

Anatomía del esporofito de *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels (Pteridaceae)

Terán, Guillermo; Analía Benavídez; Marcela A. Hernández

Instituto Morfología Vegetal. Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251. 4000 Tucumán.

E-mail: mteran@csnat.unt.edu.ar

► **Resumen** — Terán, Guillermo; Analía Benavídez; Marcela Hernández. 2009. "Anatomía del esporofito de *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels (Pteridaceae)". *Lilloa* 46 (1-2). El género *Doryopteris* J. Sm. está representado en nuestro país por 7 especies, de las cuales 5 se encuentran en la provincia de Tucumán, en el pedemonte, y en los bosques montanos inferior, subtropical ("selvas") y montano superior, entre 500 y 2400 msnm. En el marco del Proyecto Pteridaceae, que tiene como objetivo la caracterización anatómica del esporofito de las especies que habitan en el NOA, se estudió a *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels. El material fue recolectado en El Sunchal, y en el Río Cajón, Dpto. Burruyacu (Tucumán); ejemplares de referencia fueron depositados en el herbario LIL. Se utilizaron técnicas anatómicas convencionales. Se calcularon índice estomático, índice piloso, tamaño de estomas y de tricomas. Se realizó por primera vez la anatomía del esporofito y se describe la presencia de tricomas glandulares en lámina y peciolo.

Los resultados muestran que esta especie es hipostomatica, presenta tres tipos de aparatos estomáticos: polocítico, anomocítico y diacítico, de 50,22 μm , x 38,91 μm , índice estomático 8,86, tricomas glandulares formados por un pie y una cabeza unicelular, tanto en el peciolo como en la lámina. El peciolo muestra diferencias en la distribución de los tejidos conductores y mecánicos en toda su extensión.

Palabras clave: *Doryopteris lorentzii*, esporofito, anatomía, tricomas glandulares, estomas.

► **Abstract** — Terán, Guillermo; Analía Benavídez; Marcela Hernández. 2009. "Anatomy of the sporophyte of *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels (Pteridaceae)". *Lilloa* 46 (1-2). The genus *Doryopteris* is represented in Argentina by 7 species, 5 of which are found in the province of Tucumán, in the pedemonte, subtropical montane forests, and upper montane woods, between 500 y 2400 m.s.n.m. This fern was studied in the frame of the Project Pteridaceae, which is proposed the anatomic characterization of the sporophyte of the species which are growing in the province of Tucumán. The material was collected at El Sunchal and Río Cajón, Burruyacu Department, Tucumán. Reference samples were deposited in LIL. Conventional anatomic techniques were used. The stomatic and trichome index, size of stomata and trichomes were numerically calculated. For the first time the sporophyte anatomy was studied. The presence of trichomes in lamina and petiole were described. The results showed that this species is hipostomatic, and that it presents 3 types of stomata, polocytic, anisocytic and diacytic, 50,22 μm x 38,91 μm , Stomatic index 8,86. Glandular trichomes with an unicelular foot and a head in the petiole, as well as the blade, were reported. The petiole showed differences in the distribution of the tissue along its length.

Keywords: *Doryopteris lorentzii*, sporophyte, anatomy, glandular trichomes, stomata.

INTRODUCCIÓN

Resulta difícil reconocer en el campo a *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels de *Doryopteris concolor* (Langsd et Fisch) Kuhn, especies que comparten una misma área de distribución en la provincia de Tucumán. Si bien ambas especies se encuentran en el so-

tobosque, *D. concolor* sigue una estrategia ruderal y se la encuentra en zonas expuestas: orillas de caminos, barrancas y zonas de desmonte, situaciones no observadas con *D. lorentzii*. Por otro lado, no obstante su semejanza, pertenecen a secciones diferentes, que representan líneas evolutivas separadas de acuerdo a Tryon & Tryon (1982).

El género *Doryopteris* J. Sm. está representado por 25 especies. En su mayoría se

encuentran en América tropical y subtropical donde se distribuyen en Perú, Bolivia, Paraguay, Brasil meridional, Uruguay y Argentina. La mayor concentración de especies está en el sudeste de Brasil, su centro de diversificación (Pichi Sermolli & Bizarri, 2005). Cuenta además con una especie pantropical y pocas del paleotrópico (de la Sota, 1972). Ponce (2006) cita para Argentina 7 especies, de las cuales 5 están en la provincia de Tucumán, donde se encuentran en el pedemonte, bosque montano subtropical (“selva”) y bosque montano superior, entre los 500 y 2400 msnm (de la Sota, 1977).

