

El género *Marattia* Sw. (Marattiales, Marattiaceae) en el paleotrópico

CRISTINA ROLLERI
MARÍA LAVALLE
ADRIANA MENGASCINI
&
MÓNICA RODRIGUEZ

RESUMEN

ROLLERI, C., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRIGUEZ (2001). El género *Marattia* Sw. (Marattiales, Marattiaceae) en el paleotrópico. *Candollea* 56: 97-113. En Español, resúmenes en Español e Inglés.

Las autoras realizan un estudio morfológico comparado de 5 especies paleotropicales del género *Marattia* Sw.: *M. fraxinea* Sm., *M. obesa* H. Christ, *M. salicina* Sm., *M. smithii* Kuhn y *M. sylvatica* Blum. Los caracteres vegetativos analizados y seleccionados como diagnósticos son los siguientes: contorno de las pinnulas, forma de los ápices y bases, textura de las láminas, patrones de venación, posición de los sinangios, paráfisis, modelos epidérmicos y tipos y distribución de ópalos epidérmicos. Se estudiaron varias colecciones de herbario y se actualizaron la taxonomía de las especies y su distribución geográfica. El conjunto de los caracteres mencionados permiten determinar las especies. Los modelos epidérmicos varían en el nivel específico y se correlacionan bien con los demás rasgos morfológicos de las frondas, con lo que se confirma nuevamente su utilidad en la sistemática de los géneros de *Marattiaceae*.

ABSTRACT

ROLLERI, C., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRIGUEZ (2001). The genus *Marattia* Sw. (Marattiales, Marattiaceae) in the Paleotropics. *Candollea* 56: 97-113. In Spanish, Spanish and English abstracts.

The authors present a comparative study of five paleotropical species of the genus *Marattia* Sw., *M. fraxinea* Sm., *M. obesa* H. Christ, *M. salicina* Sm., *M. smithii* Kuhn and *M. sylvatica* Blume. Pinnule outline, apex and base shape, lamina texture, venation patterns, paraphyses, epidermal patterns, and variation in the distribution and types of opal idioblasts were selected as diagnostic characters to study and compare the species. Several collections were analyzed, and both the taxonomy and the geographical distribution of the species were also revised. Selected characters allow to identify species. Epidermal patterns vary at the specific level, correlate well with external morphology of pinnules and are confirmed here, again, as useful modern traits in the Marattiales.

KEY-WORDS: *Marattia* – Paleotropics.

Introducción

Marattia Sw. es el único género pantropical del orden *Marattiales*. En el neotrópico vive desde el S México y las Antillas hasta Brasil y Argentina (PONCE & SMITH, 1998). En el paleotrópico se distribuye desde Africa, Madagascar y el archipiélago de las Mascareñas, hacia el E, en el S de la India, Sri Lanka, Vietnam, Filipinas, Micronesia, Melanesia y Polinesia. El número de especies que lo integran difiere según los autores. En la única monografía sobre el género, DE VRIESE & HARTING (1853) describen 30 especies. La cantidad estimada para el género en trabajos posteriores varía desde las 40 sugeridas por TRYON & TRYON (1989), las 50 estimadas por STOLZE (1976) y PROCTOR (1989), hasta las 60 calculadas por MICKEL & BEITEL (1988), LELLINGER (1989) y PÉREZ GARCÍA (1995) y las 70 según CAMUS (1990).

Las especies descritas para el neotrópico representan desde un 25 % hasta un 50 % de esas cifras, por lo que las especies paleotropicales deberían estimarse en unas 25 – 45. Sin embargo, las floras del paleotrópico no reflejan una cantidad tan elevada de especies. CHRIST (1907) menciona 5 para Filipinas, y posteriormente COPELAND (1909) 8 para la misma área. Este autor (COPELAND, 1912) describe también 1 para Indonesia y 1 para Fiji (COPELAND, 1929), sin mencionar otras especies en esos trabajos. BROWN & BROWN (1931) citan 2 para Polinesia; BACKER & POSTHUMUS (1939), 2 para Java; CHRISTENSEN & TARDIEU-BLOT (1939), solamente 1 para Indochina (Vietnam); ALLAN (1961), 1 para Nueva Zelanda; BROWNLIE (1977) 1 para Fiji; CLIFFORD & CONSTANTINE (1980), 1 para Australia; BROWNSEY & SMITH-DODSWORTH (1989), 1 para Nueva Zelanda y BURROWS (1990), 1 para Sudáfrica. Finalmente PARRIS & al. (1992) mencionan 1 especie para Indonesia. Con mucha frecuencia en los trabajos mencionados se reiteran los mismos nombres.

Marattia también ha sido objeto de otros estudios, no florísticos. BIENFAIT (1968) analizó las paráfisis de *Marattia fraxinea* Sm. de África; PICHI SERMOLLI (1969) estudió a *M. fraxinea* y otras especies afines, efectuando observaciones comparativas sobre la variación de ciertos caracteres morfológicos (incluyendo las paráfisis) y HILL & CAMUS (1986) realizaron un estudio cladístico del orden *Marattiales* que incluyó a *Marattia*. ROLLERI & al. (1987) y ROLLERI & al. (1991) estudiaron los modelos epidérmicos y los estomas; ROLLERI & LAVALLE (1996, 2001), la membrana cuticular, los estomas adultos y las esporas; ROLLERI & al. (1998, 1999, 2000, 2001) las esporas, las protuberancias intercelulares pécticas del mesofilo de las frondas, las paráfisis y los idioblastos de ópalo en los géneros del orden, incluyendo en esos trabajos especies de *Marattia* del neotrópico y del paleotrópico.

En este trabajo se analizaron inicialmente 12 especies paleotropicales provenientes de varias colecciones de herbario, las cuales se redujeron a 5 luego de un estudio tipológico preliminar. Éstas son *M. fraxinea*, *M. obesa* H. Christ, *M. salicina* Sm., *M. smithii* Kuhn y *M. sylvatica* Blume, todas muy afines entre sí y cuyos nombres se usan con frecuencia de manera indistinta en las determinaciones del material de herbario.

Esas 5 especies se compararon entre sí sobre la base de caracteres que han resultado diagnósticos en otros géneros del orden (ROLLERI, 1993, 2000) a saber: contorno de las pinnulas, forma de las bases y ápices, textura y margen de las pinnulas, patrones de venación, posición de los sinangios, paráfisis, modelos epidérmicos, estomas adultos e idioblastos silíceos.

Se actualizaron la taxonomía, la distribución geográfica, y se elaboró una clave para determinarlas. Las esporas se analizan en otro trabajo pero aquí se incluyen las observaciones relativas a su normalidad o eventual anomalía en plantas con morfología intermedia. Se excluyeron de este primer trabajo algunas especies endémicas como *M. douglasii* C. Presl, de Hawaii, y *M. rolandii-principis* Rosenst., *M. wernerii* Rosenst. (incluyendo a *M. coronata* Copel.), de Nueva Guinea, que serán objeto de un estudio próximo.

Las autoras agradecen a los curadores de los herbarios utilizados el préstamo de colecciones muy importantes para el estudio realizado, y al Dr. David B. Lellinger, del Instituto Smithsonian, de Washington, DC., además, la cuidadosa lectura crítica de este manuscrito.

Materiales y métodos

Materiales

Este estudio se ha basado en material procedente de los siguientes herbarios: BM, F, FI, LP, MICH, MO, y US, cuyas siglas siguen a HOLMGREN & al. (1990). El material de referencia se cita en el capítulo sobre la taxonomía de las especies.

Métodos

Para examinar e ilustrar los patrones de venación se aclararon trozos de pínulas con hidróxido de sodio 5 % acuoso durante 20 minutos. El material aclarado fue lavado repetidamente en agua destilada y blanqueado con hipoclorito de sodio comercial diluido en agua en la proporción 1:1. Los trozos así tratados se colorearon con safranina-fast green 2 % en metil cellosolve (GURR, 1965: 308) y se montaron permanentemente en “Canadax Biopur”, un medio de montaje artificial estéril. Los dibujos se realizaron con un microscopio estereoscópico Leica con cámara de dibujo.

Para estudiar los modelos epidérmicos se utilizaron los trozos de pínulas preparados para estudiar los patrones de venación. Para la observación de las paráfisis se restauraron trozos de pínulas con éter monobutílico del etilenglicol en solución acuosa 1:1 a temperatura ambiente. Una vez hidratado el material, se desprendieron los sinangios bajo una lupa, dejando a la vista las paráfisis, que se colorearon con una solución acuosa al 1% de rojo de rutenio. Los modelos epidérmicos y las paráfisis se dibujaron con un microscopio Wild M-20 equipado con una cámara de dibujo.

