

# Caracterización morfológica y anatómica del esporofito de *Trachypteris pinnata* (Pteridaceae) en relación con la xeromorfía

Hernández<sup>1</sup>, Marcela Alicia; Omar Varela<sup>2-3</sup>;  
Yanina Esther Fernández<sup>1</sup>; María Gabriela Nadra<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Morfología Vegetal.

<sup>2</sup> Instituto de Ecología. Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251. 4000 Tucumán. mteran@csnat.unt.edu.ar

<sup>3</sup> Instituto de Ambientes de Montaña y Regiones Áridas, UNDeC, Chilecito, La Rioja.

► **Resumen** — Hernández, Marcela Alicia; Omar Varela; Fernández, Yanina Esther; Nadra, María Gabriela. 2011. "Caracterización morfológica y anatómica del esporofito de *Trachypteris pinnata* (Pteridaceae) en relación con la xeromorfía". *Lilloa* 48 (2). *Trachypteris* es un género de helechos de la familia Pteridaceae, de distribución geográfica disyunta, representado en Argentina por *Trachypteris pinnata* (Hook f.) C. Christ, que habita en montañas del noroeste. Este estudio describe la morfología y anatomía del esporofito de *Trachypteris pinnata*, proporciona datos de su abundancia, características del hábitat en el Cerro Remate (Dpto. Pellegrini, Pcia. Santiago del Estero) y compara sus rasgos xeromórficos con los de nueve especies de helechos queilantoideos del Noroeste de Argentina (*Argyrochosma nivea* var. *nivea*, *Cheilanthes pilosa*, *C. bonariensis*, *C. buchtienii*, *C. notholaenoides*, *Pellaea ternifolia*, *Adiantopsis chlorophylla*, *Doryopteris lorentzii* y *D. concolor*). El análisis morfoanatómico se realizó a partir de material fresco y herborizado de 20 individuos de *T. pinnata*. Se realizaron diafanizados, cortes a mano alzada y coloraciones diferenciales. Las variables xeromórficas estudiadas fueron: número de divisiones de la fronde, largo y ancho de estomas, densidad estomática, porcentaje de tejido esclerenquimático y presencia de indumento. El esporofito de *T. pinnata* presenta frondes dimórficas; las estériles, enteras, dispuestas en roseta, con escamas que cubren densamente la epidermis inferior. La lámina presenta estomas y tricomas glandulares en la superficie abaxial y su estructura es dorsiventral. El rizoma es solenostélico, con escamas de dos tipos y las raíces son diarcas. *Trachypteris pinnata* habita en quebradas y laderas, bajo la cobertura de árboles y arbustos, donde forma agregaciones. En comparación con otras especies de helechos queilantoideos del NOA, *T. pinnata* exhibe los mayores tamaños de estomas, el menor porcentaje de esclerénquima y una densa cobertura de escamas foliares en contacto con el suelo. Estas características posicionan a la especie entre las de menor grado de xeromorfía, lo cual es consistente con las condiciones umbrías y de alta humedad atmosférica de su hábitat.

**Palabras clave:** Xeromorfía, helechos queilantoideos, anatomía, *Trachypteris*.

► **Abstract** — Hernández, Marcela Alicia; Omar Varela; Yanina Esther Fernández; María Gabriela Nadra. 2011. "Morphological and anatomical characterization of the sporophyte of *Trachypteris pinnata* (Pteridaceae) in relation to xeromorphism". *Lilloa* 48 (2). *Trachypteris* (Pteridaceae) is fern genus with a disjunct distribution, represented in Argentina by *Trachypteris pinnata* (Hook. f.) C. Christ, which grows in the mountains in the Northwestern provinces. This research describes the morphology and anatomy of the sporophyte of *Trachypteris pinnata*, it shows ecologic data in reference to its abundance in Cerro Remate (Dpto. Pellegrini, Santiago del Estero) and compares its xeromorphic characters with those of other nine species of cheilanthoid ferns of Northwestern Argentina (*Argyrochosma nivea* var. *nivea*, *Cheilanthes pilosa*, *C. bonariensis*, *C. buchtienii*, *C. notholaenoides*, *Pellaea ternifolia*, *Adiantopsis chlorophylla*, *Doryopteris lorentzii* y *D. concolor*). The morphoanatomical analysis was carried out on fresh material and herbarium specimens of *Trachypteris pinnata*. Frond diaphanization, free hand sections and specific staining were applied. Stomatic size and frequency were calculated for 20 individuals. The morphoanatomic variables compared were the number of divisions of the frond, stomata size, density, percentage of sclerenchymatic tissue and foliar indument. The sporophyte of *Trachypteris pinnata* has dimorphic fronds, the sterile are

sessile and form a rosette at the ground level, abaxial epidermis covered with scales and glandular trichomes, fertile frond erect, pinnate to pinnatifid with large petiole, with sporangia covering surface. Solenostelic rhizome, with scales of two types. Roots with primary diarch structure. *T. pinnata* inhabits slopes and hills, under cover of trees and shrubs, forming aggregations. Compared with other species of cheilanthoid ferns of NOA, *Trachypteris pinnata* exhibits the larger size of the stomata, the lowest percentage of sclerenchyma and unusual leaf coverage scales in contact with the ground. These features position the species among the lowest degree of xeromorphism, which is consistent with the shady conditions and high humidity of their habitat.

**Keywords:** Xeromorphism, cheilanthoid ferns, anatomy, *Trachypteris*.

## INTRODUCCION

La Familia Pteridaceae, Subfamilia Cheilanthoideae comprende un grupo amplio de helechos de distribución cosmopolita. La mayoría de las especies de esta subfamilia habitan regiones xéricas por lo que han desarrollado modificaciones estructurales para controlar la pérdida de agua y captar la humedad (Hevly, 1963; Proctor & Tuba, 2002; Kessler & Siorak, 2007).