Doryopteris lorentzii pertenece a la sección *Doryopteris* Klotzsch, taxón de distribución gondwánica con 12 especies, 7 de América y 5 desde Madagascar a Nueva Guinea. Sus integrantes presentan nerviación parcial a totalmente anastomosada y las terminaciones de las nervaduras se unen formando una comisura marginal. Sus escamas son lanceoladas con una porción hialina formada por células isodiamétricas y la base del pecíolo está formada por un haz vascular. En cuanto a sus esporas, son reticuladas (Tryon & Tryon, 1982). Su rango de distribución en América se halla en Perú, Bolivia, Paraguay, Brasil meridional, Uruguay y Argentina (de la Sota, 1977).

D. lorentzii se caracteriza por la comisura soral marginal, la lámina pedada, membranosa y nerviación parcialmente reticulada.

Doryopteris concolor pertenece a la sección *Lytoneurum* Klotzsch, exclusivamente neotropical con 13 especies. Se caracteriza por su nerviación abierta con excepción de la comisura soral, escamas alargadas, lineales con una porción hialina formada por células alargadas y dos haces vasculares en la base del pecíolo. Sus esporas tienen superficie lisa (Tryon & Tryon, 1982). Es una especie pantropical ampliamente distribuida en el continente americano, desde América Central y Antillas hasta el noroeste de la Argentina.

Doryopteris se considera un género natural y con algunas especies de transición (Cartagineuse, 1977). Moran (2003) cita como caracteres diagnósticos: pecíolos oscuros,

láminas glabras, soros continuos protegidos por un margen reflexo recurvado; descripciones coincidentes con las de la Sota (1977). Las frondes fértiles tienen una línea soral continua, interrumpidos por senos semiesclerosados, mientras que las estériles presentan hidátodos en el epifilo (Cartagineuse, 1977).

Las especies que forman este género se hibridan fácilmente, lo que hace difícil su determinación por la existencia de formas intermedias. Además la fronde presenta láminas heteroblásticas, con una variabilidad inusual en la arquitectura foliar según se trate de estadios juveniles o adultos (Cartagineuse, 1977). Las frondes jóvenes son pequeñas y simples, mientras que las adultas son grandes y complejamente partidas. Se observa asimismo un dimorfismo marcado entre láminas fértiles y estériles, siendo las primeras siempre de mayor tamaño que las últimas (Tryon & Tryon, 1982; Cartagineuse, 1977).

En la bibliografía no se prestó un debido reconocimiento a los caracteres diagnósticos del género, ya que la mayoría de las especies fueron descritas en base a la lámina que es variable. No se considera aconsejable el reconocimiento de especies solamente en base a la hoja. Según Tryon (1942) los caracteres más confiables son los pecíolos de frondes maduras.

Antecedentes de estudios anatómicos para el género fueron los realizados por Cartagineuse (1977) y el estudio comparativo de caracteres diagnósticos entre las secciones *Lytoneurum* y *Doryopteris* con *Pellaea* y *Cassebeera* realizado por de la Sota y Giudice (2004).

En el marco del Proyecto Pteridaceae, que tiene como objetivo la caracterización anatómica del esporofito de las especies que habitan en el Noroeste Argentino, se analiza la anatomía de *Doryopteris lorentzii*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio.— Se realizaron colecciones para estudios anatómicos en El Sunchal y Río Cajón, departamento Burreyacu. Material de referencia fue incorporado al LIL.

Técnicas.— Se trabajó con material fresco colectado, que se fijó en FAA (1:1:8 v/v/v formaldehído: ácido acético glacial: alcohol etílico 80%).

Para el estudio de la epidermis foliar, se diafanizó la porción inferior de las frondes mediante la técnica Dizeo de Strittmater (1973). Las coloraciones se realizaron con cinco gotas de safranina 80% en 20 ml de agua glicerina 1:1 o ácido tánico y cloruro férrico (Foster 1934). Se realizaron cortes a mano alzada, coloreados con safranina, azul de crescilo brillante o violeta de crescilo. El material incluido en parafina (Johansen, 1940) se seccionó con micrótomo rotativo Minot a 12 μm de espesor. Se realizó coloración diferencial safranina-fast green y meta-cromática violeta de crescilo (D'Ambrogio de Argüeso, 1986; Dizeo de Strittmater, 1980). Se realizaron disociados de pecíolo, rizoma y raíz con ácido nítrico:agua (1:1) a temperatura ambiente. En la determinación del tipo de estomas se utilizó la clasificación de Van Cotthen (1970).

