

MORFOLOGIA COMPARADA DE LAS ESPECIES DE «LYCOPodium»
(LYCOPODIACEAE-PTERIDOPHYTA) DEL NOROESTE DE ARGENTINA¹Por CRISTINA ROLLERI DE DOUGHERTY²

ABSTRACT

“Comparative morphology of species of *Lycopodium* from Northwestern Argentina”.

The comparative morphology of 8 species of *Lycopodium* from Northwestern Argentina has been studied. These species are: *L. clavatum* L., *L. mandiocanum* Raddi, *L. magellanicum* (P.B.) Sw., *L. sanctae-barbarae* Rolleri, *L. saururus* Lam., *L. sotae* Rolleri, *L. subulatum* Desv. and *L. thyooides* H. B. Willd.

Characters under consideration are: morphologic types of the sporophyte, adult root, stem axis, leaves and fertile structure. Aspects investigated by other authors—gametophyte, embryology and cytology—are also commented.

The following conclusions, partial as well as general, arise from the undertaken research.

Based on the sporophyte's external morphologic characters, five fundamental types were established; as to the root, it was possible to report two cortical types (mechanic and composite), five endodermic types—ontogenetically vinculated to one another—and two types of steles, in accordance to their symmetry (actinosteles and plectosteles); the axis apex has been found to be constituted by a superficial group of initials; the histological differentiation process was studied in one of the species, being therefore possible to determine the ontogenetic sequence of the stem tissular development; two fundamental types of stem cortex—homogeneous and heterogeneous—, four endodermic types and two types of steles—radial and dorsal-ventral—were determined; in two species were found peculiar xylematic elements, transitional between tracheids and vessel members; four phyllotactic types—spiral,

¹ Trabajo de Investigación, realizado en el Laboratorio de Morfología Vegetal del Museo de La Plata, bajo el asesoreamiento del Dr. Elías R. de la Sota.

² Jefe de Trabajos Prácticos de Anatomía y Morfología Vegetal de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata; becaria del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires.

pseudoverticillated, decusated and tetrastic— were determined; the characters reported by the leaf epidermis and stomata showed specific-level differentiations; the morphology of sporophylls —shape, size, phyllotaxis and localization— was analyzed, as well as the ontogeny of sporangia and the spore types. All of these aspects show specific-level differentiation.

Data on geographic and altitudinal distributions, and ecologic aspects for all the species considered, are furthermore given. Emphasis is given to the fact that characters determined favor the splitting of genus *Lycopodium* sensu lato in two entities: *Lycopodium* sensu stricto and *Huperzia*; the latter being much less uniform than the former, and showing a great morphologic diversification.

I. INTRODUCCION

Las *Lycopodiaceae* constituyen una familia con amplia distribución en el globo.

Se trata de un grupo ubicuo; viven en zonas tropicales, subtropicales y templado-frías, desde el nivel del mar hasta 4,500 metros de altura o más, en los Andes sudamericanos y altas montañas de Africa y Asia.

Hasta el presente se conocen cerca de 700 especies, la mayor parte de las cuales viven en zonas tropicales, en selvas montañosas, prados o vegas de altura, páramos, etc. Los elementos que crecen en regiones templadas o templado-frías, son generalmente terrestres o saxícolas, de suelos ácidos, mientras que los tropicales suelen ser epifitos.

En la Argentina hay cerca de 16 especies distribuidas en el noroeste, noreste, litoral platense, Sierras Pampeanas, Sierras Australes de Buenos Aires y bosques andino-patagónicos. De este total, 8 se encuentran en el noroeste: *L. clavatum* L., *L. magellanicum* (P. B.) Sw.; *L. mandiocanum* Rad., *L. sanctae-barbarae* Rolleri, *L. saururus* Lam., *L. soetae* Rolleri, *L. subulatum* Desv. y *L. thyoides* H. B. Willd.

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo se debe, en mayor o menor medida, a la colaboración constante y desinteresada de las siguientes instituciones y personas: Musco de La Plata, en cuyas instalaciones se llevaron a cabo los trabajos de gabinete; Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, por el otorgamiento de becas que me permitieron dedicarme a estas tareas; Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, que otorgó un subsidio

con el que pudo obtenerse material fresco de Misiones. El Dr. Elias R. de la Sota me brindó su asesoramiento en forma continua, y fue maestro y censor infatigable de esta investigación. El Dr. Angel L. Cabrera aceptó desempeñarse como asesor. El Lic. Juan C. Gamierro me brindó asesoramiento para el estudio de esporas. El Dr. Bruno T. Petriella y la Lic. Amelia M. Deferrari colaboraron con amistad y desinterés sinceros en varios tópicos. El Sr. Carlos A. Tremouilles (h) realizó con esmero y precisión buena parte de las ilustraciones que acompañan a este trabajo. El personal técnico del laboratorio de Paleobotánica efectuó las excelentes preparaciones de esporas. Mi esposo, Bernard Dougherty, colaboró en la ordenación y transcripción final de los originales.

I. ANTECEDENTES

Son escasas las obras sobre *Lycopodium* en el neotrópico. Las que existen son sólo de carácter sistemático, y es sorprendente la falta de información en el aspecto morfológico. En este sentido sólo puede citarse la obra de Wilce (1965). Lamentablemente esta autora sólo se ocupa del complejo *L. complanatum*, del cual sólo una especie, *L. thuyoides*, llega hasta el noroeste de Argentina.

