

DESENVOLVIMENTO DE *POLYPODIUM HIRSUTISSIMUM* RADDI (PTERIDOPHYTA, POLYPODIACEAE) EM CONDIÇÕES NATURAIS.¹

Marli A. Ranal²

Recebido em 16-05-90. Aceito em 06-08-93.

RESUMO - (Desenvolvimento de *Polypodium hirsutissimum* Raddi [Pteridophyta, Polypodiaceae] em condições naturais). Populações de gametófitos e esporófitos de *Polypodium hirsutissimum* ocorrentes em mata mesofítica semidecídua do Estado de São Paulo, foram acompanhadas em campo durante 24 meses e amostras coletadas para estudo em laboratório. A morfologia das diferentes fases de desenvolvimento, desde o gametófito até o esporófito adulto é apresentada. A sobrevivência em ambiente seco, especialmente das plantas jovens, bem como o comportamento destas em função de condições de dessecação, são discutidos.

Palavras-chave: *Polypodium hirsutissimum*; Polypodiaceae; Pteridophyta; desenvolvimento heteroblástico.

ABSTRACT - (Development of *Polypodium hirsutissimum* Raddi [Pteridophyta, Polypodiaceae] in natural conditions). Populations of gametophytes and sporophytes of *Polypodium hirsutissimum* occurring in a semideciduous mesophytic forest in the State of São Paulo, Brazil, were observed during 24 months and samples were collected for study in the laboratory. The morphology of different phases of development, from gametophytes until the formation of adult sporophytes, is presented. Survival in a xeric environment, especially of young plants, is discussed.

Key words: *Polypodium hirsutissimum*; Polypodiaceae; Pteridophyta; heteroblastic development.

Introdução

Apesar da importância do estudo do desenvolvimento heteroblástico em pteridófitas ter sido reconhecida por vários autores, a morfologia do esporófito adulto e fértil continua sendo a

1 - Trabalho apresentado no XLI Congresso Nacional de Botânica, Fortaleza, CE. Parte da tese de doutorado, UNESP/Rio Claro.

2 - Universidade Federal de Uberlândia, Departamento de Biociências, Cx. P. 593, 38400-902, Uberlândia - MG, Brasil. Bolsista CNPq, FAPESP.

base para a taxonomia e filogenia, uma vez que este representa a fase dominante do ciclo de vida dessas plantas.

A arquitetura foliar de pteridófitas e descrição das folhas jovens de algumas espécies recebe especial atenção nos clássicos trabalhos de Bower (1923). O autor discute ainda as tendências evolutivas das pteridófitas, baseado em comparações entre folhas jovens e adultas da planta, bem como entre folhas adultas de diferentes táxons e comparações com fósseis.

Quanto à ontogenia do desenvolvimento das folhas, esta é conhecida apenas para um reduzido número de táxons de regiões temperadas, faltando informações para a maioria das espécies de regiões tropicais, o que torna difícil um estudo comparativo mais amplo. A partir desses estudos, alguns autores mostraram que ocorrem muitas diferenças morfológicas entre as folhas jovens de uma espécie, o que pode ajudar a explicar problemas relacionados com a variabilidade morfológica encontrada entre indivíduos de uma população e ainda problemas de fertilidade precoce e de neotenia encontrados em algumas espécies (Rodríguez Rios, 1973; Hennipman, 1977). Apesar da variabilidade, existem certas características que são observadas em todos os estádios do desenvolvimento do esporófito, fato este que possibilita uma melhor delimitação dos táxons, inclusive a nível de espécie. Certos problemas relativos às relações filogenéticas também podem ser esclarecidos a partir de caracteres das plantas jovens.

O conhecimento das várias fases de desenvolvimento dos esporófitos também é importante para trabalhos de levantamento florístico, uma vez que parte do material jovem encontrado não pode ser identificado por falta de material herborizado para comparação e pela ausência de caracteres da planta jovem nas chaves de identificação. Outras áreas, tais como a morfologia, ecologia e fisiologia, necessitam de informações taxonômicas para materiais estéreis que muitas vezes demoram para se tornar férteis, ou por problemas ambientais, como por exemplo locais em que a multiplicação vegetativa dos esporófitos é mais efetiva para assegurar a sobrevivência da espécie, ou por se tratar de espécies que apresentam um ciclo "esporo" muito longo.

Quando se pretende estudar a biologia de um determinado grupo taxonômico, especialmente com referência aos problemas envolvidos no seu estabelecimento em determinado hábitat, além dos fatores ambientais que interferem nesse processo e das respostas fisiológicas manifestadas pelas plantas, a identificação destas em qualquer fase de desenvolvimento torna-se uma necessidade básica para o andamento dos trabalhos.

Em função disso, no presente trabalho é apresentado um estudo morfológico do desenvolvimento de *Polypodium hirsutissimum* crescendo em condições naturais, bem como algumas informações relativas ao comportamento da espécie em resposta a condições de dessecação.