El índice estomático fue calculado como el cociente entre el número de estomas por campo microscópico y el número de células epidérmicas y estomas (Salisbury, 1927) y se obtuvo el índice piloso como el cociente entre el número de tricomas y el número de células epidérmicas más tricomas, por campo (Hernández y Albornoz, 2001). El tamaño: largo y ancho de estomas y largo de tricomas se midieron sobre 20 individuos con 5 repeticiones en cada uno. En todos los casos se obtuvo la media y la desviación estándar. Se calculó el porcentaje de cada tipo de estomas.

Las observaciones y fotografías fueron realizadas en microscopio Zeiss Axiostar Plus con cámara fotográfica digital Canon Power Shot de 7,1 MP y en el microscopio estereoscópico Olympus SZX 7 con cámara digital Olympus SP-350 de 8 MP. Se realizaron dibujos con la cámara de dibujo Olympus.

Material estudiado.— Tucumán: DEPARTAMENTO BURRUYACU, Río Rancho, 27-III-2008, leg. Hernández, Varela, Ayarde y Delgado 631, 632, 638, 641, 660. El Cadillal, 5-VII-

1941, leg. Perdigonal 6.; Cerro de La Ramada. XII- 1914, leg. Monetti 3076; Río Loro, 3-V-1961, leg. Villa Carengo 1563; Arroyo Cajón, 27-III- 2008, leg. Hernández, Ayarde, Varela 743, 744, 746, 747, 757, 758, 759 y 760. DEPARTAMENTO LULES. Quebrada de Lules, 22-VII-1949, leg. Araque, Singer y Barkley. 19Ar025; Villa Nougues, leg. Castellón 11.644. DEPARTAMENTO YERBA BUENA. II-1919, leg. Venturi 182. DEPARTAMENTO TAFÍ VIEJO. La Toma, 10-VI-1945, leg. Herrera 667.

RESULTADOS

Morfología.— Plantas de 15-50 cm de alto con rizomas compactos, subrectos, cubiertos con escamas con la porción central esclerosada (Fig. 1 D). Pecíolos negros, teretes a ocasionalmente semiteretes, escamas pequeñas distribuidas en todo el pecíolo, más abundantes y de mayor tamaño en la base (Fig. 1 B-C). Láminas de contorno pentagonal, bi a tripinnatífidas, últimos segmentos agudos, crenados, con dientes erectos. Láminas fértiles con vena colectora ramificada. Presencia de hidatodos en el margen superior de las frondes estériles. Nerviación parcialmente reticulada próxima a los nervios principales, libre hacia los márgenes foliares. Margen fuertemente reflexo, modificado, interrumpido (Fig. 1 A).

Anatomía foliar.— En vista superficial las células de la epidermis adaxial son rectangular-lobuladas. La epidermis abaxial presenta células isodiamétricas lobuladas con paredes sinuosas gruesas y cutícula lisa (Fig. 2 A, B). A nivel de los nervios principales se observan macroesclereidas en la epidermis inferior (Fig. 2 C). Láminas con tricomas glandulares en la epidermis abaxial (Fig. 2 D). Plantas hipostomáticas. Aparatos estomáticos de tipo polocítico, anomocítico y diacítico. Los polocíticos representan el 48,21% de las plantas estudiadas. El 42,85% de los estomas son anomocíticos y el 8,92% son diacíticos. El largo de promedio de los mismos es 50,22 μm , con una desviación de 6,91 y el ancho promedio es 38,91 μm , con