En nuestro país no existe hasta este momento ningún trabajo crítico sobre la morfología ni la sistemática de las *Lycopodiaceae*. Este último aspecto, en lo que se refiere a nomenclatura, sinonimia, consulta de tipos, etc., ha sido resuelto parcialmente por E. R. de la Sota en la primera parte de la "Sinopsis de la Pteridófitas del noroeste de Argentina" (1972). Podemos mencionar además el catálogo de Capurro (1938), en el cual se citan sólo dos especies para el noroeste argentino: *L. saururus* y *L. subulatum*. Este número fue elevado a 7 (C. H. Rolleri, 1970) y posteriormente a 8 (E. R. de la Sota y C. H. Rolleri, 1972).

Para Chile puede citarse la obra de G. Looser (1961). Si bien es de valor por su información fitogeográfica y ecológica, es un trabajo estrictamente sistemático. Looser cita para ese país, 6 especies de *Lycopodium*: *L. confertum*, *L. chonoticum*, *L. fuegianum*, *L. gayanum*, *L. magellanicum* y *L. paniculatum*, la mayoría de las cuales están presentes también en el sur de Argentina, en los bosques andino-patagónicos.

Para Bolivia sólo se cuenta con el catálogo de Foster (1950), en el cual se mencionan las especies citadas para ese país.

En Uruguay existe la obra de Lombardo y Legrand (1958). Estos autores describen para ese país tres especies de *Lycopodium*: *L. atopocuroides*, *L. carolinianum* y *L. cernuum*, el primero de los cuales crece también en el litoral platense.

También de carácter sistemático como las anteriores, es la obra monográfica de Nessel (1955), sobre las *Lycopodiaceae* de Brasil. Este autor describe 69 especies bajo el nombre genérico de *Urostachys* y 8 como *Lycopodium*, dividiendo ambos géneros en una gran cantidad de grupos y subgrupos.

2. OBJETIVOS

Este trabajo tiene por objetivo fundamental el estudio morfológico de las 8 especies del género *Lycopodium* mencionadas para el noroeste de Argentina.

A través de los numerosos y contradictorios sistemas de clasificación de este grupo de Pteridófitas, se hace evidente que el mismo no constituye una entidad natural. El mayor problema en este sentido no se presenta tanto a nivel específico, sino a nivel de taxa de mayor jerarquía. La relación de éstos entre sí y su origen, son oscuros en muchos casos. La sistemática no llega muy lejos y no resulta eficaz para elaborar un esquema claro.

Por esto se considera que un detallado estudio morfológico del grupo, aclarará parcialmente el panorama. Máxime si se tiene en cuenta que no hay existencia de trabajos anteriores, en este aspecto, para nuestro país. En este sentido, las 8 especies presentes en el noroeste argentino constituyen un material ideal, ya que, si bien son escasas en número, son estadísticamente representativas. Efectivamente, todos los tipos morfológicos del género están presentes entre las especies comprendidas en este estudio. Esto permite un análisis representativo de la morfología y relaciones interespecíficas con miras a su aplicación a problemas de orden sistemático.

Desco aclarar aquí que, debido al cariz estrictamente morfológico de este trabajo, no se encara la sistemática ni la nomenclatura del grupo, y se prefirió hablar de *Lycopodium* en sentido amplio, refiriéndose, bajo este nombre genérico, a todas las especies estudiadas.

II. MATERIALES Y METODOS

I. MATERIALES

Este trabajo ha sido realizado con material de herbario, fresco y fijado con F.A.A.

Los herbarios consultados se indican a continuación, con su sigla correspondiente:

LIL: Herbario del Instituto - Fundación Miguel Lillo, Tucumán.

LP: Herbario del Museo de La Plata, La Plata.

SI: Herbario del Instituto Darwinion, San Isidro, Buenos Aires.

El material fresco y fijado en F.A.A., fue coleccionado en parte por el doctor E. R. de la Sota, por la Lic. A. M. Deferrari y por mí, en sucesivos viajes a las provincias de Jujuy y Misiones.

2. MÉTODOS

2.1. Raíz

Para estudios de raíz se usó material de herbario, el cual requiere un tratamiento previo a su inclusión y corte. Este consiste en sumergir el material en hidróxido de sodio al 5 % a 70° C. durante veinte minutos, con la finalidad de producir la expansión de los tejidos. De esta forma, todas las estructuras recobran el volumen perdido por deshidratación y presión en el herborizado. Después de este tratamiento, el material se fija con F.A.A. durante algunos días.

Puede procesarse de este modo cualquier parte de la planta, incluso frondes, con la precaución de no llevar el hidróxido a ebullición. De esta manera puede rescatarse mucho material de herbario que como tal sería inapropiado.

Los pasos siguientes son: deshidratación, inclusión, coloración y montaje. La deshidratación se llevó a cabo usando alcohol etílico de graduación progresiva. La inclusión se realizó con "tissue-mat" y las secciones fueron hechas usando un micrótopo Leitz, en espesores de 8 y 10 μ .

Los cortes fueron coloreados con safranina-fast green y se montaron en bálsamo de Canadá artificial. Esta resina ofrece la ventaja del uso del benzol como solvente en lugar del xilol, con lo cual es posible montar con humedad ambiente elevada, sin problemas de hidratación del material.

2.2. Tallo

Para la preparación de las secciones microscópicas se usó material conservado en F.A.A. El procesamiento del mismo fue similar al de la raíz, es decir, deshidratación en la serie de alcoholes, inclusión en "tissue-mat", corte con micrótomo Leitz en espesores de 15μ , coloración y montaje.

La coloración merece ser comentada, pues se aplicaron diferentes técnicas según el material. Las secciones transversales de tallos adultos se colorearon con safranina-fast green; las secciones longitudinales de ápice caulinar con un método combinado: tinción de Foster, especialmente indicada para meristemas, y safranina al 1% en alcohol 95°.

El montaje se hizo, como en raíz, en bálsamo de Canadá artificial.

