

REVISION MONOGRAFICA DEL COMPLEJO *ALSOPHILA* *SWARTZIANA* MARTIUS (CYATHEACEAE)*

RAMÓN RIBA**

"Ahora bien, precisamente lo que de la Ciencia tiene valor trascendente, no son los detalles, sino las ideas generales. No es propiamente la acumulación de hechos lo que la Ciencia busca, sino más bien, conocer las relaciones que entre los mismos puede haber, pues éstas son la base de nuestro conocimiento".

MIRANDA, F. 1961. La Botánica en México en el último cuarto de siglo. *Rev. Soc. Méx. Hist. Nat.* 22: 110.

RESUMEN

En este trabajo se hace una revisión monográfica del complejo *Alsophila swartziana* Martius (Cyatheaceae), grupo natural unificado básicamente por la estructuración de las escamas peciolares. El complejo está formado por 13 especies y 2 variedades distribuidas en montañas húmedas desde las Antillas y México hasta Brasil.

Se hace un breve comentario sobre la morfología de todas las especies y la anatomía de las dos especies existentes en México.

Se presenta una clave sistemática para las especies y variedades del complejo, basada en caracteres morfológicos tales como pubescencia, diversos tipos de tricomas y distribución de los mismos, tipo de parafisos y grado de disección de la hoja, además de en la distribución geográfica.

Enseguida de la descripción de cada especie se enlistan los ejemplares correspondientes examinados, y además se hace un comentario referente a las afinidades de cada especie con otras del complejo, basado en características morfológicas.

En la discusión se mencionan las bases tomadas en consideración para definir el concepto de especie empleado en este trabajo, así como un comentario sobre el posible centro de distribución del complejo y las vías de migración empleadas para cubrir el área actual. Para la localización del centro de distribución se han tomado en consideración los diversos niveles evolutivos de cada especie o grupos de especies, quedando su centro de distribución en la zona andina, y, como especies más antiguas, *Alsophila tryonorum* Riba y *A. coniugata* Spruce.

ABSTRACT

A monographic revision of the *Alsophila swartziana* Martius complex (Cyatheaceae) is made in this paper. This is a natural group unified basically by the structure of the petiole scales. The complex is formed by 13 species and 2 varieties, distributed in humid, warm mountains, from Greater Antilles and Mexico, to Brazil.

A short comment is made on the morphology of all the species and the anatomy of the two species growing in Mexico.

* Trabajo realizado en el Gray Herbarium y en el Arnold Arboretum de la Universidad de Harvard, Cambridge, Mass., durante el año de 1966, con ayuda de una beca otorgada por la John Simon Guggenheim Memorial Foundation.

** Instituto de Biología, U.N.A.M.

A systematic key for the species and varieties is presented; it is based on morphologic characteristics as pubescence, various types of trichomes and its distribution, paraphyses and dissection of the leaves, besides geographical distribution.

Under each species, there is a list of specimens examined, and a comment on the affinities of each species with other species of the complex, based principally on morphological characteristics.

Mention is made of the facts taken under consideration to define the concept of species used in this paper, and comments about the probable distributional center of the complex, just as the migration pathways used to cover the present area.

The different evolutionary levels of each species or group of species are taken into consideration in order to get the localization of the distributional center, which is supposedly located in the Andean region, and the most primitive species are *Alsophila tryonorum* Riba and *A. conjugata* Spruce.

INTRODUCCION

El nombre de la familia Cyatheaceae, a la cual pertenece el género estudiado en este trabajo, fue propuesto en 1828 cuando Reichenbach (1828) separó un grupo de helechos con este nombre como subdivisión de la familia Polypodiaceae. Posteriormente, Schott (1834) elevó el grupo a la categoría de familia. El tratamiento seguido por varios autores desde esa época ha sido variable. Bower (1926) dividió al grupo en dos familias, Protocyatheaceae con dos géneros monotípicos americanos (*Lophosoria* y *Metaxya*) y Cyatheaceae con tres géneros pantropicales (*Cyathea*, *Hemitelia* y *Alsophila*). Christensen (1906) aceptó una familia, Cyatheaceae, incluyendo los cinco géneros mencionados anteriormente. Copeland (1947) también aceptó una sola familia, pero reconociendo siete géneros: *Lophosoria*, *Amphidesmium* (*Metaxya*), *Cyathea* (sensu lato), *Trichopteris*, *Cnemidaria*, *Gymnosphaera* y *Schizocaena*. Holttum y Sen (1961) en el más reciente tratamiento, amplían la familia para incluir Dicksoniaceae (géneros indicados en seguida con un asterisco); distribuyen los géneros en cuatro subfamilias: Cyatheoideae, con los géneros *Cyathea*, *Cnemidaria*, *Lophosoria*, **Dicksonia* y **Cystodium*; Thyrsopteridoideae, con los géneros **Thyrsopteris* y **Culcita*; Cibotioideae, con el género **Cibotium* y Metaxyoideae, con el género *Metaxya*.

El género *Alsophila* R. Brown (1810) comprende alrededor de 350 especies, ampliamente distribuidas en regiones tropica-

les y subtropicales del mundo, con cerca de 150 especies en América.

Este género puede ser distinguido de los otros de la familia, en un sentido tradicional, por tener tallos y pecíolos con escamas y soros sin indusio o solamente con un pequeño indusio escamoso. En un sentido más restringido, incluiría solamente aquellas especies del género tradicional con escamas peciolares flabeloides. El complejo *Alsophila swartziana* Martius, objeto del presente trabajo, cae dentro del género *Alsophila* R. Brown en cualquier clasificación de las anteriores.

Maxon (1922) estableció un grupo de especies relacionadas con *Alsophila swartziana* Martius (*A. armata* [Sw.] Presl) basado principalmente en la ausencia completa de indusio, grado y tipo de disección de la hoja y la pubescencia. No fueron incluidos los miembros sudamericanos de este grupo. En este trabajo se han usado caracteres de las escamas peciolares para definir el grupo, en adición a los caracteres empleados por Maxon.

Holttum (1957) considera que la morfología de las escamas peciolares es un carácter útil para definir grupos naturales en esta familia. Holttum reconoce dos tipos básicos de escamas: *escamas setíferas*, con denticulaciones marginales bicoloras o concoloras con el resto del cuerpo de la escama y *escamas flabeloides*, con un margen formado por células muy frágiles y muy diferentes al resto de la estructura. Sin embargo, en las especies americanas de hele-

chos arborescentes, la estructura presentada por las escamas peciolares es más complicada y más diversa que los dos tipos anteriormente mencionados.

En este trabajo se han reunido las especies americanas del género *Alsophila* R. Brown que tienen escamas peciolares subflabeloides en las que el borde es más o menos diferenciado y el margen tiene denticulaciones obscuras, ya sea en las escamas de pecíolos adultos o del cayado (Lámina 1, figs. 1-7). De acuerdo con lo anterior, el complejo *Alsophila swartziana* Martius incluye cuatro especies sudamericanas y dos especies antillanas no tratadas por Maxon (1922), y excluye cinco especies consideradas por el mismo autor dentro del grupo

(*Alsophila microdonta*, *A. myosuroides*, *A. notabilis*, *A. mexicana*, y *A. acutidens*), especies con escamas peciolares de distinto tipo.

Evidentemente este complejo constituye un grupo natural por varios caracteres, uno de ellos no compartido con otras especies del mismo género, como es el tipo de escamas peciolares cuya estructura es considerada como carácter suficientemente consistente para darle unidad al grupo.

Por otra parte, la distribución geográfica muestra una continuidad significativa, excepto en lo referente a especies insulares y brasileñas, problema que se trata posteriormente en la discusión.

MATERIALES Y METODOS

Para desarrollar el presente trabajo se revisaron alrededor de 600 ejemplares de herbario, los cuales se obtuvieron en préstamo de los herbarios enlistados en seguida, con la excepción de los pertenecientes al Gray Herbarium (GH) y al Arnold Arboretum (A), por haberse desarrollado el trabajo en la Universidad de Harvard. Los nombres de los herbarios están abreviados de acuerdo con Lanjouw y Stafleu (1964).

- A Arnold Arboretum of Harvard University
- F Field Museum of Natural History
- GH Gray Herbarium of Harvard University
- IJ Institute of Jamaica
- MEXU Herbario Nacional. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
- MO Missouri Botanical Garden
- NY The New York Botanical Garden
- P Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie
- US U.S. National Museum, Department of Botany
- VEN Instituto Botánico, Caracas

Los caracteres microscópicos de las escamas peciolares se estudiaron después de tratar las escamas por 12 a 24 horas con detergente disuelto en agua para desalojar el aire de las células; las escamas así tratadas fueron montadas sin tinción alguna en "Diaphane" o líquido de Hoyer.

Las esporas se montaron directamente de los especímenes en "Diaphane". En el líquido de Hoyer mostraron una tendencia a hincharse, lo cual las deformaba y alteraba sus dimensiones.

Los diagramas de pinnas de cada especie fueron tomados del natural y los de material microscópico mediante el uso de microproyector. Las tinciones usadas para las observaciones anatómicas fueron la tricrómica de Gomori (Hören) y la técnica de tinción con safranina-verde luz.

Para el estudio de las células epidérmicas y estomas, se empleó material seco, aclarado con solución acuosa de NaOH al 5% por 24 horas y blanqueado con solución 1:3 de NaClO. La coloración se obtuvo después de someter al material a la acción de un mordente, que en este caso fue una solución de ácido tánico al 5% en alcohol de 70° y pasarlo a FeCl₃ (solución empírica en alcohol de 70°). Se deshidrató hasta alcohol de 96° y se montó en "Diaphane".

MORFOLOGIA Y ANATOMIA

TRONCO

El tronco es erecto y, hasta donde se sabe, no se ramifica en las especies de este grupo, como sucede en algunas poblaciones de *Cyathea fulva* y *C. mexicana*. Su altura es variable y, de acuerdo con Maxon (1922), *Alsophila strigillosa* alcanza 2.5 metros y *A. suartziana* 15 metros. El diámetro del tronco es variable; en *A. estelae* es delgado, de aproximadamente 6 cm de diámetro, mientras que en las demás especies, en los ejemplares adultos varía entre 15 y 20 cm de diámetro, siendo más grueso hacia la base debido a la cubierta formada por el crecimiento de raíces adventicias, lo que forma una gruesa capa en esa región.

La superficie del tronco queda con cicatrices redondeadas o elípticas cuando caen las hojas, en el sitio de implantación del pecíolo al tronco, o éste permanece cubierto por las bases persistentes de los pecíolos.

En el género *Alsophila* las hojas están dispuestas en una serie de líneas helicoidales cerradas, lo cual se comprueba al observar las cicatrices dejadas por los pecíolos en la superficie de los troncos. Estos, por dentro, tienen un cilindro hueco de tejido vascular en el que se observan ventanas foliares correspondientes a las bases de las hojas, por lo que una sección transversal demuestra un número variable de meristeles, cada uno con los extremos curvos hacia afuera. De los bordes de las ventanas foliares se desprenden pequeños haces vasculares rodeados de esclerénquima que se dirigen hacia las hojas (Lám. 1, figs. 8-9). También existen pequeños haces medulares que se anastomosan unos con otros y con los meristeles.

PECÍOLO

El pecíolo es semicircular en sección, con la superficie adaxial surcada o ligeramente cóncava; la superficie puede ser completa-

mente glabra (*Alsophila hirsuta*, *A. conjugata*) o distintamente pubescente en otras especies; la pubescencia está compuesta comúnmente por tricomas simples o por tricomas simples y tricomas catenados (*A. tryonorum*); la base del pecíolo está densamente cubierta por las escamas mencionadas antes. El pecíolo tiene espinas de tamaño variable en la superficie abaxial y a los lados, y en varias especies, estas espinas se extienden hasta el raquis.

Los haces vasculares que corren por el pecíolo se encuentran separados entre sí en la base de éste, formando tres grupos (Lámina 2, fig. 1) (el estudio anatómico se hizo únicamente en dos especies del grupo): un grupo central de haces irregularmente dispuestos (6 a 10), un grupo convexo hacia la cara adaxial con los bordes inflexos y un grupo convexo hacia la cara abaxial con los bordes inflexos también.

Al nivel del primer par de pinnas, la cara adaxial comienza a hundirse formando un surco longitudinal que corre a todo lo largo del raquis.

Los haces vasculares del grupo adaxial que se encuentran por debajo del surco, se hunden y se unen entre sí y con los haces vasculares del grupo central, quedando el arco adaxial dividido en dos, en forma de un número siete (7) y su imagen de espejo. También a este nivel los haces del grupo abaxial se unen lateralmente formando un arco continuo, convexo hacia la cara abaxial y con los bordes inflexos (Lám. 2, figs. 2 y 3). A niveles superiores del raquis, la disposición de los elementos vasculares presenta otras simplificaciones.

La composición de los haces vasculares al nivel de la base del pecíolo es extremadamente interesante. Los haces separados en la porción basal tienen en el centro un tubo que probablemente actúa como depósito de mucílago (Lámina 3, fig. 1). Rodeando a éste por su cara externa, se encuentran traqueidas integrantes del protoxilema y metaxilema. Alrededor del xilema se encuentra el metafloema rodeado a su vez por ele-

mentos protofloémáticos, constituyendo así un haz vascular concéntrico ectofloemático. El periciclo está representado por una o dos capas de células grandes, hialinas, rodeando a cada uno de los haces aislados o a todo el arco vascular cuando los haces se han reunido (Lám. 3, fig. 2). Es interesante hacer notar que alrededor de cada uno de los haces hay una endodermis bien diferenciada que los rodea individualmente (Lám. 3, fig. 3). La banda de Caspary de las células endodérmicas se puso en evidencia mediante tratamiento de las secciones con Sudán III en solución alcohólica.

En los parénquimas medular y cortical de los peciolo se halla una gran cantidad de células hipertrofiadas en las que se almacenan grandes cantidades de mucílagos, los que primero se acumulan intercelularmente en los parénquimas (Lám. 3, fig. 4).

Por debajo de la epidermis de los peciolo, la que en hojas adultas está fuertemente cutinizada, se desarrolla una zona de fibras esclerenquimatosas (Lám. 4, fig. 1) similares a las que rodean a los haces vasculares individuales o a los arcos vasculares (Lám. 4, figs. 2, 3 y 4); tanto las fibras periféricas como las relacionadas con el sistema vascular, van desapareciendo en niveles superiores del raquis primario de las hojas.

DERIVADOS DÉRMICOS

Los derivados dérmicos de mayor significado están representados por *escamas peciolares*, *tricomas* y *escamas buladas*.

Las *escamas peciolares* son de forma oblongo-lanceolada, con dimensiones de 2 a 4 cm de largo y hasta 1.5 cm de ancho. El centro de la escama está formado por varias hileras de células alargadas, paralelas al eje longitudinal de la escama; las células tienen paredes gruesas y pueden ser blanquecinas o de color moreno oscuro. A ambos lados del centro las células son más angostas, cortas y orientadas a manera de un abanico, es decir, oblicuas con respecto al eje longitudinal de la escama, lo que da a ésta el carácter de flabeloide o subflabeloide. El margen con denticulaciones obs-

curas contiguas o con células blanquecinas entremezcladas entre ellas es constante en las escamas peciolares adultas de la mayor parte de las especies, faltando en *Alsophila tryonorum* (Lám. 1, fig. 7) y en *A. conjugata*; sin embargo, en estas dos últimas especies el margen denticulado puede observarse con claridad en las escamas del cayado.

Las especies estudiadas pueden ser agrupadas como sigue tomando como base las escamas peciolares:

Grupo Antillano-Mexicano. En este grupo las escamas peciolares tienen el cuerpo blanquecino y una zona central oscura (escasamente representada en las especies de Jamaica y de Haití-Santo Domingo), el borde bien diferenciado y el margen con denticulaciones oscuras espaciadas, muy escasas en *Alsophila strigillosa*. En este grupo quedan incluidas, además de la especie anterior, *A. swartziana*, *A. estelae*, *A. bicrenata* y *A. scabriuscula*.

Grupo Centroamericano. Las escamas peciolares en este grupo tienen el centro oscuro, el borde blanquecino está ligeramente diferenciado y el margen tiene denticulaciones oscuras contiguas. Incluye *Alsophila trichiata*, *A. pansamalana* y *A. stipularis*.

Grupo Andino. El margen de las escamas peciolares de hojas adultas carece de denticulaciones oscuras o tiene unas cuantas cerca del ápice. Algunas células marginales pueden ser ligeramente más oscuras que las otras, pero no se proyectan como dientes; sin embargo, las denticulaciones oscuras siempre están presentes en las escamas del cayado. El centro de la escama en estas especies es muy oscuro y claramente separado del borde blanquecino bien diferenciado, excepto en *Alsophila nesiotica*, especie en la que es más claro. Incluye este grupo a *Alsophila conjugata*, *A. tryonorum* y *A. nesiotica*. El autor no ha visto escamas del cayado de esta última especie, pero el margen y el borde de las escamas de peciolo adultos concuerda con las otras dos especies.

Grupo Brasileño. Las escamas peciolares tienen cuerpo blanquecino, con o sin zona oscura cerca de la base; el borde está bien diferenciado y el margen tiene dientes obs-

curos contiguos. Incluye *Alsophila rufa* y *A. hirsuta*.

Los *tricomas*, en su forma más simple, están representados por filamentos pluricelulares uniseriados. Incluyo en el término *tricoma* no solamente esta simple estructura, sino también sus derivados inmediatos.

Los tricomas simples presentan dos variantes principales: *tricomas rígidos*, formados por células cilíndricas con paredes gruesas, y *tricomas cateniformes*, con células aplastadas alternadamente, por lo que parecen una cadena (lat. *catena*=cadena). Los tricomas simples se encuentran prácticamente en toda la hoja; sin embargo, están distribuidos según diferentes patrones en las distintas especies.