Material e métodos

Gametófitos e esporófitos foram coletados no período de 1981 a 1986, em áreas remanescentes de mata mesofítica semidecídua localizadas nas terras da Fazenda Barreiro Rico, na região de confluência dos rios Piracicaba e Tietê, a 22°41' latitude S e 48°07' longitude W, 560 m de altitude, município de Anhembi, Estado de São Paulo. A região é

caracterizada por um clima subtropical úmido, do tipo Cwa (Koeppen, 1948), tendo sido registrada no período de 1970 a 1985 a temperatura média mínima de 17,5°C (julho) e média máxima de 25,2°C (fevereiro). A precipitação média anual nesse período foi de 1364,1 mm, existindo uma estação seca no inverno que vai de abril a setembro (Ranal, 1988).

Além dos 70 indivíduos coletados desde 1981, foram marcados e acompanhados em condições de campo, durante 24 meses (abril de 1984 a maio de 1986), 25 indivíduos para estudo do desenvolvimento da espécie.

Os espécimens coletados na fase jovem foram fixados em cromo-acético fraco I (Sass, 1951) e os demais foram herborizados segundo técnicas usuais (Fidalgo & Bononi, 1984). Para a identificação da espécie foram utilizadas as chaves de identificação e descrições apresentadas por Sota (1960, 1966) e Stolze (1981). A nomenclatura adotada está de acordo com o sistema de classificação de Tryon & Tryon (1982).

O espécimen testemunho encontra-se depositado no Herbarium Rioclarense (HRCB) do Instituto de Biotecnologia da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" - Campus de Rio Claro.

Em laboratório os materiais foram examinados e desenhados em estereomicroscópio com câmara clara, ou fotografados. Para estudos de venação, os materiais foram diafanizados em solução de NaOH 5%.

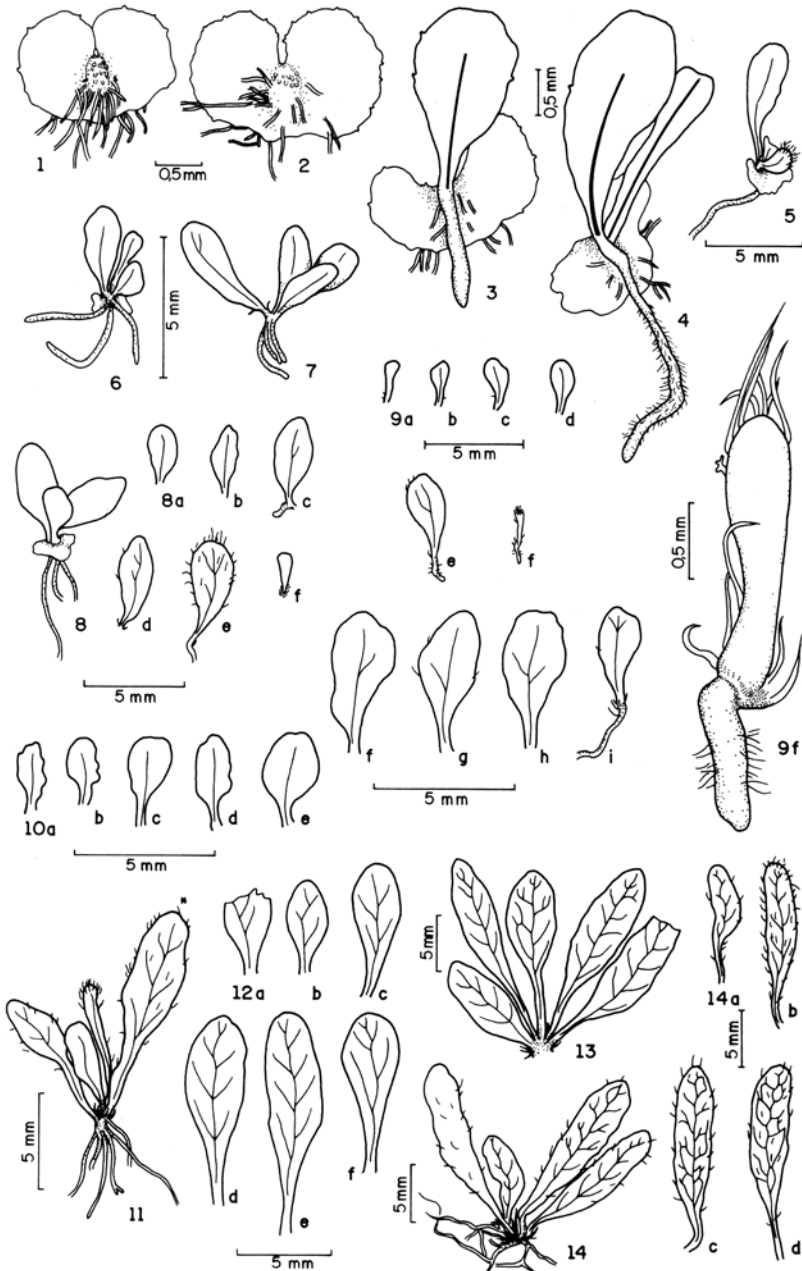
Resultados e discussão

Gametófito. O talo adulto e maduro apresenta-se cordiforme, com tricomas papilados unicelulares na margem, esparsos na face ventral; face dorsal glabra (Figuras 1, 2). Foram encontrados apenas espécimens arquegoniados. Arquegônios localizam-se junto à região meristemática.