Resultados y discusión

Las cinco especies de *Marattia* estudiadas tienen esporófitos grandes, de hasta 4-5 m de altura. Los rizomas son subterráneos en *M. smithii*, subterráneos a suberectos y masivos, emergiendo parcialmente del sustrato en *M. fraxinea*, *M. obesa* y *M. salicina*, y subterráneos a suberectos, y en ciertos casos, parcialmente erectos, y creciendo con el hábito de un helecho arborescente en *M. sylvatica*. Son desnudos, con estípulas carnosas reservantes de almidón que se presentan en pares en la base de los estípites.

Los estípites alcanzan hasta casi 2 m o más, son glabros o escasamente escamosos y lisos, aunque pueden encontrarse estípites estriados o muricados en *M. fraxinea* y corrugados o muricados en *M. sylvatica*, y siempre con abundantes lenticelas.

Las frondas, en número variable (desde 2-4 hasta 8 o más por planta), alcanzan los 2,5-3,5 m en *M. obesa* y *M. smithii* y los 5 m o más en *M. fraxinea*, *M. salicina* y *M. sylvatica*, y tienen láminas bipinnadas o tripinnadas. El rasgo más frecuente es la presencia de láminas bipinnadas pero ocasionalmente se han encontrado ejemplares tripinnados en todas las especies, excepto en *M. obesa*, lo que sugiere que la división tripinnada es infrecuente pero no anómala o restringida a una especie en particular. No presentan dimorfismo y los sinangios se encuentran a distancias variables del margen, desde posiciones estrictamente marginales hasta casi mediales.

El contorno de la lámina parece coincidir con el de las pinnas, pero este dato es inseguro sin una información directa de estudios de campo, ya que la bibliografía no siempre lo incluye y el material de herbario suele ser fragmentario debido al gran tamaño de las frondas.

Las pinnas son oblongas a oblanceoladas en *M. fraxinea* (Fig. 1D), oblanceoladas en *M. obesa* (Fig. 1B) y *M. smithii* (Fig. 1C), oblongas en *M. salicina* (Fig. 1A), y oblanceoladas, oblongas u oblongo-elípticas en *M. sylvatica* (Fig. 1E). La disposición de las mismas es alterna y las costas son distalmente aladas. El número de pares de pinnas puede llegar hasta 14-16 en

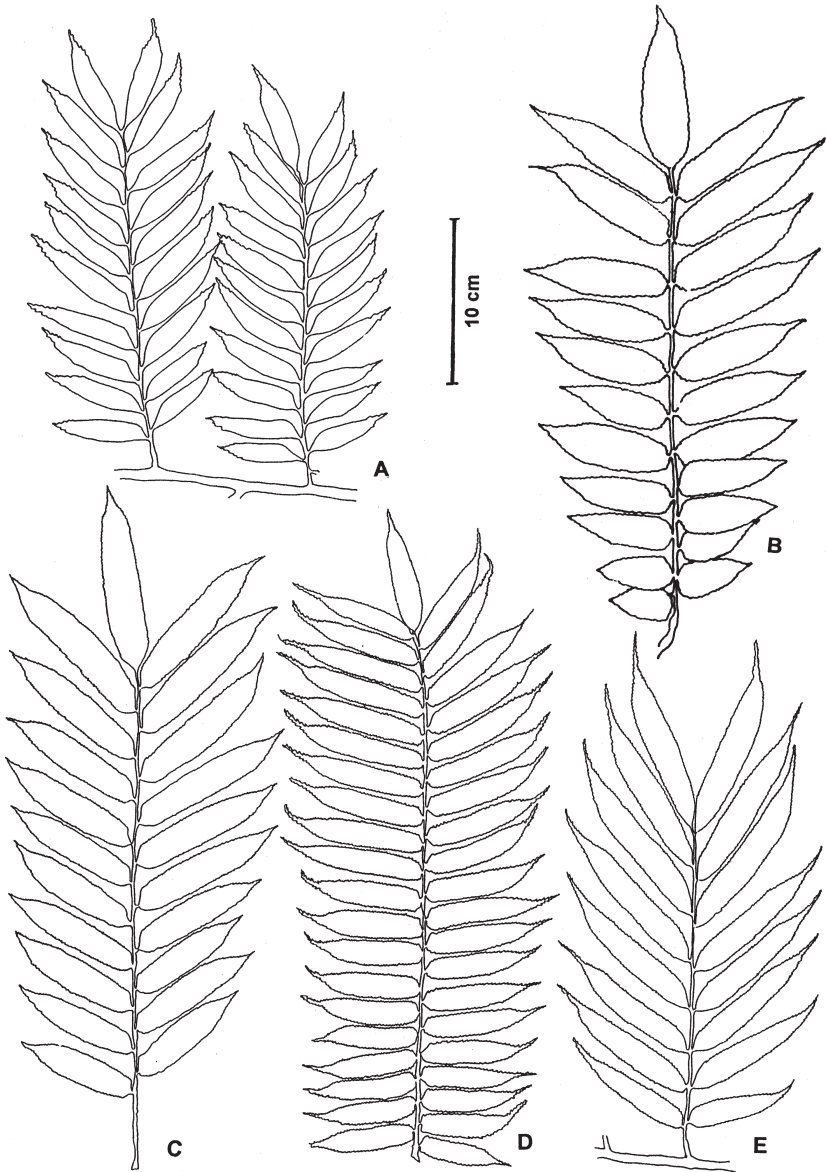


Fig. 1. – Pinnas y pinnulas de *Marattia*. A, *M. salicina*; B, *M. obesa*; C, *M. smithii*; D, *M. fraxinea*; E, *M. sylvatica*.

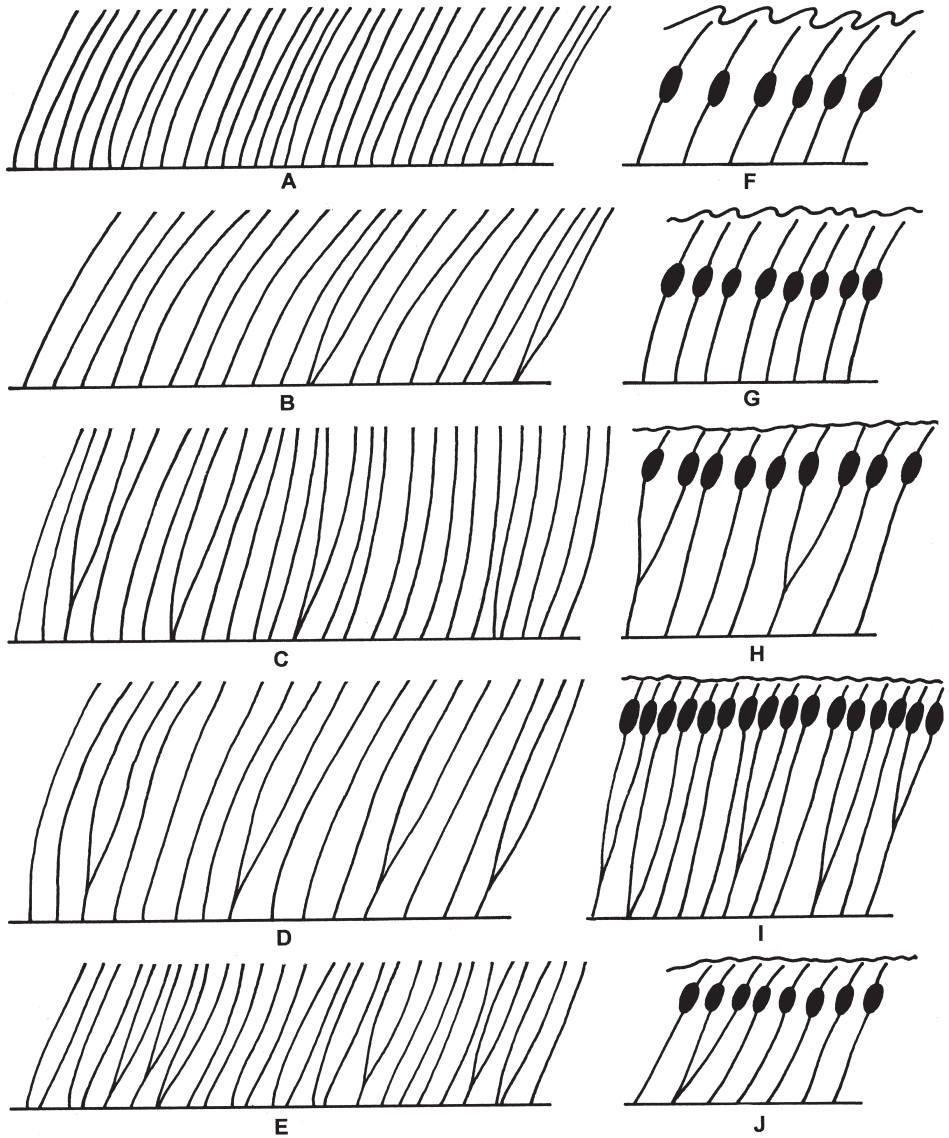


Fig. 2. – Patrones de venación y posición de los sinangios en *Marattia*. A, F, *M. sylvatica*; B, G, *M. smithii*; C, H, *M. salicina*; D, I, *M. obesa*; E, J, *M. fraxinea*.