En *Alsophila trichiata* la superficie superior de los segmentos tiene tricomas rígidos en las cóstulas y venas, así como entre las venas; en *A. swartziana* se encuentran solamente en cóstulas y venas y en *A. strigillosa* solamente en las cóstulas. Aunque ambos tipos de tricomas pueden estar presentes en la superficie inferior de costas y cóstulas, en *A. strigillosa* la pubescencia en estas partes está formada casi completamente por tricomas cateniformes, mientras que en *A. nesiotica* la pubescencia es principalmente de tricomas rígidos.

Los tricomas rígidos pueden tener variaciones originadas por división longitudinal de una o varias células en la parte media, formando una expansión de diferentes tamaños y formas. En los casos en que estos tricomas alcanzan mayor complejidad, las células de la parte media de la expansión tienen su eje mayor orientado en el mismo sentido que el eje longitudinal del tricoma (Lám. 5), mientras que las células laterales son oblicuas formando una especie de borde diferenciado, en tal forma que nos vemos inclinados a encontrar una cierta homología entre los tricomas alados y las escamas peciolares de este grupo. Estos *tricomas alados* se encuentran no solamente en las especies del complejo *Alsophila swartziana*, sino también aunque escasamente representados, en especies incluidas en otros grupos, como *Hemitelia calolepis*. Prácticamente en todos los ejemplares del grupo en estudio que fueron examinados, se puede

encontrar una serie transicional entre tricomas rígidos y tricomas alados.

Las *escamas buladas* (lat. *bulla*=vesícula, ampolla) se encuentran en las cóstulas y venas de prácticamente todas las especies. Estas son escamas con una base ampulosa. En *Alsophila swartziana* estas escamas también se encuentran en las venas, cerca del receptáculo. La presencia de tricomas alados y escamas buladas en las venas, cerca de la *base del receptáculo de los soros*, es altamente sugestiva del posible origen del indusio en otros géneros de ciateáceas; sin embargo, en el grupo tratado en este trabajo, los tricomas alados o las escamas buladas nunca están en la base del receptáculo como la pequeña escama indusial presente en algunas especies de *Hemitelia*. La relación entre escamas buladas y tricomas es muy estrecha, inclusive se han visto escamas buladas con un ápice filiforme expandido en el extremo en una estructura alada, asemejándose dicho ápice a un tricoma alado. Abundando en la posible relación entre estas estructuras y el indusio presente en el género *Cyathea*, se tuvo oportunidad de observar una especie no identificada aún del género *Cyathea*, colectada en Guatemala, en la que algunos indusios presentaban una estructura apical semejante en todo a un tricoma alado adpreso a la superficie membranosa del indusio.

HOJA

La longitud de las hojas varía en las diferentes especies, presentando las medidas mínimas en *Alsophila estelae* con hojas hasta de 1.5 m de largo y 60 cm de ancho, y las máximas parecen corresponder a *A. bicrenata*, con hojas hasta de 4 m de largo por 2 m de ancho. La forma de las hojas es oblonga a elíptica, las pinnas basales son más cortas que las centrales y reflejas, es decir, dirigidas hacia la base de la hoja.

La lámina de las hojas es bipinnado-pinnatífida, con las pinnulas profundamente incisas hasta cerca de un milímetro de la costa (Lám. 6), las pinnas y pinnulas son sésiles. Las pinnas son linear-oblongas, con el par basal de pinnulas por lo común algo

más corto que las centrales. Los segmentos son ligera a profundamente incisos (pinna-tífidos), con los lóbulos usualmente bidentados, dependiendo esto último del número de vénulas incluido en cada segmento; los segmentos son comúnmente lineares, con la base ancha, oblicuos y subfalcados; no hay variaciones de importancia como carácter taxonómico en la forma de los segmentos.

La consistencia de la lámina varía de herbáceo-membranosa a papirácea.

Epidermis (láminas 7-10). Para hacer el estudio de la epidermis de la lámina, se hicieron observaciones de la porción media comprendida entre la parte basal de dos venas contiguas, pues cerca de la cóstula, venas, vénulas y borde de la lámina, las células epidérmicas y los estomas se orientan en patrones caprichosos; por lo general se alarguen en el sentido de las venas.

La epidermis de la superficie superior está exenta de estomas y está formada por células por lo común algo alargadas o de forma irregular, con las membranas poco sinuosas a muy sinuosas.

La epidermis de la superficie superior tiene dos tipos de células, las epidérmicas propiamente dichas, también de contornos poco sinuosos a muy sinuosos, y las células integrantes del aparato estomático.

Las sinuosidades de las membranas de las células epidérmicas no siempre se presentan en las dos superficies, aunque hay especies en las que sí hay esta correspondencia; así, entre las especies con células epidérmicas de la superficie superior poco sinuosas, tenemos a *Alsophila tryonorum*, *A. conjugata* y *A. rufa*; con la membrana muy sinuosa están *A. estelae*, *A. scabriuscula* var. *scabriuscula*, *A. strigillosa* y *A. swartziana*. Células epidérmicas de la superficie inferior con la membrana poco sinuosa, las encontramos en *A. tryonorum*, *A. conjugata* y *A. stipularis*, mientras que células epidérmicas con membrana muy sinuosa las tenemos en *A. scabriuscula*, *A. nesiotica*, y *A. hirsuta*.

Estomas. La orientación de los estomas sigue más o menos un patrón paralelo, sobre todo cerca de las venas y vénulas, pero en las regiones estudiadas, este patrón pue-

de alterarse, aunque se sigue observando cierto paralelismo en las células.

De acuerdo con la morfología de las células que rodean a los estomas, encontramos dos tipos básicos: la ya mencionada célula epidérmica, de forma isodiamétrica a un poco alargada y células en forma de herradura, presentes en todas las especies y encerrando en su concavidad a las células estomáticas. Es interesante hacer notar que en *Alsophila trichiata* estas células en forma de herradura se encuentran por dentro de la concavidad de otra célula similar; suponemos que esta disposición se debe a reacomodo de las células epidérmicas durante la ontogenia de los estomas.

Por las observaciones hechas, suponemos que las células que rodean a un estoma son de doble origen: la célula inicial del aparato estomático se divide y resultan dos células, una que es la célula madre de las células estomáticas y otra que queda como célula subsidiaria.

VENACIÓN

Las venas son libres en todas las especies y simples o con varios grados de ramificación. Las hojas fértiles comúnmente tienen venas bifurcadas, con la excepción de *Alsophila estelae* en la que las venas son simples por lo general y cuando se bifurcan lo hacen muy cerca del borde del segmento, estando el soró implantado por debajo de la bifurcación. Cada vénula termina en un diente del lóbulo muy cerca del margen. Sin embargo, en *A. rufa* las hojas fértiles tienen venas comúnmente con tres a cuatro vénulas cada una. En las hojas estériles las venas tienen tres a cuatro vénulas por regla general. Las venas terminales de los segmentos (los últimos dos o tres pares) son simples.

SOROS

Los soros en las especies del complejo *Alsophila swartziana* se desarrollan típicamente en la superficie dorsal del segmento en la bifurcación de las venas (con la excepción de *A. estelae* mencionada anterior-

mente); el receptáculo varía desde en forma de clava hasta hemisférico, pudiendo ser sésil o tener un corto pedicelo. En *A. conjugata* y *A. tryonorum* los soros basales en cada segmento frecuentemente se desarrollan sobre las vénulas basiscópicas.

cilíndricas y terminadas en una célula aguzada en su extremo (célula terminal roma en *A. pansamalana*). En el holotipo de *A. tryonorum* se observaron algunos parafisos pluriseriados en soros basales.

ESPORANGIOS

Los esporangios son pedicelados; el pedicelo tiene cuatro hileras de células. No hay diferencia significativa en el número de esporangios por cada soro, aunque comúnmente son menos en los soros cercanos al ápice de los segmentos en todas las especies.

ESPORAS

Las esporas en todas las especies son triletes, radiales y triangulares en vista polar. No hay diferencias morfológicas entre las esporas de las diferentes especies. Las dimensiones de las esporas varían entre 28 y 35 micras de diámetro, sin ser constantes en cada especie.

PARAFISOS

Los parafisos en *Alsophila nesiotica* son más cortos que los esporangios, de color moreno rojizo, uniseriados en la base y biseriados en el ápice; las células son cortas, túrgidas y persistentes. En todas las demás especies del grupo los parafisos son más largos que los esporangios (ligeramente más largos en *A. bicrenata*, dos veces el largo de los esporangios en *A. stipularis*), con células

CITOLOGÍA

El género *Alsophila* R. Brown ha sido escasamente estudiado desde el punto de vista citológico. Se han reportado números cromosómicos de siete especies (Chiarugi 1960, Fabbri 1963, 1965). En las siete especies estudiadas, *A. excelsa*, *A. glauca*, *A. kharayana*, *A. oldhami* (= *A. ornata*), *A. borinquena*, *A. leichhardtiana* y *A. swartziana* (= *A. armata*), el número haploide de cromosomas es 69.

CLAVE PARA LAS ESPECIES Y VARIEDADES DEL COMPLEJO

ALSOPHILA SWARTZIANA MARTIUS

- A Venas de los segmentos fértiles simples o bifurcadas cerca del borde del segmento; soros situados por debajo de la bifurcación de la vena.
Jamaica 1 *A. estelae*
- A Venas de los segmentos fértiles bifurcadas medialmente cuando menos una vez; soros situados en la bifurcación de la vena.
 - B Pecíolo abundantemente pubescente, tricomas ocasionalmente deciduos dejando una base dura y una superficie áspera al tacto.
 - C Parafisos túrgidos, persistentes, de color rojo oscuro y más cortos que los esporangios. Isla del Coco, Costa Rica 2 *A. nesiotica*
 - C Parafisos delgados, obtusos o agudos en el extremo libre, blanquecinos, deciduos o persistentes, más largos que los esporangios.

- D Superficie superior de los segmentos con abundantes tricomas en las cóstulas, venas y entre las venas.
- E Margen de las escamas peciolares con denticulaciones oscuras contiguas, ápice de las pinnulas largamente atenuado. Costa Rica a Ecuador y Venezuela 3 *A. trichiata*
- E Margen de las escamas peciolares, liso o con unos pocos dientes oscuros apicalmente, ápice de las pinnulas acuminado. Venezuela, Colombia y Ecuador ... 4 *A. tryonorum*
- D Superficie superior de los segmentos, glabra o con tricomas solamente en cóstulas y venas.
- F Superficie superior de las venas con tricomas (si deciduos, las bases evidentes), pinnulas maduras con pocas escamas buladas o sin escamas a lo largo de la costa en la superficie inferior. México a Honduras ... 5 *A. scabriuscula*
- G Senos de los segmentos cuadrangulares en la porción basal de las pinnulas. México, Guatemala, Honduras 5a *A. scabriuscula*
var. *scabriuscula*
- G Senos de los segmentos agudos a redondeados en la porción basal de las pinnulas. Guatemala 5b *A. scabriuscula*
var. *guatemalensis*
- F Superficie superior de las venas, glabra. Superficie inferior de las costas con abundantes escamas buladas. Entre las cóstulas y la bifurcación de las venas se encuentra casi siempre una escama bulada o un tricoma alado. Jamaica y Haití-Sto. Domingo 6 *A. swartziana*
- B Pecíolo glabro o escasamente pubescente; los tricomas ocasionalmente deciduos dejando una cicatriz prominente y una superficie casi lisa.
- H Pubescencia de la superficie inferior de la costa y cóstulas constituida solamente por abundantes tricomas flexuosos, cateniformes y rojizos. Cuba Oriental 7 *A. strigillosa*
- H Pubescencia de la superficie inferior de la costa y cóstulas constituida principalmente por abundantes tricomas cilíndricos y erectos.
- I Escamas peciolares con el cuerpo blanco o con una área oscura solamente en la base. Sureste de Brasil.
- J Raquis glabro, con escasas espinas delgadas, ligeramente hirsuto hacia el ápice; segmentos lanceolados, agudos, muy revolutos a la madurez. Venas fértiles y estériles bifurcadas una vez 8 *A. hirsuta*

- J Raquis pubescente o ligeramente glabro, sin espinas, segmentos lineares, obtusos o levemente agudos al secarse, profundamente pinnatífidos; venas fértiles y estériles con uno o dos pares de vénulas pinnadas .. 9 *A. rufa*
- I Escamas peciolares con una banda central oscura, ancha o angosta y borde blanquecino.
- K Margen de las escamas peciolares liso o con unos cuantos dientes oscuros apicales, o con unas pocas células marginales ligeramente más oscuras que las otras; venas impresas por encima. Colombia a Bolivia. 10 *A. conjugata*
- K Margen de las escamas peciolares con dientes oscuros a todo lo largo; venas no impresas por encima.
- L Raquis sin espinas, a veces ligeramente muricado; superficie inferior de las cóstulas con tricomas flexuosos; superficie superior de cóstulas y venas con tricomas delgados y flexuosos. Costa Rica y Panamá 11 *A. stipularis*
- L Raquis con espinas pequeñas, agudas y esparcidas; superficie inferior de las cóstulas con tricomas erectos; superficie superior de los segmentos glabra o glabrescente.
- M Escamas peciolares con el margen con denticulaciones oscuras contiguas, con una banda central ancha y oscura. Guatemala 12 *A. pansamalana*
- M Escamas peciolares con el margen con células blanquecinas entre las denticulaciones oscuras, con una banda central oscura y angosta o una área oscura en la base. México 13 *A. bicrenata*

————— O —————

SISTEMATICA

1. *Alsophila estelae* Riba.

Alsophila estelae Riba. 1967. Rhodora 69: 67, Figs. 5-7.

Tipo: Jamaica, Mount Horeb, Blue Mountains; holotipo, Riba 214 (MEXU); isotipo (GH).

Ilustraciones: Lám. 6, Fig. 6; Lám. 11; Fig. 1; Mapa 1.

Pecíolo delgado, espinoso y cubierto de escamas, pubescencia de tricomas rectos a

los lados de la superficie adaxial; escamas peciolares lanceoladas, de color moreno en la base, denticulaciones marginales oscuras presentes. Lámina bipinnado-pinnatífida, 1.2 a 1.5 m de largo y 55 a 60 cm de ancho. Raquis pubescente. Pinnales sésiles, acuminadas, 25 a 30 cm de largo, por 10 a 11 cm de ancho; raquis secundario pubescente con tricomas rígidos, pinnulas sésiles pinnatífidas, 5 a 6 cm de largo por 1.0 a 1.2 cm de ancho; superficie inferior de la costa pubescente y con algunas escamas orbiculares, tricomas rígidos y catenulados. Superficie superior de los segmentos pubescente en las costulas y venas con tricomas rígidos y adpresos, escamas buladas en la superficie inferior de las costulas. Venas 7 a 8 pares, oblicuas, simples o bifurcadas cerca del borde del segmento, soros 2 a 4 pares a la mitad de las venas.

Ejemplares examinados:

JAMAICA. Mount Hybla, Cinchona, St. Thomas Parish, J. P. (Jamaican Plants) 49 (GH, IJ); Mount Horeb, Blue Mts. *Riba* 214 (MEXU); misma localidad que el holotipo, *Riba* 196 (GH, MEXU).

Alsophila estelae es uno de los más atractivos helechos arbóreos en Jamaica. A primera vista puede ser fácilmente confundido con *A. swartziana*, especie que crece en el mismo sitio. Sin embargo, el tronco delgado (3 a 4 m de alto y 4 a 6 cm de diámetro), además de la corona de pequeñas hojas, lo distinguen fácilmente en el campo. *A. estelae* se puede diferenciar fácilmente de *A. swartziana* además por las venas simples más que bifurcadas y por la posición de los soros cuando, muy rara vez, las venas se bifurcan cerca del borde del segmento. Además, *A. estelae* carece de las escamas buladas o tricomas alados cerca de la base del soro, lo cual es característico de *A. swartziana*.

2. *Alsophila nesiotica* Maxon

Alsophila nesiotica Maxon. 1922. Cont. U. S. Natl. Herb. 24:43.

Tipo: Costa Rica, Isla del Coco (Océano Pacífico), Pittier 16229 U.S!

Ilustraciones: Lám. 1, Fig. 6; Lám. 11, Fig. 2, Mapa 2.

Pecíolo pubescente y escabroso con la edad, armado con espinas cortas; escamas peciolares con el centro de color moreno claro, borde blanquecino, diferenciado, margen sin denticulaciones oscuras, excepto unas cuantas células ligeramente más oscuras que el resto; raquis escabroso, igual que el pecíolo; pinnales sésiles, oblongas, abruptamente acuminadas, hasta de 40 cm de largo por 17 cm de ancho; superficie superior del raquis secundario densamente pubescente, superficie inferior pubescente con tricomas largos, rígidos, escabrosa con la edad; pinnulas separadas, sésiles, cortamente acuminadas, hasta de 6 cm de largo por 1.8 cm de ancho, subpinnatisectas; superficie superior de la costa laxamente pubescente, superficie inferior pubescente con tricomas largos y escamas aplanadas ocasionales fácilmente deciduas; segmentos papiráceo-herbáceos, hasta de 9 mm de largo por 3 mm de ancho, subfalcados, superficialmente pinnatífidos; lóbulos agudamente bidentados; superficie superior de los segmentos con escasos tricomas rígidos en las costulas, muy escasos en las venas; en esta especie no hay tricomas cortos y adpresos; venas alrededor de 10 pares, oblicuas, bifurcadas una vez; soros 6 pares, ligeramente inframedios, pequeños, receptáculos capitados; parafisos numerosos, túrgidos, glanduliformes, de color rojo oscuro, más cortos que los esporangios, bi a triseriados en el extremo libre, persistentes.

Esta especie ha sido colectada solamente en la Isla del Coco, perteneciente a Costa Rica.