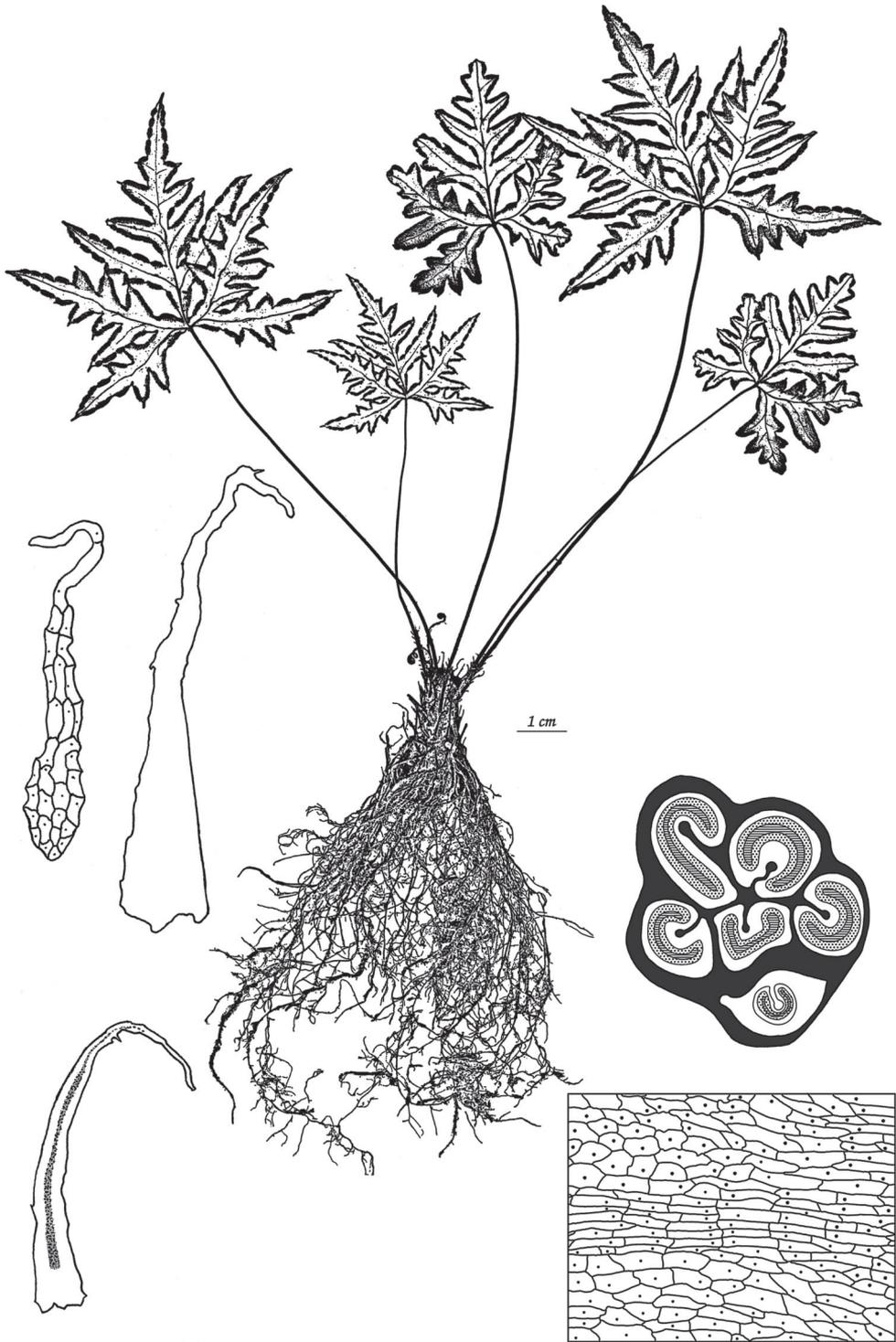


Figura 1. *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels. **A**, Aspecto general del esporofito; **B** y **C**, detalle de escamas de pecíolo; **D**, esquema de escama rizomática; **E**, Detalle de escama rizomática; **F**, Esquema general del corte de rizoma siguiendo criterio de Metcalfe (1972).

una desviación 5,73. El índice estomático es 8,86 con una desviación de 4,84.

Los tricomas glandulares están formados por un pie y una cabeza unicelular. Su largo total es de 72,70 μm , con una desviación de 11,50. La cabeza es de 24,46 μm de ancho, con una desviación de 4,74 y 36,08 μm de largo, con una desviación de 6,50. Índice piloso: 5,69, con desviación: 4,04

El margen es marcadamente reflexo, discontinuo y modificado en la porción terminal. El extremo del margen es uniestratificado con células rectangulares, lobuladas con paredes sinuosas, gruesas y borde lobulado (Fig. 2 E), la siguiente parte es biestratificada y el resto es pluriestratificado con estomas en la cara interna del margen reflexo con forma y tamaños diferentes que los que presenta el resto de la lámina. Estomas de 44,04 μm de largo x 46,04 μm de ancho promedio. Estos estomas se encuentran próximos a parafisos glandulares de 100 μm de longitud. Estos parafisos se observan entre los esporangios (Fig. 3 E y F). El margen reflexo se interrumpe a nivel de los senos que se encuentran formados por fibras (Fig. 3 F).