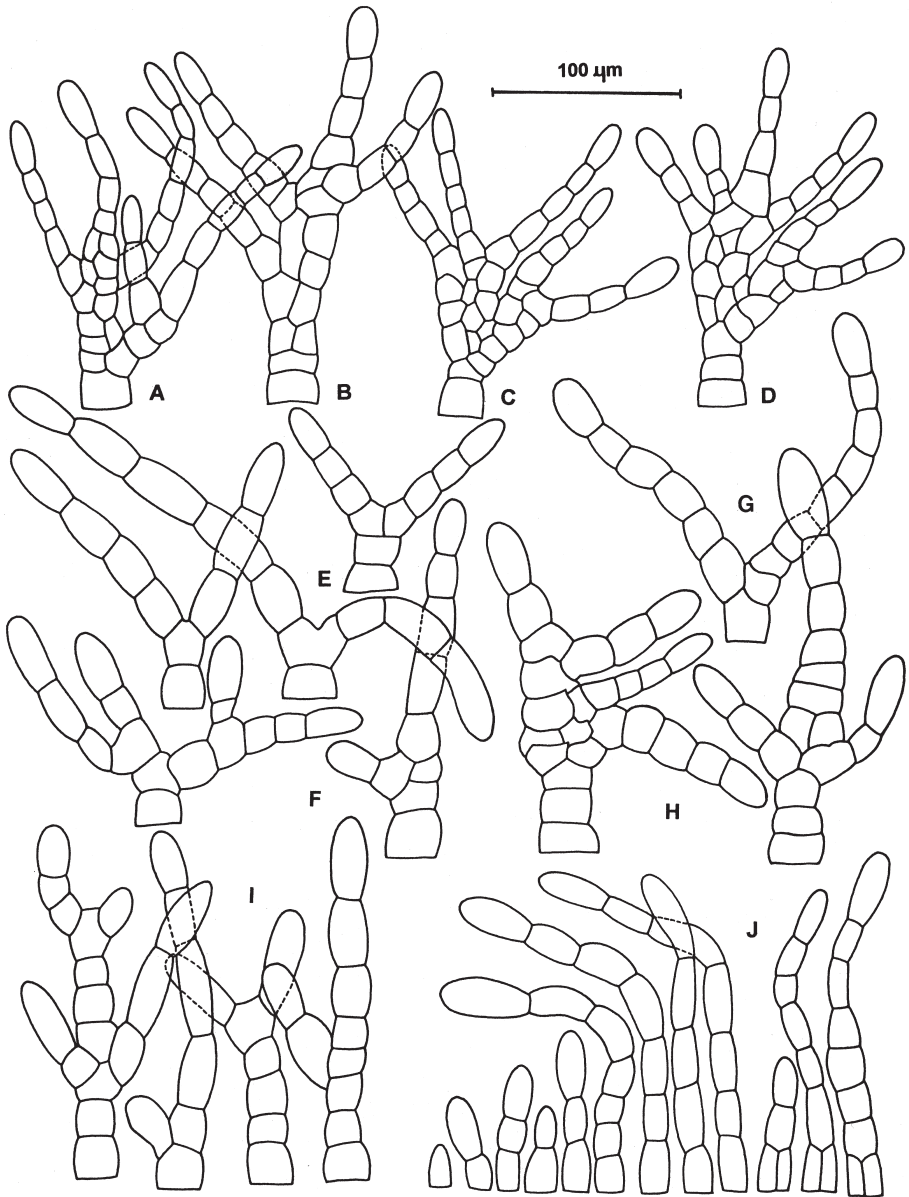


Fig. 3. – Paráfisis en *Marattia*. **A-D**, paráfisis protoesclamosas de *M. salicina*; **E-F**, paráfisis bifurcadas de *M. obesa*; **G-H**, Paráfisis ramificadas de *M. smithii*; **I**, paráfisis bifurcadas de *M. fraxinea*; **J**, paráfisis uniseriadas de *M. sylvatica* (también presentes en *M. fraxinea* y *M. smithii*).

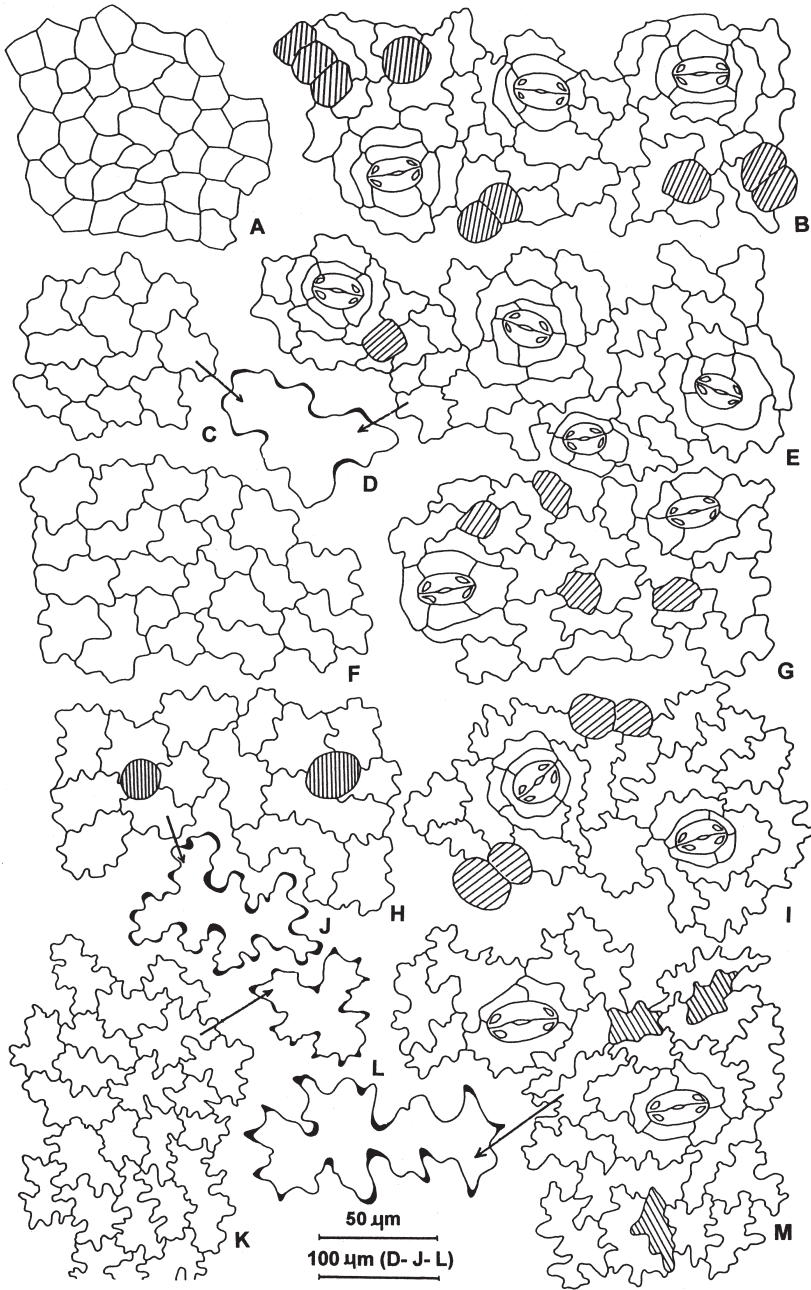


Fig. 4. – Modelos epidérmicos, estomas e idioblastos en *Marattia*. A-B, *M. salicina*; C-E, *M. smithii*; F-G, *M. fraxinea*; H-J, *M. obesa*; K-M, *M. sylvatica*. En todas: izquierda, epifilos; derecha, hipofilos. D, I, L, Detalle de engrosamientos parietales.

M. fraxinea, *M. salicina* y *M. sylvatica*, o bien es algo menor: 6-10 pares en *M. obesa* y *M. smithii* aunque este dato podría variar luego de estudios de campo.

Los caracteres diagnósticos seleccionados para la comparación son: contorno de las pinnulas, forma de las bases y ápices, textura y margen de las pinnulas, patrones de venación, posición de los sinangios, paráfisis, modelos epidérmicos, estomas adultos e idioblastos silíceos.

El **contorno** de las pinnulas es lanceado a lanceolado, con lados paralelos en *M. fraxinea* y *M. smithii*, elíptico a oblongo-elíptico en *M. obesa*, oblongo y suavemente atenuado hacia la base y el ápice en *M. salicina*, y lanceolado a elíptico-lanceolado en *M. sylvatica*.

Las **bases**, en general poco asimétricas, son redondeado-cuneadas en *M. fraxinea* y *M. smithii*, redondeadas en *M. obesa*, subcuneadas en *M. salicina* y cuneadas en *M. sylvatica*.