La afinidad de *A. nesiotica* con las otras especies del grupo es incierta, aunque no hay duda acerca de su inclusión; las escamas peciolares no tienen denticulaciones oscuras en el margen, pero el borde está bien diferenciado; sus células son más pequeñas que las del centro y están orientadas a manera de abanico (oblicuas con respecto a las del cuerpo); en el ápice de la escama se encuentran unas cuantas células marginales ligeramente más oscuras que las otras, sin

diferenciarse en denticulaciones. No se observó material de hojas jóvenes (cayados), pero se puede anticipar que las escamas peciolares poseen denticulaciones oscuras, como en *A. conjugata* y *A. tryonorum*.

Alsophila nesiotica puede separarse fácilmente de todas las otras especies por los parafisos vináceos, túrgidos y persistentes, los que frecuentemente tienen más de una célula de grueso cerca del ápice. Un hecho interesante de hacer notar es el de que los parafisos, altamente distintivos en esta especie, son algo similares a los de *A. notabilis*, también endémica en Isla del Coco, que pertenece a otro grupo del género *Alsophila*.

Ejemplares examinados:

COSTA RICA. Isla del Coco, *Pittier* 16229 (US), *Snodgrass y Heller* 964 (GH, US); *Fisher* sin número (US 1579611); *Barclay* sin número (US 1273143).

3. *Alsophila trichiata* Maxon

Alsophila trichiata Maxon. 1922. Contr. U.S. Natl. Herb. 24: 44.

Tipo: Panamá, Cana, *Williams* 928; holotipo US!

Ilustraciones: Lám. 1, Fig. 1; Lám. 5, Figs. 4, 10; Lám. 6, Fig. 8; Lám. 12, Fig. 1; Mapa 3.

Pecíolo armado con espinas rectas y cónicas, densamente pubescente con abundantes tricomas largos; escabroso eventualmente en las hojas viejas; escamas peciolares con el cuerpo blanquecino, con una banda central longitudinal oscura o una zona oscura en la base, borde angosto, ligeramente diferenciado, margen con denticulaciones oscuras y escasas células blanquecinas entremezcladas; hojas hasta 2 m de ancho en la porción media, bipinnadopinnatifidas; raquis escabroso como el pecíolo, distantemente aculeolado en la base; pinnas sésiles, angostamente oblongas y abruptamente acuminadas, hasta de 90 cm de largo y 30 cm de ancho, las basales reflejas; superficie su-

perior del raquis secundario densamente pubescente; superficie inferior pubescente con tricomas largos, escabrosa con la edad, distantemente muricada; pinnulas sésiles, linear-lanceoladas, atenuado-caudadas, hasta de 15 cm de largo por 2 cm de ancho; superficie superior de las costas densamente pubescente; superficie inferior con pubescencia persistente de tricomas largos y algo flexuosos; segmentos herbáceos, lineares a linear-oblongos hasta de 10 mm de largo por 3 mm de ancho, profundamente pinnatifidos, los lóbulos usualmente bidentados; superficie superior de los segmentos con tricomas largos y rígidos en cóstulas, venas y entre éstas; superficie inferior copiosamente pubescente y con escamas orbiculares pequeñas y deciduas en la base de las cóstulas; venas hasta 12 pares, prominentes, bifurcadas cerca de su base; soros hasta 10 pares, pequeños, situados en la bifurcación de las venas, densamente confluentes en la madurez; receptáculos sésiles, globosos; parafisos pocos, laxos, cateniformes, sobrepasando los esporangios.

Alsophila trichiata es una especie cuyos representantes crecen a elevaciones bajas, desde casi el nivel del mar en Costa Rica, Panamá y norte de Venezuela hasta cerca de 1,000 m de altitud en Ecuador. Esta especie está relacionada con *Alsophila tryonorum*, pero esta última crece a mayor altitud (hasta 2,800 m) y es fácilmente distinguible por los caracteres de pubescencia y escamas peciolares dados en la clave.

Ejemplares examinados:

COSTA RICA. Cartago: Turrialba, *Jiménez* 746 (F); Alajuela: Llanuras de San Carlos, *Brade* 45 (NY); Pital, *Nisman* 82 (GH); La Marina, *Nisman* 81 (GH); Heredia: Puerto Viejo de Sarapiquí, *Nisman* 90 (GH), *Scamman* 7437 (GH); *Scamman* y *Holdridge* 7873 (GH); Limón: Los Diamantes, cerca del Río Santa Clara, *Scamman* 5857 (GH); La Trocha, Guapiles, *Nisman* 131 (GH); Puntarenas: Bosques de Tsaki, Talamanca, *Pittier* 9469 (MO, US); Península de Osa, Rincón, *Nisman* 94, (GH). PANAMÁ. Cana, *Williams* 928 (US) Zona del Canal: N.E. de Gamboa,

Stern y Chambers 11 (GH, US); Estación Hidrográfica del Río Indio, *Steyermark* 17385 (US); parte alta del Río Juan Díaz, *Killip* 2853 (GH, MO, US); cerca de Frijoles, *Prescott y Caylor* 103 (US); Maumer Station, *Hayes* 389 (US); Isla Barro Colorado, O. *Shattuck* 1149 (F); alrededores de Paya, Río Paya, *Stern et al.*, 438 (MO); camino a Buenos Aires, laderas del Cerro Jefe, *Tyson et al.*, 3245 (MO). VENEZUELA. Aragua, Rancho Grande, *Tschuchi* 150 (VEN); Sucre: Península de Paria, Cerro de Río Arriba, *Steyermark y Rabe* 96262 (VEN). COLOMBIA. Chochó: al Este de Quibdó, *Archer* 2080 (US); Nariño: Isla Gorgonilla, *Killip y García* 33066 (F, GH, US). ECUADOR. Pichincha: confluencia de los ríos Toachi y Pilatón, *Bell* 262 (GH, US); Cotopaxi: Cacaoal, *Bell* 919 (GH); Esmeraldas: alrededores de Quinindé, *Holddridge* 1661 (GH, US).

4. *Alsophila tryonorum* Riba

Alsophila tryonorum Riba. 1967. *Rhodora* 69: 65, f. 8.

Tipo: Colombia, Cundinamarca, Cuesta de Fusagasugá, a 2,540 m de altitud, Feb. 18, 1940. Holotipo, *J. Cuatrecasas* 8036 (US).

Ilustraciones: Lám. 1, Fig. 7, Lám. 6, Fig. 5; Lám. 12, Fig. 2; Mapa 4.

Pecíolo armado con espinas abundantes, gruesas y firmes, hasta de 8 mm de longitud, abundantemente pubescente, tricomas de dos tipos, largos y rígidos, y cateniformes, flexuosos y glandulosos en el ápice; escamas peciolares bicoloras en el lado abaxial del pecíolo, margen blanco sumamente frágil y las denticulaciones oscuras solamente en escamas de los cayados (hojas jóvenes); raquis grueso, esparcidamente espinoso en la base, pubescencia similar a la del pecíolo; pinnas sésiles, opuestas en la base de la hoja, oblongas, acuminadas, 70 a 100 cm de largo por 35 a 40 cm de ancho en la parte media; raquis secundario copiosamente pubescente por encima con tricomas

largos y cateniformes pinnulas sésiles, linear-lanceoladas, largamente acuminadas, 17 cm de largo por 2.7 cm de ancho, pinnatífidas hasta 1 mm de la costa; superficie superior de la costa pubescente con tricomas largos y cateniformes; superficie inferior igualmente pubescente y con escamas orbiculares blanquecinas, con una proyección filiforme en el extremo apical, tempranamente deciduas; segmentos lineares, oblicuos, subfalcados, ligeramente pinnatífidos, lóbulos bi a tridentados, de acuerdo con la venación; superficie superior de las cóstulas y venas pubescente con tricomas largos y adpresos; superficie inferior de las cóstulas abundantemente pubescente con tricomas largos y flexuosos además de tricomas cateniformes, venas con abundantes tricomas largos y flexuosos y escasos tricomas cateniformes, aun en venas fértiles; venas de 11 a 13 pares, con uno o dos pares de vénulas cada una; soros 7 a 10 pares, inframedios, los soros basales con tendencia a dividirse en dos, uno en cada vénula, en algunos ejemplares los soros basales se forman en las venas basiscópicas; receptáculo capitado a elíptico, pedicelado; parafisos numerosos, adelgazados en el ápice, más largos que los esporangios, persistentes.

Alsophila tryonorum parece estar cercanamente relacionada con *A. trichiata*, siendo la pubescencia muy similar, aunque en *A. trichiata* los tricomas rígidos son más largos y los tricomas cateniformes del pecíolo no son tan abundantes, además de que las escamas peciolares de hojas adultas en *A. tryonorum* carecen de denticulaciones oscuras en el margen, encontrándose únicamente en las escamas del cayado.

Alsophila tryonorum crece en los bosques de montañas altas del norte de Venezuela y en general en la región andina de Colombia y norte de Ecuador.

Ejemplares examinados:

VENEZUELA. Aragua: Colonia Tovar y alrededores, *Fendler* 49 (pars) (F, GH, MO, US); *Pittier* 9345 (GH, NY, VEN, US); entre El Portachuelo y Ocumare, *Pittier* 11394 (VEN, US), entre Maracay y Choroní, *Pittier* 13902 (GH, VEN, US).

COLOMBIA. Antioquía: Páramo de Sansón, *Hno. Daniel* 3437 (US); La Ceja, *Hno. Daniel* 683 (US); Cundinamarca: Cuesta de Fusagasugá, *Cuatrecasas* 8071 (F, GH, US), 8036 (US); Tolima: Caldas Termalles, Santa Rosa de Cabal, *Dryander* 2742 (US); Honda-Ruiz, prov. de Soledad, *Mayar* 75 (US); Cauca: Popayán, *Yépez* 175 (F, US); Valle del Cauca: 8 Km al Este de Popayán, camino a Parace, 2,000 m, *Tryon* y *Tryon* 5955, (GH); Hoya del Río Digua, *Cuatrecasas* 14982 (F, GH); Putumayo, entre San Francisco y Sachamate, *Euan* 16673 (GH, US); *Dryander* 2902 (F). ECUADOR. Napo: Río Chingual, *Acosta* 13247 (F); *Sodi* (NY); Nanegal, *Sodi* (en 1874) (US); Angamarca, *Sodi* 12/905 (NY).

5. *Alsophila scabriuscula* Maxon

Alsophila scabriuscula Maxon. 1919. Proc. Biol. Soc. Wash. 32: 125.

Tipo: Guatemala, Cubilquitz (Gubilgüitz), von Türckheim, J. Donnell Smith Exsicc. 7806; holotipo US! Isotipo NY!

Ilustraciones: Lám. 13, Fig. 1; Mapas 5, 6.

Pecíolo y raquis con espinas largas y cónicas, abundantemente pubescentes, pubescencia de tricomas largos, densa; pecíolo escabroso al tacto cuando caen los tricomas; escamas peciolares blanquecinas, con una angosta franja central acanelada o un área del mismo color en la base; borde diferenciado; margen denticulado en toda su longitud, con células blanquecinas mezcladas con las denticulaciones oscuras; pinnas angostamente oblongas, acuminadas, hasta de 75 cm de largo y 30 cm de ancho, el par basal reflejo; superficie superior del raquis secundario profundamente bisurcada y densamente pubescente; superficie inferior pubescente y escabrosa con la edad. Pinnulas sésiles, largamente acuminadas, 15 cm de largo por 3 cm de ancho, pinnatisectas hasta 1 mm de la costa; superficie superior de la costa pubescente con tricomas largos y curvos, antrorsos, superficie inferior menos pu-

bescente, escabrosa con la edad y con escasas buladas en la base, además de escasas escamas orbiculares en toda su longitud, ambos tipos fácilmente caedizos; segmentos subfalcados, senos anchos, cuadrangulares a agudos; margen de los segmentos profundamente incisos, lóbulos bidentados; superficie superior de los segmentos escasa y deciduamente pubescente; superficie inferior de costulas y venas pubescente con escasos tricomas, largos y erectos, además de tricomas cortos y adpresos; venas bifurcadas una vez en segmentos fértiles y con uno a dos pares de vénulas pinnadamente dispuestas en segmentos estériles; soros hasta 9 pares.

Esta especie crece en México, Guatemala y Honduras, en sitios sombreados de bosques tropicales húmedos.

5a) variedad *scabriuscula*

Ilustraciones: Lám. 1, Fig. 3; Lám. 2, Fig. 3; Lám. 4, Fig. 4; Lám. 6, Fig. 9; Mapa 5.

Senos entre segmentos fértiles, cuadrangulares, más anchos mientras más cerca se encuentran de la base de la pinnula; costulas y venas con tricomas erectos debajo; segmentos profundamente incisos, lóbulos bidentados; segmentos hasta de 17 mm de largo; venas hasta 12 pares; soros 8 a 9 pares; receptáculo pequeño, con pedicelo corto; parafisos erectos, largos.

Ejemplares examinados:

MÉXICO. Puebla: Xicotepec de Juárez, *Riba* 251 (MEXU); Veracruz: Córdoba, *Fink* 5 (GH, MEXU, MO, NY, US); Orizaba, *Müller* 379 (NY); El Mirador, Huatusco, *Purpus* 16500 (US); Catemaco, *Riba* 98 (MEXU); M. Sousa 2210 (MEXU); Sierra de Chiconquiaco, *Gómez Pompa* y *Riba* 341 (MEXU), Oaxaca: Sierra de Juárez, planta viva en el Jardín Botánico de la U.N.A.M., 907 (MEXU); Carretera de Tuxtepec a Valle Nacional, *Riba* 52 (MEXU). GUATEMALA. Alta Verapaz: Cubilquitz (Gubilgüitz), von Türckheim II-1454 (F, GH, MO, NY, US); 7806 (NY, US); Izabal: cerca de Puerto Barrios, *Stand-*

ley 25112 (GH). HONDURAS. Atlántida: Cerca de San Alejo, *Standley* 7959 (F); Río Tela, arriba de Lancetilla, *Steeves y Ray* 398 (GH, NY).

5b) variedad *guatemalensis* Riba. 1967. *Rhodora*, 69: 68, Fig. 8. Tipo: Guatemala, entre Ixcán y Finca San Rafael, Sierra de los Cuchumatanes, Huehuetenango, *Steyermark* 49417 (F). Ilustraciones: Lám. 13, Fig. 1, Mapa 6.

Senos entre los segmentos fértiles agudos a angostamente cuadrangulares, cóstulas y venas pubescentes por debajo con tricomas largos y algo flexuosos; segmentos crenado-dentados, de 6 a 7 mm de largo, lóbulos escasamente bidentados; venas, 7 a 8 pares; soros 5 a 6 pares, receptáculo sésil, pequeño; parafisos largos y flexuosos.

Ejemplares examinados:

GUATEMALA. Alta Verapaz: entre Cubilquitz y Hacienda Yaxcabnal, *Steyermark* 44829 (GH, US), Izabal: a lo largo de Río Frío, *Steyermark* 39942 (F, US); a lo largo del Río Tameja, *Steyermark* 41802 (GH, US); Sierra del Mico, entre los Amates e Izabal, *Kellerman* 7163 (F); Huehuetenango: Sierra de los Cuchumatanes, *Steyermark* 49417 (F, US).

Aunque las dos variedades se encuentran en la misma región general en Guatemala, son distintas como se demuestra por los caracteres dados en la clave y en las descripciones. Colecciones adicionales en el futuro pueden mostrar que estas variedades no pueden mantenerse, pero tomando en cuenta el material examinado, pueden por ahora quedar como tales. *Alsophila scabriuscula* no puede confundirse con ninguna otra especie de las existentes en Guatemala. *A. swartziana*, de Jamaica y Haití-Santo Domingo es similar a la variedad *guatemalensis*, pero la especie insular tiene tres o cuatro tricomas erectos en la superficie superior de las cóstulas y una escama o tricoma alado entre los soros y la cóstula, sobre las venas.

6. *Alsophila swartziana* Martius

Alsophila swartziana Martius. 1834. Icon. Pl. Crypt. 73, t. 49 (nom. nov. para *Polypodium armatum* Sw., non *Alsophila armata* Martius 1834). *Polypodium armatum* Swartz. 1788. Prodr. Veg. Ind. Occ. 134.

Tipo: Jamaica, Swartz (Herb. Swartz) S; fotografía y fragmento US! Fig. Martius, *op. cit.*, t. 49.

Alsophila armata (Sw.) Presl. 1836. Tent. Pter. 62.

Ilustraciones: Lám. 1, Fig. 4; Lám. 13, Fig. 2; Mapa 7.

Pecíolo espinoso, pubescente con tricomas largos, tempranamente deciduos, densamente cubierto en la base con abundantes escamas blanquecinas, a menudo con una área central oscura, sin delimitación definida, borde diferenciado, margen obscuramente denticulado, con células blanquecinas entremezcladas con los dientes oscuros; raquis distantemente aculeolado en la base, densamente pubescente con largos y rígidos tricomas, eventualmente escabroso; pinnas oblongo-lanceoladas, acuminadas, hasta 65 cm de largo y 24 cm de ancho, las basales más cortas y reflejas; raquis secundario con la misma pubescencia que el raquis primario, pero invariablemente sin espinas, distantemente tuberculado; pinnulas linear-oblongas a deltoideo-lanceoladas, atenuadas, hasta de 12 cm de largo por 2.2 cm de ancho; superficie superior de la costa laxamente pubescente con tricomas cortos y flexuosos; superficie inferior con tricomas largos y tricomas cateniformes también; segmentos herbáceos, hasta de 16 mm de largo y 4 mm de ancho; márgenes revolutos al secarse, ligeramente pinnatifidos (crenado-serrados), lóbulos bidentados (bi a tridentados en ejemplares estériles); superficie superior de las cóstulas con unos pocos tricomas laxos; superficie inferior pubescente con tricomas largos y rígidos y con pequeñas escamas buladas en la base; persistentes; venas 9 a 12 pares, bifurcadas una vez por debajo de la mitad en ejemplares fértiles, bifurcadas una o dos veces en ejemplares estériles, glabras por encima y pubescentes por de-

bajo con tricomas largos y rígidos, además de cortos y adpresos; soros 8-10 pares, pequeños, inframedios, confluentes en la madurez; receptáculos capitados; parafisos abundantes, cateniformes, sobrepasando a los esporangios; en la base de los soros basales siempre se encuentra una pequeña escama bulada o un tricoma alado.