*Trachypteris* André ex H. Christ es uno de los géneros de helechos queilantoideos más sorprendentes de Sudamérica, tanto por su peculiar distribución geográfica disyunta (Sudamérica y Madagascar) como por el acentuado dimorfismo foliar. *Trachypteris* comprende cuatro especies, tres sudamericanas (*Trachypteris pinnata*, *T. gilliana* *T. induta*, endémica de Perú) y una (*T. drakeana*) nativa de Madagascar (Ramos Giacosa *et al.*, 2008). Svenson (1938) define a *T. pinnata* como uno de los helechos más atractivos de las islas Galápagos. En Argentina el género está representado por una sola especie, *Trachypteris pinnata*, distribuida por las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán, Santiago del Estero, Chaco y Formosa (Ponce *et al.*, 2008). Su hábito es terrestre o rupestre y crece entre los 500–2000 metros en la zona montana de los Andes (Tryon & Tryon, 1982) formando parte del bosque pedemontano caducifolio, áreas expuestas de la selva basal de las Yungas y el Chaco Serrano (Sota, 1977).

Los estudios realizados en *Trachypteris pinnata* comprenden descripciones morfológicas (Sota, 1977; Tryon & Stolze, 1989; Ramos Giacosa *et al.*, 2008), tratamientos

taxonómicos-filogenéticos (Mickel, 1974; Gastony & Rollo, 1995; Hasebe *et al.*, 1995; Smith *et al.*, 2006; Prado *et al.*, 2007), análisis químicos (Giannasi, 1980; Soeder, 1985; Imperato, 2006), palinológicos (Haufler & Gastony, 1978; Tryon & Lugardón, 1991; Ramos Giacosa *et al.*, 2001) y biogeográficos (Leroy, 1978; Moran & Smith, 2001). Se conoce muy poco sobre la historia natural de la especie, particularmente sobre el hábitat donde crece y su abundancia. Tampoco hay antecedentes sobre estudios anatómicos del esporofito.

En los helechos xerofíticos la modificación estructural más frecuente para controlar la pérdida de agua es la disminución de la superficie foliar o microfilia, lo cual resulta en frondes reducidas, muy divididas. Muchas especies cuentan además, con modificaciones anatómicas para controlar la evaporación, tales como la presencia de un tejido esclerenquimático bien desarrollado, que favorece la impermeabilización de los tejidos, la producción de apéndices epidérmicos, la presencia de depósitos de ceras que cubren rizomas y frondes, y la reducción del tamaño de los estomas y de su densidad (Hevly, 1963). La diversidad y abundancia de estas modificaciones estructurales permiten inferir distintas intensidades de xeromorfismo en las especies.

Este estudio describe la morfología y anatomía del esporofito de *Trachypteris pinnata*, proporciona datos de su abundancia y características del hábitat en el Cerro Remate (Dpto. Pellegrini, Santiago del Estero) y compara sus rasgos xeromórficos con los de otras nueve especies de helechos queilantoideos del Noroeste argentino.

## MATERIALES Y METODOS

*Área de estudio.*— El estudio se realizó en el Cerro Remate (26°12'S, 64°27'W) situado en el departamento Pellegrini, en el sector Noroeste de la provincia de Santiago del Estero, Argentina (Varela *et al.*, 2002). El Cerro Remate se encuentra aislado de otros sistemas serranos, conformando una «isla» en la llanura chaqueña semiárida, actualmente dominada por cultivos. Está compuesto por dos cordones principales de diferente longitud y similar altura y por numerosas lomas (Peirano, 1943). Presenta una superficie aproximada de 21 km<sup>2</sup> (7 x 3 km) y una cota máxima de 580 m de altitud.

Los datos de la estación meteorológica más cercana corresponde a la localidad de 7 de Abril, situada en la llanura a 12 km, indican una precipitación media anual de 644 mm y una temperatura media anual de 22°C (Bianchi & Yañez, 1992). Las lluvias son de tipo estival y se concentran en los meses de diciembre a marzo. La precipitación de neblina juega un rol importante en el mantenimiento de la vegetación epífita del cerro (musgos, líquenes, helechos y orquídeas), particularmente durante los meses de otoño-invierno. La vegetación que caracteriza al cerro es el bosque deciduo con predominio de *Ruprechtia apetala* Wedd (Polygonaceae) y *Phyllostylon rhamnoides* (J. Poiss.) Taub. (Ulmaceae) (Varela *et al.*, 2002).

*Material de estudio.*— El estudio morfológico y anatómico de *Trachypteris pinnata* se realizó con material fresco, de 20 individuos colectados en el Cerro Remate durante los meses de marzo a mayo de 2010. Se examinaron, además, dos ejemplares del Herbario LIL.

Los caracteres anatómicos de *T. pinnata* fueron analizados y comparados con los de otras 9 especies de helechos quelantoideos: *Argyrochosma nivea* (Poir.) Windham var. *nivea*, *Cheilanthes pilosa* Goldm., *C. bonariensis* (Willd.) Proctor, *C. buchtienii* (Rosenst.) R.M. Tryon, *C. notholaenoides* (Desv.) Maxon ex Weath, *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link, *Adiantopsis chlorophylla* (Sw.) Fée, *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels y

*D. concolor* (Langsd. & Fisch.) Kuhn. Se estudiaron entre 5-41 individuos de cada especie, dependiendo de su disponibilidad en el herbario LIL. Las excitas del material examinado se mencionan en el Apéndice 1.

## MÉTODOS

*Morfología y Anatomía.*— El estudio contempló la morfología de frondes y rizomas del esporofito. El análisis anatómico se realizó en frondes (fértils y estériles), rizoma y raíz. Los diafanizados de láminas se efectuaron para la observación de epidermis, nerviación e indumentos de frondes mediante la técnica de Foster y de Dizeo de Strittmater (D' Ambrogio de Argüeso, 1986). Se realizaron cortes transversales y longitudinales a mano alzada para estudiar la estructura de raíz, rizoma, pecíolo y láminas fértiles y estériles.