Esporófito Jovem. As três primeiras folhas do esporófito jovem são espatuliformes, inteiras, com uma nervura central não atingindo a margem, curto-pecioladas (Figuras 3-6); margem e face abaxial com tricomas unicelulares ou ramificados, esparsos (Figuras 21-25); textura membranácea a papirácea. Margem da lâmina levemente ondulada, formada por uma única fileira de células retangulares (Figura 21).

Escamas castanhas ocorrem na base do pecíolo e são uma constante em todos os estádios do desenvolvimento. Às vezes, também podem ocorrer na segunda ou terceira folhas, esparsas na face adaxial e mais abundantes na abaxial, principalmente no ápice (Figura 5). Em alguns casos, até a sexta folha não aparecem escamas nas lâminas; apenas aquelas da base do pecíolo estão presentes, mas em geral, a partir da quarta folha essas estruturas, nas lâminas, começam a aparecer efetivamente. Até esse estágio a planta produz uma única raiz por folha e é freqüente a presença de restos do gametófito (Figuras 3-6, 8). Um pequeno caule escamoso rastejante começa a ser diferenciado em plantas com cerca de seis folhas.

A partir da quarta ou quinta folhas, uma série delas com venação livre é produzida, sendo uma vena central e venas laterais alternadas (Figuras 7-12). Em plantas com quatro folhas (Figura 7), escamas da face adaxial são deltóides, basipeltadas, com margem ligeiramente denteada e bem menores que as da face abaxial (Figura 26). Em plantas



Figuras 1-14. Desenvolvimento heteroblástico de *Polypodium hirsutissimum*. 1-2. Fase gametofítica. 3-6, 8. Esporófito jovem aderido a restos do tecido gametofítico. 7, 9-14. Esporófito jovem.

mais velhas as escamas são deltóide-lanceoladas, sendo sua maior porção bastante acuminada, basipeltadas, margem irregularmente denteada, com dentes bicelulares, tendendo a clatradas (Figuras 27-35). Nessas plantas, é encontrada toda uma gradação de tamanho e forma de escamas. Em geral, as menores e em menor número são as da face adaxial e as maiores, as do caule; todas amareladas a castanho-claras. Em seguida, folhas com venas laterais divididas dicotomicamente começam a ser formadas, apresentando as primeiras aréolas costais (figura 13), às vezes com uma vênula incluída, livre (Figura 14), iniciando-se assim a série de folhas com venação anastomosada, subgonioflebóide. Nesse estágio as folhas ainda são espatuliformes, curto-pecioladas, de base atenuada e ápice, na maioria das vezes, arredondado; textura papirácea tendendo a coriácea.

No caso do espécimen representado na Figura 13, as escamas das faces adaxial e abaxial são bastante similares àquelas que ocorrem na planta adulta, com morfologia gonfóide (Figuras 34-37). As da base do pecíolo, região próxima do pequeno caule rastejante, são deltóide-lanceoladas (Figura 38).