Esta especie se encuentra confinada a las islas de Jamaica e Hispaniola (Santo Domingo); hay ejemplares colectados en Venezuela y Brasil e identificados con este nombre, pero pertenecen a diferentes especies, *Alsophila tryonorum* en Venezuela y *A. birsuta* en Brasil.

Entre las especies americanas *Alsophila swartziana* está cercanamente relacionada con *A. bicrenata*, pero esta última especie tiene glabros el pecíolo y la superficie superior de los segmentos; también hay relación con *A. scabrinscula* var. *guatemalensis*, pero esta variedad no tiene las escamas o tricomas característicos entre el receptáculo de los soros y las cóstulas.

Ejemplares examinados:

JAMAICA. Manchester: 1 milla S.E. de Christiana, *Proctor* 6288 (IJ). Saint Andrew: Hardwar Gap, *Proctor* 4556 (MO), 10164 (F, MO, IJ); *Maxon y Killip* 1261 (F, GH, NY, US); *Gastony* 20 (GH, MEXU); Catherine's Peak, *Chrysler* 1543 (MO), *Eggers* 3634 (US); John Crow Peak, *Watt* 194 (US); Morce's Gap, *Underwood* 1529 (NY, US), *Hatch* 1 (NY); Woodcutter's Gap, *Yuncker* 17543 (F, MO); Portland: ladera S.E. de Caledonia Peak, *Proctor* 22548 (IJ); Saint Thomas: Cinchona, *Fisher* 59 (NY); New Haven Gap, *Underwood* 3133 (NY); Corn Puss Gap, *Proctor* 3995 (MO); arriba de Abbey Green, *Proctor y Ruggles* 5857 (IJ); *A. M. Barry P.* 134 (US); Flamstead y alrededores, Port Royal Mountains, *Maxon* 8699 (GH, NY, US); entre House Hill y Cuna Cuna Gap, *Maxon* 8892 (NY); arriba de House Hill, *Maxon* 9136 (NY); al sur de Macasucker Bump, *Maxon* 9537 (GH, NY); Portland Gap y alrededores, *Maxon* 9804 (GH, NY), 10045 (US); *Jenman* (1874-1879) (NY); *Purdie* 3 (GH); *Hart* (MO 871645 y 1823717); *Sherring* (US

1411196). HAITÍ: Dept. du Nord: Massif du Nord, Bayeaux, Morne Brigaud, *Ekman* 2953 (NY); Saint Louis du Nord, *Leonard y Leonard* 14531 (MO, GH, NY); Dept. de L'Artibonite: Montagnes Noires, *Ekman* 3441 (F); Dept. de l'Ouest: alrededores de Furcy, *Leonard* 4540 (US); Riviere Glacé, *Holdridge* 2209 (F, GH); M. la Selle, Morne Malanga, *Ekman* 5436 (IJ). REPÚBLICA DOMINICANA. Monte Cristi: Cordillera Central, Nunciación, Lagunas de Cenobí, *Ekman* 12728 (NY, US); Monte Gallo, *Ekman* 12912 (US).

7. *Alsophila strigillosa* Maxon

Alsophila strigillosa Maxon. 1922. Contr. U.S. Natl. Herb. 4: 37, t. 11.

Tipo: Cuba Oriental, C. Wright 1062; holotipo YU; fragmento del holotipo US!; isotipo GH!

Ilustraciones: Lám. 1, Fig. 5; Lám. 6, Fig. 10; Lám. 14, Fig. 1; Mapa 8.

Pecíolo hasta de 90 cm de largo, escosamente espinoso en el lado abaxial, densamente paleáceo en el lado adaxial; escamas blanquecinas, con una área oscura en o cerca de la base, borde diferenciado, margen con denticulaciones oscuras muy escasas; pubescencia del pecíolo escasa, tricomas fácilmente caedizos, dejando una pequeña cicatriz oscura, raquis escasamente pubescente, aculeolado; espinas casi ausentes, pinnas oblongo-ovadas a angostamente oblongas, acuminadas, hasta de 50 cm de largo y 18 cm de ancho; superficie inferior del raquis secundario distantemente muricada y casi glabra; pinnulas abiertas, linear-oblongas y atenuadas, hasta de 10 cm de largo y 1.5 cm de ancho, pinnatisectas hasta 0.5 mm de la costa; costas con abundantes tricomas cateniformes en la superficie inferior, además de escasos tricomas rígidos en ejemplares estériles; segmentos angostamente oblongos, subfalcados, redondeados en el ápice, aserrados, lóbulos bidentados; superficie superior de la cóstula con 2 a 4 tricomas largos y rígidos, con escamas buladas

en la base, éstas con una proyección filiforme en el ápice, persistentes; venas hasta 11 pares, bifurcadas cerca de la base, glabras por encima, con tricomas cortos y adpresos por debajo; soros hasta 9 pares, pequeños, situados en la bifurcación de las venas; receptáculos capitados, pedicelados; parafisos delgados, flexuosos y de 2 veces el largo de los esporangios.

Esta especie ha sido colectada dos veces únicamente en Cuba Oriental, y he podido examinar siete ejemplares de la colección tipo. Además de ésta, Maxon cita un ejemplar, Wright 891, en el Eaton Herbarium (YU) colectado entre 1856 y 1857, que contiene una pinna de *Cyathea arborea* y una pinna de *Alsophila strigillosa*.

Esta especie es una de las mejor definidas del grupo estudiado en este trabajo, como se ve por los caracteres dados en la clave. Parece estar relacionada con *A. swartziana* por la similitud del borde y el margen de las escamas peciolares y la pubescencia de la superficie superior de los segmentos, con unos cuantos tricomas rígidos en la cóstula.

Los únicos ejemplares examinados pertenecen a la colección tipo, Wright 1062 (YU, GH, US).

8. *Alsophila hirsuta* (Presl) Kze.

Alsophila hirsuta (Presl) Kze. 1834 Linn. 9: 98.

Cyathea hirsuta Presl, Delic. Prag. p. 190. 1822.

Tipo: Brasil, Río de Janeiro, Corcovado.

Holotipo, Pohl sin número (PR o PRC; fragmento NY!).

?*Alsophila hirsuta* Klf. Enum. 249. 1824. "Brasilia".

Ilustraciones: Lám. 6, Fig. 2; Mapa 9.

Pecíolo glabro, espinoso, las espinas cortas y delgadas; escamas peciolares blanquecinas, el borde angosto, muy ligeramente diferenciado, margen con denticulaciones oscuras, contiguas y oblicuas; raquis glabro con cortas y escasas espinas en la base y pubescente (glabro con la edad) hacia el

ápice; pinnas angostamente oblongas, acuminadas, hasta de 60 cm de largo y 18 cm de ancho; raquis secundario glabro o ligeramente pubescente hacia el ápice. Pinnulas sésiles, largamente acuminadas, 10 cm largo por 1.5 cm de ancho, pinnatisectas hasta 1 mm de la costa; superficie superior de la costa pubescente con tricomas largos, sin escamas buladas; segmentos linear-lanceolados, suboblicuos, 7 mm de largo, con el margen revoluta profundamente inciso y los lóbulos agudamente bidentados; superficie superior de los segmentos pubescente en las cóstulas y venas con tricomas largos y flexuosos; superficie inferior pubescente en menor grado también en cóstulas y venas; venas 10 a 12 pares, bifurcadas una vez en segmentos fértiles y bifurcadas una o dos veces en segmentos estériles; soros 8 a 10 pares, medios, pequeños, situados en la bifurcación de las venas, tricomas alados a menudo presentes en la base del receptáculo; parafisos más largos que los esporangios, rojizos en la base.

Esta especie se conoce solamente en Brasil, en algunas áreas de los Estados de Minas Gerais, Río de Janeiro, Sao Paulo y una sola colección de Santa Catarina. Su relación parece ser con *Alsophila rufa* y se discute bajo dicha especie. *A. hirsuta* y *A. rufa* han sido consideradas como sinónimos por muchos autores. El tipo de la primera en Leipzig probablemente se destruyó en la II Guerra Mundial y no se ha visto ningún ejemplar auténtico.

Ejemplares examinados:

BRASIL. Minas Gerais: Distrito de Caran-gola, Camino de Areponga a Fazenda da Grama, Mexia 4239 (F, GH, MO, US); Ilhéu, Fazenda da Tabunha, Mexia 4956 (F, GH, MO). Río de Janeiro: lado SE del monte Itatiaia, Tryon y Tryon 6672 (GH); Petrópolis, Tryon y Tryon 6746 (GH); Guanabara, Serra Carioca, Occhioni 4 (NY); Río de Janeiro, Pohl (NY), Glazion 954 (NY); Serra dos Orgaos, Glazion 1708 (US), Brade 16486 (MO, NY) Teresópolis, Brade 8967 (NY); Morro do Retiro, Luetzelburg 6929 (US); Corcovado, Glazion 381, 1004 (P); Gavia, Glazion 984 (P); Tijuca, Glazion (P); Gaudichaud 23,

188, 208 (P); *Burchell* (F); *Riedel* (GH); São Paulo: Serra do Mar, *Lüderwald* 903 (NY) Alto da Serra, Est. Biológica, *Lemos* 17811 (NY); Ipiranga, *Edwall* 6413 (NY), Santa Catarina: Joinville, *Müller* (*Rosenstock exsicc.* 331) (US).

9. *Alsophila rufa* Fée

Alsophila rufa Fée. 1869. Cr. Vasc. Br. I: 166. t. 39, f. 1. 1869.

Tipo: Brasil, Río de Janeiro. Lectotipo: *Glaziou* 2291 (hoja II) (P!)

Ilustraciones: Lám. 5, Fig. 3; Lám. 6, Fig. 7; mapa 10.

Pecíolo glabro, con espinas largas y curvas; escamas peciolares blanquecinas, el borde bien diferenciado y muy frágil, margen obscuramente denticulado con células blanquecinas entre las denticulaciones obscuras; raquis espinoso, pubescente cerca de la base, con el tiempo escabroso. Pinnas oblanceoladas, 70 cm de largo por 8 cm de ancho; raquis secundario pubescente con tricomas simples, escabroso con la edad; pinnulas linear-lanceoladas, largamente acuminadas, 14 cm de largo por 2.8 cm de ancho; superficie inferior de la costa pubescente con tricomas largos. Segmentos linear-lanceolados, más anchos en la base, 1.5 cm de largo, borde profundamente pinnatifido, lóbulos bi a tridentados; venas 11 a 13 pares, en ocasiones bifurcadas o típicamente con tres vénulas; soros 10 pares o menos, ocasionalmente dos en una vena, grandes, globosos; a menudo se encuentran tricomas alados o escamas sub-buladas en la base del receptáculo; parafisos más largos que los esporangios, rojizos en la base.

Hasta donde se sabe, esta especie ha sido colectada únicamente en los estados de Río de Janeiro, São Paulo y Minas Gerais en Brasil y aparentemente es muy escasa.

Ejemplares examinados:

BRASIL. Río de Janeiro: Serra dos Orgaos, *Rose* y *Russell* 20762 (NY, US); Serra da Estrela (Meio da Serra), *Brade* 19839

(NY), *Smith* y *Brade* 2280 (F, GH, US); Río de Janeiro, *Glaziou* 2291 (hoja I), 2292 (P); fotografía (US); São Paulo: Morro das Pedras, Iguape, *Brade* sin número (US); Minas Gerais: Juiz de Fora, Ubá, *Glaziou* 2292 (isoparatipo, P).

Las colecciones *Glaziou* 2291 y *Glaziou* 2292 son mencionadas por Fée como sintipos de *Alsophila rufa*.

Glaziou 2291 está representado por dos hojas de herbario; la hoja I (Herb. Fée ex Herb. E. Cosson) tiene la porción basal de una pinna fértil de *A. rufa* y un pecíolo de otra especie no identificada y por lo tanto debe ser eliminada para propósitos de tipificación; La hoja II de *Glaziou* 2291 (ex Herb. E. Cosson) tiene una pinna estéril y la porción apical de una pinna fértil (probablemente de la pinna contenida en la hoja I de *Glaziou* 2291), ambas pertenecientes a *Alsophila rufa* y aquí se selecciona como lectotipo de esta especie.

Glaziou 2292 (Herb Mus. Paris ex Herb. *Glaziou*) tiene un pecíolo y una pinna estéril de *A. rufa* y tiene el estado de isoparatipo.

Aparentemente *Alsophila hirsuta* es la especie más cercana a *A. rufa*, pero esta última tiene las escamas peciolares con denticulaciones oscuras más largas y el borde diferenciado más ancho que *A. hirsuta*; además, los segmentos en la especie descrita son más grandes y las venas fértiles tienen 3 vénulas, al menos en las pinnulas de la mitad basal de las pinnas.

10. *Alsophila conjugata* Spruce

Alsophila conjugata Spruce. Hooker & Baker. 1896. Syn. Fil. 37.

Tipo: Ecuador, Chimborazo, *Spruce* 5745 no 4745, como se cita en Hooker, Sp. Fil. Holotipo K; fragmento del holotipo US!

Ilustraciones: Lám. 5, Fig. 2; Lám. 6, Fig. 11; Mapa 11.

Pecíolo grueso, ligeramente pubescente cuando joven y glabro con la edad, armado con espinas cónicas de tamaño variable, es-

camas peciolares largas, alcanzando 4 cm de largo y 9 mm de ancho, con un centro oscuro y borde blanco diferenciado, margen sin denticulaciones oscuras, o si éstas existen, muy escasas; raquis glabro, liso, hacia el ápice algo pubescente o escabroso, ocasionalmente glauco, así como el peciolo; segmentos coriáceos, escasamente pubescentes por encima con tricomas cortos y flexuosos, glabros con la edad, crenado-dentados, lóbulos bidentados; margen revuelto en las hojas fértiles; superficie inferior de cóstulas y venas pubescentes, cóstulas con tricomas largos y flexuosos y tricomas cateniformes, venas con tricomas cortos y adpresos; cóstulas con abundantes escamas buladas y orbiculares; venas profundamente impresas por encima y realizadas por debajo; receptáculo pedicelado, grande, capitado; paraquis más largos que los esporangios, atenuados, flexuosos y abundantes.

Esta especie es exclusivamente andina en su distribución y es la más ampliamente distribuida en el grupo; se encuentra desde el norte de Colombia hasta Bolivia, siempre en bosques húmedos, cañadas, barrancas o a lo largo de ríos, con una distribución altitudinal que varía de 650 metros en Perú, a 2,800 metros en Colombia.

Morfológicamente, *Alsophila conjugata* está relacionada con *A. tryonorum* y *A. stipularis*. Con *A. tryonorum* la relación está dada por las escamas peciolares sin denticulaciones oscuras o extremadamente escasas y en la pubescencia de la superficie inferior de cóstulas y venas.

Alsophila stipularis se distingue fácilmente de *A. conjugata* por sus escamas peciolares con abundantes denticulaciones oscuras y *A. tryonorum* por su peciolo densamente pubescente.

Aunque Hooker y Baker en *Synopsis Filicum* citan el número de la colección tipo de Spruce como 4745, este dato es un error. La Dra. F. M. Jarrett, conservadora de pteridofitas del Herbario Kew ha informado que el número correcto es 5745. (com. pers.)

Ejemplares examinados:

COLOMBIA. Norte de Santander: Región del Sarare, Cuatrecasas 12952 (F, GH, US);

Boyacá: entre Moniquirá y Arcabuco, *Arbeláez* y *Cuatrecasas* 8163 (F, US); Antioquia: San Pedro, *Hno. Daniel* 1237 (US); Santa Elena, Medellín, *Hno. Henri-Stanislaus* 1702 (US); Huila: 35 Km E. de Popayán, *Tryon* y *Tryon* 5970 (GH); Guadalupe, Resina, *Arbeláez* y *Cuatrecasas* 8372 (F, US); Andalucía, *Woronow* y *Juzepczuk* 5801 (US); Cauca: Popayán, *Arbeláez* y *Cuatrecasas* 6097 (GH, US); *Lehman* 6961 (F, GH, US); Caquetá: Sucre, cerca del Río Hacha, *Cuatrecasas* 9206 (US); Nariño: Altiquier, *Ewan* 16882 (GH); Putumayo: Valle de Sibundoy, *Cuatrecasas* 11656 (US); *Schultes* 3276 (GH, MO); *Bristol* 402 (GH); *Soejarto* 1543, 1581 (GH). ECUADOR. Pichincha: Cotacachi, *Sodiño* sin número (US 1196969); Andes de Quito, *Sodiño*, cinco ejemplares sin número (F 484538, MO 840199 y 840200, US 73914 y 73915); sin localidad: "in Andibus Ecuadorensis", *Spruce* 5427 (GH, NY); "crescit in silv. subtrop. et suband". *Sodiño* (A, MO 1822178); Chimborazo, *Spruce* 5745 (US). PERÚ. Loreto: entre Tingo María y Pucallpa, *Aguilar* 848 (GH); Huánuco: Yurac-yacu, *Riddout* (GH, US 13053); Junín: Valle de Chanchamayo, *Schunke* 86 (F); Hda. *Schunke*, arriba de San Ramón, *Schunke* A. 142, (US), *Killip* y *Smith* 24643 (F, GH, US), *Macbride* 5799 (F, US); Cuzco: Quispicanchis, *Huajllumbe*, *Vargas* 14583 (GH); Urubamba, cerca de Macchu Picchu, *Tryon* y *Tryon* 5411 (F, GH, US); Paucartambo, *Vargas* 147181/2 (GH). BOLIVIA. La Paz: Coroico, Nord Yungas, *Buchtien* 3594 (NY, US); Valle de Tipuani, Hda. Casana, *Buchtien* 7031 (GH, US); Bang, sin localidad específica (La Paz?) 2429 (F, GH, MO, US).

