P!). NOTA: *Botteri* y *Sumichrast* 1422a (P!) en realidad es *Polypodium rhodopleuron* Kunze.

Polypodium van-heurckii E. Fourn., Mexic. Pl. 1: 82. 1872. *Lectotipo*: (escogido por A. R. Smith, 1981) MÉXICO. VERACRUZ: región de Orizaba, ca. Escamela, *Botteri* y *Sumichrast 1471b* (P! herb. van Heurck).

Polypodium pachyrhizon H. Christ, Notul. Syst. (Paris) 1: 231. 1910. *Lectotipo*: (escogido por A. R. Smith, 1981) MÉXICO. MICHOACÁN: al O de Punguato, *Arsène 2588* (P!; *isolectotipos* B!, MPU!).

Polypodium rossii H. Christ ex H. Ross, Mem. Acad. Nac. Ci. Antonio Alzate 32: 191. 1912. *Tipo*: MÉXICO. MORELOS: Cuernavaca, Santa María. *Ross Fl. Mex. 281* (*holotipo*: M, foto en BM!).

Goniophlebium stramineum Underw. ex Conzatti, Fl. Tax. Mex. 1(2): 105. 1939. Nom. nud. *Basado en*: MÉXICO. PUEBLA: ca. estación FFCC. Honey, *Pringle 8980* (P! +3; *distribuido en*: CAS!, GH!, MEXU!, MO! +3, US!).

Es una variedad cuyas principales características que la diferencian son las anotadas en la clave. Sin embargo, presenta amplia variación en las escamas del rizoma (de monomorfos a subdimorfos), concoloras a subbicoloras en tonos castaño-amarillentos a beige) y grado de pubescencia en costa y venas. Espora: long. (48)58(72) μ , ancho (38)43(55) μ y alto(31)42(48) μ .

Distribución y ejemplares representativos examinados. MÉXICO. COAHUILA: Monclova, Gloria Montains, 3 agosto 1939, *E. G. Marsh 1926* (F, GH). Zapolinamé, Las Cabritas, 2 octubre 1942, *E. Lyonnet s.n.* 421000002 (CAS, IEB, MEXU). NUEVO LEÓN: Santiago, Camino entre Cola de Caballo y Adjuntas, 27 septiembre 1975, *R. Aguirre 513* (ENCB, XAL). Garza García, Meseta Chipingol, 15 abril 1976, *R. Aguirre 741* (ENCB). Entre Sta. Catarina y Santiago Hisitoca, 26 agosto 1976, *R. Aguirre 910,912* (ENCB). Santiago; salto Cola de Caballo, 1975, *R. Aguirre 688,683,672,684,679,685,678* (ENCB). Zaragoza, Río Blanco (cabecera), 31 diciembre 1978, *G. B. Hinton 17515* (ENCB, IEB). Villa Santiago, al S de Monterrey, ca. Villa Santiago (6 km E), 25°22' N y 100°8' W, 15 mayo 1964, *I. W. Knobloch 1976* (MICH, US). Sierra de la Silla, frente a la Cd. de Los Niños, Sierra de la Silla, 12 febrero 1978, *J. Moya R. 35* (MEXU). Guadalupe, Rincón de la Sierra, 15 junio 1986, *R. Rodríguez 131* (ENCB, UANL). Monterrey, SW Monterrey en Mesa Chapinque, 16 noviembre 1958, *R. C. Rollins y R. M. Tryon 5869* (GH, US). Monterrey, Cola de Caballo, 20 millas Monterrey por fed. 85, 25°02'30" N y 100°10' W, 1 marzo 1983, *G. Yatskievych 83-80* (MO). Monte Morelos, Km 20 carr. La Palma-Rayones, 25 febrero 1991, *S. Zamudio et al. 6198* (IEB, UAMIZ, XAL). TAMAULIPAS: Marmolejo, Pico del Diablo ca. Marmolejo, 12 agosto 1930, *H. H. Bartlett 10913* (MICH), *11171* (MEXU, NY, US). Ocampo, 32 km E de Tula a Ocampo, 3 septiembre 1986, *D. E. Breedlove 63690* y *B. Anderson* (CAS). Mina La Homogenca, hasta el parte-aguas de la Sierra San Carlos, 28 septiembre 1985, *O. L. Briones V. 2047* (MEXU). Jaumave, Sierra de San Luis, enero 1937, *H. W. Von Rozynski 683* (NY). 10 km NW El progreso y 18 km NW Ocampo, 23° N y 99°30' W, 22 agosto 1941, *J. R. Stanford et al. 1066* (GH, MO, NY, US). Gómez Farias, Reserva de la Biosfera El Cielo, 23°03'32" N y 99°12'25" W, 9 agosto 2000, *D. Tejero-Díez 4148* (IZTA). SAN LUIS POTOSÍ: Cd. Maíz, 20 millas E Cd. Maíz-ruta 80, 1 agosto 1960, *J. T. Michel 568* (NY, MICH). Región de San Luis Potosí, agosto 1878, *C. C. Parry y E. Palmer 973* (BM, F, MO, NY). ca. Álvarez, 13 julio 1904, *E. Palmer 175* (F, GH, K, MO, NY, US). 22 km W Sta. Catarina por carr. no. 86 y 49, 22°05' N y 100°40' W, 29 septiembre 1965, *K. Roe & E. Roe 2193* (MICH). Cd. Maíz, 27 km al E de Cd. Maíz fed. 80 (Km 235), 22°30' N y 99°25' W, 2

octubre 1965, *K. Roe & E. Roe 2378 (MICH, US)*. Rayón, 15 km E Rayón a Cd. Valles, 12 septiembre 1967, *J. Rzedowski 24461 (ENCB, NY)*. San Miguelito, septiembre 1877, *W. Schaffner 40 (P)*. Tamasopo, Estación microondas Tortugas: Km 82.5 entre Tamasopo y Río Verde, 21°53'26" N y 99° 32'40" W, 11 agosto 2000, *D. Tejero-Díez 4161 (IZTA)*. VERACRUZ: Actopan, carr. Jilotepec-La Concha, ca. Jilotepec, 29 diciembre 1975, *S. Avendaño et al. 44 (F, IEB)*. Coatepec, 7 noviembre 1908, *C. R. Barnes y W. J. G. Land 596 (F, XAL)*. Orizaba, Región de Orizaba, 23 abril 1866, *M. Bourgeau 2887a (C) 2887 (K, MPU, P herb. Cerol)*. Huatusco, Cascada Tenexamaxa, 19°08' N y 96°54' W, 02 septiembre 1981, *J. I. Calzada 7991 (XAL)*. Orizaba, cabeza del Valle de Orizaba, 13 enero 1938, *E. B. Copeland 131 (BM, P)*. Aguas Santas por Mirador, noviembre 1841, *herb. C. Christensen s.n. (P)*. Ixtaczoquitlán, Cuahuatlapan, 18°51' N y 97°01' W, 7 agosto 1976, *R. B. Faden y A. J. Faden 76/170 (F, P)*. Tlacolulan, Xoxotla, 19°44' N y 97°01' W, 25 octubre 1984, *J. García-Orta 93 (XAL)*. Cuauhtlalpan, Ixtaczoquitlán, 18°5' N y 97°0' W, 08 julio 1976, *G. E. Facen y A. Facen 170 (MEXU, XAL)*. Jalapa, Cerro Macuiltepec, 19°33' N y 96°55' W, 14 noviembre 1979, *J. López García y J. Palma 60 (F, IEB, XAL)*. Entre Córdoba y Orizaba ruta 150, 15 agosto 1960, *J. T. Mickel 738 (MICH, NY)*. Jalapa; Banderilla, salto El Gato, río Sermeño, 10 septiembre 1964, *A. Rebolledo s.n. (ENCB)*. Córdoba, Amatlán; 8 km SSE Córdoba, 11 octubre 1964, *J. Rzedowski 18889 (ENCB, MICH)*. Fortín de las Flores, Fortín a Orizaba, Barrancas, mayo 1948, *J. Sánchez 573 (US)*. Huayacocotla, aprox. 5 km al este de Huayacocotla, rumbo a Tlalchichica, 20°30'38" N y 98°27'54" W, 2 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4242 (IZTA, UAMIZ)*. Jilotepec, alrededores de El Esquilón, entre Jilotepec y Naolinco, 19°38'20" N y 96°56'29" W, 15 enero 2002, *D. Tejero Díez 4318 (IZTA, UAMIZ)*. Maltrata, Km 235 fed. 150 entre Orizaba y Puebla, 18°52'01" N y 97°16'11" W, 27 marzo 2002, *D. Tejero Díez 4330 (IZTA, UAMIZ)*. Pto. de Aire W de Acotzingo a Tehuacán 150, septiembre 1962, *D. Ugent y R. Flores 2374, 2366, 2497, 2420 (NY)*. Ocotlán, Ocotlán, 19 febrero 1979, *F. Ventura 15781 (ENCB, IEB)*. Acatlán, 6 enero 1975, *F. Ventura 10750 (ENCB, MEXU)*. Acajete, La Joya, 1 abril 1982, *F. Ventura 19580 (ENCB, UAMIZ)*. Jalapa, Cerro Macuiltepec, 18 noviembre 1974, *F. Ventura 10688 (MEXU, UAMIZ)*. NAYARIT: Ahuacatlán, 3.5 millas NW Ahuacatlán; base Volcán Ceboruco, 13 agosto 1959, *C. Feddema 462 (CAS, MICH)*. Ahuacatlán, 5 millas SE Ahuacatlán a Barranca el Oro, 25 agosto 1957, *R. McVaugh 16353 (MICH, NY, US)*. 9 millas N Compostela, 28 agosto 1957, *R. McVaugh 16497 (MICH, US)*. Ahuacatlán, 6.5 millas NW de Ahuacatlán Volcán Ceboruco, 13 agosto 1963, *J. T. Mickel 1371 (NY)*. JALISCO: Tapalpa, 2 millas E Tapalpa, 30 octubre 1960, *R. McVaugh 20530 (CAS, MICH, MO, NY)*. Tlajomulco, Arroyo de Aguas, 14 agosto 1970, *J. Rzedowski 27498 (ENCB, MICH)*. HIDALGO: Mineral el Chico, carr. Pachuca-Zacualtipán, 28 febrero 1982, *H. Alzate 17 (CHAPA, ENCB, UAMIZ)*. Jacala, a 41 millas de Zimapán por la fed. 85 a Tampico, 30 diciembre 1970, *D. Dunn W. y Enright 17406 (ENCB)*. Jacala, Rancho Viejo, 11 agosto 1946, *G. L. Fisher 46209 (US)*. S. M. Regla, El Carmen, diciembre 1937, *E. Lyonnet 2004 (US)*. Zimapán, Km 238 entre Zimapán y Jacala; San Vicente, 9 agosto 1942, *H. E. Moore 4428 y C. E. Wood (GH)*. Tlahuelompa, 2 diciembre 1973, *R. Riba 777 (MEXU)*. Pachuca, Mineral El Chico P. N., 15 marzo 1925, *C. R. Orcutt s.n. (CAS)*. Omitlán, El Carmen, febrero 1948, *H. Sánchez-Mejorada 170 (US)*. Jacala, 6 millas NE Jacala, 18 julio 1941, *R. W. Storer 86 (MICH)*. Tenango de Doria, Km 11 (estatal 126), entre Metepec y Tenango de Doria, 20°17'31" N y 98°17'20" W, 1 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4223 (IZTA)*. Agua Blanca, Cascada San Pedrito; a 2.5 km al NNW de Agua Blanca, 20°23'24" N y 98°14'22" W 2 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4239 (IZTA)*. Zacualtipán, 1 km al W de Carpinteros (4 km al SE de Zacualtipán, 20°34'28" N y 98°33'29" W, 3 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4246 (IZTA)*. Molango, Laguna de Atezca, Molango, 20°48'12" N y 98°44'41" W, 3 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4248 b (IZTA)*.