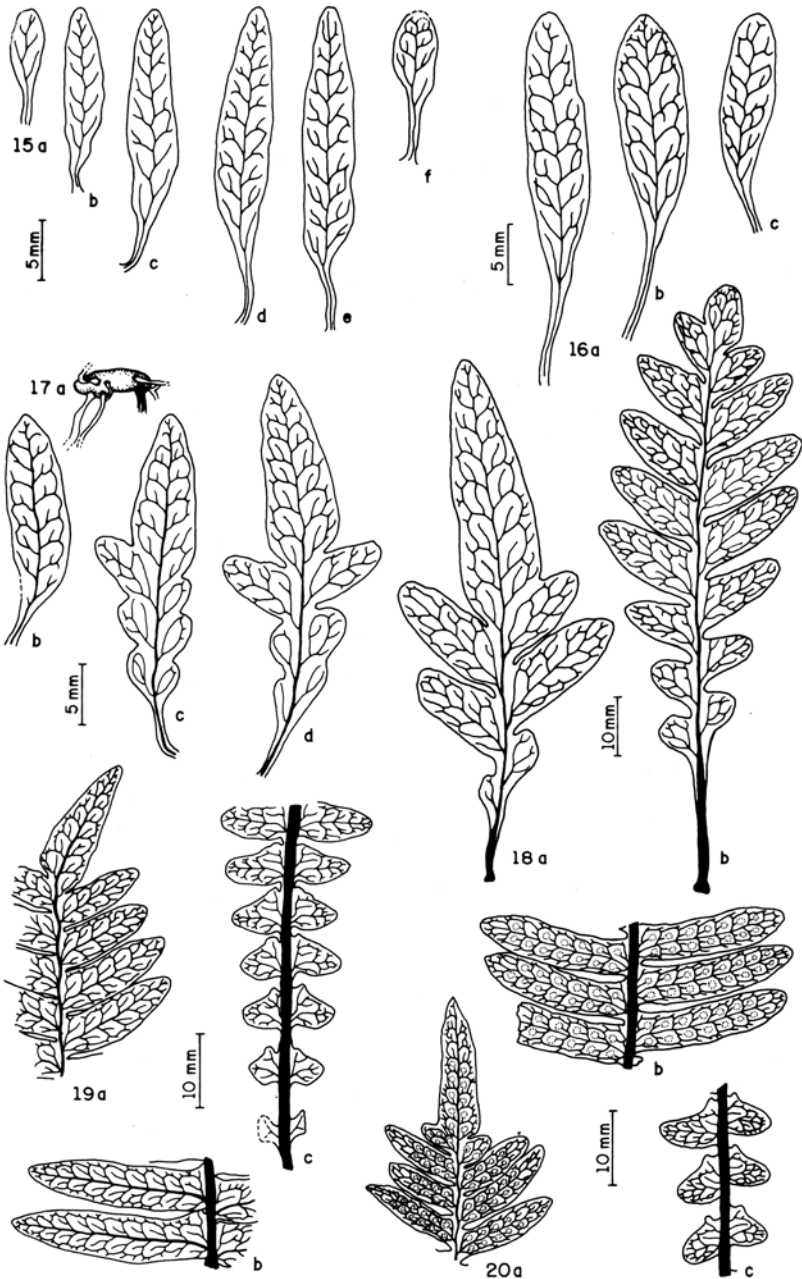
Após esta série de folhas espatuliformes, é produzida uma série de folhas linear-lanceoladas, inteiras, com maior número de aréolas que as folhas anteriores e uma vênula incluída; a venação continua sendo subgonioflebóide (Figuras 15, 16, 17b). Uma série de tricomas ramificados é encontrada na face abaxial das lâminas (Figura 39). O ápice do caule é caracteristicamente recoberto por escamas ferrugíneas.

Em seguida começam a ser produzidas folhas com a metade inferior da lâmina pinatilobada (Figura 17c) a pinatipartida (Figuras 17d, 18a); cada segmento apresenta venação subgonioflebóide. Na região apical da lâmina ocorre uma fileira de aréolas de cada lado da costa média, com uma vênula incluída livre. Posteriormente aparecem folhas pinatipartidas, com pecíolo apresentando cerca de 1/4 do comprimento da folha, similares àquelas do esporófito adulto (Figura 18b); lâmina com segmentos basais bastante reduzidos em relação aos medianos e venação gonioflebóide; tricomas ausentes. Nesta fase (Figuras 17, 18), as escamas são similares às da planta adulta, exceto no tamanho que é bem menor. Todas são do tipo clatrado, basipeltadas, com células de paredes espessas, as centrais castanho-escuras e as marginais amareladas a hialinas. Aquelas da lâmina são gonfóides e as do caule deltóide-lanceoladas, com ápice acuminado, margem denteada com dentes bicelulares (Figuras 40-52).

Nas figuras 58-61 está apresentada a seqüência de desenvolvimento heteroblástico da espécie, com base em material herborizado. Muitas dessas plantas foram utilizadas para estudos de indumento e venação e foram apresentadas nas figuras anteriores.

Com relação ao indumento, as primeiras quatro folhas apresentam tricomas apenas na face abaxial da lâmina; nas próximas folhas produzidas essas estruturas também são encontradas na face adaxial. Tricomas e escamas constituem o indumento de plantas até o estágio representado nas figuras 15 e 16. Desse estágio em diante, tricomas deixam de ser formados; primeiramente na face adaxial e, se persistem, é junto à nervura principal (Figuras 15c-f) e posteriormente na face abaxial.

As escamas aparecem primeiramente na base do pecíolo das folhas, continuando sobre o caule quando seu desenvolvimento é iniciado; depois em abundância no ápice das lâminas e esparsas tanto na face adaxial como na abaxial. Nas folhas totalmente expandidas,



Figuras 15-20. Desenvolvimento heteroblástico de *Polypodium hirsutissimum*. Fig. 15-18. Esporófito jovem. 19. Esporófito adulto, folha estéril. 20. Esporófito adulto, folha fértil.

escamas recobrem esparsamente a face adaxial e densamente a face abaxial da lâmina, pecíolo e caule; todas persistentes.