2.3. Hojas

Para los estudios de epidermis y nerviación, se preparó el material de la siguiente manera: se diafanizaron las hojas con hidróxido de sodio al 5%, durante 2 a 4 días; los contenidos celulares se eliminaron mediante hipoclorito de sodio concentrado y se coloreó con safranina al 1%, en alcohol etílico absoluto-xilol (partes iguales) o mediante la técnica de Foster.

2.4. Maceraciones

Se usó el método de Schulze, y se coloreó con safranina-fast green, cristal violeta y verde iodo; finalmente el material fue montado en "clearcol".

2.5. Estructuras fértiles

Para la pared de los esporangios, se siguió la técnica de diafanización descrita para hojas, y se colorearon con fast green al 1% en alcohol 95%, previo tratamiento con ácido láctico al 5%, para asegurar una coloración pareja.

Las esporas fueron acetolizadas y montadas en glicerina-gelatina. El procesamiento fue realizado por el personal técnico del Laboratorio de Palinología del Museo de La Plata, bajo la dirección del Lic. J. C. Gamero.

III. ANALISIS MORFOLOGICO

I. TIPOS MORFOLÓGICOS

Las características del esporofito de este género, nos permiten establecer cinco tipos morfológicos básicos:

a) Plantas saxícolas, con hojas isomorfas cubriendo totalmente los tallos, que son erguidos y dicótomos; esporangios no visibles, ocultos por los esporofilos, que son erguidos o ligeramente patentes, iguales a los trofofilos y localizados en áreas fértiles terminales (*L. saururus* y *L. sanctae-barbarae*) (Fig. 1, A).

b) Plantas epífitas, erectas, con hojas isomorfas, casi aciculares, que cubren sólo parcialmente el tallo y los esporangios, los cuales son visibles y se localizan en áreas fértiles terminales (*L. mandiocanum*) (Fig. 1, B).

c) Plantas epífitas, péndulas, con hojas iguales en forma pero no en tamaño; las fértiles más pequeñas que las estériles, cubriendo parcialmente los esporangios y localizadas en áreas fértiles alternantes con estériles (*L. sotae*) (Fig. 1, C).

d) Plantas epífitas, péndulas, con hojas marcadamente dimorfas; esporofilos muy breves, mucho más pequeños que los trofofilos y de diferente forma, envolviendo totalmente los esporangios, agrupados en áreas terminales definidas, largas y dicótomas (*L. subulatum*) (Fig. 1, D).

e) Plantas terrestres con diferenciación caudinar, ya que presentan tallos prostrados (epígeos o subterráneos), erectos foliosos y erectos subáfilos ramificados, en el extremo de los cuales se localizan los esporofilos, diferentes en forma y tamaño de los trofofilos y agrupados en estróbilos (*L. clavatum*, *L. magellanicum*, *L. thyoides*) (Fig. 1, E-F).

Estos tipos morfológicos no son nuevos, y sus características sobresalientes (posición de los esporangios, presencia o ausencia de dimorfismo foliar, etc.) han sido utilizadas frecuentemente por los estudiosos del grupo para dividir en mayor o menor grado el género *Lycopodium*.

Los esquemas ofrecidos desde comienzos de este siglo (Baker, 1887, y otros), presentan variaciones en cuanto al rango sistemático que adjudican a tales grupos morfológicos. Sin embargo, la mayoría de

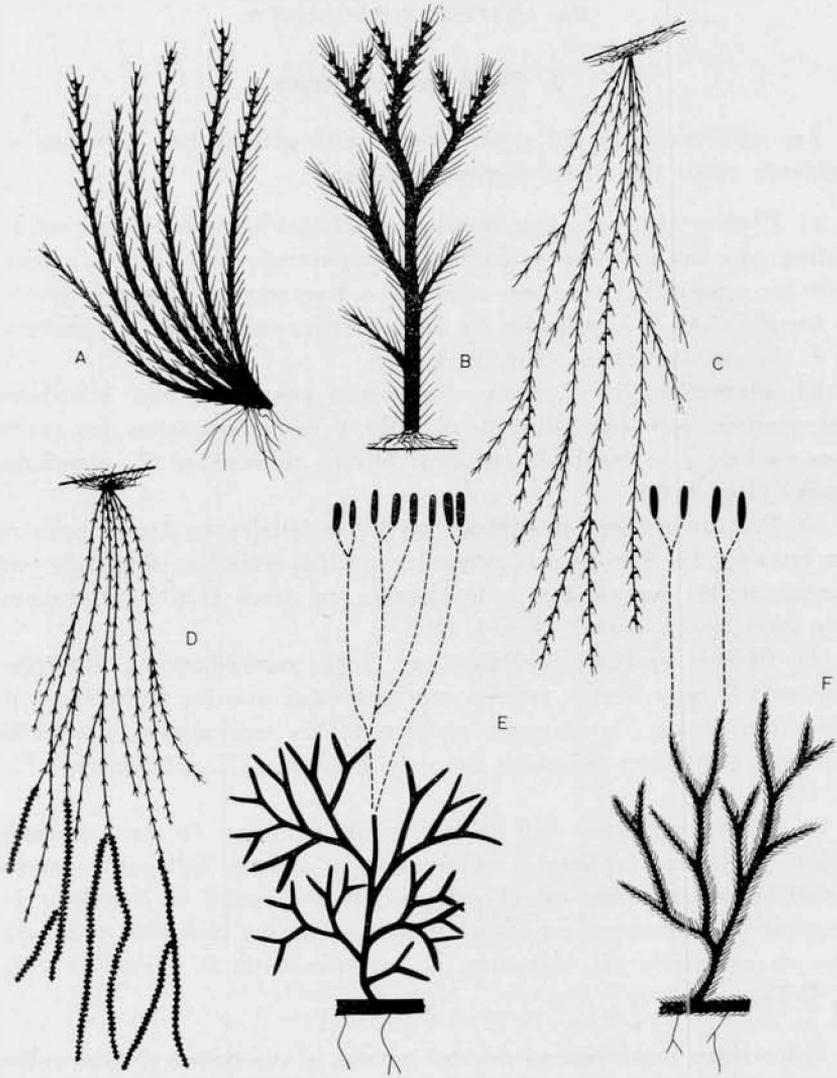


Fig. 1. — Tipos morfológicos : A, *L. saururus* ; B, *L. manducaum* ; C, *L. setae* ;
D, *L. subulatum* ; E, *L. thyoides* ; F, *L. claratum*

los autores están de acuerdo en la validez de estos grupos como base para segregar el género.