En corte transversal la lámina es dorso-ventral, la epidermis es uniestratificada y los estomas se hallan al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas (Fig. 2 F). Presenta macroesclereidas a la altura del nervio medio (Fig. 2 H), el parénquima en empalizada presenta 1-2 estratos de células y el esponjoso de 3-6. El nervio principal y los secundarios son protostílicos, con un grupo protoxilemático, periciclo uniestratificado, endodermis con banda de Caspary con engrosamientos en las paredes radiales (Fig. 2 G).

Las nervaduras de las láminas estériles presentan hidátodos con poros que se encuentran por encima del borde de la lámina (Fig. 3 A). Estos hidátodos están asociados a las traqueidas de almacenamiento.

La nerviación de las láminas fértiles presenta una nervadura comisural formada por traqueidas de almacenamiento. Estas traqueidas, a diferencia de las traqueidas conductoras, presentan engrosamientos escalari-formes y son más cortas y más anchas que

las de conducción (Fig. 3 E). Hacia la parte externa de la nervadura comisural se observan traqueidas de almacenamiento, en posición aproximadamente perpendicular a la nervadura colectora.

El pecíolo se encuentra cubierto por tricomas glandulares y escamas. Los primeros están formados por un pie y una cabeza unicelular. Las escamas son parenquimáticas (Fig. 1 B y C). En corte transversal de pecíolo se observa una cutícula gruesa y epidermis formada por fibras y esclereidas. En cuanto a la corteza, los 3-5 estratos externos están formados por fibras y macroesclereidas, mientras que los restantes 7-9 estratos lo están por células parenquimáticas (Fig. 2 N). El cilindro vascular es una protostela, rodeada por un periciclo de 2-3 estratos de células y por una endodermis con engrosamiento en las paredes radiales. El pecíolo presenta modificaciones en su estructura desde la base hasta la lámina. En la parte basal, el cilindro vascular tiene forma de U abierta, con la escotadura formada por células esclerenquimáticas. Presenta tres grupos xilemáticos, dos de los cuales se disponen formando un semicírculo, y un tercero, de menor tamaño, con 8 a 12 elementos del xilema (Fig. 2 I). Este cilindro se va cerrando conservando al grupo de células esclerosadas dentro del cilindro vascular. A 3 cm del rizoma el cilindro adquiere forma esférica, con tres grupos xilemáticos y el grupo de células esclerosadas remanentes de la escotadura (Fig. 2 J), cuyo número se reduce hasta quedar restringido a una célula a los 5 cm del rizoma (Fig. 2 K). A partir de la porción media del pecíolo, los dos grupos xilemáticos mayores se unen y se observa que el grupo protoxilemático de menor tamaño permanece independiente a lo largo de todo el pecíolo (Fig. 2 I-M).

Anatomía de rizoma.— La epidermis es uniestratificada, formada por macroesclereidas. Su corteza que tiene 3-7 estratos de fibras y macroesclereidas. La estela es dictios-télica, puesto que los intersticios foliares se solapan. Sus meristelas anfilloicas están rodeadas por endodermis con bandas de Cas-