Zacuatlipán, Km 2 del empalme a Tianguistengo, 20°34'9" N y 98°39'54" W, 2 marzo 2002, *D. Tejero-Díez 4324* (IZTA, UAMIZ). QUERÉTARO: Jalpan, 1 km al S de La Esperanza, 9 enero 1990, *E. Carranza 2292* (IEB, MICH). Pinal de Amoles, La Cuesta, 3 km al S de Escanelilla, 14 diciembre 1983, *R. Fernández Nava y M. Acosta 2134* (ENCB, MEXU), *2175* (ENCB, NY). San Joaquín, Las Ranas 2 km N San Joaquín, 25 agosto 1986, *R. Fernández Nava 3588* (ENCB, IEB, NY). Landa de Matamoros, cañada de las Moras, 3 km al NW de Tilaco, 8 enero 1990, *E. González P. 1374* (IEB). San Joaquín, 2 km al N de San Joaquín ruinas Las Ranas, *E. Morales 6* (CHAPA, ENCB, IEB, UAMIZ). Cadereyta de Montes, 70 km delante de Vizarrón rumbo a Jalpan, 6 octubre 1985, *G. Rodríguez S. 14* (IEB). Jalpan, 1.5 km al E de El Saucito, 7 diciembre 1987, *H. Rubio 1393* (IEB, XAL). Landa de Matamoros, 2.5 km al E de El Sabino, 22 febrero 1989, *H. Rubio 2727* (IEB, UAMIZ). Landa de Matamoros, 2.5 km S del Aguacate, 21 octubre 1989, *H. Rubio 1244* (IEB, UAMIZ). Pinal Amoles, ca. Huazmazontla sobre la carr. a Jalpan, 15 enero 1989, *J. Rzedowski 48138* (IEB, UAMIZ, XAL). Landa de Matamoros; 12 km al S de El Lobo-Agua Zarca, 21 febrero 1987, *J. Rzedowski 42593* (IEB, UAMIZ, XAL). Cadereyta, alrededor de El Doctor, 11 octubre 1988, *J. Rzedowski 45071* (IEB, MEXU, NY, UAMIZ). Km 232 (fed. 120), inicio desviación a Valle de Guadalupe, 21°16'25" N y 99°09'32" W, 5 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4252* (IZTA, UAMIZ). A 2 km de la desviación Paso del Lobo-Agua Zarca, 21°15'47" N y 99°07'10" W, 6 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez 4260 b* (IZTA, UAMIZ). Pinal de Amoles, Km 162 (fed. 120) entre Pinal de Amoles y Jalpan, 21°11'03" N y 99°34' W 9 agosto 2000, *D. Tejero-Díez 4132* (IZTA, UAMIZ). Jalpan, 10 km al E de S.P. Escamela rumbo a Jalpan, 3 julio 1987, *S. Zamudio y H. Díaz Barriga 5182* (IEB, UAMIZ). Pinal de Amoles, 3 km al SE de San Pedro El Viejo, 8 febrero 1988, *S. Zamudio 6142* (IEB). GUANAJUATO: San Luis de la Paz, 2 km de Mesas de Jesús rumbo al Vergel, 20 julio 1992, *H. Díaz Barriga y E. García 7103* (IEB, UAMIZ). Jerécuaro, Cerro de Puruagua, 28 octubre 1987, *J. Rzedowski 45457* (IEB). 13 km al W Xichó carretera a S. L. de la Paz, 30 octubre 1986, *J. Rzedowski 41583* (IEB, MEXU UAMIZ). PUEBLA: Zacatlán, Rcho. Sta. Teresa, 19°45'35" N y 97°56'34" W, 10 noviembre 1998, *J. L. Contreras J. 6285* (MEXU). Necaxa, Presa Infierno, diciembre 1954, *E. Lyonnet s.n. 541200006* (CAS, MEXU). Cuetzalán, Apulco, potrero ca. cañada, 4 agosto 1993, *I. Oble 2 y L. Pacheco* (IEB, UAMIZ). Honey, ca. estación FFCC., 1 mayo 1904, *C. G. Pringle 8980* (C). Íbidem, 7 octubre 1909, *G. C. Pringle 15707* (CAS, F, US). Zacapoaxtla (desviación Puebla-Cuetzalán), 19°52'13" N y 97°35'08" W, 23 octubre 2000, *D. Tejero-Díez 4219, 4220* (IZTA). Cascada La Gloria, ca. Apulco, 19°54'34" N y 97°37'04" W, 21 octubre 2000, *D. Tejero-Díez 4205* (IZTA). Teziutlán, Las Coles, 11 diciembre 1969, *F. Ventura 219* (ENCB, F, MICH +2), *220* (CAS, ENCB, MICH, NY). MÉXICO: Ixtapaluca, Km 30 carr. Libre México-Puebla, 7 marzo 1982, *R. Cuéllar 24* (CHAPA, IEB, MEXU). Amanalco, 2 millas W Amanalco fed. 56, 9 agosto 1960, *J. T. Mickel 678* (MICH, NY). Tenancingo, salto Santa Ana, a 3.5 km NWW de Tenancingo, 18°58'05" N y 99°38'10" W 22 abril 2000, *D. Tejero-Díez 4066* (IZTA, UAMIZ). DISTRITO FEDERAL: Coyoacán, Pedregal de San Ángel, octubre 1875, *W. Schaffner 1170* (NY +3), *s.n.* (P). MICHOACÁN: Morelia, Punguato 29 agosto 1912, *Arsène 8394* (L, P +2). Pátzcuaro, Cerro Los Lobos entre Pátzcuaro y Morelia, 24 julio 1985, *H. Díaz Barriga 1189* (CHAPA, ENCB, IEB, MEXU). Tzintzunzan, Rcho. Los Corrales, 11 octubre 1985, *H. Díaz Barriga 1403* (ENCB, IEB, UAMIZ). Chilchota, 3.5 km al S de Carapan, 29 octubre 1981, *F. Lorea 1771* (IEB). Pátzcuaro, Nvo. Tatumba, 12 noviembre 1890, *R. L. Oliver et al. 739* (GH, MICH, MO). Morelia, Camino a Zapote vía Morelia, 21 agosto 1909, *E. Rosenstock fl. Mex. 13* (BM). Sta. Clara del Cobre, ca. Agua Verde, Lago Zirahuén 29 noviembre 1987, *J. Rzedowski 46101* (UAMIZ). Erongarícuaro, malpaís cercano a Tócuaro, 2 octubre 1994, *J. Rzedowski 51642* (IEB, MEXU). Morelia, ca. Cimtizio, cañada Río Grande, 21 octubre 1987, *J. Rzedowski*

45317 (IEB, UAMIZ, XAL). Huaniqueo, a 0.8 km al NE del Pedregal Grande, 3.3 km al NE de Coeperío, 15 octubre 1992, *P. Silva-Sáenz 417* (IEB). Pátzcuaro, ca. Los Tanques, 6 km al S de Pátzcuaro, 19°27'36" N y 101°36'49" W, 1 febrero 2002, *D. Tejero-Díez 4320* y *S. Zamudio* (IZTA). Pátzcuaro, ca. Agua Verde perímetro lago Sirahuen, 19°25'27" N y 101°45'10" W, 2 febrero 2002, *D. Tejero-Díez 4322* y *S. Zamudio* (IZTA). MORELOS: Valle Tepeite, ca. Cuernavaca [Sierra de Ocuilán], septiembre 1936, *E. Lyonnet 1495* (US). Íbidem, octubre 1937, *E. Lyonnet 1833* (US). Íbidem, septiembre 1941, *E. Lyonnet 3342* (US), 3392 (CAS, MEXU). Íbidem, 17 septiembre 1938, *E. Lyonnet 2426* (CAS, IEB, MEXU). Pedregal el Tepozteco, septiembre-octubre 1955, *E. Lyonnet s. n. 551000003* y *550900015* (MEXU). GUERRERO: Omiltemi, 13 julio 1952, *C. M. Rodoell 3048* (MICH). OAXACA: Ixtlán, Barranca la Cumbre a 25 km de Oaxaca rumbo a Tuxtepec, 1 agosto 1981, *A. García M. 651 et al.* (MEXU, MO). Teotitlán, Tenango entre Jalapa y S. Martí Caballero, 5 octubre 1971, *B. Hallberg 1394; 1363* (NY). Cuicatlán, ca. Teutila, 25 septiembre. 1973, *J. T. Mickel 7281; 7285* (NY). Ixtlán, 8 km E Ixtlán y N Capulapan, 5 octubre 1970, *J. T. Mickel 5276, 5315* y *S. W. Leonard* (MEXU, NY). Ixtlán, 76 km N Ixtlán ruta 175; 4 km S Vista Hermosa, 20 septiembre 1973, *J. T. Mickel 7147* (NY). Ixtlán, 2-6 km NE Natividad a Llano Verde, 5 octubre 1972, *J. T. Mickel 7027, 7036* y *L. Pardue* (NY). Mixes, lad. N Zempoaltepec entre Tontotepec y Candelaria, septiembre 1970, *J. T. Mickel 4614, 4685, 4772* y *S. Leonard* (NY). Teotitlán, 22 a 29 km NE Teotitlán a Huautla, 1969-1970, *J. T. Mickel 4121, 4539* (MEXU, NY). Tlaxiaco, 38 km SW Tlaxiaco y 52 NE Putla, octubre 1969, *J. T. Mickel 3937* (MICH, NY). Huautla, 8 km NE Huautla rumbo a Chilchotla, 18 abril 1975, *J. Rzedowski 32806* (ENCB). Dto. Mixe, Totontepec, 1 km al N de la desv. a Villa Alta, cerca 7.5 km al S de Totontepec, 17°14' N y 96°05' W, 25 febrero 1988, *R. Torres Colín 11784* (MEXU). CHIAPAS: San Cristóbal de las Casas, Cerro Huitepec, W de S. Cristóbal de las Casas, 5 diciembre 1971, *D. E. Breedlove 23020* (F, MEXU, NY). Motozintla, 11 km NW de la Unión carr. A Motozintla, 27 junio 1972, *D. E. Breedlove 25778* (DS). Villa Corzo, Cerro Bola al W de Villa Corzo, 10 diciembre 1972, *D. E. Breedlove 30184* (DS). Cintalapa, 16 km NW Rizo de Oro a Colonia Figueroa, 8 enero 1973, *D. E. Breedlove 31325* (NY). El Porvenir, 3-4 km W El Porvenir a Siltepec-Huaxtla, 17 enero 1973, *D. E. Breedlove 31752* (DS, F, MEXU, MICH). La Concordia, 96 km S de México, carr. 190 en camino a Nuevo Concordia, 10 octubre 1974, *D. E. Breedlove 38479* (MEXU). Km 99 (fed. 195) entre Pichucalco y Chiapa de Corzo, 17°07' N y 92°52' W, 17 febrero 1987, *T. B. Croat et al. 65161* (MEXU, MO). Pueblo Nuevo, Salistahuacán, en la Reserva Nat. Yerbabuena, 2 km al NW del Pbo. Nvo. Solistahuacán, 14 febrero 1990, *A. R. García 1599* (INB, MEXU). Huistán, desv. Las Flores de la carr. San Cristóbal-Ocosingo, 16°18' N y 98°18' W, 23 enero 1975, *J. García et al. 253* (XAL, MEXU). Tenejapa, 2.5 km NE de Tenejapa, 31 octubre 1995, *H. Mejía y A. Luna 840* (CAS, MEXU).