La epidermis fue coloreada con safranina y violeta de crecilo y la nerviación con azul de crecilo brillante. Los cortes fueron sometidos a la coloración diferencial azul astral-safranina (Bruno *et al.*, 2007). Los tipos de estomas fueron identificados siguiendo la clasificación de Van Cotthen (1970) para Filicópsidas. Los preparados semipermanentes de referencia, se encuentran depositados en la histoteca del Instituto de Morfología Vegetal de la Fundación Miguel Lillo. Las observaciones se realizaron con un microscopio óptico Zeiss Axiostar Plus y con un microscopio estereoscópico Olympus SZX7. Con el propósito de estudiar la superficie foliar se examinaron mediante el microscopio electrónico de barrido (Supra SS VP ZEISS). Muestras de láminas, fueron fijadas en glutaraldehído, montadas en portamuestras, sometidas a un proceso de vacío y luego metalizadas con oro-paladio. Se tomaron fotografías con cámaras digitales Canon (7.1 MP) y Olympus (8 MP).

*Observaciones de campo.*— Se anotaron observaciones del sustrato y tipo de cobertura donde está presente *Trachypteris pinnata*. Se cuantificó el número de individuos en cuadrantes de 1x1 m en los sitios donde aparecerían agregaciones de la especie.

*Características xeromórficas analizadas.*— Las variables xeromórficas analizadas fueron: largo, ancho, densidad de estomas, número de divisiones de la lámina, porcentaje relativo de esclerénquima y presencia de apéndices epidérmicos, tales como, escamas, tricomas glandulares y no glandulares. Se calculó el promedio, desviación estándar, mínimos y máximos para las 3 primeras variables, a partir de un número mínimo de 5 individuos. Asimismo se calculó el porcentaje relativo de esclerénquima como el cociente entre el número de estratos de esclerénquima y el número total de estratos de la corteza del pecíolo multiplicado por 100.

## RESULTADOS

### MORFOLOGÍA

*Trachypteris pinnata* es un helecho terrestre con rizomas erectos, cortos, escamosos, con dos tipos de escamas. Las frondes son dimórficas, las estériles son numerosas, enteras, de 6.08 cm de largo por 2.31 cm de ancho, abovadas a espatuladas, raramente lobuladas, cortamente pecioladas a sésiles, y forman una roseta basal a nivel del suelo (Fig. 1A), están densamente cubiertas por escamas en la cara abaxial, las escamas foliares son concolores, con márgenes dentado-fimbriados, clatradas, subpeltadas (Fig. 1B). La cara adaxial es glabra, con venación areolada, sin vénulas inclusas (Fig. 1E). La fronde fértil, es pinnada a pinnatífida, erecta, poco numerosa, de 4.73 cm de largo por 3.81 cm de ancho, con un pecíolo de 13.61 cm de largo en promedio (Fig. 1A). La lámina y el pecíolo están cubiertos por escamas subpeltadas. Las frondes fértiles son subacrosticoides (Fig. 4A), sin indusio, ni parafisos.

### ANATOMÍA

*Foliar.*— En vista superficial la epidermis presenta células irregulares con ángulos bien marcados y cutícula lisa. La epidermis adaxial es glabra (Fig. 2A) mientras que la abaxial presenta tricomas glandulares curvos, formados por un pie y una cabeza unicelular (Fig. 2C y 3A). Las variantes morfométricas referidas a la lámina foliar (largo y

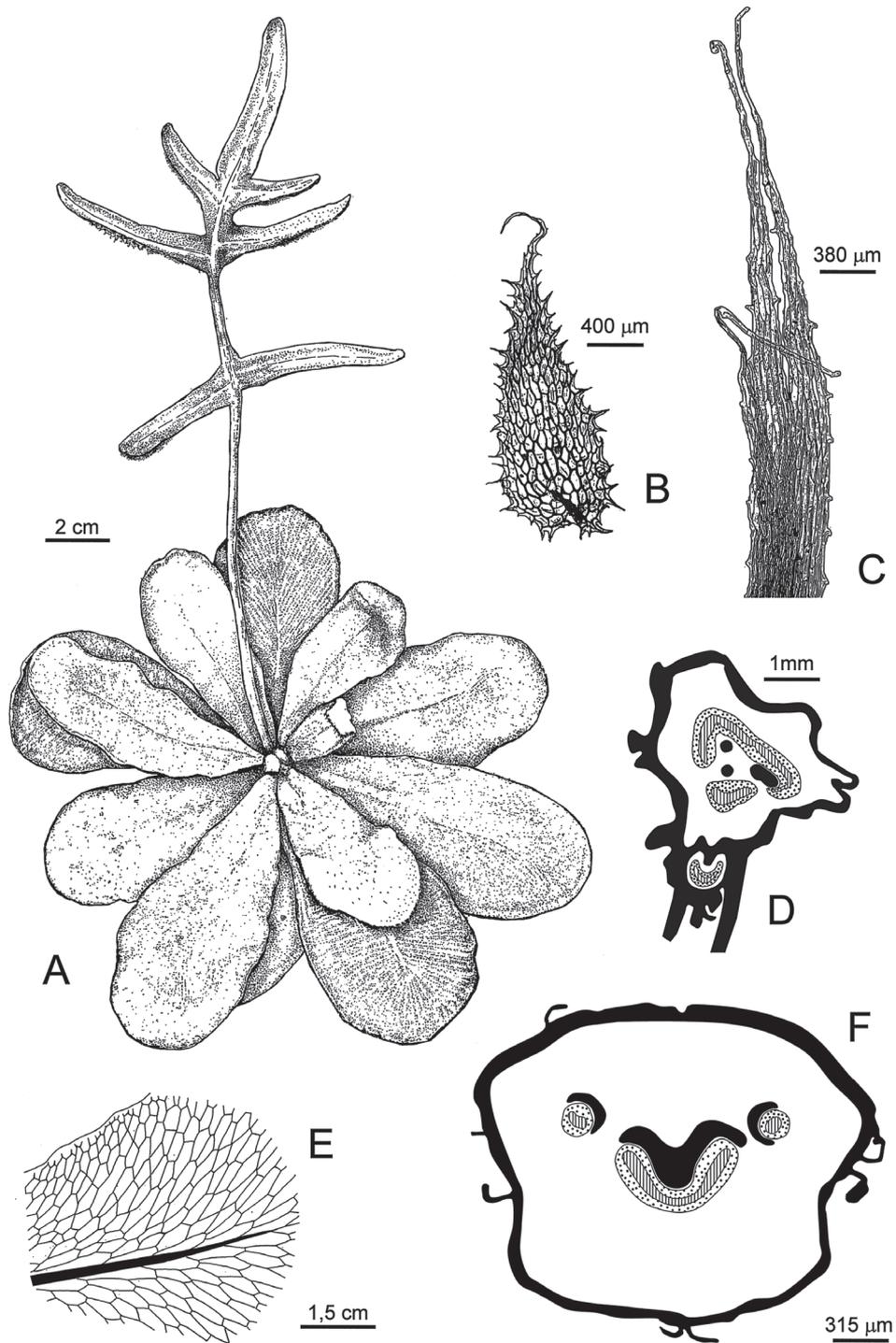
ancho de tricomas y estomas, densidad estomática) de *T. pinnata* se presentan comparativamente con otras especies de helechos queilantoideos en la Tabla 1. Los estomas son de tipo anomocíticos levemente sobreelevados.