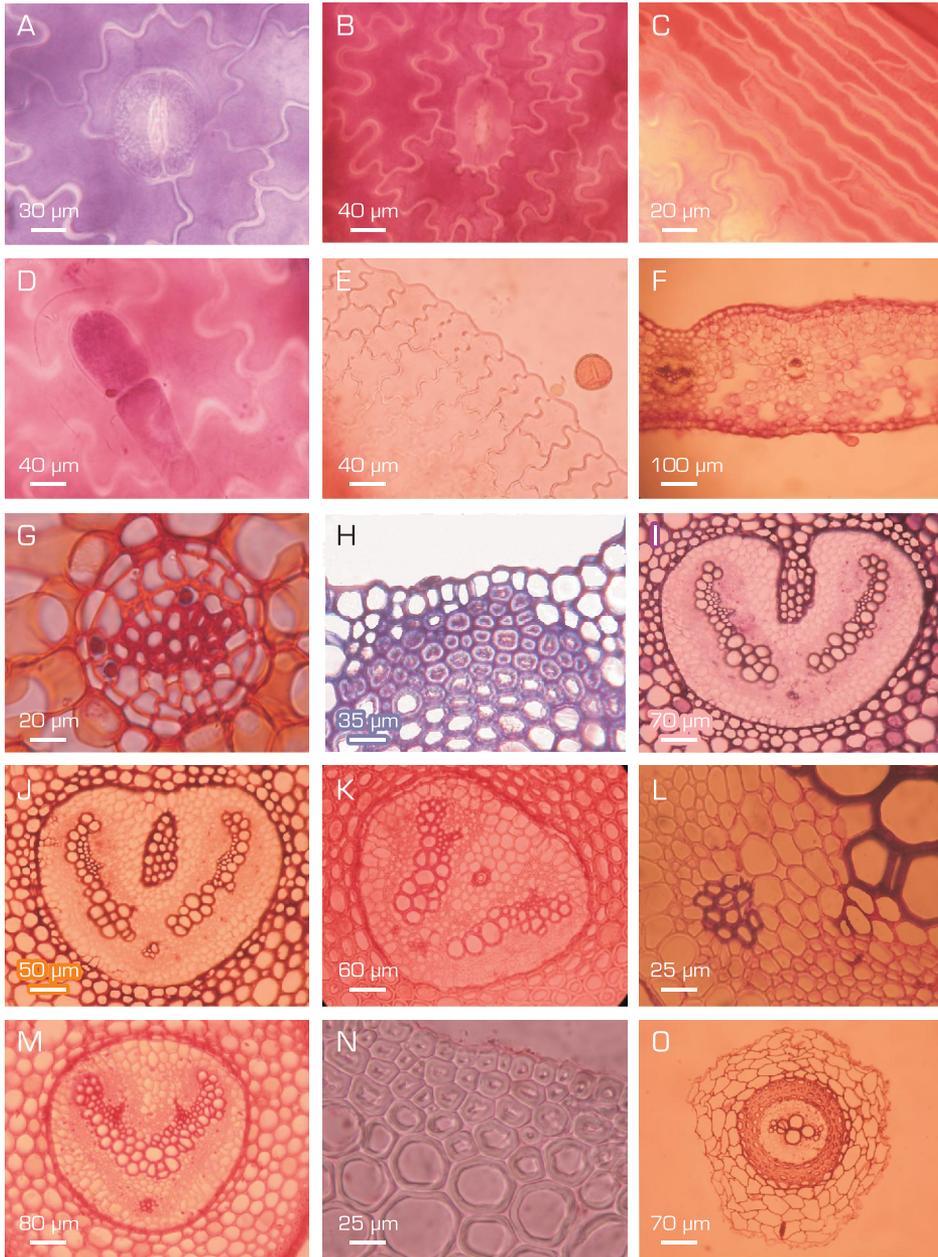


Figura 2. Anatomía del esporofito de *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels. **A.** detalle de epidermis abaxial con estoma polocítico; **B.** detalle epidermis abaxial con estoma anomocítico; **C.** macrosclereidas en epidermis adaxial; **D.** Detalle de tricoma glandular en epidermis abaxial; **E.** detalle de margen reflexo; **F.** corte transversal de lámina foliar, con un marcado predominio de parénquima esponjoso; **G.** detalle de haz vascular protostélico rodeado endodermis con bandas de Caspary; **H.** tejido esclerenquimático subepidérmico en el nervio medio; **I-N** corte transversal del cilindro vascular del pecíolo; **I.** próximo al rizoma con cilindro en forma de U, con tres grupos xilemáticos; **J.** cilindro vascular semiesférico con células esclerenquimáticas; **K.** grupo de células esclerenquimáticas restringidas a una célula; **L.** detalle de los tres grupos xilemáticos; **M.** unión de los dos grupos xilemáticos mayores, formando una V abierta; **N.** detalle de corteza de pecíolo; **O.** corte transversal de raíz.