Con ciertas reservas nomenclaturales y jerárquicas, los tipos morfológicos comentados, encuadran en el esquema propuesto por Walton y Alston (1937). Así, las tres primeras secciones de estos autores: *Selago*, *Subselago* y *Phlegmaria*, corresponden a los tipos morfológicos a, b, c y d, y los subgéneros *Clavatostachys* y *Complanatostachys*, al tipo e.

2. Raíz

Las raíces de *Lycopodium*, como en todas las Pteridófitas, son caulógenas, ya que la embrionaria, de origen lateral, se atrofia tempranamente.

Pueden estar restringidas a la porción basal del eje caulinar o distribuirse a lo largo del mismo, según se trate de tallos erectos o postrados.

Externamente es un órgano cilíndrico, de diámetro y longitud variables, ramificado dicotómicamente.

En las especies terrestres, las raíces salen a intervalos variables del rizoma, en ángulo recto con respecto al mismo, y crecen a veces unos cuantos centímetros antes de dicotomizarse. En los epífitos y saxícolas, el sistema radical es denso, y está muy ramificado.

Las raíces nacen normalmente del periciclo, aunque algunos autores las señalan como originadas en la endodermis (Saxelby, 1908).

Las especies terrestres estudiadas parecen corroborar esta última afirmación. En *L. thyoides* y *L. clavatum*, las raíces nacen de la capa más interna de la corteza esclerosada, y no del periciclo. Este hecho comprobaría, por otra parte, la naturaleza endodérmica, a veces dudosa, de esta capa lignificada más interna de la corteza del tallo en las especies terrestres.

En una sección transversal de raíz pueden observarse las siguientes zonas: epidermis, corteza y cilindro central.

2.1. Epidermis

Esta capa es siempre uniestratificada. Está formada por células de contorno rectangular, con paredes uniformemente engrosadas.

2.2. Corteza

Esta capa tiene por lo general un espesor considerable con respecto al de la estela y se halla diferenciada en zonas en las especies

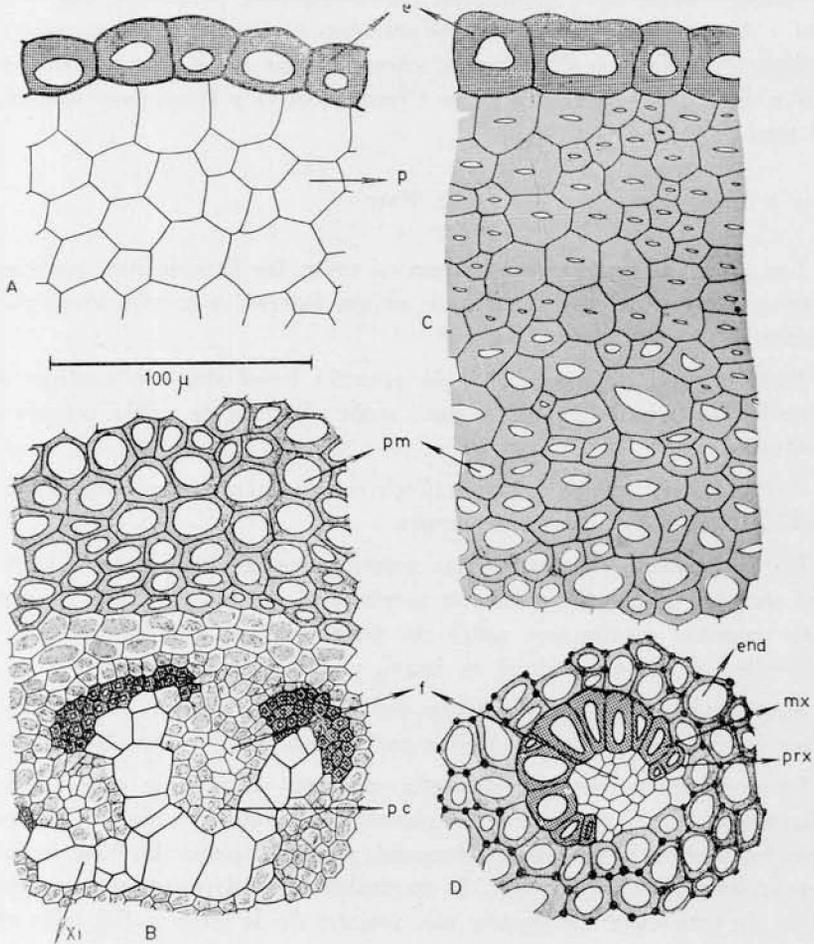


Fig. 2. — Raíz de *L. cluatum* (A-B) y de *L. mandiocanum* (C-D): A, parte externa de la raíz; B, detalle de la estela; C, parte externa de la raíz; D, detalle de la estela; e, epidermis; p, parénquima cortical; pm, área mecánica; end, endodermis; pc, parénquima conductor; f, floema; prx, protoxilema; mx, metaxilema; xi, metaxilema indiferenciado.

terrestres y saxícolas. En los epífitos tiene un espesor mucho menor y no presenta tal diferenciación; por lo general el diámetro de estas raíces es dos o tres veces menor que el de las correspondientes a especies terrestres o saxícolas.