Esporófito Adulto. A planta adulta apresenta caule rastejante, ramificado, densamente escamoso, com escamas persistentes. As folhas são linear-lanceoladas, pinatipartidas a pinatissectas, dispostas próximas umas das outras, com segmentos basais reduzidos, curto-pecioladas; venação gonioflebóide (Figuras 19a-c). Ambas as faces da lâmina foliar, raque, pecíolo e caule são densamente cobertos por escamas ferrugíneas; tricomas ausentes. Os soros são dorsais, circulares, recobertos por escamas, localizados terminalmente sobre vênulas incluídas livres (Figuras 20a-c, 59-61).

As escamas da planta adulta são maiores, mais escuras e com margem mais denteada do que aquelas que ocorrem nas últimas fases de desenvolvimento do esporófito jovem (Figuras 53-57).

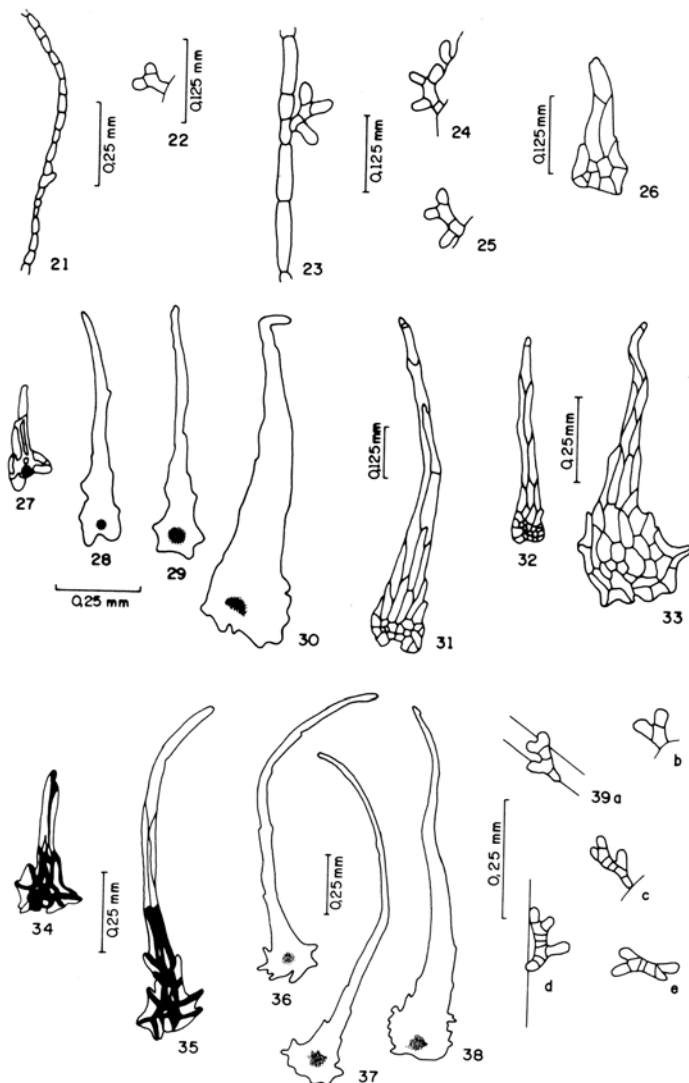
Hábitat. Gametófitos mais jovens localizam-se, em geral, em pequenas porções do substrato ainda não invadidas por briófitas (ritidoma de árvores e arbustos e troncos em decomposição). Geralmente são encontrados com a reentrância apical voltada para baixo, em relação ao solo. Organismos mais desenvolvidos, cordiformes e até com as primeiras folhas do esporófito, são encontrados recobertos por briófitas.

Esporófitos jovens são encontrados crescendo sobre ritidoma de árvores e arbustos, geralmente rugosos e cobertos por briófitas ou líquens, ou ainda ambos. Alguns espécimens crescem sobre troncos em estado de decomposição. Também são encontradas, embora mais raramente, plantas jovens crescendo diretamente sobre o solo de barrancos, em geral associadas a tufo de briófitas. Esporófitos adultos, em geral, ocorrem como epífitas e mais raramente sobre troncos em decomposição.

Observações. As plantas jovens são caracterizadas por apresentarem folhas espatuliformes, com margens levemente onduladas e com escamas castanhas de ápice longo e acuminado que lhes confere o aspecto hirsuto, em alguns casos já a partir da segunda folha. Espécimens com folhas sem escamas, apresentam essas estruturas na base do pecíolo.

Durante os períodos de seca, tanto o ar atmosférico como o substrato apresentam-se bastante secos, acrescentando-se ainda a esse fator a ação direta do sol em função da deciduidade foliar acentuada das fanerógamas e a ação dos ventos, o que propicia uma maior perda de água por evaporação. Entretanto, esporófitos ainda muito pequenos (ca. 1-2 cm) sobrevivem com as folhas desidratadas e enroladas, muitas vezes protegidos entre briófitas nas frestas de cascas de árvores. Após um período de chuvas as folhas se abrem completamente. O enrolamento dos segmentos da lâmina e da própria folha é característico da espécie em período de seca (Figura 59).