GUATEMALA: ALTA VERAPAZ: 5 km NW Cobán, 10 mayo 1963, *A. R. Molina 12022* (NY). Al E de Tactic, 14 abril 1941, *P. C. Standley 92612* (F). Entre Cobán y San Pedro Cercán, río Carchán, 26 marzo 1941, *P. C. Standley 90002, 90111* (F). Cobán, 4 km E Cobán por río Cobán, 21 enero 1974, *L. O. Williams et al. 43629* (F). QUICHÉ: Nebaj, junio-agosto 1964, *G. R. Proctor 24944* (US). San Miguel Uspantán, abril 1892, *Donnell Smith 3144* (MO). Cañones serranos entre los Encuentros y Chichiscatenango, 22 diciembre 1972, *L. O. Williams et al. 41629* (F). ZACAPA: Rillito Volcán de Moros, 10 enero 1942, *J. Steyermark 42403* (F, US). Entre loma El Picacho y Cerro de Monos, 16 enero 1942, *J. A. Steyermark 42830* (F). SAN MARCOS: 10 millas S San Marcos a San Rafael, 13 julio 1977, *T. B. Croat 41010* (MO). Km 21-8 San Sebastian-San Marcos, 15 febrero 1940, *J. A. Steyermark 35749* (F, US). 6 km N de San Marcos en Sierra Madre, 13 diciembre 1963, *L. O. Williams et al. 25871* (F, NY). San Andrés, ca. San

Andrés T. Tajumulco Volcanes, 2 enero 1965, *L. O. Williams et al. 26986* (F). QUETZALTENANGO: La Esperanza, 6 km entorno a cantón La Esperanza, enero 1966, *A. Molina et al. 16635* (F). EL PROGRESO: Sierra Las Minas al SE finca Piamonte, 4 febrero 1942, *J. A. Steyermark 43390* (F). CHIMALTENANGO: Chichoy, Unión de Quiché y Solá, 14°48' N y 91° W, 26 enero 1949, *L. O. Williams y A. Molina 15334* (US). SACATEPÉQUEZ: Antigua, Volcán Agua, 15 febrero 1905, *W. A. Kellerman s.n.* (F). Volcán de Agua, 22 mayo 1905, *W. R. Maxon 3735, 3736* (NY, US). Faldas, Volcán de Agua, ca. Sta. Ma. Jesús y San Mateo, febrero 1939, *P. C. Standley 65255, 66056* (F). SOLOLÁ: Sta. Clara, Volcán Cara S ladera y sumideros, 5 junio 1942, *J. A. Steyermark 46944* (F). JALAPA: N de Jalapa en Volcán Jumay, 1 diciembre 1939, *J. A. Steyermark 3624, 32455* (F). 6 millas S Miramundo a El Cumbre, 5 diciembre 1939, *J. A. Steyermark 32715* (F). Entre Palojunoj y San Juan Ostuncalco, enero 1941, *P. C. Standley 83428, 84287* (F). STA. ROSA: Los Bordes, 1 abril 1892, *Heyde et Lux 3260* (US).

HONDURAS: YORO: 16 km de Yarucha a Cerro Búfalo, 14 agosto 1982, *W. C. Holmes 4372* (NY). OLANCHO: Río Chiquito a San Esteban, 20 km N de Río Chiquito, en Río Grande, 14 febrero 1982, *S. Blackmore y G. L. A. Heath 1829* (BM, CR). FCO. MORAZÁN: Montaña La Tigra 20-30 km NE Tegucigalpa, 20 agosto 1983, *R. Andino 33* (MO). Montaña El Filio; 7 km N de La Libertad, 9 noviembre 1980, *G. Borja 110, 114* (MO). Montaña San Juancito; W lado de Peña, 25 marzo 1951, *C. V. Morton 7452* (MO). Cerro Uyaca y ca. La Labranza, 2 julio 1949, *P. C. Standley 20662* (F). Cerro Uyaca, noviembre-diciembre. 1946, *P. C. Standley y L. O. Williams 778* (F). COMAYAGUA: Comayagua-Cortés, Lago Yojoa, carr. Vieja a S. Pedro Sula entre Tubebe y Peña Blanca, febrero 1979, *L. D. Gómez 6849* (CR). Montañas de Comayagua, 6 marzo 1975, *D. Hazlett 2500* (F). EL PARAÍSO. Los Volcanes, 10 km SE El Paraíso, 30 septiembre 1988, *O. Iglesias 7* (BM). Alrededores de Yusuaran Cerro Monserrat, marzo 1975, *C. Nelson y E. Vargas 2463* (MO). La Paz, Los Planes, 53 km SW de la Paz, 17 septiembre 1989, *M. Servellon 18* (BM). LEMPIRA: N. P. Celaque; 7.5 km WSW de Gracias, 14°34' N y 88°34' W, 11 noviembre 1991, *R. C. Moran 5518* (MO).

EL SALVADOR: STA. ANA: Metapán, 14 millas NE Metapán, 31 Julio 1977, *T. B. Croat 42393* (MO). Cerro Verde, sumidero, 28 agosto 1977, *R. Seiler 79* (F). Par. Nal. Saburo Hirao, Monte Cristo, 2 noviembre 1977, *R. Seiler 167* (F, NY). Volcán a Sta. Ana, lado N, 24 mayo 1978, *R. Seiler 344* (F, MEXU). CHALATENANGO: al E del cerro El Pital, 10 junio 1978, *R. Seiler 407* (F). SAN SALVADOR: Volcán de San Salvador, 12 junio 1977, *R. Seiler 27* (F). SONSONATE: Los Naranjos, 5 octubre 1978, *R. Seiler 594* (F, NY).

NICARAGUA: JINOTEGA: Jinotega, NW Lago de Apanas, 1-2 millas E de Turnoft, ca. San Rafael del Norte y Jinotega, 7 agosto 1977, *T. B. Croat 42971* (CR, MO). Jinotega, ca. 2 millas NW de Jinotega a San Rafael del Norte, 7 agosto 1977, *T. B. Croat 43021* (CR, MO). A 6 km al NW de Puebla, Nvo. Camino a Tepesomoto, 28 agosto 1982, *E. Martínez y A. Grijalva 1823* (MEXU). Jinotega, 1.9 km NW de Aranjuez, 13°02' N y 85°56' W, 30 junio 1978, *W. D. Stevens 9154* (CR). Ocotillo ca. Sta. Lastenia y Cordillera Central, 17 enero 1965, *L. O. Williams et al. 27859* (F). ESTELÍ: Estelí, Cerro Quiabú, 13°07' N y 86°26' W, 14 enero 1981, *P. Moreno 6007* (CR). MATAGALPA: Matagalpa, camino al sanatorio de Aranjuez, 21 febrero 1980, *M. Araquistain y J. C. Sandino 1425* (CR). ca. Sta. María de Ostuma, 22 diciembre 1975, *W. G. D'Arcy 10436* (CR, MO). Matagalpa, carr. Al Tuma, 10 km NE de la Cd. de Matagalpa, 8 septiembre 1980, *M. Guzmán, et al. 722* (CR). Sta. Ma. Ostuma al N Matagalpa (Pacífico), 25 agosto 1976, *J. H. Hall y S. M. Bockus 7898* (GH, NY). Sta. Ma. Ostuma entre Matagalpa y Jinotega, 19 febrero 1963, *L. O. Williams et al. 24779* (F). Sta. Ma. Ostuma, Disparate de Potter en la Cordillera Central, 15 enero 1965, *L. O. Williams et al. 27624* (F).

COSTA RICA: GUANACASTE: Liberia, Mayorga Par. Nal. Guanacaste, 10°55' N y 85°28' W, 10 febrero 1995, *F. Alvarado 58* (INB). Parque Nac. Guanacaste, La Cruz 9 km al Sur de Sta.

Cecilia, est. Pitirilla, 85°25'40" N y 10°59'26" W, 27 septiembre 1990, *C. Chávez 131* (CR, F, MO). Liberia, Cordillera de Guanacaste, est. Cacao, 10°55'45" N y 85°28'15" W, 28 septiembre 1990, *C. Chávez 145* (CR, INB). Hda. Montezuma, 1 km al E río Tenorio, 10°40'15" N y 85°04'15" W, 24 enero 1985, *M. Grayum y G. Herrera 4848* (MO). Parque Nac. Guanacaste, est. Cacao, 10°55'45" N y 85°28'15" W, 5 septiembre 1996, *A. Rojas 3073* (CR). Al W de Tilarán, 3 enero 1964, *L. O. Williams et al. 26603* (F, NY). ALAJUELA: Cupalá, Bijagua; El Retiro ca. Río Tenorio, 10°41'40" N y 85°03' W, 22 julio 1993, *G. Herrera 6328* (CR). Sta. Ma. Nat. Park, ca. Hacienda Sta. Ma., 10°46' N y 85°18' W, 30 enero 1978, *R. Liesner 4762* (MO). San Carlos, Florencia (área no protegida), 10°28' N y 84°28' W, 20 febrero 199, *A. Rojas 4953* (INB). LIMÓN: Limón, Almirante, siguiendo la fila entre la cuenca sup. del río Xiichiary y las cabeceras del Río Boyei, 09°46'00" N y 83°20'20" W, 10 agosto 1995, *G. Herrera 8369* (CR). PUNTAARENAS: Buenos Aires, entre Sipar y Olán, 9°17' N y 83°13'51" W, 23 septiembre 1989, *M. Valerio 70* (CR, MO). CARTAGO: Agua Caliente del Llano, 12 mayo 1906, *A. M. Brenes s.n.* (NY). Río grande de Orosi entre Orosi y Tapanti, 14 abril 1973, *W. C. Burger y J. L. Gentry 9210* (CR, F). Turrialba, Tayutic, Grano de Oro 2 km al Oeste, camino a Llanos del Quetzal, 09°48'50" N y 83°22'40" W, 28 julio 1995, *A. Cascante 641* (CR, F). A 1.5 millas E Cachi y 10.2 millas NE de entronque El Paraíso, 5 febrero 1979, *T. B. Croat 47060* (MO). Puebla de Cartago, 09°50' N y 83°50' W, 28 octubre 1986, *Hennipman et al. 6522* (U). Puebla de Cartago, 1 febrero 1988, *E. Hennipman, et al. 6522* (CR). Moravia de Chirripó, Raíz del Hule, 24 julio 1972, *R. A. Ocampo S. 721* (CR). Turrialba, La Suiza, margen río Tuiz y Reventazón, 09°51'15" N y 83°36'56" W, 16 junio 1994, *G. Rivera 2321*, (CR). Paraíso, Orosi (área no protegida), 09°46' N y 83°52' W, 4 septiembre 1993, *A. Rojas 454* (INB). Turrialba, Res. Int. Chirripó, Valle del Reventazón, La Ziuza, Chirripó abajo, 09°46'45" N y 83°22'45" W, 7 agosto 1995, *A. Rojas 2150* (CR, INB). SAN JOSÉ: San José City Park, 67°09'55" N y 84°50' W, 29 octubre 1986, *E. Hennipman et al. 6552* (U).

Forma biológica y microambiente. Hemicriptófito largamente rizomatoso, principalmente terrestre o epipétrica; el sustrato, sea tierra o rocas, suele contener una buena capa de materia orgánica. Secundariamente epífita en tocones y troncos. Mesofítica, con preferencia por lugares semiabierto y subperturbados a orilla de bosques o cerca de arroyos.

Hábitat. Escasa en bosque tropical caducifolio y bien representada en bosque de *Quercus*, mesófilo de montaña y *Quercus-Pinus* o viceversa, entre 700 y 2600 m s.n.m.

Distribución. México (frecuente en la vertiente del Golfo de México y escasa en los estados del Altiplano y vertiente del Pacífico), Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá?.

Discusión. Es la variedad más común de las tres aquí mencionadas y se puede confundir con *Polypodium praetermissum* Mickel et Tejero en el NW de México y con *P. conterminans* Liebm., a lo largo de la vertiente del Golfo de México, ambas del grupo de *P. dulce* Poir., las cuales presentan mechones de tricomas en las escamas del rizoma y tienden a tener la venación libre, caracteres que las diferencia del

grupo de *P. plesiosorum*. Algunos ejemplares de *P. plesiosorum*, de Querétaro (*R. Fernández Nava 3588* (ENCB, IEB, NY); *E. Morales 6* (CHAPA, IEB, ENCB, UAMIZ); *J. Rzedowski 45071* (IEB, MEXU, NY, UAMIZ) e Hidalgo (*G. L. Fisher 46209* (US)) aparecen con pecíolos castaños, por lo que fácilmente se confunden con *P. colpodes* Kunze, propia de la vertiente del Océano Pacífico; en este caso, las escamas adpresas concoloras y la lámina glabra, la distinguen (vs. escamas recostadas, bicoloras y con lámina generalmente pubescente en la cara abaxial). En Centroamérica varios ejemplares aparecen intermedios entre *P. colpodes* y *P. plesiosorum* (ej. *W. R. Maxon 3735, 3736* (NY, US) y posiblemente tienen un origen híbrido. La mayor parte de los tipos vistos de los sinónimos de esta variedad, están basados en algún ejemplar con variación de la hoja o teratológicos, por lo que en ningún caso hubo coincidencia con las variedades propuestas.