De acuerdo con la diferenciación histológica cortical, podemos establecer dos tipos: a) *cortezas mecánicas*, constituidas por varios estratos de células con paredes uniformemente engrosadas y de lumen muy reducido, las cuales, al ser separadas por maceración, resultaron ser fibras cortas y gruesas, de extremos subagudos, sin punteaduras; b) *cortezas mixtas*, constituidas por una capa mecánica, topográficamente subrizodérmica y otra parenquimática homogénea, contigua a la endodermis. La capa mecánica en este caso no está formada por fibras, sino por células parenquimáticas con paredes muy engrosadas.

Las cortezas mecánicas caracterizan al grupo de especies epífitas (*L. mandiocanum*, *L. sotae*, *L. subulatum*), mientras que las raíces de plantas terrestres y saxícolas tienen corteza de tipo mixto.

2.3. Endodermis

La endodermis está constituida generalmente por un solo estrato de células. Puede estar formada por más (2 ó 3, excepcionalmente 4), en raíces jóvenes o ciertos tipos transicionales. Por lo general, en raíces adultas es uniestratificada. Sus células pueden presentar varios tipos de engrosamientos, según la naturaleza de los cuales hemos establecido las siguientes clases: endodermis con bandas de Caspary; con puntos de Caspary; con engrosamientos en U; con engrosamientos totales, e indiferenciada.

a) La endodermis con bandas de Caspary, muestra los engrosamientos radiales característicos y se presenta en *L. saururus* y *L. sanctae-barbarae* (Fig. 3, D).

b) La endodermis con puntos de Caspary, es casi siempre pluriestratificada y sus engrosamientos son puntos de suberina de ubicación angular y parietal. Algunos autores señalan este tipo de endodermis como característica de algunas Pteridófitas primitivas. Hemos observado que tales puntos de Caspary son más bien raros en raíces adultas (excepto en *L. mandiocanum*) y en general, representan estadios juveniles de otros tipos (Fig. 2, D).

c) La endodermis con engrosamientos en U, similares a los de raíces de Monocotiledóneas, se presenta en ciertos epífitos péndulos (*L. sotae*). En este caso, los engrosamientos comprometen las paredes tangenciales sólo parcialmente, y de manera total las radiales internas. Este tipo de endodermis se halla además en la raíz de *L. thymoides* (Fig. 5, B).

d) La endodermis con engrosamientos totales, aparece en *L. subulatum*. Observando cortes de raíces jóvenes, hemos determinado que

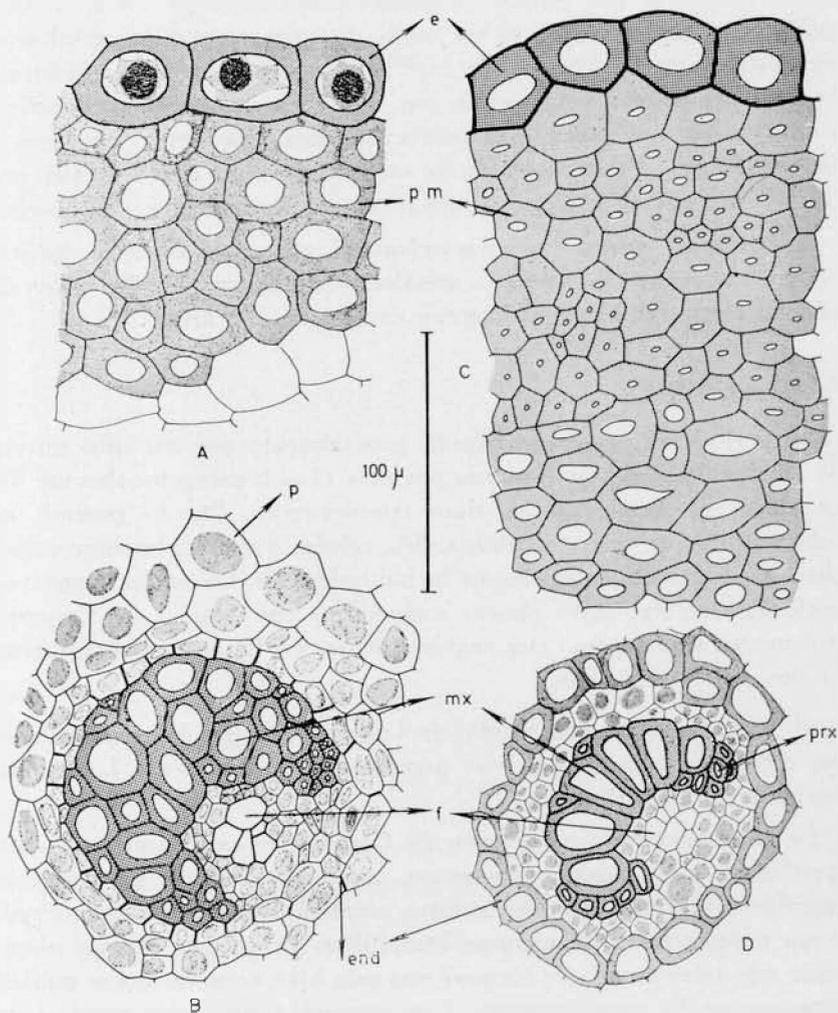


Fig. 3. — Raíz de *L. saururus* (A-B) y de *L. subulatum* (C-D): A, parte externa de la raíz; B, detalle de la estela; C, parte externa de la raíz; D, detalle de la estela; e, epidermis; p, parénquima cortical; end, endodermis; pm, área mecánica; prx, protoxilema; f, floema; mx, metaxilema.

este tipo se origina a partir del crecimiento de puntos de Caspary iniciales. En los estadios juveniles, coexisten estos puntos radiales con células que muestran ya engrosamientos totales (Fig. 3, D).