11. *Alsophila stipularis* Christ

Alsophila stipularis Christ, 1904. Bull. Herb. Boiss. II. 4: 958.

Tipo: Costa Rica, Werckle sin número (entre 1901 y 1905), holotipo P, isotipo US!

Alsophila ichthyolepis Christ, 1906. Bull. Herb. Boiss. II. 6: 186, 1906.

Sintipos: Costa Rica, Tonduz 12527 P, isosintipo NY! Fotografía US!, Werckle 57P, Werckle sin número P.

Ilustraciones: Lám. 5, Fig. 7; Lám. 6, Fig. 3; Lám. 14, Fig. 2; Mapa 12.

Pecíolo hasta de 80 cm de largo, glabro, deciduamente paleáceo, armado con espinas cortas; escamas peciolares lanceolado-atenuadas con ápices filiformes, centro moreno oscuro, borde angosto y blanquecino, margen con denticulaciones oscuras, contiguas, con escasas células blanquecinas entre ellas; hojas ovadas, abruptamente acuminadas, hasta de 3 m de largo y 1.5 m de ancho, bipinnado-pinnatífidas; raquis distantemente muricado hacia la base, glabro o ligeramente pubescente, con escamas grandes, ovales y deciduas; pinnas numerosas, sésiles, las basales opuestas y reflejas, oblongas, acuminadas; raquis secundario densamente pubescente por encima, por debajo distantemente muricado y deciduamente pubescente, pronto glabro; pinnulas sésiles, las basales normalmente reducidas, las medias hasta de 15 cm de largo por 3 cm de ancho, linear-oblongas a oblongo-lanceoladas, largamente atenuadas; superficie inferior de la costa pubescente con abundantes tricomas catenados; segmentos lineares, hasta de 16 mm de largo por 2.5 mm de ancho, falcados, profundamente pinnatífidos, los lóbulos ligeramente aserrados; superficie superior de costulas y venas con tricomas cortos, flexuosos y frágiles; superficie inferior pubescente con tricomas largos y cateniformes; escamas buladas abundantes en la base de las costulas, por debajo; venas hasta 16 pares, bifurcadas cerca de la mitad o con tres ramas; normalmente se encuentra una escama bulada o un tricoma alado cerca de la base de las venas; soros pequeños, cerca de la costula, hasta 14 pares, receptáculo capitado, con pedicelo corto; parafisos septados e inflados, más largos que los esporangios.

Alsophila stipularis crece en las regiones montañosas altas de Costa Rica y Panamá entre 1 000 y 2 000 metros. Esta especie parece estar relacionada con *A. conjugata* por la glabrescencia de los ejes principales

de la hoja (pecíolo, raquis y raquis secundario). Las escamas peciolares, sin embargo, son bastante diferentes, pues en *A. stipularis* tienen un margen con denticulaciones oscuras contiguas.

Uno de los ejemplares originalmente citados por Christ en la descripción de *Alsophila ichthyolepis* debe ser excluido de los sintipos. Este es el ejemplar Pittier 9469, que pertenece a *A. trichiata*, como es indicado por Maxon (1922) en su descripción de esta última especie.

Ejemplares adicionales examinados:

COSTA RICA. Alajuela: Zarcero, camino a Ciudad Quesada, Nisman 65, 66, 68 (GH); cerca de Zapote, Scamman 7593 (GH); Cartago: arriba de Tres Ríos, Scamman y Holdridge 7875 (GH); entre Turrialba y Juan Viñas, Holm e Iltis 139 (A, MO); Heredia: alrededor de Coliblanco (Cariblanco), Maxon 302, 313 (NY; Nisman 118 (GH); Vara Blanca, Maxon y Harvey 8259 (GH), Nisman 4 (GH); Cinchona, arriba del Valle de Sarapiquí, Scamman 7592 (GH); Weber 6100 (GH); cerros de Zurquí, N.E. de San Isidro, Standley y Valerio 50704 (US); San José: Tonduz 14527 (MO) (probablemente el número correcto de este ejemplar es 12527, siendo un isosintipo); Maxon 459 (NY); Scamman 7591 (F, GH); San Isidro del General, Lems 5033 (NY), Scamman 5882 (GH); Las Nubes, Scamman 7009 (GH); cerca de La Paz, Scamman y Holdridge 7874 (GH); Werckle sin número (1901-1905) (NY); entre San Vito de Java y Villa Neilly, Nisman 143 (GH). PANAMÁ. Chiriquí: arriba de El Boquete, Maxon 5687 (GH, NY).

12. *Alsophila pansamalana* Maxon

Alsophila pansamalana Maxon. 1922. Contr. U.S. Natl. Herb. 24:40.

Tipo: Guatemala, Pansamalá, J.D. Smith 1008 US!

Ilustraciones: Lám. 5, Fig. 9; Lám. 6, Fig. 1; Lám. 15, Fig. 1; Mapa 13.

Pecíolo glabro, armado con espinas cortas; escamas peciolares bicoloras, centro obscuro, borde angosto, blanquecino, diferenciado, margen con denticulaciones oscuras contiguas; raquis brillante, glabro, con espinas delgadas y tiesas hasta de 4 mm largo; pinnas abiertas, hasta de 70 cm de largo, las basales reflejas; raquis secundario liso o algo escabroso por las escasas bases persistentes de los tricomas; pinnulas cercanas, lineares a linear-oblongas, largamente acuminadas o atenuadas en el ápice, hasta de 13 cm de largo y 2.5 cm de ancho; superficie inferior de la costa pubescente con tricomas rígidos y cateniformes; segmentos herbáceos, lineares a linear-oblongos, hasta de 14 mm de largo por 4.5 mm de ancho, falcados, ligeramente pinnatífidos, los lóbulos bidentados en ejemplares fértiles o serrulados en ejemplares estériles, con 2 a 3 pares de vénulas pinnadamente dispuestas; superficie superior de los segmentos glabrescente, superficie inferior de cóstulas y venas con tricomas cortos y adpresos, cóstulas además con tricomas largos y rígidos, con una a varias escamas buladas cerca de la base; soros pequeños, cerca de la cóstula; receptáculo capitado; parafisos delgados y cortos.

Esta especie está confinada a Guatemala, a alturas que varían entre 1,000 y 2,000 metros; en los ejemplares de herbario y la descripción original no hay datos respecto a su habitat. La especie más cercana aparentemente es *Alsophila scabriuscula*, de la que se distingue fácilmente por el raquis glabro, siendo muy pubescente o escabroso al tacto en esta última especie.

Ejemplares examinados:

GUATEMALA. Alta Verapaz: Cobán, *von Türckheim* II-2088 (F, GH, MO, NY, US); Chihob, *Johnson* 693 (F, GH, NY, US), 969 (GH, MO, US); Pansamalá, J. D. *Smith* 1008 (US); Huehuetenango: cerca de Mazbal, Sierra de los Cuchumatanes, *Steiermark* 48761 (F, US); Quezaltenango: entre Sta. María de Jesús y Calahuachi, *Steiermark* 33399, 33572 (F, US); San

Marcos: laderas al N.O. del Volcán Tajomulco, *Steiermark* 36727 (US).

13. *Alsophila bicrenata* (Liebm.) Fourn.

Alsophila bicrenata (Liebm.) Fourn. 1872. Mex. Pl. Cript. 134.

Cyathea bicrenata. Liebm. 1849. Danks. Vid. Selsk. Skrivt. V. 1: 289.

Tipo: México, entre Totontepec y Trapiche de la Concepción, Oaxaca, Liebmann. Fotografía del holotipo, US!, isotipo US! (591284), fragmento ex Kew, NY!

Ilustraciones: Lám. 1, Figs. 2, 8, 9; Lám. 2, Figs. 1, 2; Lám. 3, Figs. 1, 3; Lám. 5, Figs. 6, 8; Lám. 15, Fig. 2; Mapa 14.

Pecíolo grueso, glabro o escasamente pubescente, la superficie lisa, pero con abundantes espinas cónicas y agudas; escamas peciolares blanquecinas, con una franja angosta, acanelada o un área más oscura en la base; borde diferenciado, margen de la escama con células blanquecinas entre las denticulaciones oscuras; hojas aovadas, bipinnado-pinnatífidas, raquis pubescente o escabroso con la edad, espinoso en la base; pinnas sésiles oblongo-lanceoladas, acuminadas, hasta de 20 cm de ancho; superficie superior del raquis secundario densamente pubescente, superficie inferior pubescente y escabrosa con la edad, los tricomas a menudo con el extremo distal curvo, pinnulas sésiles, linear-lanceoladas, atenuadas, hasta de 1.5 cm de ancho; costa pubescente en la superficie inferior; segmentos papiráceo-herbáceos, suboblicuos, 9 mm de largo por 2.5 mm de ancho, con márgenes revolutos, éstos profundamente crenado-dentados, los lóbulos bidentados; cóstulas glabras por encima, y por debajo pubescentes con tricomas adpresos y erectos, con abundantes y persistentes escamas buladas en la base de las cóstulas; venas hasta 11 pares, bifurcadas una vez poco más allá de la mitad de su longitud, pubescentes con tricomas cortos y adpresos, no hay tricomas largos; soros 6 a 8 pares, pequeños; receptáculos pequeños, pedicelados, capitados; parafisos delgados, agudos,

deciduos, algo más largos que los esporangios.

Esta especie está confinada a México, de Veracruz a Guerrero y al sur hasta Chiapas. Crece en sitios sombreados en bosques tropicales húmedos, entre 1,000 y 2,000 metros de altitud.

Alsophila bicrenata está cercanamente relacionada con *A. scabriuscula* var. *scabriuscula*: las escamas peciolares en ambos taxa tienen la misma estructura general y el hábito vegetativo es muy similar. *A. bicrenata* tiene el pecíolo glabro o muy ligeramente pubescente, pero al caer los tricomas, la superficie queda lisa; la superficie inferior de las venas carece de tricomas largos y los senos intersegmentales son agudos o redondeados, además de que presentan las escamas buladas persistentes en la base de las cóstulas, a veces cubriendo la mitad basal de las mismas. La venación no ofrece un carácter estable en ejemplares estériles; las venas pueden estar bifurcadas una sola vez o llevar hasta dos pares de vénulas.

Ejemplares examinados:

MÉXICO. Puebla: Villa Juárez (Xicotepec de Juárez), Tryon y Tryon 5123 (MO), Knobloch 701 (US), Riba 9, 93, 252 (MEXU); Huauclilla, Herrera (MEXU); Veracruz: Jalapa, Trelease 8103 (MO), Pringle 8174 (GH), Montgomery y Root 8907a (GH); Coscomatepec, Kempton y Collins (US), Sierra de Chiconquiaco, Gómez Pompa y Riba 418 (MEXU); Orizaba, Cuautlancillo, Copeland 13 (GH, MEXU); El Mirador, Purpus 16499 (US); Huatusco, Herrera y Riba, planta viva en el Jardín Botánico de la U.N.A.M. 1245 (MEXU), Riba 257 (MEXU); Orizaba, Cerro de San Cristóbal, Hernández y Sharp X-1161 (US); Guerrero: Chilacayote, Mina, Hinton 14185 (F, GH, MO); Oaxaca: Teotitlán del Camino, Huautla de Jiménez, Smith et al. 4139 (MEXU), entre Totontepec y Trapiche de la Concepción, Liebmann (NY, US); Chiapas: Finca Irlanda, Purpus 7221 (US).

DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES

Como se ha visto en páginas anteriores, las diferencias específicas en este grupo están dadas por caracteres microscópicos, pues la morfología macroscópica de las especies no ofrece diferencia digna de tomarse en consideración. Esto mismo sucede prácticamente en toda la familia Cyatheaceae, con pocas excepciones, tales como *Cnemidaria* (*Hemitelia* spp.) con hojas pinnado-pinnatífidas. En las especies del grupo en estudio las diferencias están dadas básicamente por el tipo de pubescencia y el sitio donde se hallan los tricomas; en una sola especie, por el tipo peculiar de parafisos (*Alsophila nesiotica*); dos especies sudamericanas se pueden diferenciar de las demás por la ausencia de denticulaciones oscuras en las escamas de pecíolos adultos (*A. tryonorum* y *A. conjugata*).

El concepto de especie que se ha adoptado en este trabajo está definido por la existencia de especies simpátricas muy cercanas entre sí en cuatro áreas bien definidas

dentro del área general de distribución (Mapa 15): las Antillas Mayores (*Alsophila swartziana* y *A. estelae*), sur de México (*A. scabriuscula* var. *scabriuscula* y *A. bicrenata*), región andina (*A. tryonorum* y *A. conjugata*) y Brasil (*A. hirsuta* y *A. rufa*). La discontinuidad morfológica existente entre estos pares de especies se podría tomar como reflejo de un cierto margen de variación dentro de una misma especie, lo que quedaría demostrado por la existencia de individuos intermedios entre los dos extremos de dicho margen, pero los individuos de estas especies simpátricas, hasta donde he visto en el campo en dos de las áreas, y en las otras dos por la comparación de ejemplares de herbario, no tienen estas variaciones ni tenemos razones para suponer que se entrecruzan, aunque esto último es bastante probable que se pueda efectuar experimentalmente.

Por lo mencionado anteriormente nos hemos decidido en forma definitiva a con-

siderar como buenas especies a cada una de las integrantes de los pares de especies simpáticas, más que a dar a algunas de ellas categoría varietal.

Las cinco especies restantes, si bien en el caso de *Alsophila pansamalana* y *A. stipularis* se encuentran en la misma área geográfica, no están relacionadas en forma tal que pueda considerárseles como simpáticas; *A. trichiata* se presenta claramente separada del resto de las especies de Centro y Sudamérica por su rango altitudinal, localizado en las partes bajas de las montañas (1,000 metros o menos) y *A. strigillosa* y *A. nesiotica* son especies insulares con inciertas relaciones directas con otras especies del grupo.

Para definir el centro de distribución de este grupo es necesario buscar las especies primitivas o en último caso las menos evolucionadas. Para esto hemos tomado como base caracteres morfológicos de algunas especies primitivas de la familia, entre las que destacan principalmente *Lophosoria quadripinnata* y *Alsophila macarenensis*. Los principales caracteres que consideramos primitivos son: pecíolo pubescente, borde de las escamas peciolares no diferenciado, margen de las escamas peciolares sin denticulaciones oscuras, receptáculo soral sésil, parafisos simples y soros basales situados en la bifurcación de las venas.

Tomando en consideración lo anterior, las especies más primitivas serían en primer lugar las especies andinas *Alsophila conjugata* y *A. tryonorum*, siendo ésta última la que presenta el conjunto más primitivo de caracteres. En el mismo grado de evolución encontramos a *Alsophila trichiata* de Centro-

américa y partes bajas cercanas a la costa de Colombia y Venezuela.

Siguiendo en esta forma los niveles evolutivos, supongo, en forma meramente especulativa, que el centro de distribución de las especies estudiadas se encuentra en la región andina, (Mapa 15) región que presenta un gran número de especies de ciataceas. De aquí se seguiría una línea de migración hacia el norte por Centroamérica hasta México y las Antillas, habiendo sido alcanzadas estas últimas probablemente desde Centroamérica (Chrysler 1948), derivándose del mismo tronco que las especies que alcanzaron México, debiéndose la estrecha relación entre dos de las especies antillanas y las especies mexicanas a una evolución paralela.

El grupo alopatrico que se encuentra en Brasil probablemente emigró por el sur como derivado de las especies de la región andina, las que alcanzan su límite austral en la zona montañosa de Bolivia. Por lo que se refiere a *Alsophila nesiotica*, especie endémica a la Isla del Coco, en el Océano Pacífico, bien pudo derivarse del grupo representado por *Alsophila trichiata* en la parte baja de la vertiente occidental de la zona andina.

Al observar el mapa general de distribución (Mapa 15), se puede apreciar una región en Centroamérica, concretamente, Nicaragua y República del Salvador, sin representantes de este grupo; sin embargo, este hecho se debe seguramente a falta de colectas en esa región, ya que en los herbarios se carece casi por completo de material pteridológico representante de esos lugares.

LITERATURA CITADA

- BOWER, F. O. 1926. *The Ferns*. II. Cambridge, The University Press.
- BROWN, R. 1810. *Prodromus Florae Nova Hollandiae*. 158.
- COPELAND, E. B. 1947. *Genera Filicum. The Genera of Ferns*. Chronica Botanica. Waltham, Mass.
- CHIARUGI, A. 1960. Tavole Cromosomiche delle Pteridophyta. *Caryologia*, 13 (1): 27-150.
- CHRISTENSEN, C. 1906. *Index Filicum*. Hafniae.
- CHRYSLER, M. A. 1948. Origin of the West Indian Fern Flora. *Am. Fern J.* 38: 135-142.
- FABBRI, F. 1963. Primo Supplemento alle Tavole Cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. *Caryologia*, 16 (2): 237-335.
- , 1965. Secondo Supplemento alle Tavole Cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. *Caryologia*, 18 (4): 675-731.

HOLTUM, R. E. 1957. The Scales of the Cyathea-ceae. *Kew Bull.* N° 1.