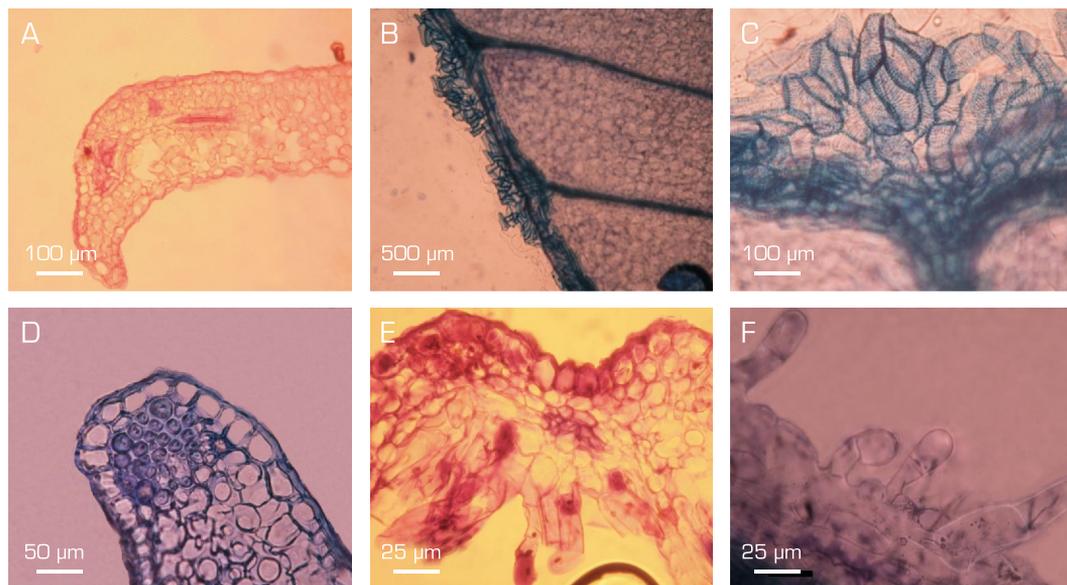


Figura 3. Anatomía del esporofito. **A.** corte de lámina de fronde estéril, mostrando los hidátodos; **B.** nerviación y comisura marginal en láminas fértiles con traqueidas de almacenamiento; **C.** traqueidas de almacenamiento; **D.** senos esclerenquimáticos en corte transversal; **E.** corte transversal de fronde fértil a la altura de la nervadura comisural, se muestra parafiso entre los esporangios; **F.** detalle de parafisos entre os esporangios.

pary. El periciclo presenta 2 a 4 estratos de células. (Fig. 1 D). La médula del rizoma está formada por macroesclereidas y fibras.

Las escamas rizomáticas presentan alas parenquimáticas uniestratificadas con la porción central formada por 8 a 10 hileras de macroesclereidas (Fig. 1 D y E).

Anatomía de raíz.— La raíz en sección transversal tiene epidermis uniestratificada; el tejido cortical está integrado por 5-7 estratos de células parenquimáticas. Los 4-5 estratos próximos al cilindro vascular están formados por macroesclereidas. La endodermis presenta bandas de Caspary con engrosamientos en U. El periciclo es bi a triestratificado y con estela de tipo diarca (Fig. 2 O).

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

El estudio anatómico de *Doryopteris lorentzii* nos permite definir aquellos caracteres de valor diagnóstico para esta especie: la presencia de tricomas glandulares en pecío-

lo, epidermis abaxial de la lámina foliar y porción interior del margen reflexo.

La presencia de traqueidas de almacenamiento en forma de abanico en la porción externa de la nervadura colectora, resulta característico para esta especie. La presencia de estas traqueidas de reserva en el nervio comisural, se cita por primera vez para esta especie, y es coincidente con lo expresado por de la Sota y Giudice (2004) para *Casebera triphylla* (Lam.) Kaulf. Puede vincularse por este aspecto a *Doryopteris lorentzii*, aunque hay caracteres que justifican su mantenimiento como géneros diferentes.

Las traqueidas de almacenamiento están asociadas a los hidátodos en las frondes estériles, mientras que en las fértiles están en la comisura marginal, y surgiendo de ella en forma de abanico. Estas traqueidas escalari-formes no están presentes en las nerviaciones, que solo llevan traqueidas de conducción.

La nervadura comisural es ancha, lo que permite el desarrollo de numerosos esporangios, lo que llevó a Tryon (1942) a conside-

rar a *Doryopteris* como el género con mayor desarrollo soral de la tribu Cheilantheae, carácter que explicaría la mayor longitud de los pedicelos esporangiales.