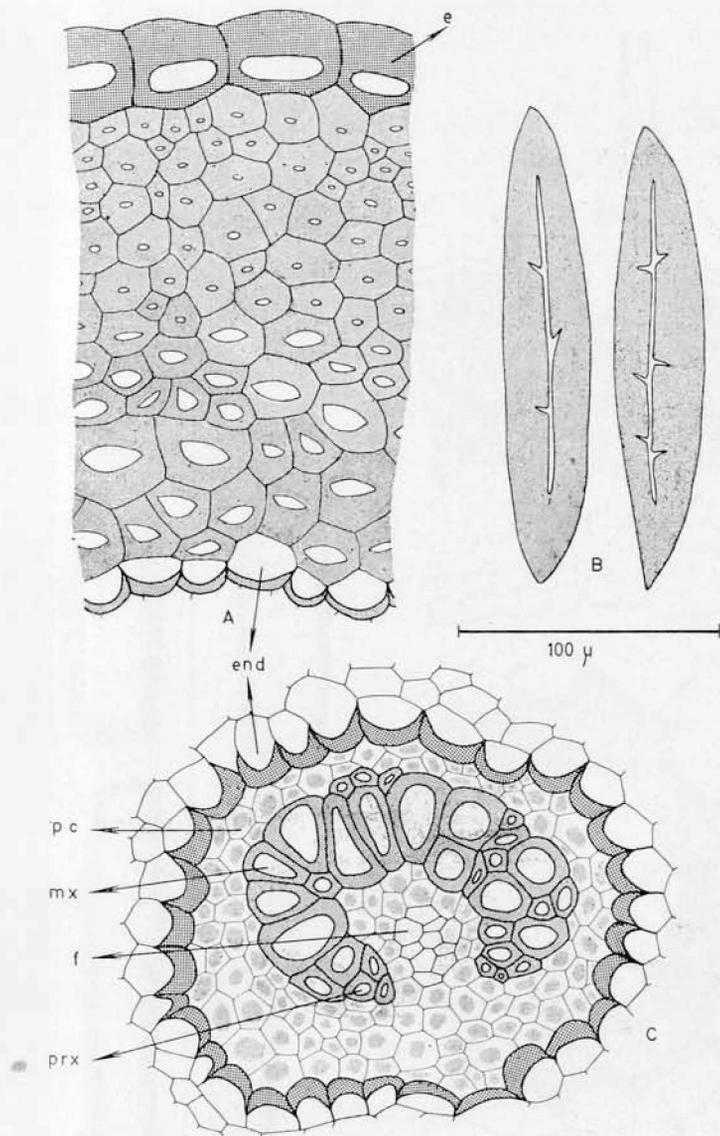


Fig. 4. — Raíz de *T. solae*: A, parte cortical; B, elementos corticales disociados; C, estela; e, epidermis; end, endodermis; pc, parénquima conductor; mx, metaxilema; f, floema; prx, protoxilema.