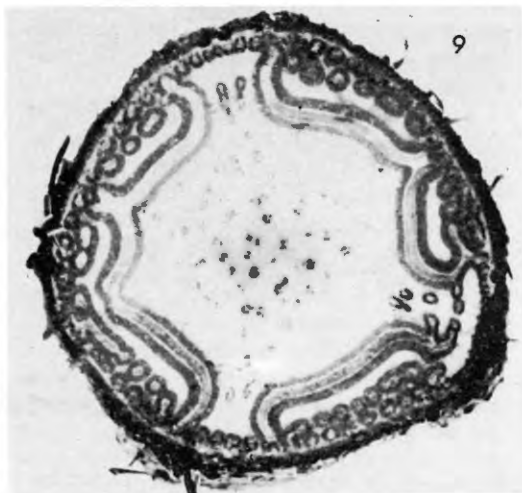
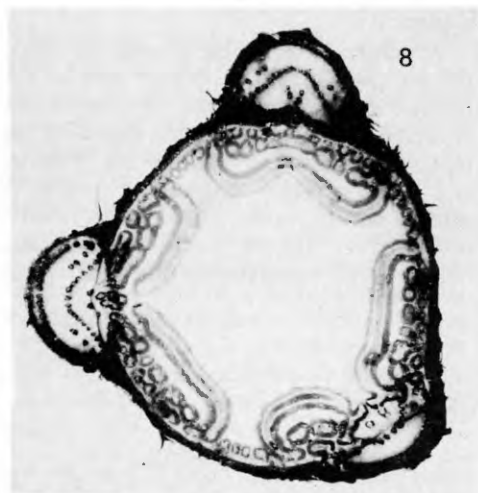
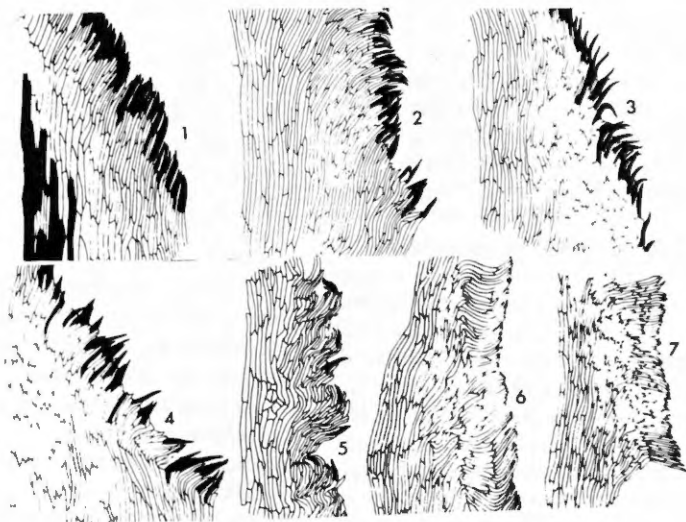
HOLTUM, R. E. & SEN, U. 1961. Morphology and Classification of Tree Ferns. *Phytomorphology* 11: 4.

LANJOUW, J. & STAFLEU, F. A. 1964. Index Herbariorum. 5th. Ed. *Regnum veg.* 31. Netherlands.

MAXON, W. R. 1922. The North American Species of *Alsophila* grouped with *A. armata*, in *Studies of Tropical American Ferns-7. Contr. U.S. Natn. Herb.* 24 (2).

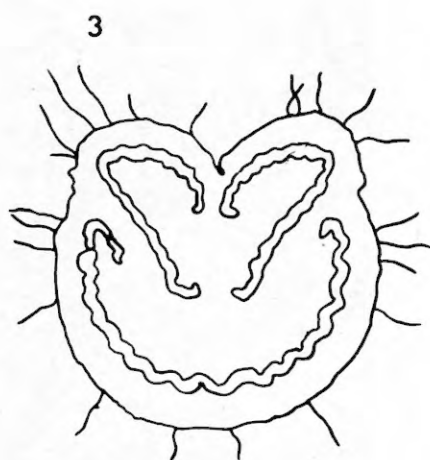
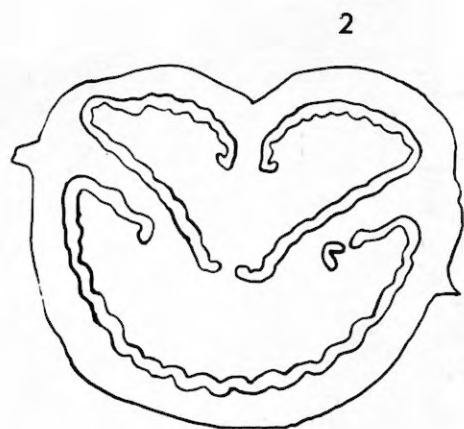
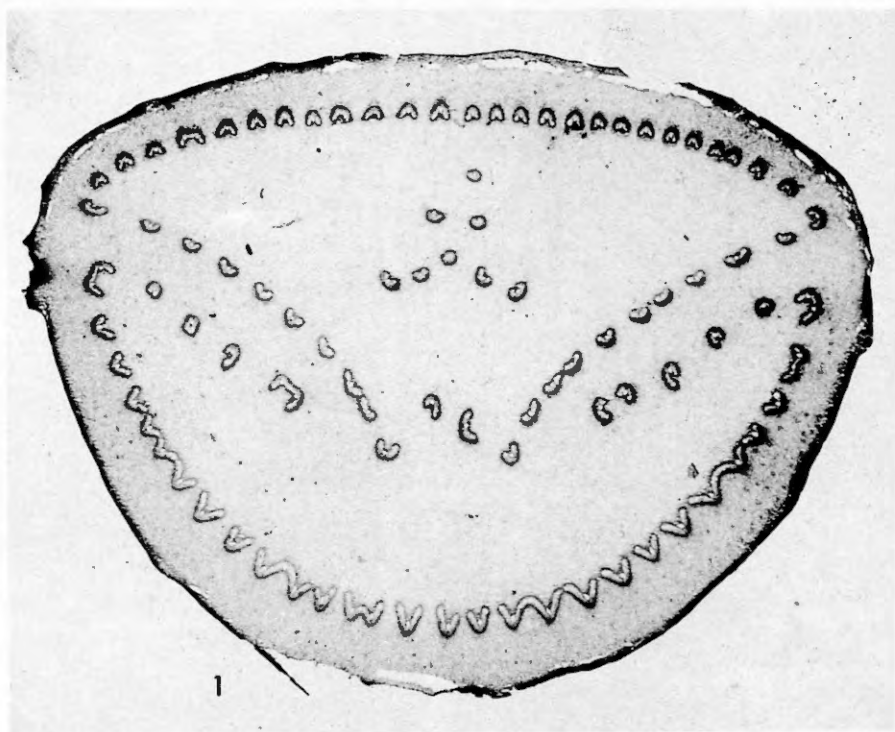
REICHENBACH, H. G. L. 1828. *Conspectus regni vegetabilis per gradus naturales evoluti.* Lipsiae.

SCHOTT, H. W. 1834. *Genera Filicum.* Vindobonae.



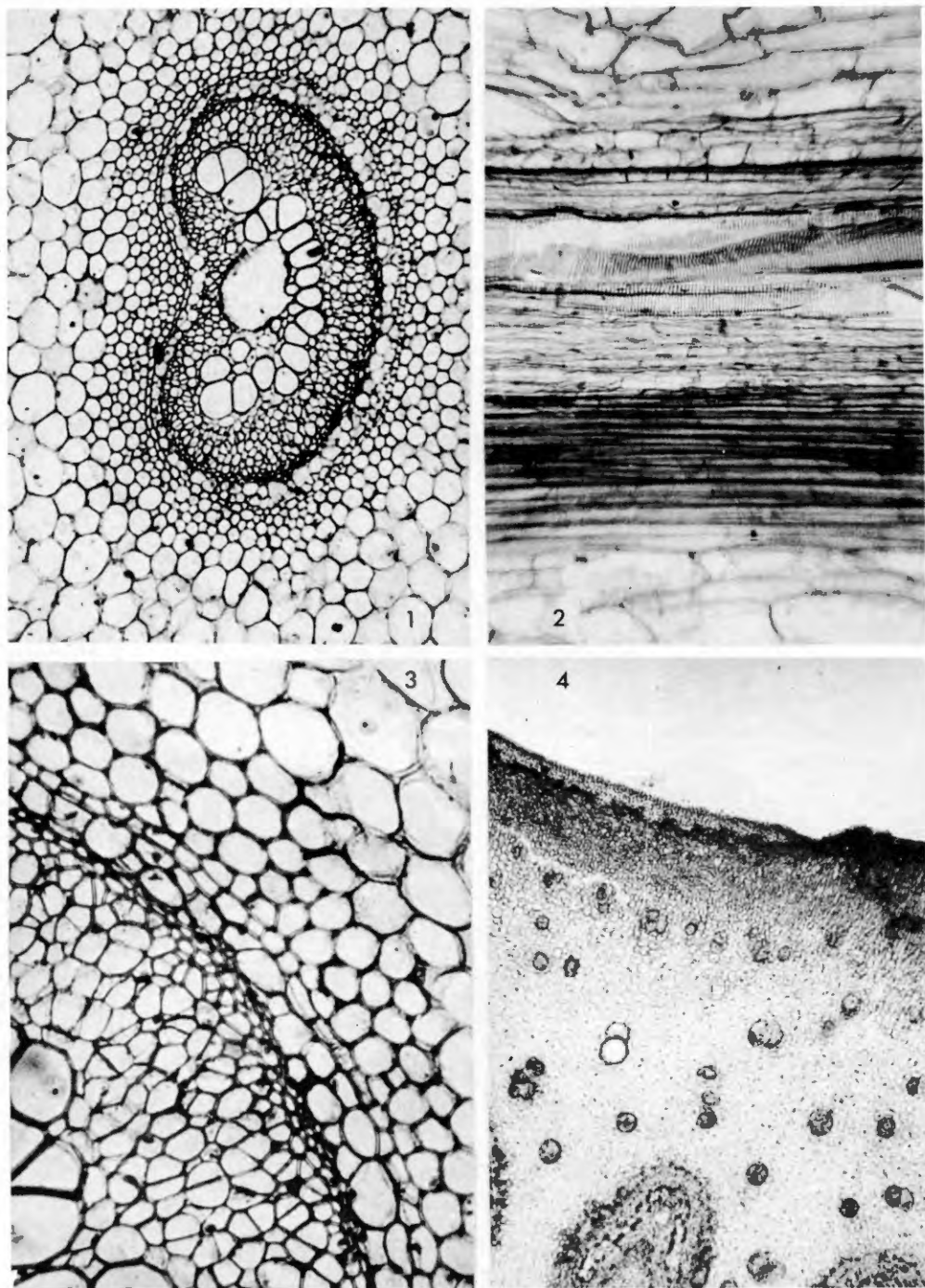
LAMINA 1

Figs. 1-7. borde de las escamas peciolares (x15). 1. *Alsophila trichiata*; 2. *A. bicrenata*; 3. *A. scabriuscula* var. *scabriuscula*; 4. *A. swartziana*; 5. *A. strigillosa*; 6. *A. nesiotica*; 7. *A. tryonorum*. Figs. 8-9. corte transversal de tronco de *A. bicrenata* a niveles superior y medio respectivamente. mostrando meristeles, haces medulares y salida de los haces peciolares (aprox. $\frac{1}{2}$) (Riba 257).



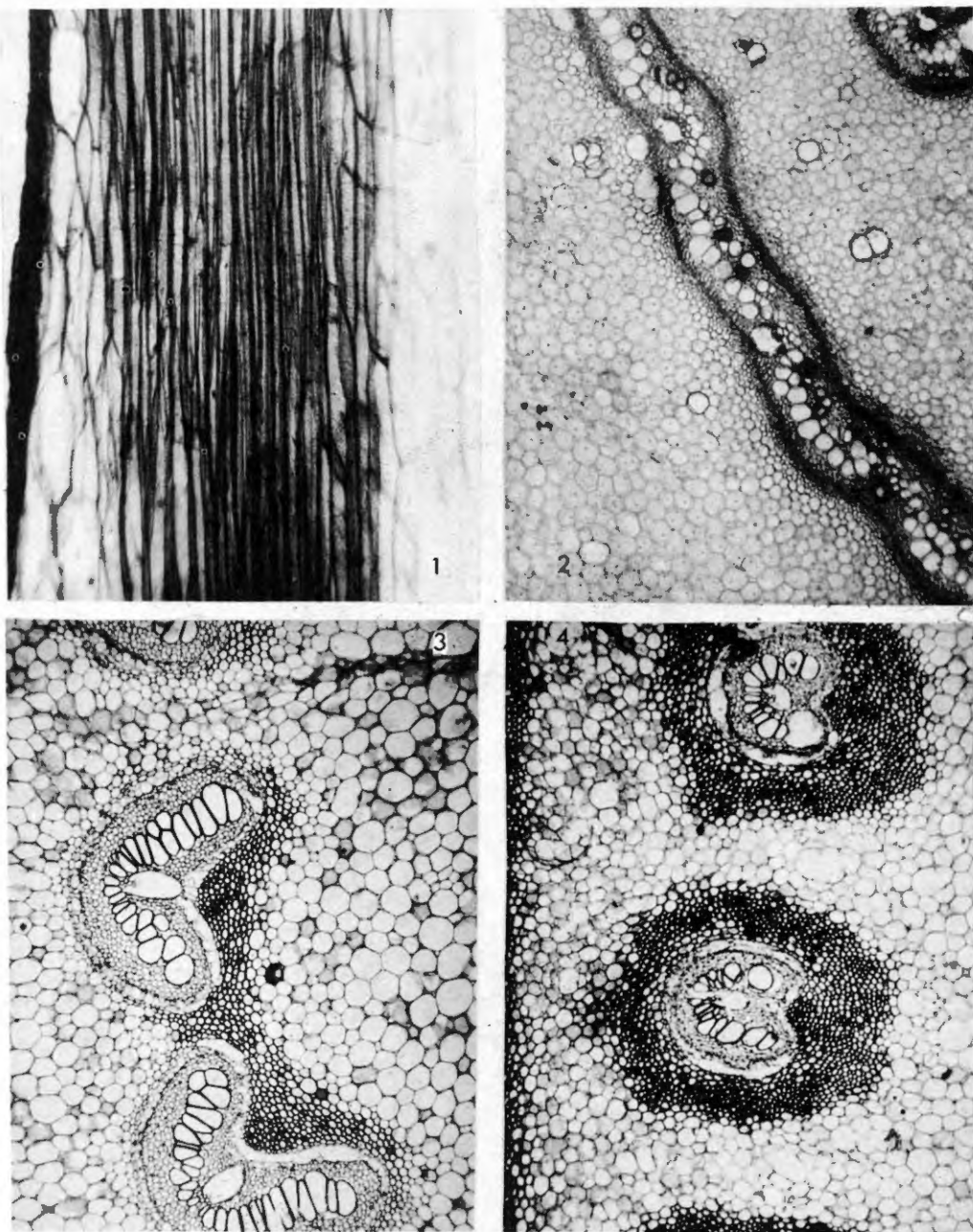
LAMINA 2

Figs. 1-3, disposición de los haces vasculares a distintos niveles del pecíolo. 1, *Alsophila bicrenata*, cerca de la base. (x2) (Gómez Pompa y Riba 418). 2, id., al nivel del primer par de pinnas. (x4). 3, *A. scabriuscula* var. *scabriuscula*, a nivel del primer par de pinnas. (x4) (Gómez Pompa y Riba 341).



LAMINA 3

Figs. 1-4. 1, Haz vascular peciolar de *A. bicrenata* mostrando el tubo central de mucilago. Corte transversal, $\times 40$ (Gómez Pompa y Riba 418). 2, idem, corte longitudinal. 3, idem, borde de un haz vascular mostrando endodermis y bandas de Caspary ($\times 160$). 4, Tubos de mucilago en el parénquima cortical.



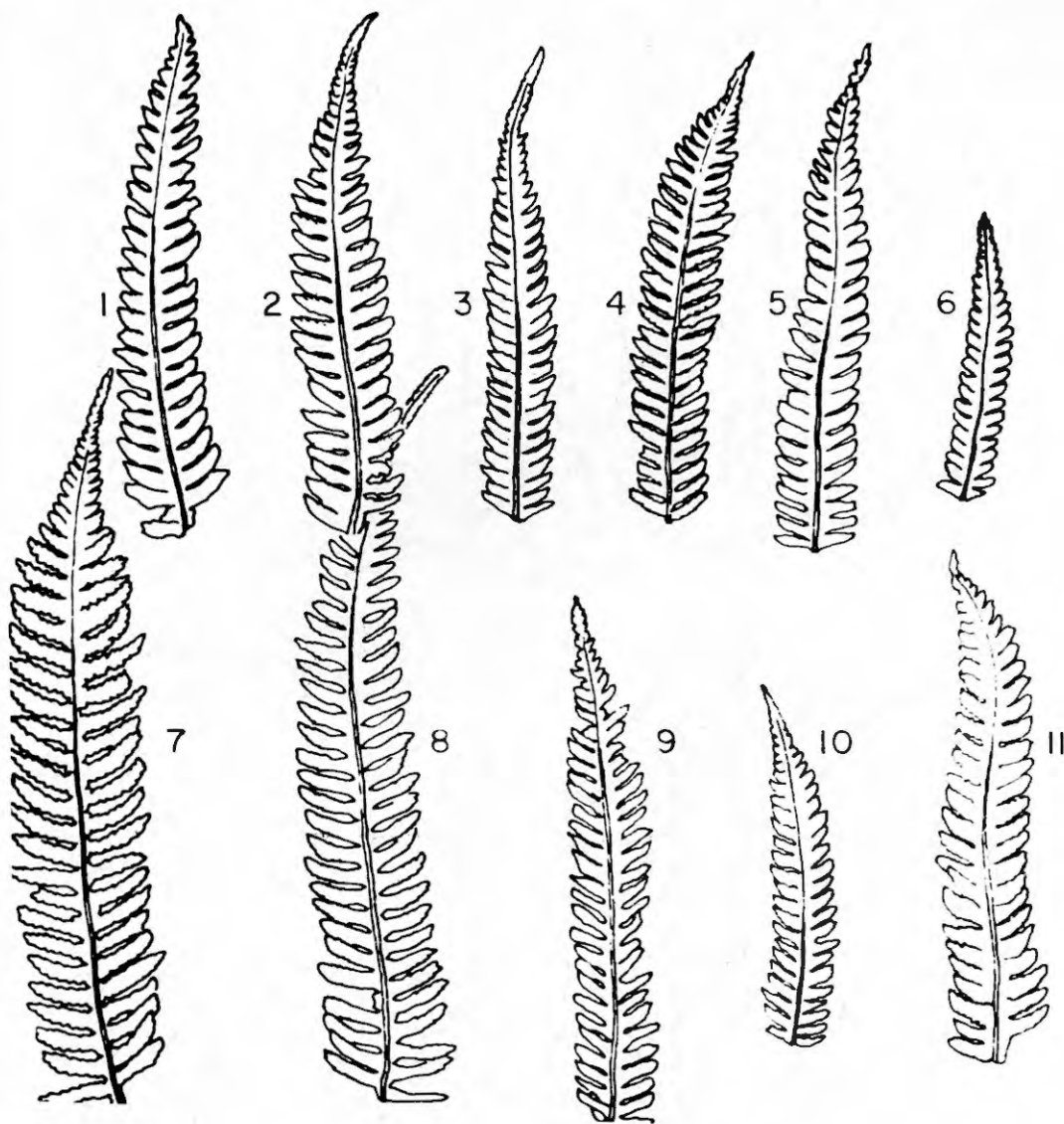
LAMINA 4

Figs. 1-4. 1. Fibras esclerenquimatosas subepidérmicas (x40). 2. Arco vascular continuo en el pecíolo al nivel de primer par de pinnas (x20). 3. Esclerenquima por la cara interna de los haces vasculares peciolares de *A. bicrenata* (x20). (Gómez Pompa y Riba 418). 4. Esclerenquima rodeando a los haces vasculares peciolares de *A. scabriuscula* var. *scabriuscula* (x20) (Gómez Pompa y Riba 341).