***Polypodium plesiosorum* Kunze var. *plesiolori* Tejero, var. nov. (Fig. 1).**

Tipo: MÉXICO. QUERÉTARO: Mpio. Landa, 5 km al S de El Lobo, 21 enero 1987, *J. Rzedowski 42552* (*holotipo:* UAMIZ!; *isotipos:* IEB!, XAL!).

A *P. plesiosoro* Kunze var. *plesiosoro* differt lamina pinnatisecta pectinata, segmentis proximalibus praecipue surcurrentibus et sinibus inter segmenta acutis; a *P. loriceo* L. differt rhizomate sine squamis clathratis et costa pubescenti.

Se distingue de la variedad típica por presentar un rizoma más delgado en promedio, (1.5) 2.6 (3.2) mm, con los filopodios ortósticos ampliamente separados (3.4 a 5 cm), en seco se ennegrece. Escamas del rizoma monomorfas, sub-bicoloras y con doble textura (banda central esclerosada a sub-clatrada, negro y porción marginal membranosa, grisácea) y en ocasiones concoloras de color castaño claro o, con frecuencia, grisáceo, flojamente adpresas e incluso enconchadas. Hoja generalmente con pecíolo largo, en proporción de 1/2 del tamaño de la hoja; lámina pinnatisecta-pectinnada (segmentos hasta traslapados en ocasiones), con los segmentos predominantemente surcurrentes y por tanto los senos agudos, par de segmentos proximales generalmente fuertemente descendentes hasta 140°, los segmentos oblongos a levemente lanceolados, en ocasiones algo falcados y el margen con frecuencia conspicuamente crenado a aserrado. Lámina verde-grisácea (verde olivo). Espora: long. (44)56(63) μ , ancho (36)39(44) μ y alto(30)38(43) μ .

Distribución y ejemplares representativos examinados. MÉXICO: VERACRUZ: Jalapa, Pedregal Esquilón, ca. Jilotepec, 10 km N de Jalapa, 31 diciembre 1981, *L. Bohs, et al. 1671* (XAL). Río Metlac, 18 enero 1938, *E. B. Copeland 131a* (B, BM, CHAPA, MEXU, MICH, NY, P). Las Minas, Vereda de Cruz Blanca a Rinconada, 19°38' N y 97°09' W, 9 octubre 1988, *C. Durán y P. Burgos 684* (IEB, MEXU, XAL). Tatatila, Tenepanoya, 19°40' N y 97°08' W, 25 octubre 1988, *C. Durán y P. Burgos 722* (XAL). Entre Orizaba y Jalapa, diciembre 1954, *E. Lyonnet s.n. 541200038* (MEXU). Coatepec, camino que une a Jalapa y Orizaba, diciembre 1954, *E. Lyonnet s.n.*

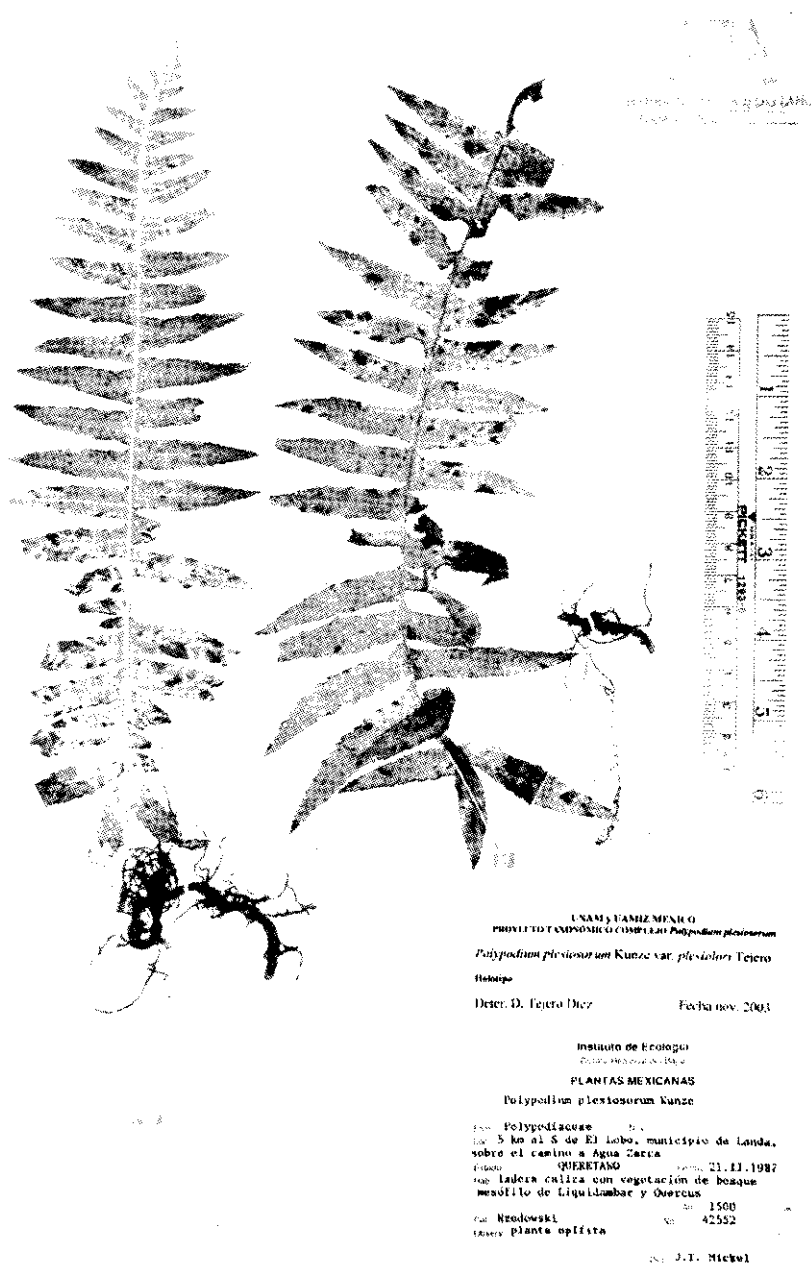


Fig. 1. Holotipo *Polypodium plesiosorum* var. *plesiolori* (J. Rzedowski 42552) (UAMIZ).

541200023 (MEXU). Banderilla, Plan de Sendero, 6 enero 1976, *W. Márquez 487* (F, IEB, MEXU, XAL). Acultzingo, Cumbres Acultzingo y camino a Pte. Colorado, límite entre Veracruz y Puebla, 18°42' N y 97°21' W, 5 noviembre 1985, *J. L. Martínez y R. Acosta P. 996* (IEB, MEXU, XAL). Acajete, Rcho. Dos Hermanos, 19°37' N y 97°02' W, 10 junio 1983, *H. Narave F 671* (XAL). Calcahualco, 5.3 km W de Escolá a Jacala, 19°10' N y 97°11' W, 12 enero 1981, *M. Nee y G. Schatt 19706* (F, MEXU, XAL). Jilotepec, El Esquilón, 7 abril 1984, *M. Palacios-Rios 3205* (XAL). Jalapa, Jard. Botánico, 19°33' N y 96°58' W, 8 enero 1985, *F. Vázquez B. 2176* (XAL). Ocotlán, 19 febrero 1979, *F. Ventura 1578* (ENCB, XAL). HIDALGO: Tenango de Doria, El Estribo entre Tulancingo y Tenango, 21 marzo 1972, *J. Gimete 547* (MO). Zimapán, Entre Ventoleras y Verdosas, 10 septiembre 1992, *V.M. Huerta 1736* (IEB). Metztlán, Rincón Los Ahuajes rumbo a Arroyo Claro, 3 marzo 1992, *J. López García 29* (CHAPA, MEXU, UAMIZ). Metztlán, 30 diciembre 1992, *J. López García 445* (CHAPA, IEB, MEXU). QUERÉTARO: Arroyo Seco, 2 km desde El Jardín a La Florida, 14 febrero 1989, *E. Carranza 1478* (F, IEB, UAMIZ, XAL). San Joaquín, Campo Alegre, 1.5 km al SE de San Joaquín, 11 octubre 1986, *A. Estrada 67* (CHAPA, ENCB, IEB, MEXU, XAL). Landa, 1 km al oriente de La Lima, 7 septiembre 1990, *H. Rubio 1923* (IEB, MEXU, XAL). Landa, El Carrizal 1 km NE Pto. Hondo, 7 noviembre 1990, *H. Rubio 2081* (IEB, XAL). PUEBLA: estación FFCC. Honey, 7 octubre 1909, *C. G. Pringle 15707* (GH, MICH, MO). Zacapoaxtla, 1.5 km S. Zacapoaxtla, 19°52' N y 97°35' W, 18 noviembre 1985, *P. Tenorio 10659 et al.* (MEXU, NY). MICHOACÁN: Madero, Poruas, 2 marzo 1987, *H. Díaz Barriga 3557* (IEB). Erongarícuaro, Cerca de Nocutzepo, 17 septiembre 1989, *J. Rzedowski 48923* (IEB, UAMIZ, XAL). GUERRERO: Gral. Heliodoro Castillo, cañada al E de Pto. del Gallo (ladera oeste del cerro Teotepec), 17°28'34" N y 100°10'40" W, 15 junio 1999, *E. Domínguez 643* (FCME). Tlacoatepec, Km 12 entre El Jilguero y Pto. El Gallo, 8 enero 1983, *F. Lorea 2268* (FCME, MEXU, US). OAXACA: Santiago Zacatepec, carr. Mitla-Zacatepec 21.6 km de Ayutlas, rumbo a Zacatepec, costado N cerro Zempoatépetl, 17°16'38" N y 96°00'17" W, 19 marzo 1998, *A. Rojas et al. 4440* (INB, UAMIZ). Dto. Mixe, Totontepec, 1 km al N de la desv. a Villa Alta, a 7.5 km al S de Totontepec, 17°14' N y 96°05' W, 25 febrero 1988, *R. Torres Colín y L. Cortes A. 1178* (MEXU). CHIAPAS: Chanal, cerca 2 mill. S de El Centro, 7 agosto 1955, *R. Alava 1238* (MEXU). San Juan Chamula, Paraje Toj-Chutic, 25 mayo 1988, *C. S. Ruiz 873*, (MEXU). Tenejapa, Banabil, 7 noviembre 1971, *D. E. Breedlove 21988, 22036* (DS, MEXU). Rayón, 10 km de Rayón a Jitotal, 12 diciembre 1971, *D. E. Breedlove 23110* (DS, MEXU, MICH, MO). Huistán, 7 km NE Huistán a Ocosingo, 21 septiembre 1972, *D. E. Breedlove 27696* (DS, MEXU). Tenejapa, Paraje Kurus Ch'en, 29 septiembre 1972, *D. E. Breedlove 28183* (MEXU). Siltepec, Huitla a Siltepe, 18 enero 1973, *D. E. Breedlove 32005* (DS, MEXU). S. C. de las Casas, W de S. C. de las Casas., Cerro Huitepec, 21 enero 1973, *D. E. Breedlove 32066, 32067* (DS, CHAPA, MEXU). La Independencia, Las Margaritas a Campo Alegre, 18 febrero 1973, *D. E. Breedlove 33522* (MICH, MEXU). A 12 km al S de Tenejapa, 22 junio 1982, *E. Cabrera 2936 y H. de Cabrera* (MEXU). Huixtán, Rcho. Merced-Bazón, 28 octubre 1988, *M. González et al. 581* (CHAPA, ENCB, XAL). Jaltenango, Res. Biol. El Triunfo, 15°39' N y 92°48' W, 16 noviembre 1988, *M. Heath y A. Long 235* (CAS, MEXU). Chamula, barrio La Fortuna, La Milpoteca, 16°46'44" N y 92°39'07" W, 27 enero 1995, *N. R. Marcial et al. 636* (CAS, MEXU). Jitotal, Comunidad Los Lotes, Km 191 de carretera Fed. 195, entre Jitotal y Pueblo Nuevo, 5 agosto 2002, *D. Tejero-Díez 4358* (IZTA, UAMIZ).