Durante o desenvolvimento do esporófito das pteridófitas, as folhas apresentam mudanças morfológicas gradativas que, de um modo geral, caracterizam as plantas de uma mesma idade cronológica. A série de eventos



Figuras 21-39. Indumento das folhas e caule de esporófitos jovens. 21-22. Detalhes da planta representada na fig. 3. 21. Margem da lâmina foliar. 22. Tricoma da face abaxial da lâmina. 23-25. Tricomas da planta representada na fig. 6. Margem da folha, porção mediana. 24. Margem da folha, região apical. 25. Margem do pecíolo. 26. Escama da face adaxial da lâmina foliar da planta representada na fig. 7. 27-30. Escamas da planta representada na fig. 8. 27-28. Face abaxial, folha e. 29. Face adaxial, folha e. 30. Caule. 31-33. Escamas da planta representada na fig. 9. 31-32. Região apical da folha f. 33. Região basal da folha f. 34-35. Escamas da face adaxial da folha marcada com asterisco na fig. 11. 36-38. Escamas da planta representada na fig. 13. 36. Face adaxial, folha marcada com asterisco. 37. Face abaxial da mesma folha. 38. Região entre base do pecíolo e caule. 39. Tricomas da planta representada na fig. 15, face abaxial. 39a, d. Junto à costa média.

morfológicos que ocorre é caracterizada por diferenças marcantes entre uma fase e outra, podendo-se considerar esse tipo de desenvolvimento como sendo heteroblástico, de acordo com o conceito de Goebel, 1898 (Diels, 1906).

Os fatores que controlam esse desenvolvimento seqüencial das folhas, têm sido discutidos por vários autores com regularidade, desde a primeira explicação de Goebel em 1898, baseada no estado nutricional da planta. Apesar dos estudos desenvolvidos nessa área, ainda não existe uma resposta definitiva que explique as causas dessa mudança (White, 1971).

A importância dos caracteres do esporófito jovem para o entendimento da filogenia dos diferentes táxons das pteridófitas é destacada por Wagner (1952) e Hennipman (1977). Ainda que o padrão de desenvolvimento seja semelhante dentro de um mesmo gênero, é possível separar as várias espécies, baseando-se em determinados caracteres morfológicos do esporófito jovem, por serem constantes e típicos da espécie (Rodríguez Rios, 1973; Hennipman, 1977).

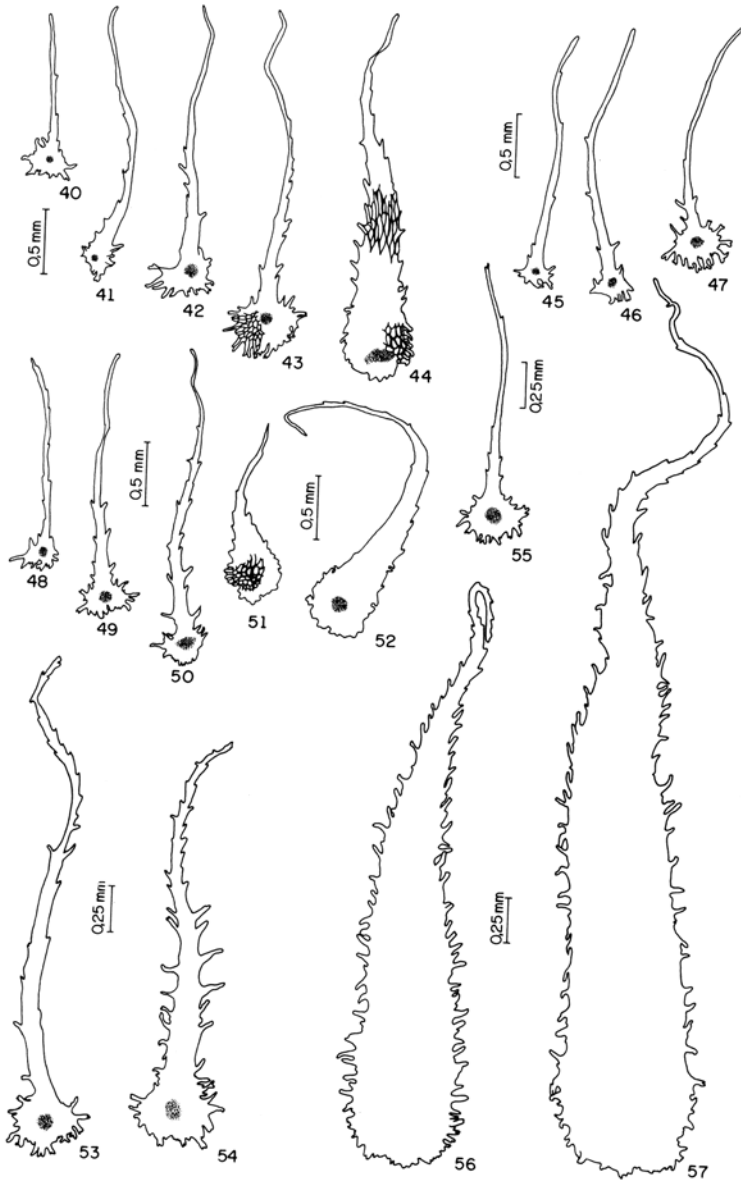
Segundo Wagner (1952), são poucas as espécies que apresentam folhas sem nervura principal, quando adultas, mas a maior parte delas tem folhas jovens desse tipo, excetuando-se representantes de Ophioglossaceae, certas Marattiaceae, Gleicheniaceae e o gênero *Nephrolepis* Schott (Davalliaceae) que têm folhas jovens com nervura principal. Em Polypodiaceae (*sensu stricto*), as lâminas passam diretamente do estágio com duas vênulas laterais para aquele com duas vênulas laterais e uma central. *Polypodium hirsutissimum* apresenta as primeiras folhas com uma nervura central, às vezes com o ápice dividido dicotomicamente, podendo-se desta forma ampliar a lista dos grupos cujos esporófitos jovens apresentam folhas com nervura central.