No se considera aconsejable el reconocimiento de las especies de este género en base a las características de la lámina foliar. Según Tryon (1942), los caracteres más confiables son los pecíolos de frondes maduras.

Otro carácter que no había sido citado es la presencia de parafisos glandulares, que pudo comprobarse en este estudio. No existe otra referencia de los mismos para *Doryopteris*, y es citado como ausente para ambas secciones del género por de la Sota y Giudice (2004).

No fueron citados por otros autores la presencia de pelos glandulares en lámina, la variación en la estructura anatómica del pecíolo con la presencia de tres grupos xilemáticos en la base y dos cerca de la lámina. El menor de los grupos, de menos de 10 elementos, es constante e independiente a lo largo del pecíolo que junto con la presencia de parafisos representan caracteres de valor diagnóstico para esta especie.

Si bien esta especie crece en el sotobosque de los bosques montanos y pedemonte, la dificultad de colectarla en esta última ecorregión puede constituir una evidencia de su retroceso numérico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Elías R. de la Sota; a Marisol Mata pasante del Herbario Pteridológico de la Fundación Miguel Lillo por su colaboración en la realización de la lámina de fotografías, y en la toma de algunas mediciones. A Alberto Gutiérrez de la Sección Iconografía de la Fundación Miguel Lillo por la realización de los dibujos.

BIBLIOGRAFÍA

Cartaginense, M.S. 1977. Revisión del género *Doryopteris* en Argentina. Revista Mus. Argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia 5 (5): 105-132.

- D'Ambrogio de Argüeso, A. (ed.). 1986. Manual de técnicas en Histología Vegetal. pp. 52. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- Dizeo de Strittmater, C. 1973. Nueva técnica de diafanización. Bol. Soc. Argent. Bot., 15 (1): 126-129.
- Dizeo de Strittmater, C. 1980. Coloración con violeta de cresyl. Bol. Soc. Argent. Bot., 19 (1-2): 273-276.
- Foster, A. 1934. The use of Tannic acid and iron chlorid for staining cell walls in meristematic tissue. Stain. technol. 9:91-92.
- Hernández, M. y Albornoz, P. 2001. Morfología y anatomía foliar en especies de *Cheilanthes* (Pteridaceae) del noroeste argentino. Lilloa 40 (2): 187-207.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique: Mc Graw Hill, N.Y. London.
- Metcalfe, C. R. & L. Chalk. 1972. Anatomy of the Dicotyledons, Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes. Oxford University Press.
- Moran, R. C. 2003. Los helechos y licofitas neotropicales. Una guía para estudiantes. Organización para Estudios Tropicales.
- Pichi Sermolli & M. P. Bizarri, 2005. A revision of Raddi's pteridological collection from Brazil (1817-1818). Centro Studi Erbario Tropicale, Università di Firenze. 100: 217-251.
- Ponce, M.M. 1996. Pteridaceae, en Zuloaga, F.O. y O. Morrone (eds.), Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina 1, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 60: 44-56.
- Salisbury, E. J. 1927. On the causes and Ecological Significance of Stomatal Frequency with Special Reference to The Woodland Flora. Rg. Soc. London 216 (II): 1-65.
- Sota de la, E. R. 1972. Sinopsis de las Pteridophytas del Noroeste de Argentina I. Darwiniana 17: 11-103.
- Sota de la, E. R. 1977. Pteridophyta. En: A. Cabrera (ed.). Flora de la Provincia de Jujuy. R.A. Col. Cientif. INTA, Bs As. Tomo 13 (2): 2-275.
- Sota de la, E. R.; M. Ponce; D. G. Martinez; G. E. Giudice y G. I. Michelena. 2001. Pteridaceae Rchb. En: J.L. Novara (dir.) Flora Valle Lerma. Ap. Bot. Salta. Ser. Flora 6 (9): 1-48.
- Tryon, R. M. 1942. A revision of the genus *Doryopteris*, Cont. Gray Herb., Harv. Univ. 143: 1-80.
- Tryon, R. M. & A. F. Tryon. 1982. Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. Springer-Verlag. New York. 293-302.
- Van Cotthem, W. R. J. 1970. A classification of stomatal types. Bot. J. Linn. Soc., 63: 235-246.