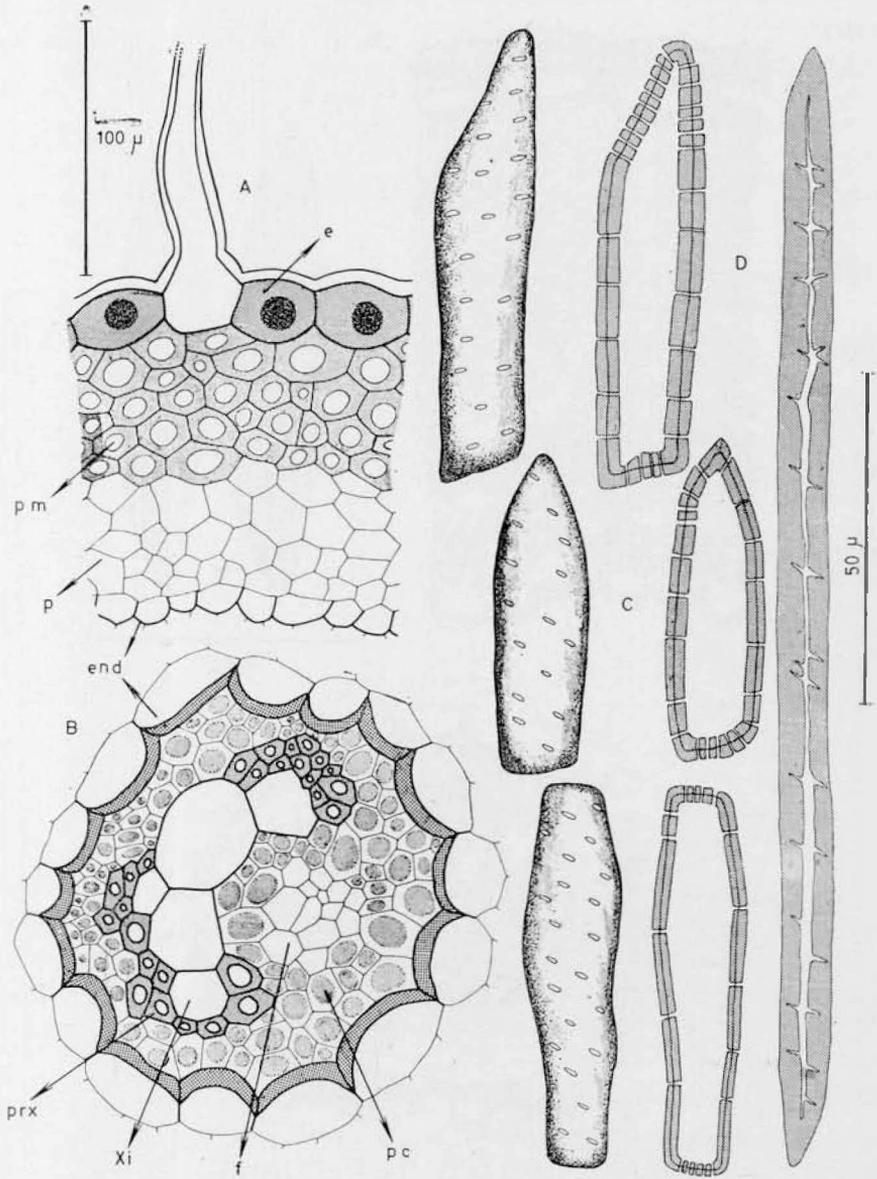


Fig. 5. — Raíz de *L. thyoides*: A, parte externa de la raíz; B, detalle de la estela; C, células vasiformes; D, fibra; e, epidermis; pm, área mecánica; p, parénquima cortical; end, endodermis; prx, protoxilema; xi, metaxilema indiferenciado; f, floema; pc, parénquima conductor.

e) Finalmente, en la raíz de *L. clavatum*, encontramos el tipo que hemos llamado endodermis indiferenciada, debido a que ni morfológicamente ni ontogenéticamente fue posible reconocerla. Las reacciones de caracterización fueron negativas tanto en raíces jóvenes como en adultas. Probablemente, si hay suberificación en raíces adultas, este proceso se vería enmascarado por la fuerte lignificación de la zona más interna de la corteza; que en *L. clavatum* no es subrizodérmica como en las restantes cortezas mixtas, sino profunda (Fig. 2, B).

2.4. Estela (Figs. 2-5)

La estela de la raíz es normalmente diarca, excepto en *L. clavatum*, donde es plectostélica (Fig. 2, B). El xilema es siempre exarco. En las estelas diarcas el xilema tiene forma de C e incluye al floema. Se ha citado a menudo la variación de estas estelas, las cuales pueden ser diarcas, triarcas o tetrarcas en distintas partes de la raíz. En todas las especies observadas, las raíces son invariablemente diarcas, con gran constancia en la forma y organización de la estela.

La raíz de *L. clavatum* es la única excepción a lo anteriormente expresado, ya que se trata de una plectostela con organización subradiada, que presenta áreas xilemáticas con ocho terminales de protoxilema. Es muy similar a la estela de los tallos erectos de la misma especie, de la cual se diferencia por la menor cantidad de terminales protoxilemáticas y por la presencia de metaxilema indiferenciado (es decir, con elementos que aún no se han lignificado y conservan paredes delgadas). Este fenómeno de indiferenciación se observa también en la estela de la raíz de *L. thyoides*, que es diarca (Fig 5, B).

3. EJE CAULINAR

En *Lycopodium*, encontramos tres tipos de tallos: erectos, péndulos y postrados.

Los ejes erectos se hallan en especies saxícolas (*L. saururus*, *L. sanctae-barbarae*) y también en especies terrestres, que poseen gran variación caulinar y en las cuales se combinan con ejes postrados. Los ejes péndulos son exclusivos de ciertos epífitos (*L. sotae*, *L. subulatum*). Hay otros epífitos que tienen ejes erguidos (*L. mandiocanum*). Finalmente, los tallos postrados que pueden ser epigeos o subterráneos y por lo tanto, foliosos o subáfilos, sólo aparecen en plantas terrestres, donde se combinan con ejes erectos, fértiles y estériles.

La ramificación es siempre dicotómica, aunque en los tallos erectos de algunas especies terrestres, como *L. clavatum*, puede llegar a ser casi monopodial.

Los ejes erguidos y péndulos tienen raíces caulógenas en sus porciones basales, mientras que los postrados las presentan generalmente en toda su longitud, a intervalos regulares.

3.1. Simetría

Según la simetría de estos ejes, podemos establecer dos tipos: a) tallos radiales, los cuales se caracterizan por poseer simetría radiada; b) tallos dorsiventrales, donde la simetría del órgano está vinculada con la organización del tallo y a veces con la filotaxis.

El primer tipo se encuentra en plantas epífitas y saxícolas y en los tallos erguidos de las especies terrestres, a excepción de *L. thyooides*. El rizoma de *L. clavatum* y *L. thyooides* y los ejes erguidos de este último son dorsiventrales.

3.2. Diferenciación histológica (Figs. 6-7)

El ápice vegetativo de *Lycopodium* puede ser plano, como en *L. saururus* y especies afines, ligeramente convexo en *L. sotae* o bien convexo, en *L. thyooides*.

En todos los casos consiste en un cierto número de células iniciales superficiales, en lugar de la inicial única que caracteriza a muchas Pteridófitas (ciertas especies de *Selaginella*, *Equisetum* y helechos leptosporangiados).

De este modo, el crecimiento del esporofito de *Lycopodium* tiene lugar mediante un meristema apical. Este tipo de cono vegetativo se halla también en otras pteridófitas (helechos eusporangiados) y gimnospermas.

El cono vegetativo de *Lycopodium* no está diferenciado, y al principio sólo se distingue una capa de iniciales superficiales, cuyas primeras divisiones se producen anticlinalmente. Las divisiones periclinales subsiguientes producen un meristema más profundo, que dará origen a la corteza, la endodermis y la estela.

El proceso de diferenciación histológica fue observado en cortes seriados transversales, a partir del cono vegetativo y en un tramo de cerca de 1 mm.