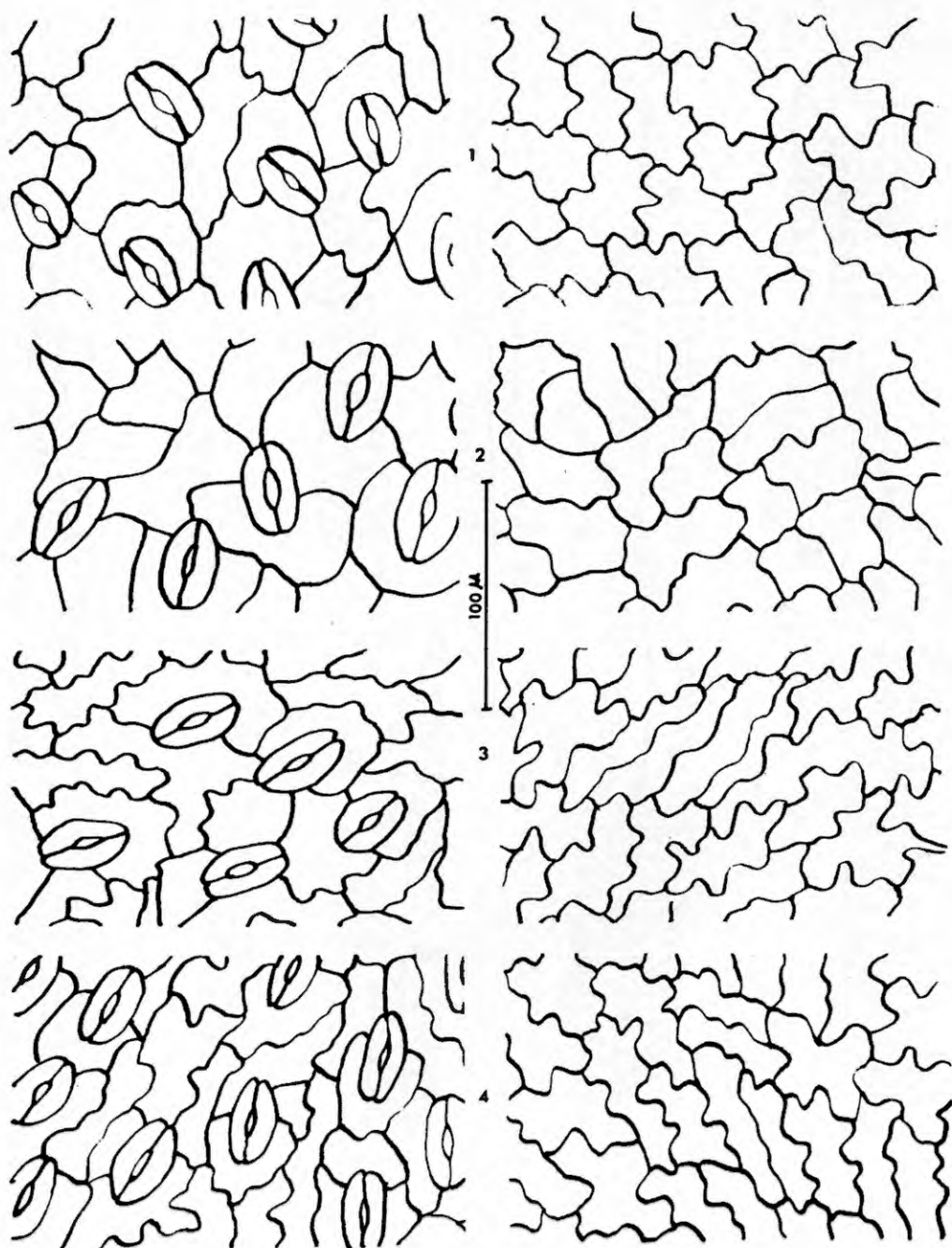
LAMINA 5

Figs. 1-10 Tricomas alados. 1. *Alsophila pansamalana*; 2. *A. conjugata*; 3. *A. rufo*; 4. *A. trichiata*; 5. *A. swartziana*; 6. *A. bicrenata*; 7. *A. stipularis*; 8. *A. bicrenata*; 9. *A. pansamalana*; 10. *A. trichiata*.



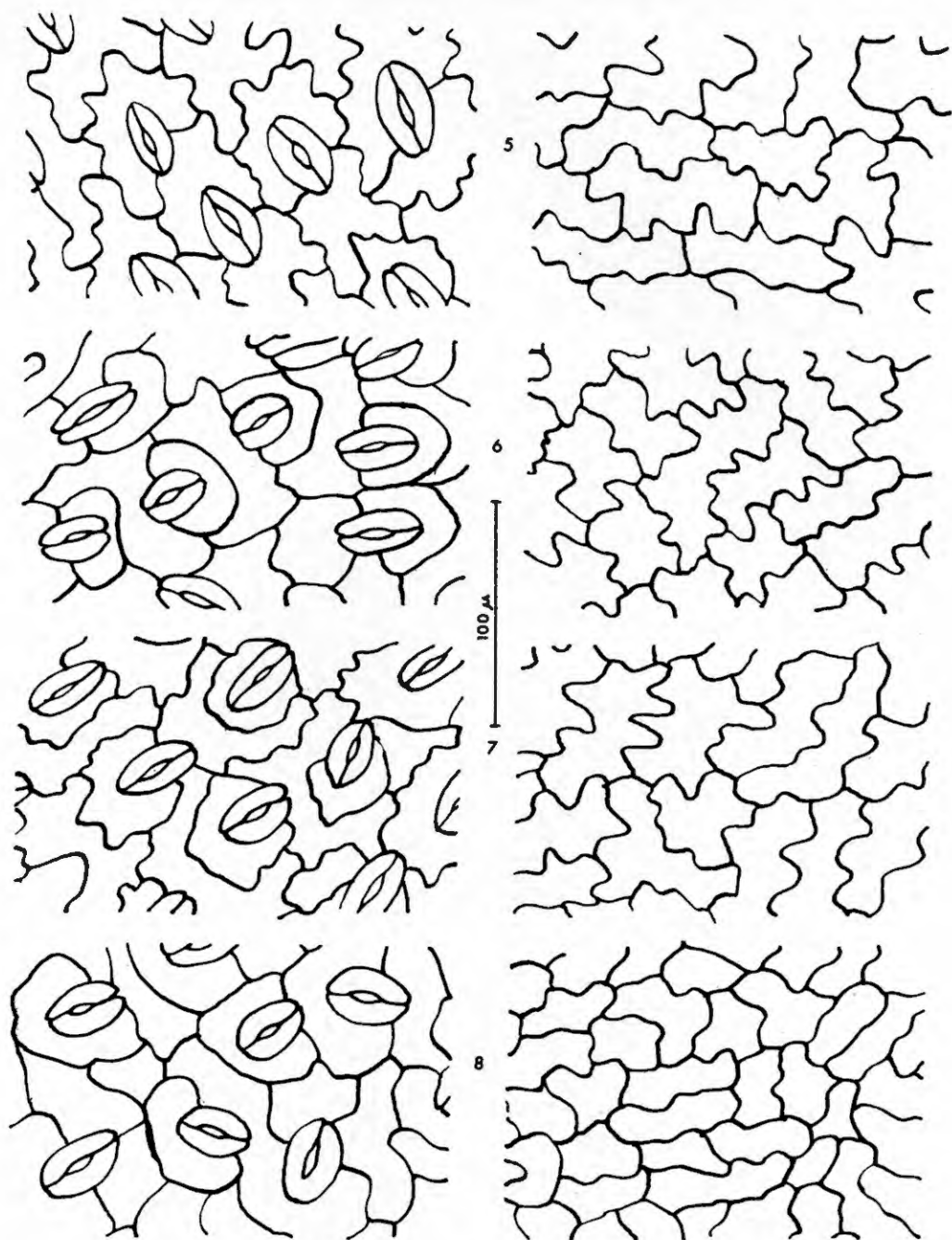
LAMINA 6

Pinnulas (aprox. $\times 2/3$).



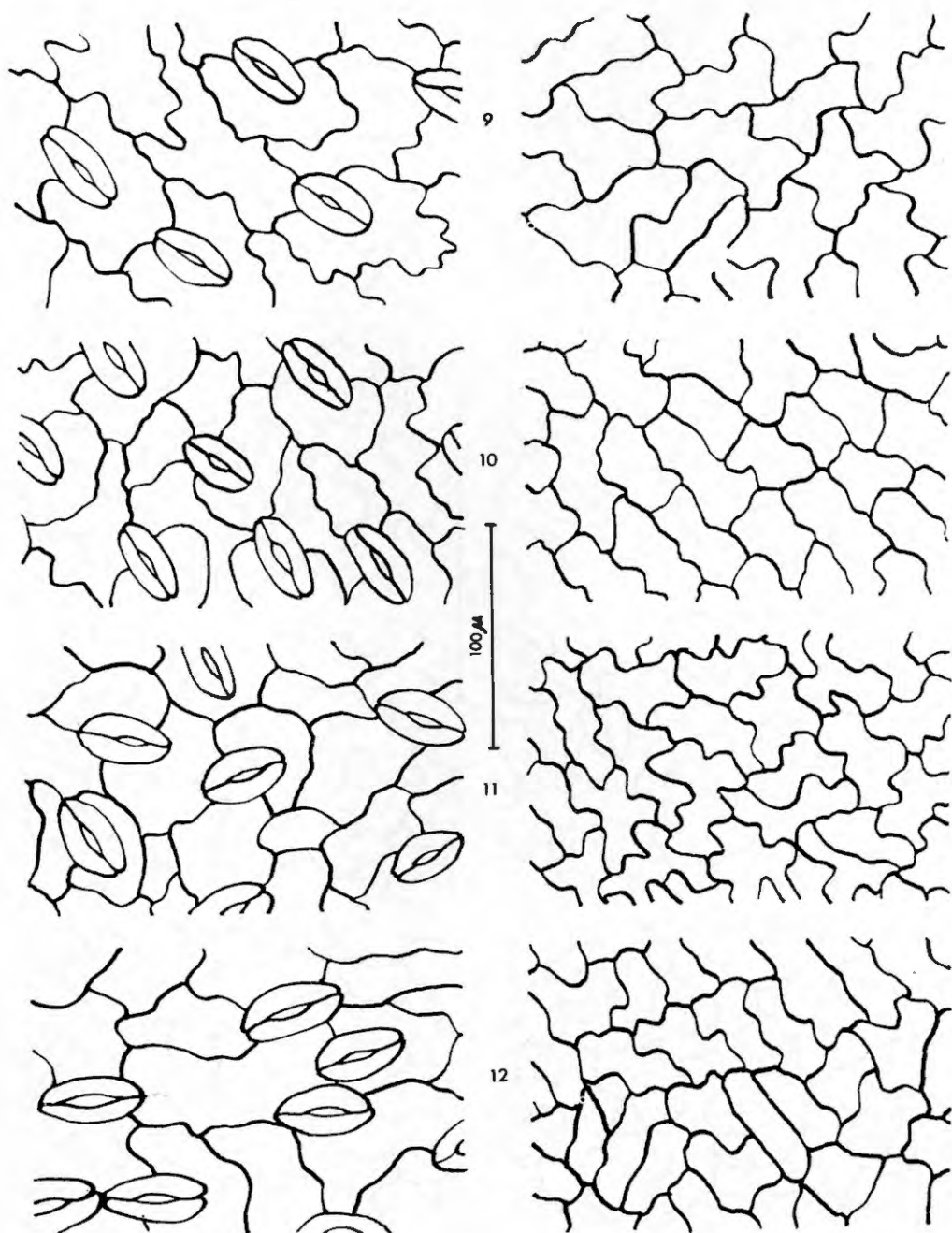
LAMINA 7

Figs. 1-4. Epidermis inferior y superior respectivamente. 1. *Alsophila estelae*; 2. *A. tryonorum*; 3. *A. scabriuscula* var. *guatemalensis*; 4. id. var. *scabriuscula*.



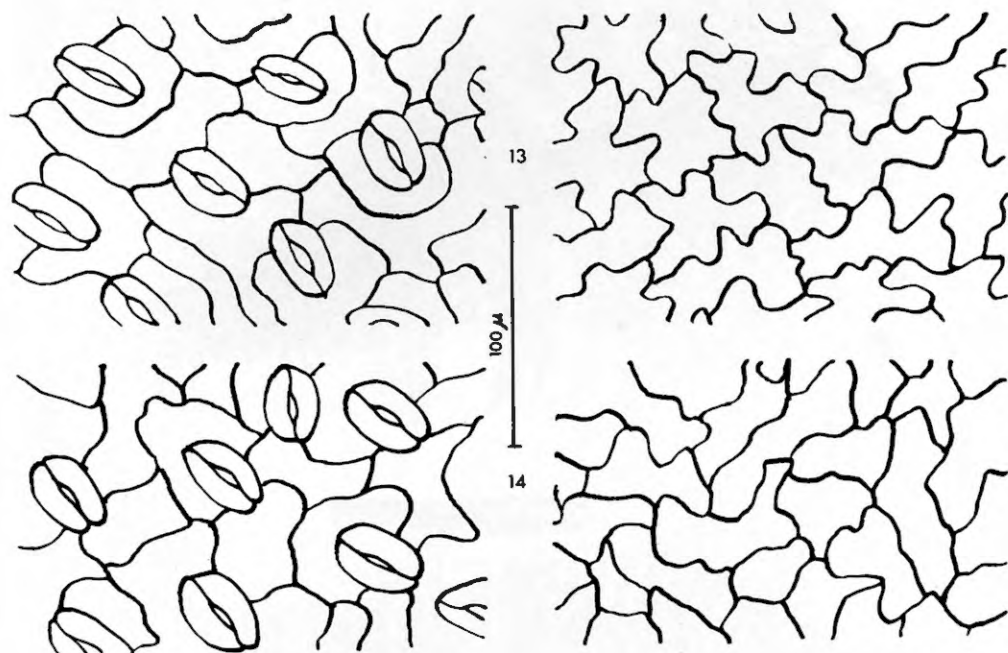
LAMINA 8

Figs. 5-8. Epidermis inferior y superior respectivamente. 5. *A. nesiotica*; 6. *A. strigillosa*; 7. *A. trichiata*; 8. *A. conjugata*.



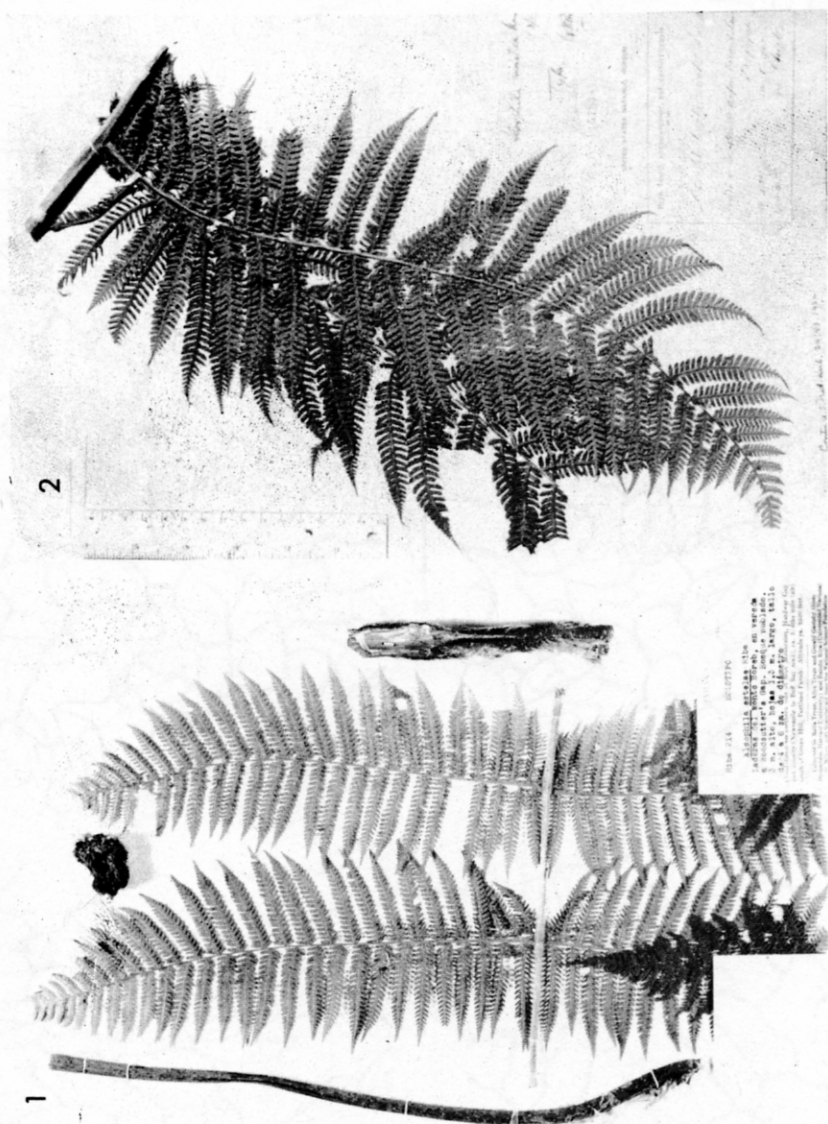
LAMINA 9

Figs. 9-12. Epidermis inferior y superior respectivamente. 9. *A. hirsuta*. 10. *A. rufo*. 11. *A. swartziana*. 12. *A. stipularis*.