Los **ápices** son agudos mucronados en *M. fraxinea*, acuminados en *M. obesa*, subobtusos con mucrón aserrado irregular en *M. salicina*, atenuados en *M. smithii* y agudos en *M. sylvatica*.

La **textura** es herbácea, ocasionalmente herbáceo-membranácea, en *M. fraxinea*, subcoriácea a coriácea firme en *M. salicina* y *M. obesa*; cartácea en *M. smithii* y herbácea firme en *M. sylvatica* (también membranácea en plantas jóvenes).

Los **márgenes** son subenteros, repandos, crenados o aserrados. Son subenteros a repandos, a veces con el tercio apical irregularmente aserrado en *M. salicina*; repandos a subaserrados, con denticulos muy cortos y romos en *M. obesa*; crenados a crenado-aserrados en *M. fraxinea*, con el tercio apical y el mucrón marcadamente dentados; y aserrados en *M. smithii* y en *M. sylvatica*, con dientes más romos y anchos en la primera y generalmente agudos, siempre acroscópicos, en la segunda. En general se observa una cierta variación en los márgenes de todas las especies, pero nunca se presentan márgenes enteros o repandos en *M. fraxinea*, *M. smithii* o *M. sylvatica*, mientras que pueden ser irregulares a subaserrados en *M. obesa* y *M. salicina*.

Los **patrones de venación** no han sido objeto de ningún estudio comparado previo, pese a que en ciertas especies hay tipos de venación constantes y el carácter es fácilmente apreciable. Solamente PICHÍ SERMOLLI (1969) hizo observaciones sobre la variación que halló en *M. fraxinea* y especies afines. La venación fue estudiada analizando porciones basales, centrales y apicales de diferentes pinnulas, pero las ilustraciones se trazaron sobre la base de los patrones de la parte media de pinnulas maduras.

Las venas son oblicuas a subhorizontales, se curvan escasamente en el margen, y no existe una vena marginal. Son oblicuas en *M. fraxinea*, *M. obesa* y *M. salicina*, y subhorizontales en *M. smithii* y *M. sylvatica*.

Los patrones de venación están formados exclusivamente por venas simples o por combinaciones de éstas con venas geminadas o furcadas. Pueden predominar las venas simples o las venas divididas, y se encuentran combinaciones diferentes de estos tipos, variando así los patrones específicos.

Se encuentran venas simples únicamente, en *M. sylvatica* (Fig. 2A); venas simples predominantes, combinadas con algunas geminadas, esporádicas, en *M. smithii* (Fig. 2B); o combinadas con geminadas y furcadas, en *M. salicina* (Fig. 2C). Las venas simples son predominantes pero se combinan con algunas no simples, bifurcadas cerca de la costa, en *M. obesa* (Fig. 2D); mientras que predominan las venas bifurcadas a diferentes distancias entre la costa y el área supramedial, combinadas con algunas simples y geminadas al azar, en *M. fraxinea* (Fig. 2E). PICHÍ SERMOLLI (1969) observó que ciertos ejemplares de *M. fraxinea* diferían en el espacio entre las venas, y mencionó la presencia de ejemplares con venas próximas y otros con venas más distanciadas. Unos pocos ejemplares de la especie procedentes de África presentan venas más separadas y divergentes, pero no se pudo relacionar esa variación con otros caracteres. El intento de medir la distancia entre las venas no dio como resultado valores significativos en ninguna especie ni en forma comparada.

La **posición de los sinangios** es marginal en *M. fraxinea* (Fig. 2J), *M. obesa* (Fig. 2I) y *M. salicina* (Fig. 2H); y supramedial a medial en *M. smithii* (Fig. 2G) y *M. sylvatica* (Fig. 2F).

Las **paráfisis** se presentan en el margen de los receptáculos de todas las especies. BIENFAIT (1968) supuso que la presencia o ausencia de paráfisis era un indicador de razas geográficas en *M. fraxinea* de África. PICHİ SERMOLLI (1969) analizó las paráfisis (“pelos del receptáculo”) en material de esta especie y de otras que consideró coespecíficas, y llegó a la conclusión de que la ausencia o presencia de paráfisis estaba en relación con la proporción de indumento de los ejemplares, pero no encontró correlación entre esa variación y otros caracteres. HILL & CAMUS (1986: 252-253) relacionaron la presencia o ausencia de paráfisis con etapas de desarrollo de la planta. ROLLERI & al. (2000), en un estudio sobre las paráfisis de especies neotropicales y paleotropicales del género, sugirieron que la presencia o ausencia, y la variación morfológica son caracteres diagnósticos en el nivel específico, y no encontraron ejemplares de *M. fraxinea* sin paráfisis. En las especies analizadas la variación es la siguiente:

- Paráfisis uniseriadas, de 3-8 células, con paredes delgadas, base unicelular y células terminales cilíndricas. Este es el tipo predominante en *M. sylvatica* (Fig. 3J), y aparece combinado con otros tipos ramificados en *M. fraxinea* y *M. smithii*.
- Paráfisis bifurcadas desde la base, con dos ramas uniseriadas que salen de la célula suprabasal (en V) o por encima de ella (en Y), con 2 o, eventualmente, 4 brazos uniseriados, a veces con cuerpos paucicelulares, con base cilíndrica unicelular y células terminales cilíndricas. Estas paráfisis se presentan como único tipo morfológico en *M. obesa* (Fig. 3E-F). Se presentan como tipo predominante, mezcladas con paráfisis uniseriadas, en los receptáculos de *M. fraxinea* (Fig. 3I) y esporádicamente, en *M. sylvatica*. Estas estructuras son muy constantes en su morfología y presencia en todas las especies estudiadas, incluyendo *M. fraxinea*, lo que descarta, por el momento, el establecimiento de razas geográficas de esta especie sobre la base de las paráfisis.
- Paráfisis bifurcadas en V y en Y, pero estas últimas con cuerpos paucicelulares relativamente desarrollados, aparecen combinadas con abundantes paráfisis uniseriadas en *M. smithii* (Fig. 3G-H).
- Paráfisis protoescamosas, con cuerpos paucicelulares a pluricelulares y varios brazos uniseriados que irradian a distintas alturas, con base unicelular y células terminales cilíndricas, son características de *M. salicina* (Fig. 3A-D), que no tiene tipos uniseriados. Estas paráfisis protoescamosas son similares a las descritas por ROLLERI & al. (2000) para *M. wernerii* de Nueva Guinea.

Los **modelos epidérmicos** de las pínulas son poligonales o sinuosos. En los poligonales las paredes celulares son rectas en vista superficial, mientras que los sinuosos presentan cierta diversidad en las ondulaciones y engrosamientos de las paredes. La combinación de los modelos epidérmicos en epífilos e hipófilos en relación con las especies es la siguiente:

- Epífilos con células de contornos rectos o casi rectos (patrón poligonal) y en general isodiamétricas (radio celular 1:1); hipófilos con células de contornos sinuosos irregulares (a veces subsinuosos y con ondas poco profundas) a casi rectos, y con radio celular 2-3:1, se encuentran en *M. salicina* (Fig. 4A-B)
- Epífilos subsinuosos e hipófilos sinuosos, ambos con ondas curvas o angulosas, irregularmente distribuidas, de amplitud variable (menor en los epífilos) pero en general poco profundas, y con curvas y ángulos levemente engrosados, con radio celular 1:1 en epífilos, y hasta 3:1 en hipófilos, en *M. smithii* (Fig. 4C-E).
- Epífilos e hipófilos sinuosos, ambos con curvas amplias, regulares y relativamente uniformes, sin engrosamientos desiguales en las curvas, con un radio celular 1-2:1 en los epífilos y hasta 3-4:1 en los hipófilos, en *M. fraxinea* (Fig. 4F-G)
- Epífilos e hipófilos sinuosos; sinuosidades curvas y angulosas, frecuentes y poco profundas, más bien regulares, muy similares en haz y envés, con engrosamientos leves en las curvas o ángulos, con células más alargadas que isodiamétricas, con radio celular 2-3:1 relativamente constante, en *M. obesa* (Fig. 4H-J).

- Epifilos e hipofilos sinuosos; sinuosidades angulosas muy profundas con subsinuosidades frecuentes y variables menos profundas, todas curvas o angulosas, al azar; haz y envés muy similares y con marcados engrosamientos en curvas o ángulos, y células más alargadas que isodiamétricas en ambas superficies, con radio celular 2:1 en epifilos y hasta 3-4:1 en hipofilos, en *M. sylvatica* (Fig. 4K-M).

Los **estomas** adultos de todas las especies responden al tipo maratiáceo (ROLLERI & LAVALLE, 1996). Tienen contorno elíptico, pared epidérmica de las oclusivas y del poro frecuentemente engrosada, áreas polares deprimidas no engrosadas en los polos de las oclusivas, y pared de contacto de la oclusivas o piezas “en T” engrosadas en diverso grado.