GUATEMALA: BAJA VERAPAZ: Rapinal, carr. del Sumidero entre dos municipios, 15°01' N y 90°29' W, 25 junio 1987, *T. B. Croat et al. 63633* (GH, MO, NY). Purulhá, 15°18' N y 90°15' W, 7 febrero 1969, *L. O. Williams et al. 40676* (F, GH, MO, NY).

EL SALVADOR: STA. ANA: Sta. Ana, Cerro el Pilón, 29 diciembre 1991, *J. L. Linares s.n.* (MO).

NICARAGUA: ESTELÍ: 8 km NW del poblado de Estelí (Pacífico), 19 octubre 1979, *A. Grijalva* y *M. Araquistain 603* (ENCB, MEXU, NY). Cerro Quiabú (Cerro Las Brisas), 13°06' N y 86°25' W, 24 noviembre 1979, *W. D. Stevens et al. 13266* (MEXU, MO). JINOTEGA: a lo largo de la carr. 3, cerca 1.9 km NW de Aranjuez, 13°02' N y 85°56' W, 24 diciembre 1977, *W. E. Stevens et al. 5563* (MEXU, MO).

Forma biológica y microambiente. Principalmente epífita, largamente rizomatosa de hojas distantes, erectas, en troncos; ocasionalmente hemicriptófita terrestre o epipétrica; mesofítica, esciófila bajo el dosel del bosque en sitios poco perturbados.

Hábitat. Crece en bosque mesófilo montano y, en menor medida, en bosque de *Quercus*, *Pinus-Quercus*, *Pinus* y *Pinus-Abies*, entre 900 y 2950 m snm.

Distribución. México, Guatemala, El Salvador y N de Nicaragua.

Discusión. Con frecuencia esta variedad está confundida en el herbario con ejemplares de especies del grupo de *Polypodium loriceum* L. con lámina pinnatisecta y una hilera de aréolas fértiles, tal como *P. falcaria* Kunze, *P. latipes* Langsd. et Fisch. o *P. loriceum* L. De éstas especies *P. plesiosorum* var. *pleiolori* se separa por las escamas del rizoma no clatradas y el raquis pubescente en la superficie adaxial. De la variedad típica se le puede distinguir principalmente por tener la base de los segmentos basales surcurrentes (Fig. 2), la coloración de la lámina verde olivo y la proporción de 1/2 del pecíolo con respecto a la hoja. Fournier (Mexic. Pl. 1: 81. 1872) propuso una variedad muy parecida a la que aquí se describe dado los segmentos muy juntos y algunos traslapados (pectinados), a través del nombre de *Polypodium anisomeron* (Fée) E. Fourn. var. *pectinatum* E. Fourn.; sin embargo, el tipo seleccionado (*Bourgeau 1943 bis* (P!, Isotipos: B!, K!), es *P. plesiosorum* var. *plesiosorum*.

Los caracteres considerados en conjunto para esta variedad aparecen intermedios entre las especies del grupo de *Polypodium loriceum* mencionadas y *P. plesiosorum*.



Fig. 2. Comparación de segmentos suprabasales donde se puede observar la forma de la base de los segmentos: a) surcurrente en *P. plesiosorum* var. *pleiolori*. b) sursumcurrente en *P. plesiosorum* var. *rubicundum*.

Lo anterior, aunado a que son simpátricas, hace pensar en un origen híbrido (de aquí el nombre de la variedad combinando partes de los epítetos específicos). Si esta suposición fuese correcta, dado que las esporas están bien formadas, podría considerarse como una especie en el futuro.

***Polypodium plesiosorum* Kunze var. *rubicundum* Tejero, var. nov. (Fig. 26)**

Tipo: COSTA RICA. CARTAGO: Paraíso, Orosí, a orillas del río Macho, faldas de la sierra Talamanca, 9°45'59" N y 83°50'38" O, *D. Tejero-Díez 4308* y *A. Rojas*. (*holotipo*, IZTA; *isotipos*, CR!, INB!, MEXU, UAMIZ!).

A. P. plesiosoro Kunze var. *plesiosoro* et *P. rhodopleuro* Kunze differt rhizomatis squamis valde dimorphis et costa glabrescenti ex rubello pallide glauca.

Se distingue de la variedad típica por las escamas del rizoma ampliamente dimorfas; las que se encuentran en los meristemos caulinar y foliar son erectas, estrechamente ovadas a lanceoladas, largamente atenuadas hacia el ápice, las cuales terminan en una estructura piliforme con el margen laxamente papilado a papilado-dentado, 5.9 a 7.8 mm de largo por 0.9 a 1.6 mm de ancho. La hoja con pecíolo glabro, beige claro, brillante, frecuentemente con tintes rosados; costa y vena media del segmento glabras en la superficie inferior y, en la superficie superior, laxamente pubescentes en ejemplares de México a glabrescentes con tricomas únicamente en la porción distal del raquis (en ejemplares de Centroamérica); lámina verde-azulada, clara, con tintes rosados en la porción costal, cerca de la vena y vénulas, en ambas superficies. Indumento generalmente de tricomas de 0.1 mm, de color rojizo, coniformes de 2 a 3 células. Espora: long. (46)57(61) μ , ancho (34)39(42) μ y alto (27)37(45) μ .

Distribución y ejemplares representativos examinados. MÉXICO. VERACRUZ: ca. Pto. del Aire entre Orizaba y Tehuacán (fed. 150), 8 enero 1964, *D. S. y H. B. Correll 28795* (GH, MEXU). Jalapa: cerca 1.5 km W Xico (12 km S de Jalapa), 26 diciembre 1992, *P. Hietz y U. Seifert 811* (XAL). Catemaco, un km al S de Bastonal rumbo a Arroyo Claro, 9 diciembre 1980, *R. Lira 110* (MEXU, UAMIZ). San Pedro Soteapan, 1 km W de San Fernando, 13 agosto 1980, *R. Riba et al.* 1132 y 1148a (CHAPA, ENCB, MEXU, UAMIZ). Santiago Tuxtla, Cerro el Vigía de Santiago Tuxtla, 29 agosto 1967, *M. Sousa 3195* (MEXU). GUERRERO: Atoyac, Km 20 Pto. El Gallo-Atoyac, 24 agosto 1984, *F. Lorea 3177* (F, US).

HONDURAS. FCO, MORAZÁN: Tegucigalpa, Cerro El Picacho, 29 septiembre 1981, *A. J. Hernández 86* (MO). El Hatillo, 23 agosto 1983, *O. Silva 83* (MO, UNAH). COMAYAGUA: ca. Planos Siguatepeque, arroyo Achote, 17 julio 1936, *T. G. Yuncker et al.* 5925 (MO, NY, GH). OLANCHO: Montaña "Mico" Concordia, 2 octubre 1978, *N. Castro 211* (MO). 15-18 km N de Pisijire, 85°25' N y 15°15' W, marzo 1972, *C. Nelson y A. Clewell 54-723* (NY, UNAH). Monte Chifirringo, 6 octubre 1979, *L. Villela 99* (MO, UNAH).

COSTA RICA. ALAJUELA: 8 km desde Tilarán al W del poblado, 26 julio 1967, *J. T. Mickel 2895*, (NY). 20 km N Florencia, 12 julio 1963, *F. R. Rickson 218* (GH). Sarapiquí (área no

protegida), 10°15' N y 84°10' W, 21 agosto 1994, *A. Rojas 1402* (INB). GUANACASTE: Laguna del Arenal ca. de Tilarán, 25 junio 1930, *A. M. Brenes 12859* (CR). Tilarán, Los Ayotes, 21 junio 1926, *P. C. Standley 45428* (US, F). CARTAGO: La Fortuna, entre Cervantes y Pacayas, julio 1906, *F. Biolley s.n.* (P). Ladera de cerro Carpintero W de Cartago, *M. A. Chrysler y W. E. Roeber 5528* (US). Turrialba, NW de Turrialba, ca. La Pastora, 5 agosto 1970, *D. B. Lellinger 1450* (CR, F, US). A lo largo del Río Empalme y Río Estrella, 1 km S de Palo Verde, 9°46' N y 83°55' W, 21 abril 1983, *W. R. Liesner y E. Judziewicz 14553*, (CR, MO). 2 km al N de Orosí ca. Pte. Río Navarro, 3 julio 1967, *J. T. Mickel 2288* (NY). ca. Turrialba, laderas Río Reventazón, 20 agosto, 1967, *J. T. Mickel 3347* (US, NY). 22 km E de Turrialba, 22 agosto 1967, *J. T. Mickel 3387* (NY). Paraíso, Valle del Reventazón Estac. Biol. Tropical Río Macho, 09°46'00" N y 83°52'00" W, 4 octubre 1994, *A. Rojas 1600* (CR, INB). Pacayas, Volcán Turrialba 16 abril 1953, *E. Scamman 7225* (GH). El Muñeco al S de Navarro, 3 agosto 1960, *P. C. Standley 33485a* (US). Navarro, 20 diciembre 1923, *R. Torres 83* (US).

PANAMÁ. CHIRIQUÍ: Zona Canal, For Clayton, finca Collins, 24 julio 1966, *K. E. Blume y J. Dwyer 2574* (MO). Cerro Horqueta, 13 agosto 1974, *T. B. Croat 26960a* (MO). Dexter sendero, El Boquete, 7 febrero 1918, *M. A. Cornman 866* (MICH). Boquete: Fca. Fred Collins, 3 agosto 1960, *J. B. Ebinger 652* (US). Río Calderón, 2 millas arriba de Chiriquí, 5 febrero 1918, *E. P. Killip 5031* (US, P). Zona del canal, S de la ladera Cerro Horqueta, marzo 1911, *W. R. Maxon 5546, 5038* (US). Palo Alto, al E de Boquete, 23 julio 1959, *W. Stern et al. 1071* (MO, NY).

Forma biológica y microambiente. Epífita rizomatosa de hojas distantes, erectas; plantas fotófilas en árboles aislados y tocones.

Hábitat. En potreros, ruderales, cafetales y otros cultivos tropicales, acahual y ambientes secundarios del bosque tropical perennifolio y montano húmedo; en México entre 500 y 1000 m snm y en Centroamérica, entre 100 y 2100 m snm.

Distribución. México (Ver., Gro?), Honduras, Costa Rica y Panamá.

Discusión. La mayoría de las veces, esta variedad se encontró determinada como *Polypodium rhodopleuron*, debido a los tintes rojizos de la lámina y al estado glabrescente que presentan la costa y venas. Esta situación es mucho más patente en los ejemplares de Centroamérica donde los tricomas de la superficie adaxial de la costa no se aprecian fácilmente porque son escasos y muy esparcidos en la mitad distal. El caso del ejemplar *F. Lorea 3177* (F, US), determinado como *P. rhodopleuron* por ser glabro, presenta el resto de los caracteres de *P. plesiosorum* var. *rubicundum*. Este último ejemplar es la única referencia para la vertiente del Océano Pacífico en México. En realidad, aparte de la presencia de tricomas en la superficie adaxial de la costa, se puede separar esta variedad de *P. rhodopleuron* tanto por el color glauco de la lámina (*vs.* verde oscuro) como por las escamas notablemente dimorfas del rizoma (*vs.* escamas monomorfas). De las variedades propuestas de *P. plesiosorum* se le separa por la forma alargada de la escamas meristemáticas del rizoma (Fig. 3) y el ambiente más cálido en el que medran.