La lámina, en sección transversal es dorsiventral e hipostomática. Ambas epidermis son uniestratificadas (Fig. 2D); el mesófilo presenta 3-5 estratos de parénquima en empalizada, aproximadamente 1/3 del espesor de la lámina, y 5-7 estratos de parénquima esponjoso, con células con prolongaciones que definen espacios intercelulares conspicuos, con abundantes espacios de aire entre sus células (Fig. 2E). El nervio principal es de tipo protostélico, el xilema en forma de U abierta con 2 estratos de periciclo y la endodermis presenta bandas de Caspary con engrosamientos en las paredes radiales (Fig. 2F y G). El haz se encuentra rodeado en sus 3/4 partes por fibras y esclereidas. La epidermis y subepidermis en la cara abaxial del nervio medio son esclerenquimáticas.

El pecíolo de la fronde estéril es breve; de sección cuadrangular (Fig. 1F). La epidermis y subepidermis están formadas por fibras y esclereidas y la corteza es parenquimática. El haz principal es de tipo protostélico con xilema que posee forma de U abierta, rodeado por dos estratos de periciclo y endodermis con engrosamientos en las paredes radiales (Fig. 2I).

La fronde fértil es erecta con la cara abaxial cubierta de esporangios y escamas, de ápice aguzado (Fig. 2J). La lámina en sección transversal presenta 1-2 estratos de parénquima en empalizada y 3-4 estratos de parénquima esponjoso.

El pecíolo fértil presenta escamas de formas y tamaños variados, clatradas, subpeltadas de márgenes dentado-fimbriados, con cutícula ornamentada (Fig. 2H) y con glándulas en su porción apical. En sección transversal presenta forma trapezoidal invertida, epidermis y subepidermis esclerenquimática, corteza parenquimática; haz principal con xilema en forma de V abierta, de tipo protostélico, rodeado por periciclo pluriestratificado y endodermis con engrosamientos en sus paredes radiales (Fig. 2K y L).



**Fig. 1.** Esporofito de *Trachypteris pinnata* (Hook f.) C. Christ. **A:** Aspecto general del esporofito. **B:** Detalle de escama de la fronde estéril. **C:** Detalle de la escama del rizoma. **D:** Esquema general del corte de rizoma siguiendo el criterio de Metcalfe y Chalk (1972). **E:** Detalle de nerviación de la lámina. **F:** Esquema general de corte de pecíolo estéril, siguiendo el criterio de Metcalfe y Chalk (1972).



**Fig. 2.** Anatomía del esporofito de *Trachypteris pinnata* (Hook f.) C. Christ. **A-J:** Fronde estéril. **A:** Epidermis adaxial. **B:** Epidermis abaxial con estomas anomocíticos. **C:** Detalle de tricoma. **D:** Corte transversal con un marcado predominio del parenquima esponjoso. **E:** Detalle del parenquima esponjoso. **F:** Detalle del haz vascular de la lámina. **G:** Detalle de la endodermis con bandas de Caspary del haz de la lámina. **H:** Estrías de la escama de lámina estéril. **I:** Pecíolo estéril. **J:** Detalle de porción apical de escama de fronde fértil. **K:** Pecíolo de lámina fértil. **L:** Detalle de la endodermis del pecíolo de fronde fértil. **M:** Detalle de glándula apical de la escama del rizoma. **N:** Corte transversal de raíz. **O:** Detalle del cilindro central de la raíz.

**Rizoma.**— El rizoma es solenostélico (Fig. 1D) escamoso con dos tipos de escamas subpeltadas; enteras clatradas y otras no clatradas divididas en el ápice, terminadas en una glándula (Fig. 1C y 2M). La porción basal del rizoma presenta raíces en toda su extensión. La porción media y apical del rizoma y entre las frondes estériles que se disponen radialmente, se observan raíces adventicias.

**Raíz.**— En sección transversal la raíz presenta epidermis uniestratificada; corteza formada por una zona parenquimática de 3 a 5 estratos de células y la zona interna de la corteza con 4 a 6 estratos de esclereidas, el cilindro vascular es de tipo diarco con el periciclo biestratificado y la endodermis presentan bandas de Caspary con engrosamientos en las paredes radiales (Fig. 2N y O).