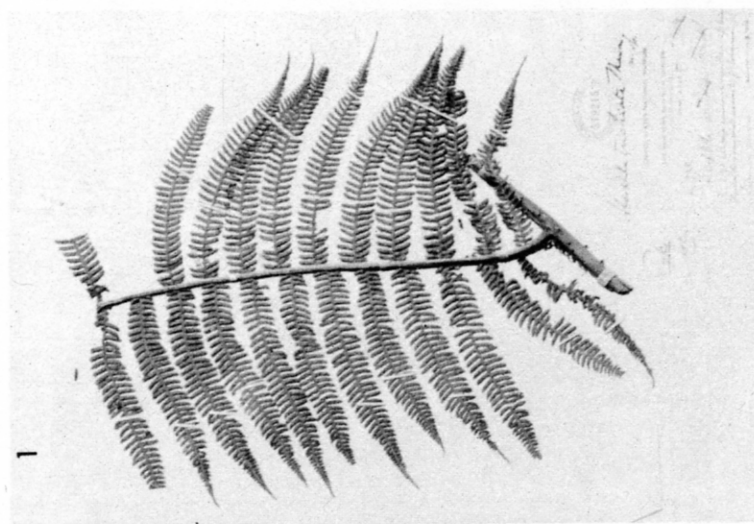
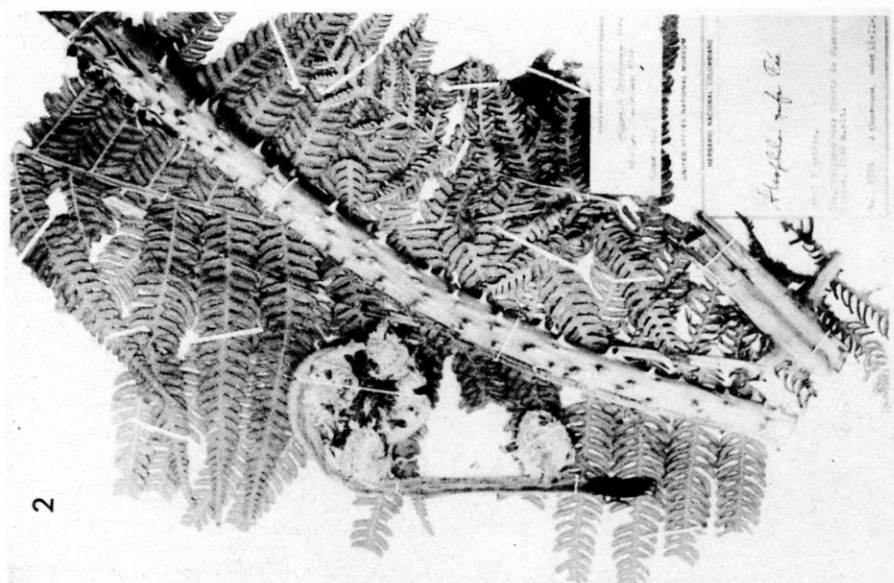
LAMINA 10

Figs. 13-14. Epidermis inferior y superior respectivamente. 13. *A. pansamalana*; 14. *A. bicrenata*.



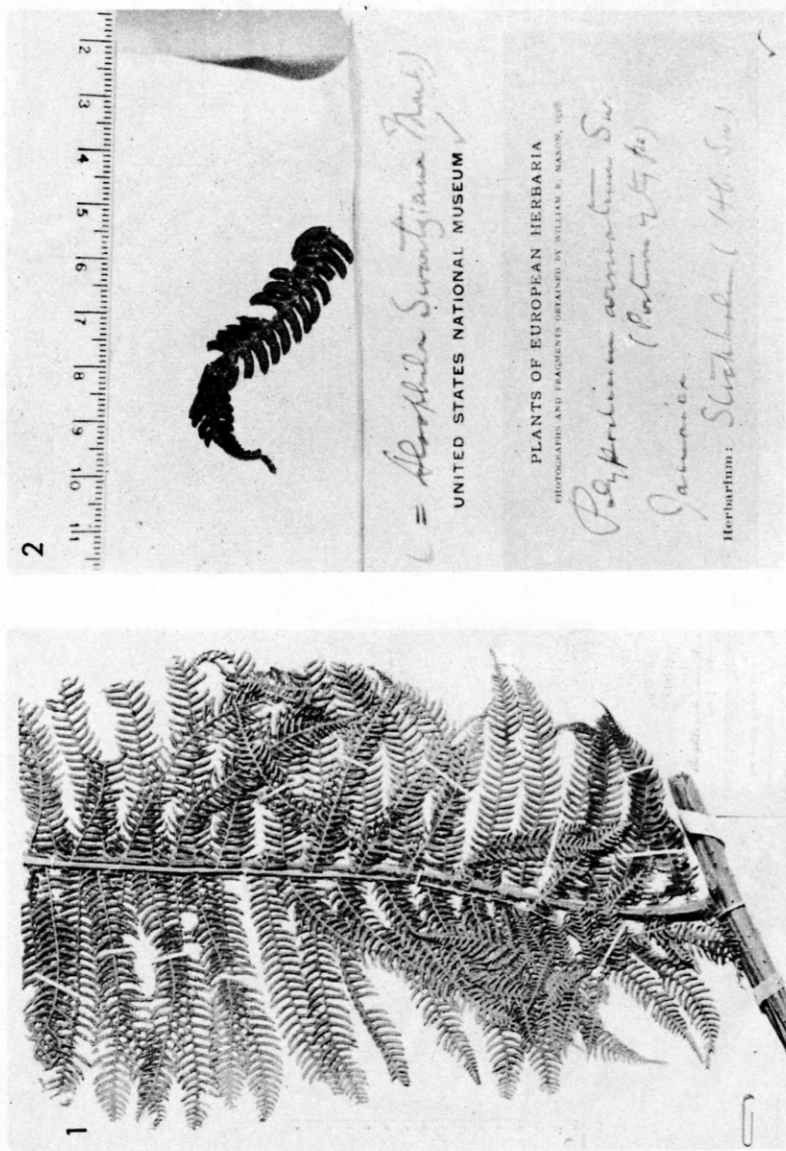
LAMINA 11

Figs. 1-2. 1. Holotipo de *Alsophila estelae*. 2. Holotipo de *A. nesiotica*.



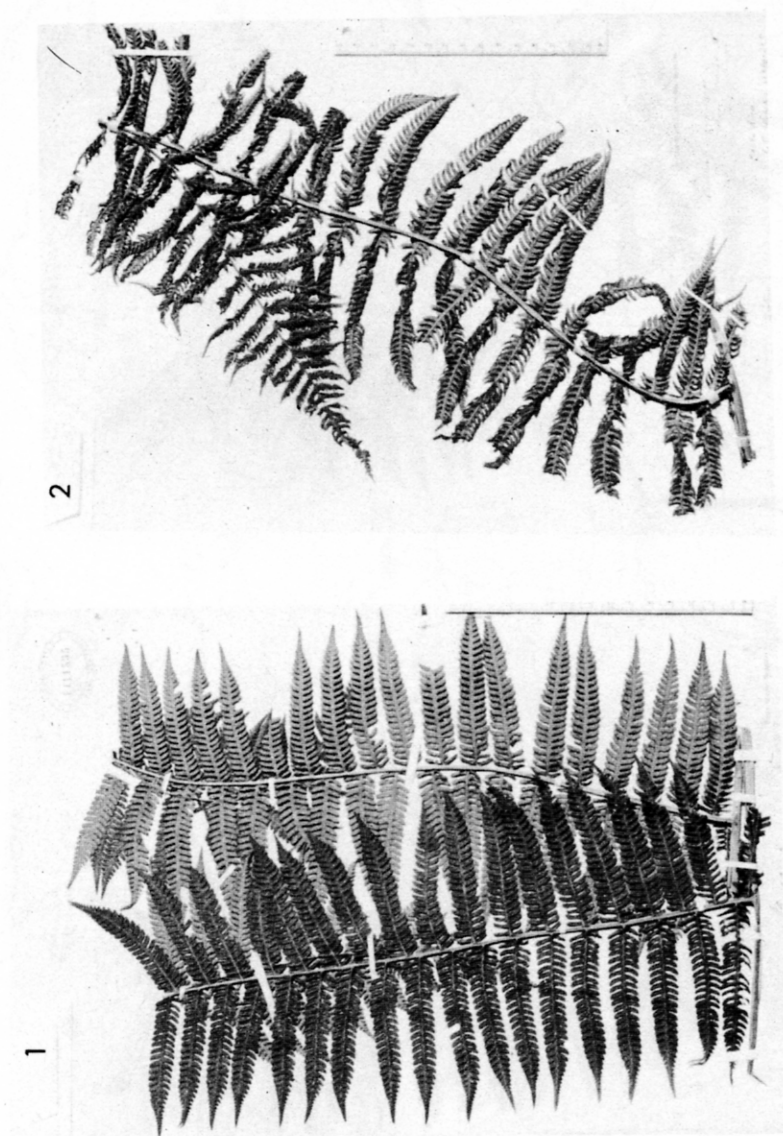
LAMINA 12

Figs. 1-2. 1. Holotipo de *Alsophila trichota*, 2. Holotipo de *A. tryonorum*.



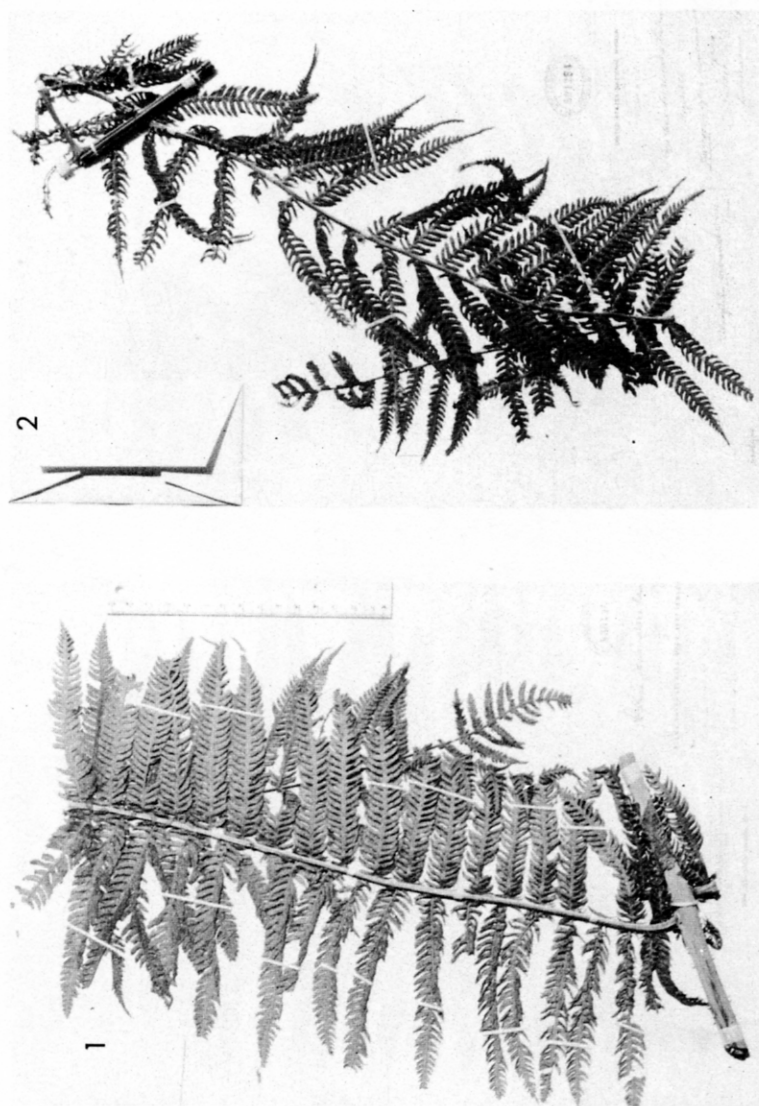
LAMINA 13

Figs. 1-2, 1. Holotipo de *Alsophila scabrinscula*. 2. Fragmento de holotipo de *A. swartziana*.



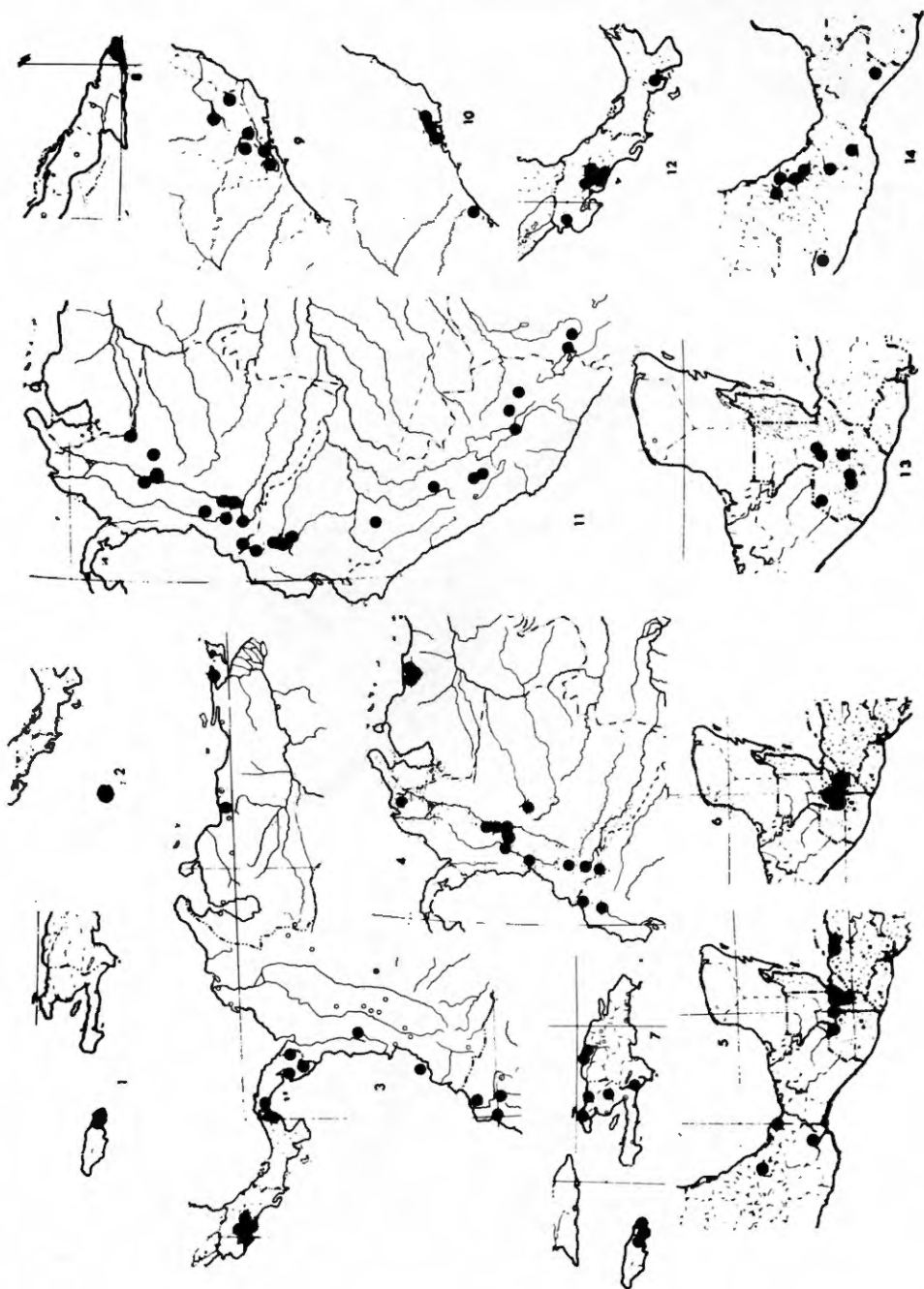
LAMINA 14

Figs. 1-2, 1. Isotipo de *Alsophila strigillosa*. 2. Isotipo de *A. stipularis*.



LAMINA 15

Figs. 1-2, 1. Holotipo de *Alsophila pansamalana*. 2. Isotipo de *A. bicrenata*.



Mapas 1-14. Distribución geográfica de las especies del complejo *Alsophila swartziana* Martius.
 1. *A. estelae*; 2. *A. nesiotica*; 3. *A. prichata*; 4. *A. tryonorum*; 5. *A. scabrinuscula* var. *scabrinuscula*;
 6. *A. scabrinuscula* var. *gudemidentis*; 7. *A. swartziana*; 8. *A. strigillosa*; 9. *A. birsuta*; 10. *A. rufa*;
 11. *A. coningata*; 12. *A. stipularis*; 13. *A. ponsamdana*; 14. *A. bicrenata*.



Mapa 15. Area general cubierta por las especies del complejo *Alsophila swartziana* Martius, y posibles vías de migración.