Polypodium plesiosorum var. *rubicundum* es fácilmente distinguible cuando se colecta en época de canícula o estiaje, pues adquiere la coloración glauca claro con

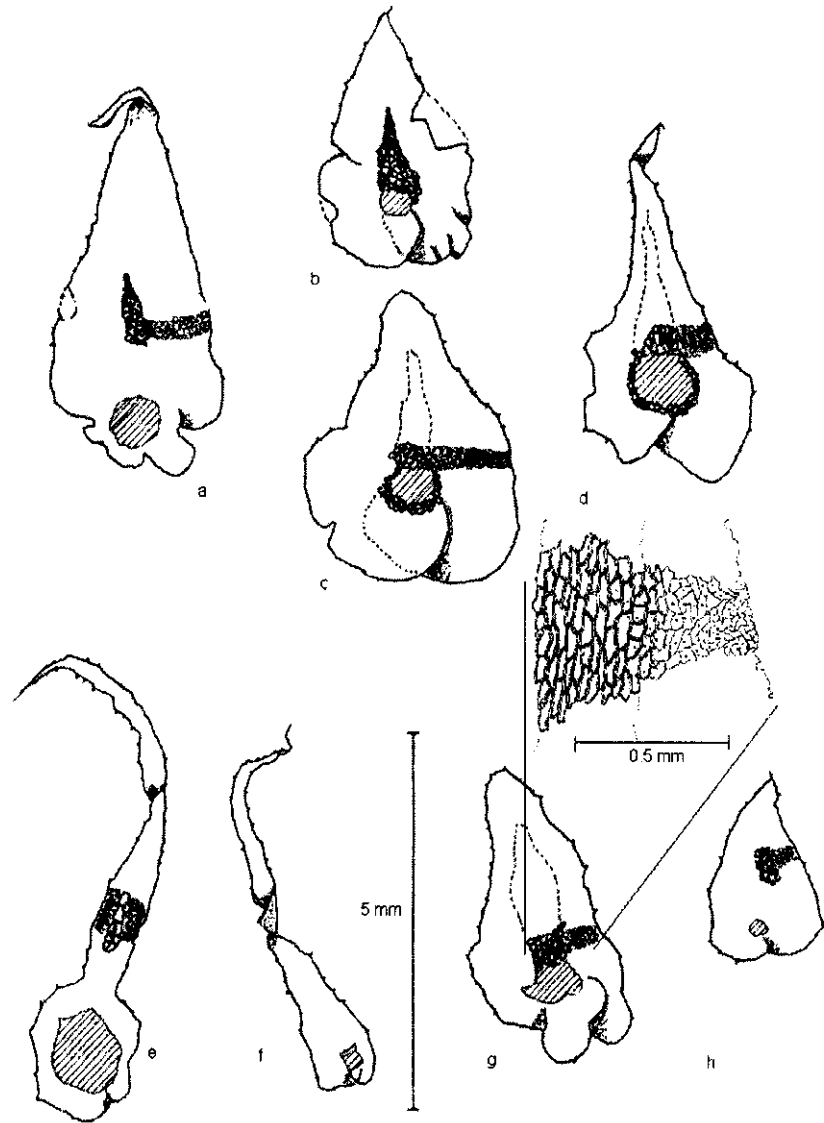


Fig. 3. Comparación de escamas meristemáticas del rizoma. a-d= *Polypodium plesiosorum* var. *plesiosorum*: a) D. Tejero-Díez 4205 (IZTA); b-c) D. Tejero-Díez 4223 (IZTA); d) J. Rzedowski 46101 (UAMIZ). e-f= *P. plesiosorum* var. *rubicundum*: e) R. Lira 110 (UAMIZ); f) D. Tejero-Díez 4308 (IZTA). g-h= *P. plesiosorum* var. *plesiolori*: g) D. Tejero-Díez 4358 (IZTA) y recuadro 100 x en escala reducida donde se observar la forma de las celdas o células; h) J. Rzedowski 42552 (UAMIZ).

las características tinturas rojizas (aspecto que inspiró el nombre de la variedad), pero en época de lluvia la coloración no es tan obvia y hay que acudir a la observación de las escamas del rizoma.

Polypodium rhodopleuron Kunze, *Linnaea* 18: 315. 1844 [1845]. *Lectotipo*: (aquí escogido) MÉXICO. VERACRUZ: Xalapa, «in nubosis» por Jalapa, agosto 1828, *Schiede y Deppe* 745 (B!; *isolectotipo* *Schiede s.n. P!*). *Sintipo*: MÉXICO. *Leibold* 91 *ad partem*. (P!, marcado con el número 51 por Kunze; *isosintipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Zacuapan, *Leibold s.n. (K!, herb. Reichen.)*. NOTA: En el caso del ejemplar *Leibold* 91 que Kunze (op. cit.) mencionó tanto para *P. plesiosorum* como *P. rhodopleuron* probablemente se trató de una colecta mixta. Los ejemplares que se repartieron en los herbarios (K) y (P) no contienen el número de colecta en la etiqueta, pero están marcados por Kunze con el número 51. Los números 50 y 51 de Kunze sobre los ejemplares corresponden a *P. plesiosorum* y *P. rhodopleuron* respectivamente en la publicación. Por otra parte, el sintipo de *P. rhodopleuron* (*Schiede y Deppe* 745) fue localizado en el herbario B y, ante la confusión posible de los ejemplares de *Leibold* 91, se escogió como lectotipo para esta última especie. *Polypodium californicum* Schltdl. y Cham. *Linn.* 5: 606. 1830. nom. illeg., non Kaulfus 1824. *Goniophlebium rhodopleuron* (Kunze) Fée, *Mém. Foug.* 9: 24. 1857.

Polypodium isomeron E. Fourn., *Mex. Pl.* 1: 80. 1872. *Tipo*: MÉXICO. PUEBLA: Proximidades de Tezuitlán, *Hahn s.n. (holotipo: P!)*.

Polypodium lesourdianum E. Fourn., *Mex. Pl.* 1: 82. 1872. *Tipo*: MÉXICO. VERACRUZ: Orizaba, por Escamela, *Botteri y Sumichrast* 1471a (*Holotipo: P!; isotipo MPU!*, herb. LeSourd).

Rizoma esbelto, ramificado, (1.9) 2.7 (3.6) mm de diámetro, superficie verde a pajizo-castaño, laxamente cubierto a sub-cubierto por las escamas; filopodios ortósticos separados de 1 a 1.8 cm. Escamas del rizoma membranosas, concoloras en tonos castaños a castaño-grisáceo o castaño-rojizas, margen entero a irregular, superficie glabra, monomorfas, las escamas del cuerpo íntimamente adpresas (en seco, se marca el contorno corrugado del rizoma), de orbicular a anchamente ovado-lanceoladas, con la porción apical corto atenuada, (2) 2.7 (5) mm de longitud por (0.6) 1.3 (2) mm de ancho, ápice acuminado. Hojas arqueadas, (10) 28 (45) cm de longitud; pecíolo corto a mediano, proporción pecíolo/hoja 1/4 a 1/3, pajizo a castaño claro, glabro; lámina pinnatisecta, lanceolada, (5) 8 (13) cm de ancho, proporción ancho/longitud 1/3 a 1/2, ápice subconforme hasta de 4 cm de longitud o graduado; segmentos (10) 22 (34) pares, lanceolados a oblongo-lanceolados, ápice agudo a redondeado, margen microcrenado distalmente, par basal opuesto a sub-opuesto, surcurrentes, en ángulo recto o poco descendentes (90 a 125°), segmentos medios, sursumcurrentes, en ángulo recto y los segmentos apicales poco ascendentes; costa de color pajizo a castaño, glabro; venas glabras;

vénulas realizadas a medianamente visibles, anastomosadas al menos en los 2/3 proximales; aréolas fértiles (aréolas costales con una vénula incluida excurrente) pentagonales, inclinadas acroscópicamente 45°; aréolas estériles ausentes u ocasionales; tejido herbáceo delgado a medianamente grueso, verde-azulado claro, generalmente con tintes rojizos en el contorno de las venas y vénulas, glabro en ambas superficies. Soros circulares, inframedios, 1.5 a 2 mm de diámetro. Esporangios sin epiparáfisis. Espora color amarillo a ámbar, forma elíptica (2:1 a 3:2), exosporio averrugado homogéneo; perisporio muy delgado (deja entrever al exosporio), pliegues casuales, sin cuerpos esferoidales; longitud (50)62(78) μ , ancho (34)44(58) μ y alto (32)44(56) μ .

Distribución y ejemplares representativos examinados. MÉXICO. NUEVO LEÓN: s/d, 28 agosto 1947, S. S. White y R. M. Chatter 34 (MICH). SAN LUIS POTOSÍ: Xilitla, 4 km al NE de Xilitilla, 5 mayo 1959, J. Rzedowski 10574 (ENCB). VERACRUZ: Región de Orizaba, 23 agosto 1866, Bourgeau, 2887a (GH), 2887 (BM, MO, MPU, NY, P), 2887b (C). Íbidem, 18 septiembre 1866, Bourgeau 3063 (P). Entre Jalapa y Coatepec, 14 diciembre 1902, E. Seler 3615 (GH). Jalapa, Rcho. Gpe. Jar. Bot. a 3 km de Jalapa por la carr. vieja a Coatepec, 30 julio 1976, G. Castillo C. et al. 00051 (XAL). Tepetzintla, Sierra Otontepec, 21°16' N y 97°52' W, 14 diciembre 1981, G. Castillo et al. 2502 (F, IEB, MEXU, XAL). Dos mill. S de Jalapa, en camino a Coatepec, 7 enero 1964, D. S. Correll y H. B. Correll 28762 (MEXU). Zongolica, distribuido a lo largo del río Los Reyes-Zongolica, aprox. a 1 km de Zongolica, 28 noviembre 1980, E. L. Chavero s.n. (FCME). Nautla, 7 km al S de Nautla, 18 julio 1977, J. D. Dwyer 14384 (CR, MEXU, MO). Ixhuacan, cañada rocosa a 4.5 km antes de llegar a Ixhuacan viniendo por Pocitos, 22 junio 1986, M. Cházaro y P. Padilla 3807 (IEB, XAL). Cordillera, junio-octubre 1840, H. Galeotti 6331 (P). Huauchinango, barranca de Huauchinango, 1953, A. Lefebure s.n. (CAS, GH, K). Atzalan, vic. «pte. de rieles», 4 km NE de Altotonga, 16.5 km por el camino a Tlapacoyan, 19°48' N y 97°13' W, 28 junio 1980, M. Nee y B. F. Hansen 18700 (F, MEXU, XAL). Jalapa, 10 febrero 1910, C. R. Orcutt 2830 b (BM, CAS), 2838 (CAS). Tlatotongo, 10 km SW Huatusco, 11 octubre 1964, J. Rzedowski 18985 (ENCB, MICH). ca. Jalapa, 2 enero 1894, C. L. Smith 2218 (MICH). Orizaba, 10 km N de Orizaba entre Atzacan y Dos Ríos, 15 julio 1974, H. Sohmer 9511 (F, MEXU). Naolinco, Paz de Enríquez, ca. Naolinco, entre Jalapa y Misantla, 30 diciembre 1979, C. R. Sperling 4949 (GH). Huayacocotla, 17 km NNE Huayacocotla a Zontecomatlán, 28°38' N y 98°27' W, 27 enero 1984, K. Taylor y M. Nee 255 (F, NY). Banderrilla, ca. 6 km NNW del centro de Jalapa, cuenca del río Sedeño, 19° 35' 00" N y 96° 56' 44" W, 15 enero 2002, D. Tejero-Díez 4316 (IZTA, UAMIZ). Yecuatla, 6 km al NW de Sta. Rita, 22 febrero 1975, M. Vázquez v-1860 (ENCB). Miahuatlán, 18 septiembre 1975, F. Ventura 11833 (ENCB, UAMIZ). Chiconquiaco, Planta del Pié, 7 enero 1976, F. Ventura 12270 (ENCB, UAMIZ). Coacoatzintla, Chapultepec, 4 noviembre 1977, F. Ventura 14670 (ENCB, MEXU, XAL). San Miguel El Soldado, 29 agosto 1970, F. Ventura 2223 (ENCB). Tepetzintla, Sierra Filo de Moralillo, en la sierra de Ocontepec, 21°14' N y 97° W, 20 septiembre 1989, P. Zamora, et al. 1179 (XAL). HIDALGO: Tlanchinol, alrededores de Tlanchinol, 17 octubre 1993, M. L. Arreguín 1099 (IEB). Jacala, N de Jacala Km 330, 21 marzo 1938, E. B. Copeland s.n. (MICH). Río Malila, 9 agosto 1985, B. Pérez-García 752 (UAMIZ). Tenango de Doria, El Estribo entre Metepec y Tenango, 3 diciembre 1972, J. Gimete 796 (ENCB, MEXU, MICH). ca. San Bartolo, 17 septiembre 1945, E. Hernández X. 862 (US). Zacualtipán, enero 1961, T. Herrera y R. Riba s.n. (MEXU). Nonoalco, 12 km después de Nonoalco, Río Malila, 28 octubre 1994, S. Lara