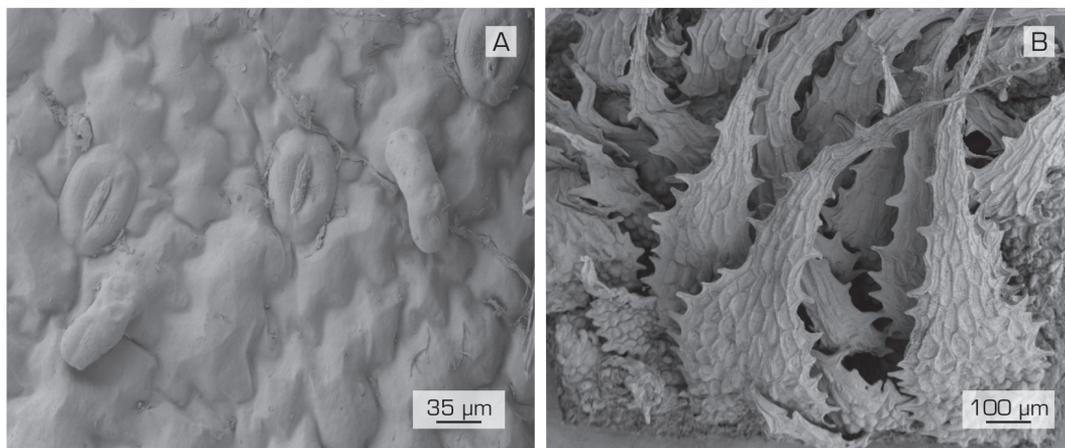
**Observaciones sobre el hábitat y abundancia de *Trachypteris pinnata*.**— En la quebrada principal del Cerro Remate (26° 12'S, 64° 27'W) con rumbo Sureste-Noroeste, *Trachypteris pinnata* se distribuye en la parte baja de la quebrada (429 msnm) y en las laderas de exposición norte y sur, en todos los casos bajo la sombra de árboles y arbustos. Generalmente forma agregaciones constituidas por 8-33 individuos/m<sup>2</sup> (promedio = 15; SD = 8; N° de agregaciones = 16). Las agregaciones son más frecuentes hacia la parte su-

perior de la quebrada, donde son muy densas (Fig. 4B) y, en algunos sectores, cubren 2 m<sup>2</sup> de superficie. La humedad del aire es perceptiblemente mayor hacia las zonas más altas de la quebrada.

**Comparación de caracteres xeromórficos.**— En la tabla 1 se comparan las características xeromórficas de 10 especies de helechos del Noroeste de Argentina. *Trachypteris pinnata* junto con *Doryopteris lorentzii* y *D. concolor* poseen frondes enteras y se diferencian del resto de los helechos queilantoideos considerados en este trabajo porque presentan entre 1 y 3 divisiones de lámina.

Los estomas presentes en *Trachypteris pinnata* son los de mayor tamaño de las diez especies estudiadas (Tabla 1). La densidad estomática de *T. pinnata* registra valores intermedios entre *Doryopteris lorentzii*, y *D. concolor*. Estas tres especies presentan los menores valores para este parámetro. El valor máximo es el que corresponde a *Cheilanthes buchtienii*. Por otra parte, *Trachypteris pinnata* registró el menor porcentaje de tejido esclerenquimático seguida por *Adiantopsis chlorophylla*, y corresponde a *Cheilanthes pilosa* su mayor valor en la base del pecíolo.

Si consideramos a los apéndices epidérmicos (tricomas glandulares, no glandulares y escamas), *Trachypteris pinnata* es el único que presenta a nivel foliar dos tipos de



**Fig. 3.** Epidermis foliar de *Trachypteris pinnata* (Hook f.) C. Christ. **A:** Epidermis abaxial con tricomas glandulares y estomas anomocíticos. **B:** Escamas en epidermis abaxial.

Parámetros	<i>Argyrochosma nivea</i>	<i>Cheilanthes bonariensis</i>	<i>Cheilanthes pilosa</i>	<i>Adiantopsis chlorophylla</i>	<i>Doryopteris concolor</i>	<i>Cheilanthes buchtienii</i>	<i>Doryopteris lorentzii</i>	<i>Cheilathes notholaenoides</i>	<i>Pellaea ternifolia</i>	<i>Trachypteris pinnata</i>
N° divisiones de la fronde	3	1	2-3	2-3	0	1	0	2	1	0
Largo de estoma (µm)	36,3 ± 4,5	36,5 ± 0,3	38,2 ± 4,1	40,3 ± 2,5	40,5 ± 2,7	42,1 ± 0,9	49,7 ± 5,3	50 ± 9,9	53,3 ± 2,0	55,6 ± 4,9
Ancho de estoma (µm)	32,3 ± 5,0	27,8 ± 1,1	30,0 ± 2,4	27,2 ± 1,1	28,3 ± 2,9	30,9 ± 0,5	38,4 ± 5,0	33,6 ± 5,7	42,1 ± 1,6	46,5 ± 4,1
Densidad de estomas (N°/mm <sup>2</sup> )	138,2 ± 35,2	150,2 ± 13,8	88,9 ± 29,0	110,4 ± 19,3	49,9 ± 18,2	251,5 ± 95,3	30,9 ± 16,3	145,7 ± 40,4	113,4 ± 17,3	37,2 ± 9,1
Esclerenquima en peciolo (%)	50	50	100	30	50	40	40	40	40	10
Presencia de escamas en frondes	No	No	No	No	No	No	No	No	No	Si
Presencia de tricomas glandulares	Si	No	Si	Si	Si	No	Si	Si	Si	Si
Presencia de tricomas no glandulares	No	Si	No	No	No	Si	No	No	No	No
Cobertura tricomas en cara abaxial (%)	30	10	30	<10	<10	10	<10	<10	<10	<10
Cobertura escamas en cara abaxial (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
N° individuos muestreados	41	5	11	15	23	5	19	5	9	20

**Tabla 1.** Características xeromórficas de diez especies de helechos queilantoides del NOA. Las especies son listadas siguiendo un orden creciente en la longitud de estomas.

apéndices: tricomas glandulares y escamas, ambos en la epidermis abaxial. Estas últimas cubren el 100 % de la superficie inferior de la lámina. Las otras especies estudiadas presentan únicamente tricomas glandulares o no glandulares (ver Tabla 1).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El trabajo de Hevly (1963) constituye el principal aporte sobre las adaptaciones de helechos queilantoides a ambientes xéricos. Sus observaciones en el plano de la morfología y anatomía de los helechos, sugieren que el incremento de la xeromorfía, estaría reflejado por la mayor división de la fronde, menor tamaño y densidad de estomas, mayor porcentaje de tejido esclerenquimático y de apéndices foliares.