Todas las especies presentan estomas elípticos, aunque los de *M. sylvatica* son elípticos angostos. En general se encuentran estomas cicloclíticos, con uno o más ciclos de anexas, aunque muchas veces el ciclo externo aparece alterado o con algunas células semejantes a las epidérmicas, es decir, con paredes sinuosas (Fig. 4M). Los tipos cicloclíticos más frecuentes son los tetracíticos y estaurocíticos y esto es constante en todas las especies. *Marattia sylvatica* presenta con frecuencia alteraciones en los ciclos de anexas, y es la única especie en la que son comunes los estomas anisocíticos.

Las dimensiones y la densidad estomática varían ligeramente de una especie a otra. La mayor densidad estomática se registró en *M. salicina* y *M. smithii*; *M. fraxinea* y *M. sylvatica* tienen una densidad intermedia y *M. obesa* es la especie con densidad menor. Los datos acerca de la densidad y dimensiones de los estomas se ordenan en la Tabla 1.

La naturaleza silíceo de los **idioblastos** epidérmicos fue estudiada por ROLLERI & al. (2001), quienes analizaron los aspectos químicos, físicos y el posible origen del ópalo organógeno de las Marattiales. En las especies de *Marattia* estudiadas el ópalo aparece en idioblastos aislados, grandes (a veces más grandes que estomas) o agrupados de 2 o 3. Tienen contornos más o menos poligonales en *M. salicina* (Fig. 4B), circulares o casi circulares en *M. obesa* (Fig. 4H) e irregulares en *M. fraxinea* (Fig. 4G), *M. smithii* (Fig. 4E) y *M. sylvatica* (Fig. 4M). Predominan en los hipofilos, aunque *M. obesa* los presenta regularmente también en los epifilos. La densidad de los idioblastos epidérmicos en epifilos e hipofilos se ha incluido en la Tabla 1.

Tabla 1. — Caracteres de estomas e idioblastos de palo en especies paleotropicales

Especies	Estomas - Densidad ⁽¹⁾	Estomas - Dimensiones ⁽²⁾	Densidad de idioblastos
<i>M. fraxinea</i>	(7) 12 (17)	(36)42 (48) x (22)5 (30)	(0) 1 (3)
<i>M. smithii</i>	(13) 15 (21)	(36)41 (45) x (22)7 (30)	(0) 1 (7)
<i>M. salicina</i>	(9) 14 (17)	(39)43 (48) x (23)0 (32)	(1) 3 (6)
<i>M. obesa</i>	(5) 8 (12)	(37)44 (47) x (22)7 (32)	(2) 4 (8); (1) 9 (6)
<i>M. sylvatica</i>	(8) 10 (14)	(39)47 (58) x (20)5 (32)	(0) 1 (3)

⁽¹⁾N mero de estomas por área de 0.25²mm ⁽²⁾Di metro mayor x di metro menor, en m

Clave de las especies

- 1 Venas bifurcadas predominantes, las no bifurcadas simples y geminadas, al azar; márgenes crenados a crenado-subaserrados, nunca enteros; sinangios marginales o submarginales, nunca mediales-supramediales; textura variable, desde membranácea a herbácea, no coriácea ni cartácea; pinnulas oblongo-lanceoladas con lados paralelos, ápice agudo mucronado **1. *M. fraxinea***
- 1a Venas simples exclusivamente, o bien predominantes; márgenes aserrados o enteros a repandos; sinangios marginales hasta casi mediales o supramediales 2

- 2 Venas simples exclusivamente; márgenes siempre aserrados, no enteros ni repandos; sinangios mediales-supramediales; paráfisis uniseriadas predominantes o únicas; pinnulas elíptico-lanceoladas con bases cuneadas y ápices agudos; textura herbácea . . . **2. *M. sylvatica***
- 2a Venas simples predominantes, las no simples geminadas, bifurcadas o ambas; márgenes aserrados o enteros a repandos; sinangios marginales o supramediales; paráfisis ramificadas o protoescamosas, uniseriadas raras 3
- 3 Venas no simples geminadas; sinangios supramediales; textura cartácea; paráfisis 1-seriadas y tipos 2-4 veces divididos con cuerpo paucicelular; márgenes siempre aserrados; pinnulas lanceoladas a lanceadas, con ápices atenuados **3. *M. smithii***
- 3a Venas no simples bifurcadas y geminadas o solamente bifurcadas; sinangios marginales; textura coriácea-subcoriácea; paráfisis bifurcadas o protoescamosas, las uniseriadas raras o ausentes 4
- 4 Venas no simples geminadas y bifurcadas; pinnas frecuentemente paripinnadas; pinnulas lanceolado-oblongas con bases redondeado-cuneadas y ápices subobtusos con mucrón aserrado irregular; paráfisis protoescamosas **4. *M. salicina***
- 4a Venas no simples bifurcadas cerca de la costa ; pinnas raramente o nunca paripinnadas, con pinnula terminal bien desarrollada y a veces más grande que las laterales; pinnulas oblongo elípticas, con bases redondeadas y ápices acuminados; paráfisis bifurcadas, las uniseriadas y protoescamosas ausentes **5. *M. obesa***

Taxonomía de las especies

1. *Marattia fraxinea* Sm., Pl. Icon. Ined. 2: tab. 48. 1790. Alston in Exell, Cat. Vasc. Pl. S. Tomé: 94. 1944; Pichi Sermolli in Webbia 23: 329. 1969; Benl in Acta Bot. Barcinon. 32: 3. 1980. = *Myriotheca fraxinea* (Sm.) Poir. in Lam., Encycl. 4: 404. 1798.
- Holotypus:** “Île de France, de l’herbier de *Thouin 91*” (Herb. Smith 16442, LINN, P no visto). PICHÍ SERMOLLI (1969: 332) señala que el holótipo consiste de una sola pinnula, reproducida en la ilustración (tab. 48) del libro de Smith.
- = *Myriotheca fraxinifolia* Bory, Voy. Iles Afrique 1: 266. 1804. **Holotypus:** “Le long des petits bois, au bord des courants de lave au quartier de Ste. Rose, Île Mascareigne”, *Bory s/n* (P no visto, isotypus FI no visto, fotografía del isotypus FI!).
- = *Myriotheca sorbifolia* Bory, Voy. Iles Afrique 1: 267. 1804. = *Marattia sorbifolia* (Bory) Sw., Syn. Fil.: 168. 1806. **Holotypus:** “Les bois peu élevés, Île de Mascareigne, Habitation fabien sur les hauteurs de St. Denis”, *Bory s.n.* (P no visto, isotypus FI no visto, fotografía del isotypus FI!).
- = *Marattia oppositifolia* Sm. in Rees, Cycl. 22: *Marattia* n° 5. 1812. **Holotypus:** “Native country and collector unknown”, Herb. Smith 1644.4 (LINN). Sinonimizado por PICHÍ SERMOLLI (1969).
- = *Marattia cuneiformis* de Vriese in de Vriese & Harting, Monogr. Marattiac.: 7, tab. 3, fig. 21; tab. 4, fig. 21. 1853. **Holotypus:** “Île de Bourbon”, *s.coll. s.n.* (K no visto). Sinonimizado por PICHÍ SERMOLLI (1969).
- = *Marattia macrophylla* de Vriese in de Vriese & Harting, Monogr. Marattiac.: 3, tab. 3, fig. 17. 1853. **Holotypus:** “Herb. Hook. Spec. Bojeri ex ins. Mauritania”, Herb. Delessert 37 (G). Sinonimizado por PICHÍ SERMOLLI (1969).
- = *Marattia stokesii* E. D. Br. in Bernice P. Bishop Mus. Bull. 89: 21. 1931. **Holotypus:** “Rapa, Ororangi, on south slope in sheltered gulch”, *Stokes 39* (BISH no visto, probable isotypus US!).
- = *Marattia robusta* Alston in Exell, Suppl. Cat. Vasc. Pl. S. Tomé: 8. 1956. **Holotypus:** “S. Tomé: Mt. Café”, *Espirito Santo 191* (BM; isotypus COI). Sinonimizado por PICHÍ SERMOLLI (1969) y por FIGUEIREDO (1998).