Do ponto de vista evolutivo, a venação parece ter importante papel para as pteridófitas. Se a lâmina foliar das pteridófitas resultou do cerzimento de lobos próximos, ramificados dicotomicamente, então a venação primitiva deve ter sido livre ou aberta e qualquer sistema com venas unidas (venação fechada), deve ser uma condição derivada. Além disso, o desenvolvimento ontogenético das folhas de uma espécie também indica que a venação aberta deve ser primitiva e a fechada, uma condição derivada (Bower, 1923).

As primeiras folhas produzidas por um esporófito, em geral, têm venação aberta, mesmo que na planta adulta a característica seja venação anastomosante. Isso pode ser observado na seqüência de desenvolvimento heteroblástico de *Polypodium hirsutissimum*.

A importância taxonômica da venação em certos grupos, também é destacada por Sota & Pérez-García (1982). Polypodiaceae é uma das famílias de pteridófitas onde esse caráter é muito diversificado e tem sido usado como um elemento distintivo a nível de subfamílias e gêneros (Sota & Pérez-García, 1982).

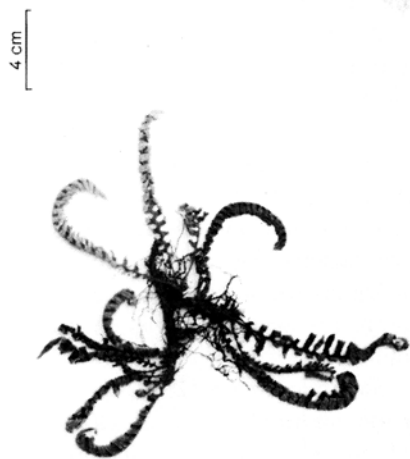
Com referência à morfologia da folha do esporófito adulto, *Polypodium hirsutissimum* pode ser incluída no tipo pinado determinado de Tryon (1964), fazendo



Figuras 40-57. Escamas de esporófitos jovens e adultos. 40-44. Da planta representada na fig. 17. 40-41. Face adaxial da lâmina foliar. 42-43. Face abaxial da lâmina foliar. 44. Caule. 45-52. Da planta representada na fig. 18. 45, 46, 48. Face adaxial da lâmina foliar. 47, 49, 50. Face abaxial da lâmina foliar. 51-52. Caule. 53-57. Planta adulta. 53. Face abaxial da lâmina foliar. 54. Face abaxial, sobre costa média. 55. Face adaxial da lâmina foliar. 56. Pecíolo. 57. Caule.



58



59



60



61

Figuras 58-61. Desenvolvimento heteroblástico; material herborizado. 58. Esporófitos jovens. 59. Esporófito adulto coletado em período de seca. 60. Esporófito adulto, fértil. 61. Detalhe da folha fértil.

fazendo parte dos 85% de espécies e gêneros de Filicopsida que apresentam folhas desse tipo. A lâmina tem as partes arranjadas pinadamente e o ápice completamente expandido, sem tecido meristemático.

A textura coriácea das folhas de *Polypodium hirsutissimum*, bem como o indumento escamoso da planta toda, são importantes características morfológicas relacionadas com a sobrevivência da espécie nos períodos de seca.