s.n. (FCME). Zacualtipán, 4 km al N de Tlahuelompa, 31 julio 1965, *R. Riba* 60, 67 (MEXU). Tlanchinol, 5 km N Tlanchinol a Huejutla, 25 septiembre 1971, *J. Rzedowski* 28694 (ENCB, MEXU, MICH). Tenango de Doria, 2 km al S de Tenango de Doria sobre la carr. a Metepec, 14 enero 1973, *J. Rzedowski* 30216a (ENCB). Molango; laguna de Atezca, 20°48'12" N y 98°44'41" W, 3 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez* 4248 (IZTA). Tenango de Doria, Km 19 (estatal 126), entre Metepec y Tenango de Doria, 20°17'55" N y 98°17'20" W, 1 noviembre 2000, *Tejero-Díez* 4228 (IZTA). QUERÉTARO: Landa de Matamoros, Joya del Hielo, 6 mayo 1991, *H. Díaz y E. Carranza* 6642, 6647 (IEB, MEXU). Landa, 3.5 km al Sureste de Agua Zarca, 26 octubre 1988, *H. Rubio* 254 (IEB, MEXU, XAL). Landa, 10 km al NE de Agua Zarca, sobre el camino a Neblinas, 23 junio 1988, *J. Rzedowski* 46818 (IEB). Landa, 4 km al N de Agua Zarca sobre el camino a El Lobo, 17 marzo 1987, *J. Rzedowski* 42868 (IEB, MEXU). Landa 10 km al NW de El Madroño, sobre el camino a Tres Lagunas, 1 agosto 1987, *J. Rzedowski* 44090 (IEB). Landa de Matamoros, desviación Paso El Lobo-Agua Zarca, Km 8 ca. Agua Zarca, 21°13'47" N y 99°06'48" W, 6 noviembre 2000, *D. Tejero-Díez* 4262 (IZTA). PUEBLA: Xicotepec de Juárez, 5 km al NE de Xicotepec carr. La Ceiba, 20°19'00" N y 97°48'00" W, 23 abril 1987, *A. Campos et al.* 192 y *G. Toriz* 359 (IEB, MEXU). Cerca de Teziutlán camino a Coxeatl, septiembre 1961, *T. Herrera y R. Riba* s.n. (MEXU). Villa Juárez, diciembre 1950, *H. Sánchez-Mejorada* 665 (US). Zacapoaxtla, Cascada La Gloria, ca. Apulco, 19°54'34" N y 97°37'04" W, 21 octubre 2000, *D. Tejero-Díez* 4201 (IZTA). OAXACA: Guevea de Humboldt, Cerro Picacho, 8.3 km al N de Guevea de Humboldt, 18 febrero. 1987, *R. Torres-Colín et al.* 9182, (MEXU). Entre Teotilán y Chilchotla (3 millas-Huautla), 23 febrero 1979, *T. B. Croat* 48355 (MO). Santiago Comaltepec, 1.9 km en línea recta al S (198°) de la Esperanza, 17°36'37" N y 96°22'26" W, 10 enero 1995, *C. Gallardo* 1288 (MEXU, XAL). Tenango, mitad del tramo entre W San Martín y Jalapa, 5 octubre 1971, *B. Hallberg* 1366 (NY). Km 12 entre Oaxaca y Tuxtepec, 2 agosto 1967, *R. L. Hellwig* 448 (NY). San Miguel Chimalapa, cima del cerro Salomón al NO de Benito Juárez, cerca 44 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 16°46'15" N y 94°11'45" W, 11 febrero 1986, *M. Ishiki* 1352 (CHAPA, MEXU). ca. Zacatepec a 1 km por el sendero, 30 julio 1969, *J. T. Mickel* 1587 (NY, IOWA). Juquila, 33 km N San Gabriel, 41 km S Pte. Juchatenango, 9 agosto 1971, *J. T. Mickel* 6022, 6196 (ENCB, MEXU, NY). Ixtlán, 4 km S Vista Hermosa a 174, 17 septiembre 1972, *J. T. Mickel* 6601, 6603 (NY). San Miguel Chimalapa, Cerro Sabinal, 16°44' N y 94°11'30" W, 21 diciembre 1984, *T. Wendt et al.* 4673 (CHAPA). San Miguel Chimalapa, 43 km al N de S. P. Tapanatepec, 16°45' N y 94°11'30" W, 23 diciembre 1985, *T. Wendt et al.* 5161 (CHAPA, MEXU, MO, NY). CHIAPAS: El Bosque, 7 km NE de la desv. Pichualco a Simojovel, 26 enero 1973, *D. E. Breedlove* 32498 (DS). Berriozábal, Pozo Turipache, 13 km N Berriozábal, 1971-1973, *D. E. Breedlove* 20283, 21647, 30799, 31500 (DS, MEXU, NY). Ocozacoautla, 18-20 km N Ococingo a Bachajón, 1971, *D. E. Breedlove* 21883 (DS). Ococingo, 6-8 km N Ococingo a Bachajón, 1971, 1972 *D. E. Breedlove* 22160, 27920 (DS), 27920 (F, MEXU). Ococingo, Laguna Ocotol grande, 6 febrero 1973, *D. E. Breedlove* 32938 (DS, MEXU, MICH, MO, NY). La Trinitaria, Sumidero y lagunas de Montebello, 1971-1973, *D. E. Breedlove* 22296, 22373, 32142 (DS), 32197 (DS, MEXU, MICH). Motozintla, 45-50 km NE Huixtla rumbo a Motozintla, 17 noviembre 1971, *D. E. Breedlove* 22672 (DS, F, MEXU, MICH, MO, NY). Cintalpa, 16 km NW Rizo de Oro a Col. Figueroa, ca. de Oaxaca, 8 enero 1973, *D. E. Breedlove* 31325, 31432 (DS, F), 31325 (MICH). Rayón, 10 km arriba de Rayón a Jitotol, 27 enero 1973, *D. E. Breedlove* 32676 (DS). Cintalapa, 3 km E de Fco. I. Madero, 25 agosto 1974, *D. E. Breedlove* 36667 (DS). La Independencia, 12 km de Laguna Tsiskaw a Ixcán, 19 octubre 1974, *D. E. Breedlove* 38949 (DS). Niquil, 6.5 km de El Rosario a Ojo de Agua-Niquiul, 5 noviembre 1986, *D. E. Breedlove* 65614 (CAS). Las Margaritas, 12 km E Tziscaco (carretera fronteriza), 16 noviembre 1984, *D. Herritt y G. Davidse et al.* 29870 (MEXU,

U). A 22 km al E de las lagunas de Monte Bello, sobre el camino a Sta. Elena, 22 noviembre 1982, *E. Cabrera 3685 (MEXU), 3699 (MEXU, UAMIZ)*. Margaritas, 12 km E de Tizcao de la carr. Fronteriza, 16 noviembre 1984, *G. Davidse & M. Sousa et al. 29870 (MO)*. Unión Juárez, Volcán Tacaná/Tlalquia y La Cima, 19 junio 1985, *E. Martínez 13178 (MEXU, UAMIZ, XAL)*. Las Margaritas, a 12 km al E de Lago Tzisco, camino a Ixcán, 16 noviembre 1984, *E. Martínez 8634 (MEXU)*. Cerro al N de Ocozocuatla, 13 enero 1952, *J. Rzedowski 603 (NY)*. GUATEMALA. ALTA VERAPAZ: Finca Senahu, 24 julio 1936, *W. R. Hatch y C. L. Wilson 120 (GH)*. Cobán, 5 km a NW de Cobán, 10 marzo 1963, *H. R. Molina 12022 (BM)*. Entre Cobán y S. P. Carchá; Río Carchá, 26 marzo 1941, *P. C. Standley 90049 (F)*. Cobán, Agosto 1887, *H. von Tüerckheim 1337 (P)*. Cobán, Región de Cobán, junio 1908, *H. von Tüerckheim II 2395 (P)*. Finca Searray, 14 febrero 1939, *C. L. Wilson 203 (F)*. SAN MARCOS: Una milla arriba de África y 3.3 de San Rafael, 13 julio 1977, *T. B. Croat 40802, 40914 (MO, MEXU)*. QUETZALTENANGO: Finca Helvetia, 2 mayo 1937, *W. C. Muenscher 12129 (F)*. HONDURAS. COMAYAGUA: Siguatpeque; ravine near El Achote, junio-agosto 1936, *T. G. Yuncker et al. 5925 (K)*. ca. de El Achote, plano arriba de Siguatpeque, 17 julio 1936, *T. G. Yuncker et al. 5925 (U)*. NICARAGUA. s/d, *P. Levy 1186 (P)*.

Forma biológica y microambiente. Epífita rizomatosa colonial de hojas distantes, arqueadas, sobre troncos y ramas bajas de árboles, esciófila e higrófila. Raramente epipétrica en sitios con gran acumulo de materia orgánica.

Hábitat. Básicamente bosque mesófilo de montaña y ripícola, entre (800) 1100 y 2300 m snm.

Distribución. México, Guatemala, Honduras y Nicaragua? (vertiente del Océano Atlántico).

Discusión. Es evidente el estrecho parecido de la arquitectura foliar de esta especie con *Polypodium plesiosorum*, lo que siempre ha hecho dudar a los taxónomos sobre el rango taxonómico que debe ocupar. *Polypodium rhodopleuron*, en general, tiene medidas promedio de los órganos menores al de *P. plesiosorum* (excepto de la espora) y una serie de diferencias que se pueden comparar en el Cuadro 2. Aunque los trabajos de Li (1997) establecen el alto grado de aislamiento reproductivo entre las dos especies mencionadas, en campo se pueden hallar casualmente organismos que aparentemente son híbridos: costa glabra (generalmente también con otras características propias de *P. rhodopleuron*) pero con la vena de los segmentos laxamente pubescente (MÉXICO. NUEVO LEÓN: Sta. Catarina, Sierra Anahuac, 27 noviembre 1949, *G. B. Hinton 16920 (GH)*. MÉXICO. VERACRUZ: Jalapa, Las Vigas, 5 km E entre Jalapa y las Vigas, 3 enero 1980, *C. R. Sperling 5010 (GH)*).

Discusión y conclusiones

En trabajos recientes de citotaxonomía y genética se ha demostrado que *Polypodium plesiosorum* y *P. rhodopleuron* son especies hermanas y con un gran parecido morfológico. La redeterminación de numerosos ejemplares en herbarios y la colecta en campo han permitido definir cada una con mayor precisión y ahora se puede dar un conjunto de caracteres que auxilian a su correcta determinación (véase Cuadro 2). Además se ha establecido que la distribución de *P. rhodopleuron* es mucho más restringida de lo que en la literatura se había citado; Smith (1981); Mickel y Beitel (1988) y Moran (1995) indicaron que en general se establecía en el sureste de México (Pacífico y Golfo) y en toda Centroamérica. Como cabe de esperar en una especie con características genéticas de tipo insular (Li, 1997) (tabla I), tanto el hábitat (principalmente en bosque mesófilo de montaña en la vertiente del Golfo de México y mar Caribe en Guatemala-Honduras), como su distribución (Megaméxico 2 según Rzedowski (1991)) son más estrechos de lo que hasta ahora se había pensado.