Las frondes enteras de *Trachypteris pinnata*, *Doryopteris concolor* y *D. lorentzii* son inusuales en helechos de condiciones xéricas, dotados generalmente de frondes muy divididas para reducir la pérdida de agua. Los estomas de *T. pinnata* son los más grandes respecto de las especies de helechos queilantoides estudiadas en este trabajo. En helechos típicamente xeromórficos los estomas son más pequeños y menos abundantes. Otra adaptación común en helechos xéricos es la alta proporción de tejido esclerenquimático con función impermeabilizante, que reduce la pérdida de agua Hevly (1963). En el presente estudio, *T. pinnata* presentó la menor proporción de tejido esclerenquimático del conjunto de especies analizadas.

Las escamas y tricomas son estructuras que protegen a los órganos contra la desecación y generalmente son interpretadas como adaptaciones a condiciones de sequedad. Según Eames & Mac Daniels (1947), el indumento, contribuye a limitar la pérdida de agua a través de la formación de espacios de aire que mantienen una humedad relativa similar a la del interior de la lámina. En *Trachypteris pinnata*, las escamas, tricomas glandulares y la baja densidad estomática son los caracteres netamente xeromórficos. De los helechos queilantoides analizados, sólo *T. pinnata* presenta escamas que cubren

la totalidad de la superficie abaxial de la fronde. Asimismo, se encuentran tricomas glandulares, que no habían sido citados precedentemente para la especie.

En *T. pinnata*, la particular disposición

en roseta de las frondes, en contacto con el suelo, la presencia de escamas con cutícula estriada, y los tricomas glandulares podrían contribuir a crear un microclima de alta humedad, próxima a la zona donde se en-



**Fig. 4.** Aspecto del esporofito de *Trachypteris pinnata* (Hook f.) C. Christ. **A:** Cara abaxial de la fronde fértil mostrando la presencia de condición subacrosticoide. **B:** Aspecto de las agregaciones de ejemplares de *T. pinnata* en la quebrada de Cerro Remate. **C:** Agregaciones formadas por hasta 33 individuos por m<sup>2</sup>. **D:** Esporofito con fronde fértil pinnada. Fotos: O. Varela.

cuentran los estomas. La presencia de cutícula estriada en las escamas del pecíolo fértil no había sido citada por otros autores.

Los resultados de este estudio avalan mayores afinidades de *Trachypteris pinnata* con *D. concolor* y *D. lorentzii*, que con otras especies de helechos queilantoides analizadas. Estudios filogenéticos realizados por Prado *et al.* (2007) indican que *Trachypteris* y *Doryopteris* son grupos hermanos. Otro dato que resulta interesante es que ambos géneros comparten la distribución disyunta.

El Cerro Remate constituye un hábitat peculiar debido a su aislamiento con otros sistemas serranos y a la presencia de plantas de regiones más húmedas (Varela *et al.*, 2002), que no ocurren en la llanura circundante. Las condiciones de alta humedad atmosférica del cerro permitirían explicar la abundancia de especies de helechos y angiospermas. Los rasgos morfológicos de sus frondes estériles (simples, enteras, dispuestas en rosetas a nivel del suelo) y las estrechas condiciones de hábitat donde vive (sustrato rocoso, bosques umbríos, suelos húmedos y alta humedad atmosférica) sugieren poca especialización a la xerofilia, respecto de otros helechos queilantoides.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al personal de Iconografía del Área Botánica, Fundación Miguel Lillo, por su colaboración en la realización de las láminas. A la técnica Fabiana Ríos por su colaboración con el material de herbario.

#### BIBLIOGRAFIA

- Bianchi, A. & C. Yañez, 1992. Las precipitaciones en el Noroeste argentino. INTA, EEA, Salta, Argentina.
- Bruno, G.; L. Stiefkens; M. Hadid; I. Liscovsky; M. T. Cosa & N. Dottori. 2007. Efecto de la contaminación ambiental en la anatomía de la hoja de *Ligustrum lucidum* (Oleaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 42 (3-4): 231-236.
- D' Ambrogio de Argüeso, A. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal. Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires, Argentina.
- Dizzeo de Strittmater, C. G. 1986. Técnicas de Dizzeo de Strittmater. En D' Ambrogio de Argüeso, A. Manual de técnicas en histología vegetal. Hemisferio Sur S.A., Bs As.
- Eames, A. J. & L. H. MacDaniels, 1947. An Introduction to Plant anatomy. 2nd Ed Tata Mc Graw Hill. New Delhi.
- Gastony, G. J. & D. R. Rollo, 1995. Phylogeny and genetic circumscriptions of Cheilantheid ferns (Pteridaceae: Cheilantheoideae) inferred from rbcL Nucleotide sequences. Amer. Fern J. 85 (4): 341-360.
- Giannasi, D. E. 1980. Flavonoid Evidence for Generic Lines in Selected Gymnogrammoid. Bull. Torrey Bot. Club, 107 (2): 128-133.
- Hasebe, M.; P. G. Wolf; K. M. Pryer; K. Ueda; M. Ito; R. Sano; G. J. Gastony; J. Yokoyama; J. R. Manhart; N. Murakami; E. H. Crane; C. H. Haufler, W. D. Hawk. 1995. Fern Phylogeny Based on rbcL Nucleotide Sequences Amer. Fern J. 85 (4): 134-181.
- Haufler, G. H. & G. J. Gastony, 1978. Systematic Implications of Spore Morphology in Bommeria and Related Fern Genera. Systematic Botany 3 (3): 241-256.
- Hevly, R. H. 1963. Adaptations of Cheilantheid Ferns to Desert Environments Author(s): Richard H. Hevly Source: Journal of the Arizona Academy of Science 2 (4): 164-175.
- Imperato, F. 2006. Kaempferol 3-O-(acetylrutinoside), a New Flavonoid and Two New Fern Constituents, Quercetin 3-O-(acetylglycoside) and 3-O-(acetylrutinoside) from *Dryopteris villarii*. Amer. Fern J. 96 (3): 93-95.
- Kessler, M. & Y. Siorak, 2007. Desiccation and Rehydration Experiments on Leaves of 43 Pteridophyte Species. Amer. Fern J. 97 (4): 175-185.
- Leroy, J. F. 1978. Composition, Origin, and Affinities of the Madagascan Vascular Flora. Ann Missouri Bot. Gard. 65 (2): 535-589.
- Metcalfe, C. R. & L. Chalk. 1972. Anatomy of the Dicotyledons, leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes. Oxford University Press.
- Mickel, J. T. 1974. A Redefinition of the Genus *Hemionitis*. Amer. Fern J. 64 (1): 3-12.
- Moran, R. C. & A. R. Smith, 2001. Phytogeographic Relationships between Neotropical and African-Madagascan Pteridophytes. Brittonia 53 (2): 304-351.
- Peirano, A. 1943. Estudio geológico del Cerro del Remate y sus aledaños inmediatos. Dpto Pellegrini-Prov. Santiago del Estero. Cuadernos de Mineralogía y Geología 9:3-31.
- once, M. M.; J. Prado. & G. E. Giudice. 2008. Pteridaceae. Pp. 115-136. En: Zuloaga, F. O.; Morrone, O. y Belgrano, M. (Eds.). Catálogo de plantas vasculares del Cono Sur. Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard. 107:115-132.
- Prado, J.; C. Del Nero Rodrigues; A. Salatino & Maria Luiza F. Salatino, 2007. Phylogenetic relationships among Pteridaceae, including Brazilian spe-