Observaciones. – Esta especie tiene grandes frondas de hasta 5 m o más y produce rizomas subterráneos a suberectos, aunque no arborescentes. Los estípites alcanzan hasta 2 m o más y frecuentemente se presentan escurridos o son espinosos. Ciertas diferencias en el tamaño y desarrollo de las plantas, estípites ocasionalmente muricados o espinosos, textura de las pinnulas casi membranacea y hasta herbácea firme, y márgenes crenados a crenado-subaserrados se interpretan como relativos ante la constancia observada en otros caracteres, como la venación y los modelos epidérmicos. Una revisión del género podría indicar en qué medida se justificarían categorías infraespecíficas. PICHU SERMOLLI (1969: 333-348) analizó las variaciones del tamaño y márgenes de las pinnulas, tamaño de los sinangios, y variación en morfología y presencia o ausencia de las paráfisis, pero no encontró que las variaciones observadas fueran suficientes para establecer categorías infraespecíficas. CHRISTENSEN (1932) recombinó *M. salicifolia* Schrad. como una variedad de *M. fraxinea* (*M. fraxinea* var. *salicifolia* (Schrad.) C. Chr.) e incluyó a *M. dregeana* C. Presl y *M. natalensis* C. Presl en la sinonimia de ésta última. BURROWS (1990: 49) cita e ilustra *M. fraxinea* var. *salicifolia* para Sudáfrica, pero la variedad no aparece representada en las colecciones estudiadas. *Marattia stokesii* E. D. Br. fue el nombre propuesto para ejemplares de *M. fraxinea* con gran cantidad de venas simples. El material estudiado aquí como *M. stokesii* no difiere de *M. fraxinea*, si bien se trata de ejemplares más bien pequeños, con pinnulas de textura membranacea y posiblemente jóvenes.

Hábitat. – Selvas lluviosas al nivel del mar y selvas montanas, en valles tortuosos y húmedos, cerca de riachuelos o corrientes de agua, en bancos o desfiladeros bajos y, frecuentemente, con las frondas arqueadas sobre las corrientes. En África, en suelos lateríticos. Desde el nivel del mar hasta los 2000 m de altura.

Distribución geográfica. – África, Madagascar, archipiélago de las Mascareñas, islas Mauricio y Seychelles, India, Sri-Lanka, Célebes, Molucas; también Polinesia, hasta Rapa.

Material adicional estudiado. – **SUDÁN:** Itobol Mts., *Andrews A1994* (BM). **LIBERIA:** Sin loc., *s/col 153 y 387* (US). **COSTA DE MARFIL:** Banko National Park, 5-7 km NW Abidjan, *Fosberg 40407* (MO). **NIGERIA: Ogoja Province:** Ikrom District, Aboabam, about 0.5 mile south of village on Bendiga Ayuk path, *Keay 28176* (BM); Obudu, along River Gafunde, 10 km E of Obudu Cattle Ranch, *Pilz 1961* (F). **CAMERUN:** Southwest Province, forest on the southern slope of Mount Cameroon, above Batoque, *Thomas 2811* (MICH); Disturbed montane forest above Buea, near Hut 1 on Cameroon Mountain, *Thomas 2617* (MICH); Sin loc., *Gocker 112* (US); *s/col s/n* (F 761124 y F 761012). **GABÓN:** Forêt du Mayambe bayaka, gorges de la Dongonatzé, affluent de la Myanga, *Le Testu s/n* (MO 1854055). **KENIA:** Nyanza Province, North Kavirondo Distr., about 8 km E of Kakamega Forest Station, *Geesteranus 6281* (F). **TANZANIA: Tanga Province:** Tanga District, Muheza Subdistrict, Amani parish, *Tanner 2756* (MICH, US); in secondary forest by roadside Amani to Monga, Amani, *Verdcourt 62* (BM); Lushoto District, East Usambara, *Peter 101* (MICH); Amani Medical Research Centre, *Lampinen 5720* (MICH). **“BRITISH EAST AFRICA”:** *Heller s/n* (US 634302).

ISLAS MASCAREÑAS (BORBÓN): Sin loc., *s/col s/n* (F 820644).

INDIA: Madras: Pulney Hills, Kodaikanal Stm., *Saulière 514* (US); Palni Hills, Shembaganur, *Jarrett & Saldanha 17090* (114) y *17096* (120) (los dos US); Kerala, Idukki, Munnar, Graham's Land Bridge, *Manickam 32178* (US). Sin loc. *s/col s/n* “Herbarium of Parke Davis Co.” (MICH). **SRI LANKA: Uva Province:** Badulla District, Glenore Estate, Blackwood Division, Blackwood Forest at mile post 15 on Welimada-Haputale road, *Faden & Faden 76/355* (F); 2 miles from Corbetts Gap, *Ballard 1079* (US). **CÉLEBES:** Sulawesi, *Hennipman 5196* (MICH, US).

NUEVA ZELANDA: Sin loc., *Craig 1* (F 596866). **RAPA:** Maungaea, east of Mangaao Peak, *St. John & Maireau 15354* (US)

2. *Marattia obesa* H. Christ in Nueva Guinea 8, Bot. 1: 163. 1909.

Holotypus: “Nova Guinea neerlandica meridionalis”, *Versteeg 1789* (L?, isotypus US!).

Observaciones. – Una parte del material correspondiente a esta especie está determinado como *M. arguta* Mett. y los ejemplares se encuentran en los herbarios P y US. PICHU SERMOLLI (1969: 341) analizó *M. arguta* y destacó la escasez de material de referencia de esta especie y la posible destrucción del tipo depositado en B. La descripción original de Mettenius in KUHN (1869) hace referencia a la presencia de “striae opacae” y “nervis intermediae”, y PICHU SERMOLLI (1969: 341) a “stripes between veins”. Es posible que estos autores se refieran a venas recurrentes, presentes en algunas especies de *Marattia*, aunque no tan obvias como

las de especies de *Angiopteris*. Todo el material revisado carece de recurrentes. Las plantas parecen de menor tamaño que las restantes especies, con frondas de no más de 2-3 m, y las referencias señalan que se arquean marcadamente cuando envejecen (podrían ser caducifrondas).

Hábitat. – Selvas lluviosas siempreverdes y en la cercanía de corrientes de agua, hasta los 1200-1500 m de altura s.n.m.

Distribución geográfica. – África, Madagascar y Nueva Guinea. La fragmentación del área o la aparente disyunción es seguramente el resultado de una pobre representación en los herbarios.

Material adicional estudiado. – CONGO: Entre Kakamoeka et Kitabi sur le bord d'un petit ruisseau, *Lecomte s/n* (F 594464). MADAGASCAR: Antsiranana: Reserva Naturelle Marojejy, along the trail to the summit of Marojejy Est., NW of Mandena, *Miller & al. 3355* (MICH); Tamatave province: Environs d'Andasibe-Perinet, *Dorr 3137* (MICH).

NUEVA GUINEA: Morobe District: Gurakor, *Brass 29384* (US); "Kaiser-Wilhelmsland: Bismarck" (Cordillera Bismarck), *Schlechter 18672* (P, US).

3. *Marattia salicina* Sm. in Rees, Cycl. 22: *Marattia* n° 6. 1812.

Holotypus: "New South Wales, Australia", *Molesworth* (LINN? no visto).

= *Marattia attenuata* Labill., Sert. Austro-Caledon.: 9, tab. 13, 14. 1824. **Holotypus**: "N. Caledonia", *Labillardière s/n* (P isotypus BM no vistos, foto del isotipo US!).

Observaciones. – Es una especie muy característica, con pinnulas coriáceas de color verde brillante con márgenes enteros o repandos y a veces ondulados, con frecuencia con los ápices irregularmente aserrados. Es probable que se hibride con una o más de las especies estudiadas aquí, todas muy afines. Por lo menos se hibrida con *M. smithii* en Nueva Caledonia, Samoa y Vanuatu (Nuevas Hébridas), de donde provienen ejemplares con morfología intermedia entre ambas especies. Además de su morfología intermedia, estos presuntos híbridos presentan esporas de diferentes tamaños, colapsadas o anómalas. Las áreas de las dos especies se superponen en varias localidades (Fig. 5) y ambas son muy afines. *Marattia salicina* es una especie muy difundida en Polinesia y con frecuencia se cita por sus rizomas comestibles y por su cultivo relativamente fácil. JONES (1987: 346) cita una variedad, *M. salicina* var. *howeana* W. R. B. Oliv., de la que no se han encontrado más datos que la mención de ese autor, y que posiblemente tenga origen hortícola.

Hábitat. – Selvas en galería y bosques densos, siempre cerca de ríos o caídas de agua, en suelos arcillosos y, en algunas localidades, serpentinosos (es la única especie registrada como serpentinófila), desde el nivel del mar hasta cerca de los 1000 m.

Distribución geográfica. – Esta especie se encuentra en Nueva Caledonia, islas del Almirantazgo, Vanuatu (Nuevas Hébridas), Nueva Zelanda, e isla Lord Howe (Nueva Gales del Sur), además del NE de Australia. También en isla Norfolk, Samoa, Rarotonga y Tahití. Es posible que esté más difundida aún de lo que muestran las colecciones de herbario disponibles.