Aunque el trabajo de Li y Haufler (1996) ha permitido conocer la posible existencia de poblaciones de *Polypodium plesiosorum* con diferente número cromosómico (citotipos), al parecer éstas no tienen una correlación morfológica [además de que no citan material de herbario para compararlas con el material estudiado en este trabajo] para poderlas determinar. Sin embargo, en este trabajo se ha podido establecer que esta especie presenta dos principales variedades morfológicas y ecológicas que en el futuro, con auxilio de técnicas de biosistemática, podrán auxiliar a entender mejor las relaciones poblacionales de la especie.

Por otra parte, en este estudio se ha establecido el lectotipo para los nombres de las especies tratadas y algunos de sus sinónimos. En el caso del nombre primario de las especies consideradas, Kunze (Linnaea 18:313-316. 1844) las describió mencionando para cada una al menos dos sintipos. Dado que los ejemplares *Leibold 90* y *91*, procedentes del herbario Roemer que Kunze mencionó, no han sido localizados nuevamente por varios autores (Smith, 1981; Mickel y Beitel, 1988), se decidió usar el isosintipo *Leibold 90*, procedente del herbario Doefler (**P**) y marcado por el propio Kunze con el número 50, como lectotipo para *Polypodium plesiosorum*. Por otra parte, el sintipo de *Polypodium rhodopleuron* (*Schiede y Deppé 745*) fue localizado en el herbario (**B**) y, ante la posible colecta mixta de los ejemplares de *Leibold 91*, se escogió como lectotipo.

Agradecimientos. Este trabajo forma parte de los estudios doctorales del primer autor en la Universidad Autónoma Metropolitana plantel Iztapalapa, bajo la asesoría de la segunda. Se agradece la beca CONACYT número 160253 con la que se ha financiado los distintos viajes de colecta y visitas de herbarios. Las gestiones de P. Dávila (UNAM), B. Pérez (UAMIZ), O. M. Montiel, J. Solomon y M. Stiffer (MO), permitieron consultar los ejemplares de herbarios norteamericanos y bibliografía en su institución. A los curadores de los herbarios mencionados en el estudio, especialmente R. J. Johns (K), A. M. Paul (BM), F. Badré (P), P. A.

Schäfer (MPU) y E. López (IZTA) atendieron eficazmente las solicitudes de visita y préstamos. J. T. Mickel (NY) y A. R. Smith (UC) intercambiaron opiniones sobre decisiones taxonómicas en este trabajo e hicieron una exhaustiva revisión. Fernando Chiang (MEXU), hizo las diagnósis latinas y acertadas críticas editoriales. A. Rojas y esposa proporcionaron apoyo y guía en Costa Rica. L. Sandoval Morán por la ayuda incondicional de trabajo en campo, técnico y secretarial. Finalmente, a la asesoría académica y sugerencias editoriales de Blanca Pérez (UAMIZ), Francisco Lorea (XAL) y los revisores anónimos de la revista.

Literatura citada

- AMENEYRO G., R. FERNÁNDEZ NAVA Y MA. DE LA L. ARREGUÍN-SÁNCHEZ. 1995. Clave para la identificación de géneros, especies y variedades de pteridófitas del estado de Querétaro, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 40: 11-82.
- CHRISTENSEN, C. 1905-1906. *Index Filicum: enumeratio Omnium Generum (anno 1753-1905). Specierumque filicum et Hydropteridum ab anno 1753 ad finem anni 1905 descriptorum*. Hafniae. H. Hagerup, Copenhagen. 745 p.
- CHRISTENSEN, C. 1913. *Index filicum: Supplementum 1906-1912*. H. Hagerup, Copenhagen. 60 p.
- CHRISTENSEN, C. 1917. *Index Filicum: Supplementum preliminare pour le anne 1913, 1914, 1915, 1916*. H. Hagerup, Copenhagen. 60 p.
- CHRISTENSEN, C. 1934. *Index Filicum: Supplementum tertium proannis 1917-1933*. H. Hagerup, Copenhagen. 219 p.
- HAUFLER, C. H., M. D. WINDHAM, F. A. LANG Y S. A. WHITMORE. 1993. *Polypodium*. In: Flora of North America Committee (eds.). *Pteridophytes and Gymnosperms*, vol. 2. Oxford University Press, New York, pp. 315-323.
- HAUFLER, C. H. Y T. A. RANKER. 1995. *RbcL* sequences provide phylogenetic insights among sister species of the fern genus *Polypodium*. *American Fern Journal* 85: 361-374.
- HENSEN, R.V. 1990. Revision of the *Polypodium loriceum* complex (Filicales, Polypodiaceae). *Nova Hedwigia* 50(3-4): 279-336.
- JARRETT, F. M. CON T. A. BENGE, J. W. GIMES, B. S. PARRIS, Y J. L. M. PINNER. 1985. *Index Filicum: supplementum quintum (proannis 1961-1975)*. Clarendon, Oxford. 245 p.
- JOHNS, R. J., P. J. EDWARD Y R. E. G. PICH-SERMOLLI. 1996. *Index filicum: supplementum sextum (pro annis 1976-1990)*. The Royal Botanical Gardens, Kew. 414 p.
- JOHNS, R. J., P. J. EDWARDS, R. DAVIES Y K. CHALLIS. 1997. *Index filicum: supplementum septimum (pro annis 1991-1995)*. The Royal Botanical Gardens, Kew. 124 p.
- KNOBLOCH, I. W. Y D. S. CORRELL. 1962. *Ferns and fern allies of Chihuahua, Mexico*. Texas Research Foundation, Renner. 198 p.
- LI, J. 1997. Biosystematic analyses of the Hawaiian endemic fern species *Polypodium pellucidum* (Polypodiaceae) and related congeners. PhD thesis, Faculty of the Graduate School, University of Kansas, Lawrence. 1-166 p. + 8 appendix.
- LI, J. Y C. H. HAUFLER. 1996. Intraspecific polyploids of *Polypodium plesiosorum* and their origin: evidence from chromosomes and allozymes. *American Journal of Botany; abstracts* 83(6): 361.
- LOREA-HERNÁNDEZ, F. Y E. VELÁZQUEZ MONTES. 1998. Pteridophyta. In: N. Diego Pérez y R. Ma. Fonseca (eds.). *Estudios florísticos en Guerrero 9*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 94 p.

- MICKEL, J. T. Y J. M. BETTEL. 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 46: 1-568.
- MICKEL, J. T. 1992. Pteridophytes. In: R. McVaugh (ed.). *Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of Western México*. The University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, pp. 120-467.
- MORAN, R. C. 1995. *Polypodium* L. In: R. C. Moran y R. Riba (eds.). *Psilotaceae a Salviniaceae. Flora Mesoamericana*, vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum, México, D.F., pp. 349-365.
- PALACIOS RIOS, M. 1995. *Pteridofitas del estado de Veracruz, México*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 362 p.
- PICHI-SERMOLLI, R. E. G., F. BALLARD, R. E. HOLTUM, H. ITO, A. C. JERMY, E. A. C. L. E. SCHELPE, M.-L. TARDIEU-BLOT Y R. M. TRYON. 1965. *Index filicum: Supplementum quartum (pro annis 1934-1960)*. International Association for Plant Taxonomy, Utrecht, pp. 226-251.
- RIBA, R., L. PACHECO, A. VALDÉS Y Y. SANDOVAL. 1996. Pteridoflora del estado de Morelos. Lista de familias, géneros y especies. *Acta Botanica Mexicana* 37: 45-65.
- RZEDOWSKI, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14: 3-22.
- SMITH, A. R. 1981. Pteridophytes. In: D.E. Breedlove (ed.). *Flora of Chiapas*, vol. 2. California Academy of Sciences, San Francisco. 130 p.
- STOLZE, R. G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala. Part II: Polypodiaceae. *Fieldiana, Botany, new series* 6: 1-522.
- TEJERO-DÍEZ, D. Y MA. L. ARREGUÍN-SÁNCHEZ. 2004. Pteridoflora del estado de México, México. *Acta Botanica Mexicana* 68.
- TRYON, R. M. Y R. G. STOLZE. 1993. Pteridophyta of Peru, Part V, 18. Aspleniaceae. 21. Polypodiaceae. *Fieldiana, Botany, new series* 32: 1-90.
- VARESCHI, V. [1968] 1969. Helechos, vol. I, tomo II. In: T. Lasser (ed.). *Flora de Venezuela*. Edición especial del Instituto Botánico de la Dirección de Recursos Naturales Renovables, Mérida, Venezuela, pp.1-1033.

Recibido: 13.VIII.2003

Aceptado: 19.IV.2004



APÉNDICE III

Técnica histológica con la que se prepararon las muestras de rizoma, pecíolo y lámina.

Las muestras botánicas se depositan en frascos cerrados y cada 24 horas se cambian a una solución de concentración creciente de etanol y ter-butanol según el cuadro 1.

Cuadro 1. Preparación de disoluciones de etanol, agua y ter-butanol para deshidratar y, posteriormente, incluir en parafina las muestras botánicas de rizoma.

ml etanol	ml de agua	ml de ter-butanol	% de concentración etanol/ter-butanol
25	70	05	30
40	50	10	50
45	40	15	60
50	30	20	70
50	15	35	85
45	00	55	100
25	00	75	100
00	00	100	100% ter-butanol

Una vez alcanzada la penúltima etapa mas baja de concentración de etanol, se hacen dos cambios más con ter-butanol puro a temperaturas cercanas a los 40 °C. En el último cambio se agregan, a lo largo de dos o tres días, pequeñas cantidades de parafina en escarcha hasta obtener una solución en proporción 1:1 de parafina y ter-butanol. Posteriormente se destapan los frascos y se dejan en estufa hasta que se evapore el ter-butanol, entonces se efectúan dos cambios de parafina pura (fundida) con el fin de eliminar los residuos de ter-butanol. Una vez embebidas las muestras en la parafina líquida, se colocan en moldes de papel encerado y se dejan a temperatura ambiente hasta que solidifiquen. Una vez obtenidos los bloques, se recortan del tamaño apropiado y se adhieren a pequeños bloques de madera para el prensado y corte en el micrótopo de rotación.

Las muestras de rizoma y pecíolo se cortan a 15 µm de grosor y las de costa y lámina a 12 µm. Las bandas obtenidas se depositan sobre la superficie de un portaobjetos y se someten a un baño que contiene agua y gelatina USP a una temperatura de 40 °C, con la finalidad de que las bandas se extiendan y se adhieran al portaobjetos.

El proceso de tinción safranina-verde rápido se realiza de la siguiente manera:

- a) Las bandas adheridas al portaobjetos se desparafinan, colocando las bandejas porta laminillas durante media hora en la estufa a temperaturas cercanas a los 60 °C.
- b) Las muestras en las bandejas se sumergen en xilol puro por 15 minutos para eliminar los residuos de parafina.
- c) Las muestras se rehidratan para su tinción, depositándolas en una batería de alcoholes con concentración decreciente (etanol puro, 95%, 85%, 70%, 50% y 30%) por 10 minutos en cada una y finalmente 15 minutos en agua.
- d) La batería se pasa posteriormente a una solución acuosa de safranina por 16 horas.
- e) Se vuelven a deshidratar las muestras en alcoholes crecientes hasta 95% etanol.
- f) Las muestras se pasan por una solución alcohólica de verde rápido menos de 1 minuto; inmediatamente después se lavan por dos ocasiones con etanol puro.
- g) Después del último lavado se embeben en aceite de clavo por 10 minutos y se lavan con xilol.
- h) Se montan en resina sintética y se protegen con un cubreobjetos. Se dejan secar las muestras en estufa a unos 40 °C (al menos una semana).