- cies, inferred from *rbcl* sequences. *Taxon* 56 (2): 355-368
- Proctor, M.C.F. & Z. Tuba, 2002. Poikilohydry and Homoihydry: Antithesis or Spectrum of Possibilities? *New Phytologist* 156 (3): 327-349.
- Ramos Giacosa, J. P., M. A. Morbelli & G. E. Giudice. 2001. Estudio palinológico de las especies de *Anogramma* y *Trachypteris* (Pteridaceae, Pteridophyta) de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 36 (3-4): 283-288.
- Ramos Giacosa, J. P., G. E. Giudice & M. A. Morbelli. 2008. Resurrection of the Fern Name *Trachypteris gilliana* (Baker) Svenson Pteridaceae. *Amer. Fern J.* 98 (3): 164-169.
- Svenson, H. K. 1938. Pteridophyta of the Galapagos and Cocos Islands. *Bull. Torr. Bot. Club*, Vol. 65, No. 5 (May, 1938), pp. 303-333.
- Soeder, R. W. 1985. Fern Constituents: Including Occurrence, Chemotaxonomy and Physiological Activity. *Bot. Rev.* 51 (4): 442-536.
- Sota, E. R. de la, 1977. Pteridophyta. En A. Cabrera (Eds.). *Flora de la Provincia de Jujuy*. Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agrop. 13: XIV, 275 pp.
- Smith, A. R.; K. M. Pryer; E. Schuettpelz; P. Korall; H. Schneider & P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55 (3): 705-731.
- Tryon, R. M. & A. F. Tryon. 1982. *Fern and Allied Plants, with special references to tropical America*. Springer-Verlag, New York.
- Tryon, R. M & R. G. Stolze. 1989. Pteridaceae en Pteridophyta of Perú. *Fieldiana. New series* N° 22.
- Tryon, A. F. & B. Lugardón. 1991. *Spores of the Pteridophyta*. Springer-Verlag, New York.
- Van Cotthen, W. 1970. Comparative morphological study of the stomata in the *Filicopsida*. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. / Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 40: 81-239.
- Varela, R. O.; E. Rossi de Ceballos; M. O. Sidán & T. C. Perera, 2002. Estructura, diversidad y relaciones florísticas de un bosque chaqueño serrano de Argentina. Contribución al estudio de la flora y la vegetación del Chaco XIV. *Candollea* 57 (2): 239-249.

## APÉNDICE 1

### MATERIAL EXAMINADO

#### *Trachypteris pinnata*

TUCUMÁN: Dpto Capital, Dique El Cadi-llal, 31-X-1920, Venturi 1020 (LIL). Dpto. Trancas. Barranca de la Toma (Río Salí), 20-I-1921. Schreiter 1415 (LIL). Santiago del Estero: Dpto. Pellegrini, Cerro del Remate, 28-III-2008, Hernandez *et al.*, 636, 656, 634, 651, 647, 658, 628, 629, 624, 642, 650, 647, 713 (LIL). 3-V-2010. Hernández y Varela 1055, 1056, 1057, 1058, 1059, 1060, 1061, 1062, 1063, 1064, 1065, 1066, 1068 (LIL).

#### *Argyrochosma nivea*

CATAMARCA: Dto. Ambato, Rodeo-Quebrada del Nogal Marcado, 1400 msnm, 15-II-1959, Villa Carengo 898 (LIL). Las Juntas, 1500 msnm, 16-III-1959, Villa Carengo y Legname 1015 (LIL). Dpto. Andalgalá, El

Suncho-Río Campo, 1480 msnm, 20-II-1951, Sleumer 1673 (LIL). Dpto. Cerrillos, 3000 msnm, 1-III-1944, Meyer 8305 (LIL). Dpto. Paclín, cuesta del Totoral, 800 msnm, 25-II-1964, Meyer 23064 (LIL). Dpto. Tinogasta, Cerro Negro, 4960 msnm, 10-III-1914, Rodríguez 23 (LIL). Reales Blancos a La Tranco, 3500 msnm, 4-II-1930, Schreiter 6196 (LIL). JUJUY: Dpto. Humahuaca, 3000 msnm, 13-III-1936, West 6311 (LIL); Mina Aguilar, 4100 msnm, 28-III-1952, Petersen y Hjerting 107; 4500 msnm, 13-I-1969, Fragi y Kiesling 54 (LP). Dpto. Rinconada, Minas Pirquitas, 4000 msnm, 19-X-1949, Hueck 330; 4300 msnm, 1-III-1964, Ancibor *et al.*, 1127 (LP); Cerro Negro, Laguna Vilama, 4700 msnm, 5-12-III-1964, Schwake 952 (LP). Dpto. Yavi, La Quiaca, 3460 msnm, 21-II-1940, Meyer s/n; Cerro Negro, 4000 msnm, 27-II-1940, Meyer s/n; 3600 msnm, 25-II-1940, Meyer s/n; Yavi Chico-Cardonal, 3450 msnm, 19-I-1967, Bolsi y Werner 242 (LP). LA RIOJA: Dpto Famatina, Sa. Famati-