Observações de campo indicam que esta espécie pode ser considerada, quanto ao padrão sazonal de crescimento e dormência de Kornás (1977), como sendo do tipo poiquilohídrico. Nesse tipo, o padrão sazonal é irregular e diretamente dependente das condições atmosféricas e as plantas retêm seus órgãos assimiladores durante o ano todo. Seu crescimento ativo ocorre somente no período chuvoso, tornando-se dormentes na seca, com as folhas enroladas.

Segundo Tryon (1964), cerca de 10% das espécies de pteridófitas crescem em ambiente tropical xérico epifítico, com umidade atmosférica e do substrato adequadas apenas sazonalmente, com ar às vezes seco durante o dia e muito úmido à noite, tipicamente encontrado em florestas tropicais com uma estação seca pronunciada, como é o caso do Barreiro Rico. A maior parte das espécies desse tipo de ambiente, segundo o autor, tem folhas do tipo inteiro simples, embora o tipo pinado-determinado (pinatífido ou pinatissecto) também seja comum. Em ambos os casos, há uma pequena superfície foliar e a textura usualmente é coriácea. A maior parte das plantas que apresenta esse tipo foliar tem a capacidade de se tornar dormente quando não existe umidade adequada, revivendo quando esta é recuperada. As folhas são persistentes durante todo o ano ou durante a maior parte dele. A pequena superfície foliar parece ser uma adaptação à estação seca do ambiente. Tryon (1964) cita como exemplos de espécies com estas características, *Polypodium angustifolium* Sw. P., *polypodioides* (L.) Watt., *Vittaria lineata* (L.) Sm. e *Pyrrosia lanceolata* (L.) Farwell. Destas espécies citadas por Tryon, as três primeiras ocorrem no Barreiro Rico, além de *Polypodium hirsutissimum* e *P. pleopeltifolium* Raddi que também podem ser incluídas nesta lista.

Quanto ao hábito, observações de campo também indicam que se trata de uma espécie epífita facultativa do tipo preferencial, segundo Hilitzer, 1925 e Allorge, 1935 (Barkman, 1958), ocorrendo preferencialmente sobre ritidoma de árvores e arbustos.

Agradecimentos

A autora agradeceu ao Dr. Paulo Günter Windisch pela orientação, sugestões e críticas construtivas.

Referências bibliográficas

- Barkman, J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes: including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum & Comp. N.V. Assen. 628p.
- Bower, F.O. 1923. The ferns (Filicales): treated comparatively with a view to their natural classification. 1. Analytical examination of the criteria of comparison. Today & Tomorrow's Book Agency. New Delhi. Vol. 1. 359p.
- Diels, L. 1906. Jugeneformen und blütenreise in pflanzenreich. Gebrüder Brontraeger. Berlin. 130p.
- Fidalgo, O. & V. L. R. Bononi, coord. 1984. Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. Manual n° 4. Instituto de Botânica. São Paulo. 62p.
- Hennipman, E. 1977. A monograph of the fern genus *Bolbitis* (Lomariopsidaceae). Leiden University Press. Leiden. 331p.
- Koeppen, W. 1948. climatologia: com un estudio de los climas de la tierra. Trad. P.R. Hendrichs Pérez. Fondo de Cultura Economica. Mexico. p.152-182.
- Kornas, J. 1977. Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 46(4): 669-690.
- Ranal, M.A. 1988. Estabelecimento e desenvolvimento da geração esporofítica de pteridófitas em mata seca semidecídua do Estado de São Paulo. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Rio Claro. 217p. Tese de Doutorado.
- Rodriguez Rios, R. 1973. Morfologia de los protalos y esporofitos juvenes de algunas especies chilenas de *Blechnum* (Polypodiaceae s.l.). *Gayana Botanica*, (22):1-17.
- Sass, J.E. 1951. Botanical microtechnique. 2nd. ed. The Iowa State College Press. Iowa. 227p.
- Sota, E.R. de la. 1960. Polypodiaceae y Grammitidaceae argentinas. *Opera Lilloana*, 5:1-229.
- Sota, E.R. de la. 1966. Revision de las especies americanas del grupo *Polypodium squamatum* L.: Polypodiaceae (s. str.). *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)*, Botánica, 10(47):69-186.
- Sota, E.R. de la & B. Pérez-García. 1982. Nerviación y dimorfismo foliar en *Microgramma* Presl (Polypodiaceae s. str.). *Biotica*, 7(1):45-64.
- Stolze, R.G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala; Part II Polypodiaceae. *Fieldiana Botany. New Series*, (6):1-210, 239-472, 515-522.
- Tryon, R.M. 1964. Evolution in the leaf of living ferns. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 21(5):73-85.
- Tryon, R.M. & A.F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants with special reference to Tropical America. Springer-Verlag. New York. 857p.
- Wagner Jr., W.H. 1952. Types of foliar dichotomy in living ferns. *American Journal of Botany*, 39(8):578-592.
- White, R.A. 1971. Experimental studies of the sporophytes of ferns. *BioScience*, 21(6):271-275.