Material adicional estudiado. – NUEVA CALEDONIA: Gallerie forestière sur la Rivière Thi, *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 7231* (US); Mt. Koghi, *Franc 653* y *Franc 749* (etiqueta escrita a máquina; US); Mt. Koghi, *Thorne 28497* (US); sin loc., *Franc 142* (F, US); sin loc., *Franc 632* (MICH, US); sin loc., *Franc 673* (MICH); sin loc., ex herb. Copeland 1082, *Franc s/n* (MICH); sin loc., *Vieillard 1680-82* (F); sin loc., *s/col* (F592256); sin loc., "Herbier Blanchau" *s/col s/n* (US 1431082); "Herbier Blanchau" *s/col s/n* (F 596361); sin loc., "Herbier Pancher" *s/col s/n* (US 3031027). NUEVA ZELANDA: Whangarei, *Cheeseman s/n* (FI 3375-7); Bombay, near Auckland, *Hynes s/n* (US 2414362); Thames Goldfields, *Brame s/n* (US 1371341). NUEVA GALES DEL SUR: Isla Lord Howe, *Matts s/n* (F 300406). ISLAS DEL ALMIRANTAZGO: Manus: Falls of Lorengau River, ex herb. Copeland 21408, *Grether & Wagner, Jr s/n* (MICH).

4. *Marattia smithii* Mett. ex Kuhn in Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. 19: 584. 1869.

Syntypi: "Aneytum", *Herus s/n* (B no visto, foto del tipo en US!) y *Strange s/n* (B no visto).

Observaciones. – Los rizomas parecen ser siempre subterráneos y las frondas, que alcanzan 3-4 m, nacen desde el sustrato, con estípites a veces corrugados o muricados, de hasta 1,5 m de

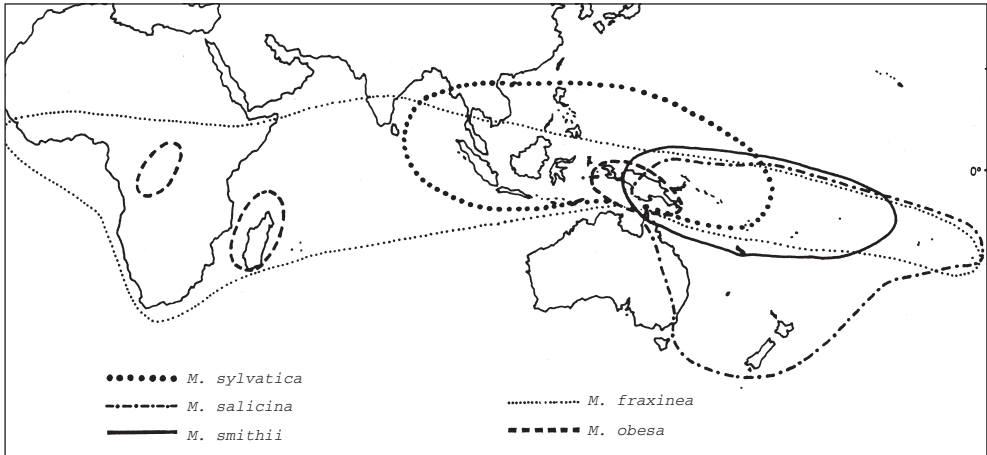


Fig. 5. – Mapa de la distribución geográfica de especies de *Marattia* en el paleotrópico.

largo. Es muy afín con *M. salicina* y *M. sylvatica*. Es posible que se hibride con ambas. Ejemplares con morfología intermedia entre *M. smithii* y *M. salicina* aparecen en Nueva Caledonia y en Vanuatu (Nuevas Hébridas), con esporas anómalas, colapsadas o de diferentes tamaños en una proporción de casi el 90%.

Hábitat. – Bosques densos y selvas en galería o cerca de caídas de agua, a la sombra y en suelos siempre húmedos, desde el nivel del mar hasta cerca de los 1000 m.

Distribución geográfica. – Indonesia, Célebes, Papua; islas del Almirantazgo, islas Salomón, Vanuatu (Nuevas Hébridas), Fiji y Samoa.

Material adicional estudiado. – **INDONESIA:** Amboina, *Robinson 1971* (F). **ISLAS CÉLEBES:** Minahasa, Mt. Mahawae, *Tomohon, Forman 191* (US).

ISLAS ALMIRANTAZGO: **Manus:** Falls of Lorengau River, *Grether & Wagner 4130* (US). **Los Negros:** *Wagner 3277bis* (US). **FIJI:** **Viti Levu:** Waidoi, *Nielsen 264* (US); Tamavua-Sawani road, *Seichell & Parks 15037* (US); Namosi, Hills east of Wainikoroiuva River, near Namuamua, *Smith 8948* (US); Serua, vicinity of Ndeumba, *McKee 2765* (US); Mba, immediate vicinity of Nandarivatu, *Smith 5043* (US); Ra, vicinity of Rewasa, near Vaileka, *Degener 15407* (F); Naitasiri, Suva Pumping Station, *Degener & Ordóñez 15727* (US). **Ngau:** Hills east of Herald Bay, inland from Sawaieke, *Smith 7741* (US). “In insulis Fiji”, *Walker 1875* (FI).

El siguiente material presenta morfología intermedia entre *M. salicina* y *M. smithii* :

NEUEVA CALEDONIA: Mt. Koghi, *Franc 122* (US) y *Franc 749* (etiquetas numeradas a mano; F y US). **PAPUA:** **Fergusson Island:** Track between Gamwabila and Tutubea, *Croft et al. LAE 68741* (US). **VANUATU (Nuevas Hébridas):** Santa Cruz Group, Vanikoro, *Kajewski 677* (F, US). **ISLAS SALOMÓN:** **San Cristóbal:** Himaoro, *Brass 2868* (MICH).

SAMOA: Savaai: Laau munu, *Vaupel 533* (MICH, US).

5. *Marattia sylvatica* Blume, Enum. Pl. Javae: 256. 1828.

Holotypus: “Java, Mt. Salak”, *Blume s/n* (L no visto, foto del tipo US!).

= *Marattia sambucina* Blume, Enum. Pl. Javae: 256. 1828. **Holotypus:** “Java”, *Blume s/n* (L no visto, foto del tipo US!).

= *Marattia pellucida* C. Presl, Suppl. Tent. Pterid.: 10. 1845. **Holotypus:** “Ins. Philippinae, Luzon”, *Cuming 177* (PRC o PR? no visto; isotypi BM?, US!).

- = *Marattia ternatea* de Vriese & Harting, Monogr. Marattiac.: 4, tab. 3, fig. 16. 1853. **Holotypus:** “Ternate, Indonesia”, *Reinwardt s/n* (L no visto, foto del tipo US!).
- = *Marattia vestita* H. Christ in Philip. J. Sci. 2: 185. 1907. **Holotypus:** “Ins. Philippines, Mindanao, Davao, Mt. Apo”, *Copeland 1179* (MICH?, isotypus US!).
- = *Marattia brooksii* Copel. in Philip. J. Sci. 7: 59. 1912; *sensu* C. A. Baker y O. Posthumus, Varenfl. Java 266. 1939. **Holotypus:** “Mt. Poe, Sarawak”, *Brooks 138* (MICH no visto).

Observaciones. – Esta es la especie más abundante en las colecciones, junto con *M. fraxinea*. Es característica por sus pínulas elíptico-lanceoladas con textura herbácea firme, sus márgenes aserrados y la venación simple. Es la única especie que con frecuencia presenta hábito arborescente. Es posible que la textura cartácea, menos común que la herbácea, de ciertos ejemplares, sea un indicio de morfología intermedia de individuos originados por cruzamiento de *M. sylvatica* y *M. smithii*. Ambas son muy similares, y es posible que *M. sylvatica* sea el origen de *M. smithii*, una especie más restringida geográficamente y cuya área se extiende más hacia el E en Polinesia.

Hábitat. – Selvas bajas o de montaña, o bosques húmedos de áreas montañosas lluviosas; en pendientes, cañones, gargantas, desfiladeros o cavernas húmedas y protegidas, siempre cerca de agua corriente (arroyos o ríos), desde el nivel del mar, o más comúnmente, desde los 400-500 m hasta los 2100 m.

Distribución geográfica. – Siam (Tailandia), Vietnam (Indochina), Malasia, Java, Borneo, Célebes, Molucas, Filipinas y Melanesia: islas del Almirantazgo, Vanuatu (Nuevas Hébridas), Salomón y Carolinas.