na-Cueva de Medina, 3100 msnm, 25-I-1951, Sparre 8768. SALTA: Dpto. Cafayate, 1400 msnm, 24-XI-1949, Aroque y Barkley 19Ar363. TUCUMÁN: Dpto. Río Chico, Escaba, 600 msnm, 6-XII-1913, Monetti 1660. Dpto Tafi, Parque Aconquija, 700 msnm, 17-II-1955, Cristobal 96; Colalao del Valle, 2600 msnm, 19-III-1913, Dinelli 12875; Vega Pozuelos, 4100 msnm, 5-IV-1977, Halloy 807; Cerro Muñoz, Piedra Pintada, 4500 msnm, VI-1920, Schreiter 1189; Cumbre de Anfama a la Ciénaga, 2500 msnm, 2-X-1926, Schreiter 4360, 2600 msnm, 26-III-1922, Schreiter s/n; Cumbres Calchaquíes, 4200 msnm, 1-II-1907, Lillo 5543; la Ciénaga, 2500 msnm, 16-IV-1904, Lillo 3682; 3000 msnm, 9-V-2001, Ortiz 30; Cerro Muñoz-Quebrada Río Blanco, 2600 msnm, 30-I-1903, Lillo 3032; Infiernillo, 3040 msnm, 8-III-1955, Cristobal 143; Calchaquíes-Quebrada Honda, 3500 msnm, 26-I-1952, Sparre 9348; La Quebradita, 2000 msnm, 9-II-2002, Hernández 104, 113, 126, 127. Dpto Trancas, Hualinchay, 1500 msnm, 30-I-1927, Schreiter 4856, Hernández y Albornoz 15, 16, 17, 18, 19; San Pedro de Colalao, Cueva de las Cabras, 1000 msnm, 10-III-2003, Hernández y Albornoz 10, 12, 12b, 13.

*Doryopteris lorentzii*

TUCUMÁN: Dpto. Burruyacu, Río Rancho, 27-III-2008, Hernandez *et al.*, 631, 632, 638, 660. El Cadillal, 05-VII-1941, M. Perdigon 6. Dpto. Burruyacu, Cerros de la Ramada, XII-1914, León Monetti 3076; Río Loro, 3-V-1961, Villa Carengo 1563; Arroyo Cajón, 27-III-2008, Hernandez *et al.*, 743, 744, 746, 747, 757, 758, 759, 760. Dpto. Lules, Quebrada de Lules, 22-VII-1949, Araque *et al.*, 19Ar025; Villa Nougues, 16-VII-1911. L. Castillon 11644. Dpto. Yerba Buena, II-1919, S. Venturi 182. Dto Tafi Viejo, La Toma, 10-VI-1945. Herrera 667.

*Adiantopsis chlorophylla*

TUCUMÁN: Dpto. Monteros, La Florida, 15-V-2007. Hernández y Rodríguez 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609. Dpto. Monteros, Próximo km 34. Ruta Provincial 307; 12-XI-2006 Hernández *et al.*, 333, 334, 335, 336, 347, 348. Dpto. Famaillá, Quebrada de Río Lules; 04-IX-1954, Elías de la Sota 11.

*Dorypteris concolor*

SALTA: Dpto. Capital, camino a Lesser, 22-XII-06, Hernández y Albornoz 350, 351, 352, 353, 358, 359, 360, 361, 363, 364, 365, 366, 367, 368. TUCUMÁN: Dpto. Burruyacu, El Sunchal, 15-V-2007, Hernández *et al.*, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622.

*Pellea ternifolia*

TUCUMÁN: Dpto. Tafi del Valle, Carapuncu, Km 86, Ruta Provincial 307, 3000 msnm, 19-IV-05, Hernández *et al.*, 62, 63, 64, 70, 73, 74; 4-V-05, Hernández y Albornoz 154, 155. EL infiernillo, Ruta Prov. 307, Km. 80, 3000 msnm; 9-10-XII-05, Hernandez *et al.*, 238.

*Cheilanthes pilosa*

TUCUMÁN: Dpto. Tafi del Valle, Localidad El Infiernillo, El Roquedal, 30-XI-04, Hernández *et al.*, 183, 188; 19-IX-05, Hernández y Muruaga 166, 174; 09-XII-05, Hernández *et al.*, 261; 10-III-06, Hernández y Albornoz 316, 317, 318; 21-V-10, Hernández *et al.*, 1379, 1380, 1381.

*Cheilanthes bonariensis*

TUCUMÁN: Camino de Amaicha a Tafi, II-1947, O'Donell 5037. Cumbre de Anfama, 9-III-1919, Schreiter 1954. Dpto. Trancas, Segunda Cuesta, 21-IV-1926, Venturi 4190. Villa Nougues (lado W), altura: 1200 msnm, 12-I-1922, Venturi 1719. Bajo de Anfama, altura: 1600 msnm, 8-VI-1906, Lillo 5061.

*Cheilanthes buchtienii*

TUCUMÁN: Trancas, Pie de la Cuesta, altura: 1700 msnm. 21-IV-1926, Venturi 4.194. Dpto. Yerba Buena, altura: 600 msnm. I-1920, Venturi 750. Dpto Trancas, San Pedro de Colalao, 10 Km SW, altura: 1700 msnm, 14-IV-1955, de la Sota 277. Dpto. Tafi del Valle, Cerro del Medio, altura: 2200 msnm, 1-II-1903, Lillo 3048, Valle de la Ciénaga. 3200 msnm, 10-X-2000, Claudio Ruiz 4.

*Cheilanthes notholaenoides*

JUJUY: Dpto. Capital, El Chucho, Cerro Labrado, 11-III-66, de la Sota 4380 (LP). Dpto. Santa Bárbara del Fuerte a Cachipunco, 20-II-1985, Kiesling *et al.*, 5379 (LP).

SALTA: Cerro Maldonado (pastizal), Parque Nacional El Rey, 19-VII-1979, Brown 990 (LP); Parque Nacional El Rey, 15-VII-1979, Brown 956 (1) (LP).