Material adicional estudiado. – **ISLAS FILIPINAS:** Luzón: Luzón central, Mt. Alagut, *Loher 938* (US); **Laguna Province:** Los Baños (Mt. Maquiling), *Elmer 17842* (F, MICH, MO) y *Elmer 18106* (FI, MICH, US), *Copeland 208* (MICH), leg. no claro 3753 (US); **Benguet Province:** *Mearns 3514* (MICH) y 2860 (MICH, US), *Merrill 929* (FI, MICH, US); Baguio, *Loher 1233* (US), *Topping 233* (US) y *Topping 313* (F, MICH, US), *Elmer 5833* (MICH); Trail between Baguio and Sablan, *Bartsch 265* (US); **Bataan Province:** Lamao River, Mt. Mariveles, *Borden 2082* (US); **Mountain Province:** Mt. Singakalsa, *Celestino y Castro 3966* (-); **Tayabas Province:** Lucban, *Elmer 9052* (MICH, MO); Bontoc Subprovince, *Vanoverbergh 1281d* (US) y 3248 (F); Mt. Masapilid, *Ramos y Edaño 37879* (US); Mt. Data *Copeland 207* (MICH) y *Alcasiad 1785* (F, MICH); Albay Subprovince: Mayon Volcano, *Mendoza 17195* (MICH); **Sorsogon Province:** Irosin (Mt. Bulusan), *Elmer 14733* (F). **Negros:** Negros Oriental, Amlan, near river above hydroelectric plant, *Price 2506* (MICH); Negros Oriental, Dumaguete, Cuernos Mt., *Elmer 9832* (F, FI, MICH, US); Mt. Caulaa, *Copeland 2067* (MICH). **Mindanao:** Davao Province: Miram River, Mt. Apo, *Edaño 729* (MICH), y *Copeland 1179* (US); Trail to Apo, *Copeland 1455* (MICH); Camiguin de Mindanao, *Ramos 1163* (FI, US); Mt. Matuturu, *Copeland 11701* (MICH). **Archipiélago Sulu:** Yolo, *Clemens 9365* (US).

INDONESIA: BORNEO: Mt. Kinabalu, *Clemens 27428* (US); Mt. Kinabalu, Tenompok, *Clemens 30459* (US); **MALAYSIA:** Sabah, Penampang District, Crocker Range, km 49.5 on Kota Kinabalu-Tambunan Road, *Beaman 10458* (MICH). **JAVA:** Batavia Province: northwestern slopes of Mount Salak, above Goenoeng Boender, *Palmer y Bryant 453 y 564* (los dos US); Salak, *Raciborski s/n* (US 1632905); Tjibodas, Mount Gedeh, *Dihm 87* (US), northwestern slopes of Mount Gedeh, *s/col, s/n* (US 2254572). **CÉLEBES:** Sulawesi, Uwai Toro, Balo Balo Mountain, *Hennipman 6150* (US). Mt. Nokilalaki, *Meijer 9497* (US).

NUEVA GUINEA: near Tomba Village, *Hoogland y Pullen 6091* (US); Morobe District: Huon Peninsula, east slope of Mt. Rawlinson, ridge between Gang Creek and Bulum River, *Hoogland 9153* (US); vicinity Kikiepa village, near Wantoat Patrol Post, southern slopes of Finisterre Mts., *Womersley y Thorne 12641* (US). **ISLAS DEL ALMIRANTAZGO:** **Manus:** falls on an eastern tributary of Lorengau River, *Grether y Wagne 4116* (MICH, US); **Los Negros:** Chaporowan Point, *Grether y Wagner 4103* (MICH, US). **ISLAS SALOMON:** Guadalcanal, Vulolo, Tutube Mt., *Kajewski 2678* (MICH).

ISLAS CAROLINAS: Ponape Island, *Kanehira 759* (US); Niinoanizan, *Kanehira 811* (US).

BIBLIOGRAFÍA

- ALLAN, H. H. (1961). *Flora of New Zealand* 1. Government Printer, Wellington, New Zealand.
- BACKER, C. A. & O. POSTHUMUS (1939). *Varenflora voor Java*. Uitgave Van s' Lands Plantentuin, Buitenzorg.
- BIENFAIT, A. (1968). La présence de poils indusiaux et le problème taxonomique dans le genre *Marattia* Sw. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique* 38: 393-395.
- BROWN, E. D. W. & F. B. H. BROWN (1931). Flora of Southeastern Polynesia. II. Pteridophytes. *Bernice P. Bishop Mus. Bull.* 89: 1-123.
- BROWNLIE, G. (1977). The Pteridophyte Flora of Fiji. *Beih. Nova Hedwigia* 55: 1-397.
- BROWNSEY, P. J. & J. C. SMITH-DODSWORTH (1989). *New Zealand Ferns and Allied Plants*. Bateman, Auckland.
- BURROWS, J. E. (1990). *South African Ferns and Fern allies*. Frandsen, Sandton.
- CAMUS, J. M. (1990). Marattiaceae. In: KUBITZKI, K. (ed.), *The families and genera of vascular plants* 1: 174-180.
- CLIFFORD, H. T. & J. CONSTANTINE (1980). *Ferns, Fern Allies and Conifers of Australia*. University of Queensland Press, St. Lucia, Queensland.
- COPELAND, E. B. (1909). Ferns of the Malay-Asiatic Region, Part I. *Philipp. J. Sci.* 4: 1-15.
- COPELAND, E. B. (1912). New Sarawak Ferns. *Philipp. J. Sci.* 7: 59-65.
- COPELAND, E. B. (1929). Ferns of Fiji. *Bernice P. Bishop Mus. Bull.* 59: 1-105.
- CHRIST, H. (1907). *Spiciligium Filicum Philippinensium novarum aut imperfecte cognitarum*. *Philipp. J. Sci.* 2: 153-188.
- CHRISTENSEN, C. (1932). The Pteridophyta of Madagascar. *Dansk Bot. Ark.* 7: 1-253.
- CHRISTENSEN, C. & M. L. TARDIEU-BLOT (1939). Les fougères d'Indochine. IV: Marattiaceae. *Notul. Syst. (Paris)* 5: 2-13.
- DE VRIESE, W. H. & P. HARTING (1853). *Monographie des Marattiacées*. Noothoven van Goor, Leiden & Arnz, Düsseldorf.
- GURR, E. (1965). *The rational use of dyes in biology*. Leonard Hill, Londres.
- FIGUEIREDO, E. (1998). The pteridophytes of São Tomé and Príncipe (Gulf of Guinea). *Bull. Nat. Hist. Mus., Bot. Ser.* 28: 41-66.
- JONES, D. L. (1987). *Encyclopedia of Ferns*. Timber Press, Portland, Oregon.
- HILL, C. R. & J. M. CAMUS (1986). Evolutionary cladistics in Marattialeans ferns. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 14: 219-300.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN & L. BARNETT (1990). *Index Herbariorum, Part I, Herbaria of the World* ed. 8. New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- KUHN, M. (1869). Reliquiae Mettenianae. *Linnaea* 36: 41-169.
- LELLINGER, D. B. (1989). The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae). *Pteridologia* 2A: 1-364.
- MICKEL, J. T. & J. M. BEITEL (1988). Pteridophyte flora of Oaxaca, México. *Mem. New York Bot. Gard.* 46: 1-568.
- PARRIS, B. S., R. S. BEAMAN & J. H. BEAMAN (1992). *The plants of Mount Kinabalu. I. Ferns and Fern-allies*. Royal Botanic Garden, Kew.
- PÉREZ GARCÍA, B. (1995). Marattiaceae. In: MORAN, R. C. & R. RIBA (ed.), *Flora Mesoamericana* 1: 50-51.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1969). Adumbratio Florae Aethiopicae, 16. Marattiaceae. *Webbia* 23: 329-351.
- PONCE, M. M. & A. R. SMITH (1998). Sobre la presencia del género *Marattia* (Marattiaceae, Pteridophyta) en la Argentina. *Darwiniana* 35: 179-182.
- PROCTOR, G. R. (1989). Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Mem. New York Bot. Gard.* 53: 1-398.
- ROLLERI, C. H. (1993). Revision of genus *Christensenia*. *Amer. Fern J.* 83: 3-19.
- ROLLERI, C. H. (2000). Revision of genus *Danaea*. [Manuscrito].
- ROLLERI, C. H., A. M. DEFERRARI & M. CICCARELLI (1987). Epidermis y estomatogénesis en Marattiaceae (Marattiales-Eusporangiopsida). *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 14: 129-147.
- ROLLERI, C. H., A. M. DEFERRARI & M. LAVALLE (1991). Epidermal morphology of the pinnae of Angiopteris, *Danaea* and *Marattia*. *Amer. Fern J.* 81: 44-62.

- ROLLERI, C. H. & M. LAVALLE (1996). Análisis con MEB y MO de caracteres epidérmicos foliares en Marattiaceae sensu lato. *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 14: 433-456.
- ROLLERI, C. H. & M. LAVALLE (2001). Morfología de las esporas en especies paleotropicales de Marattia Sw. (Marattiaceae). *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 14: 675-705.
- ROLLERI, C. H., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ (1998). Morfología de las esporas en *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis, C* 55 (128-129): 17-26.
- ROLLERI, C. H., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ (1999). Protuberancias intercelulares pécticas en mesofilos de *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis, C* 57: 1-11.
- ROLLERI, C. H., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ (2000). Paráfisis en especies neotropicales y paleotropicales de Marattia Sw. *Physis, C* 58, e. p.
- ROLLERI, C. H., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ (2001). Idioblastos de ópalo en helechos marattiáceos. *Physis, C*, e. p.
- STOLZE, R. G. (1976). Ferns and fern allies of Guatemala. Part I. Ophioglossaceae through Cyatheaceae. *Fieldiana, Bot.* 39: i-v, 1-130.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON (1989). *Ferns and allied plants with special reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York-Berlin.