En la primera porción del cono, se observa ya una diferenciación histológica. El cilindro central aparece como una entidad diferente

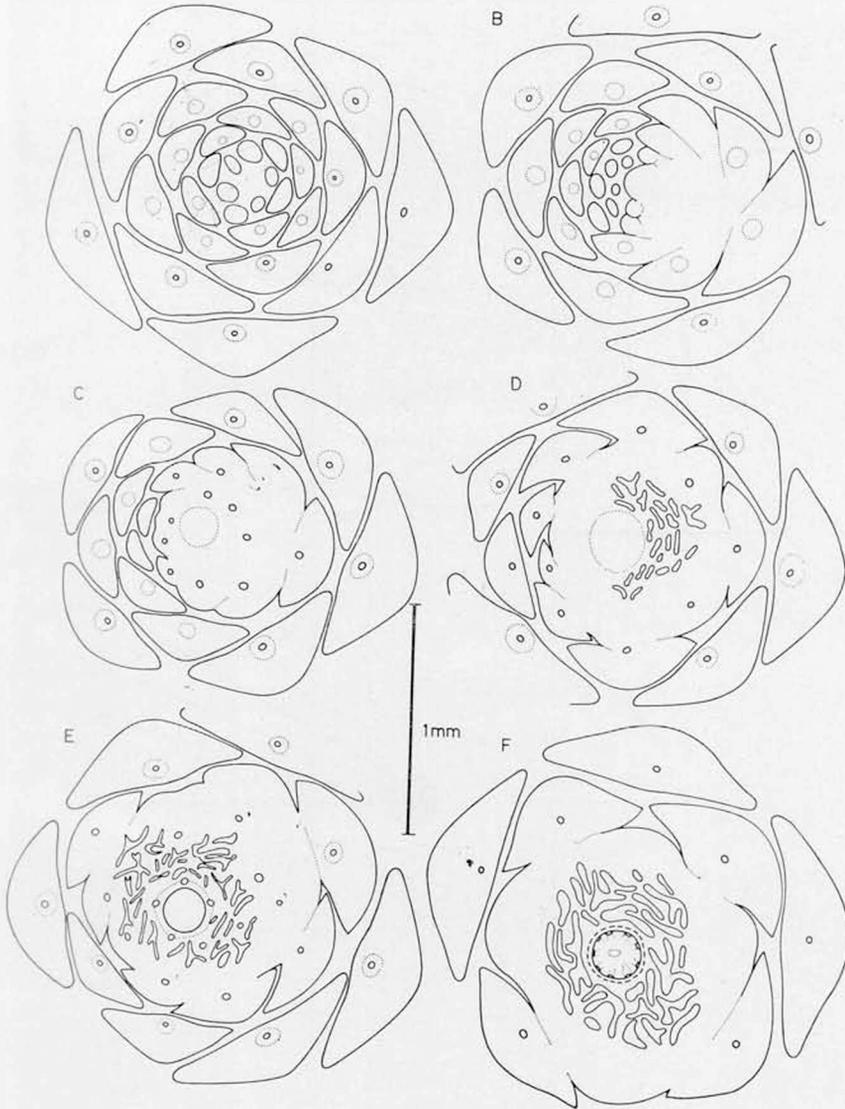


Fig. 6. — Diferenciación histológica del tallo en *L. saururus*

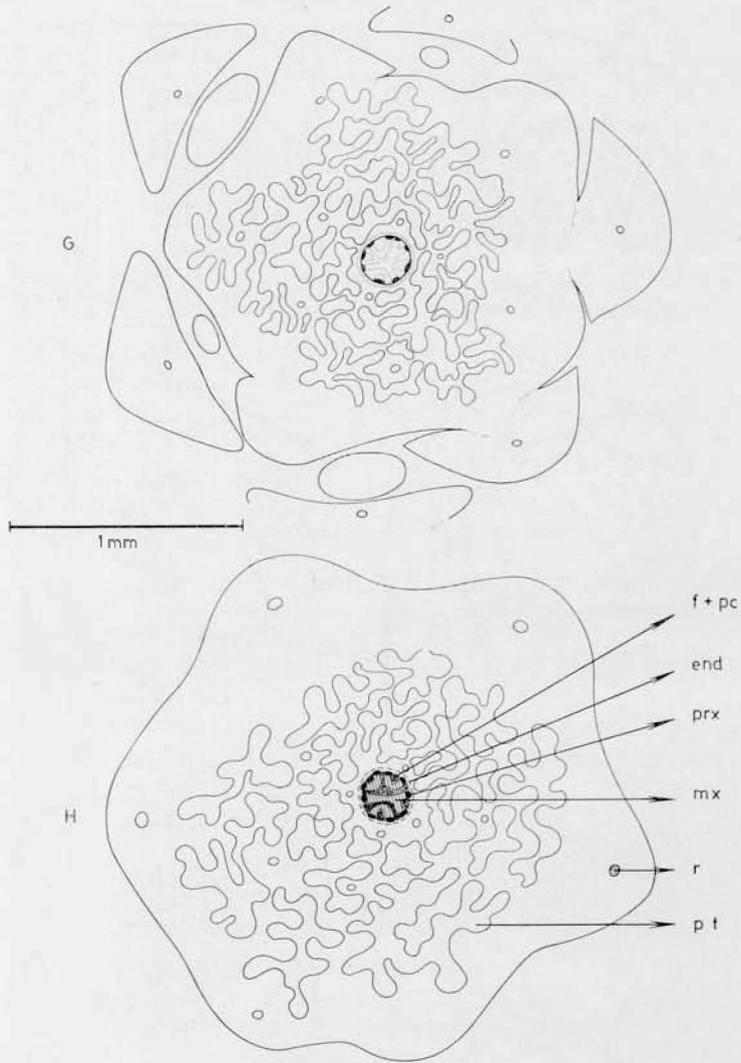


Fig. 7. — Diferenciación histológica del tallo en *L. saururus* (continuación): *end*, endodermis; *f + pc*, floema más parénquima conductor; *prx*, protoxilema; *mx*, metaxilema; *r*, rastro foliar; *pt*, parénquima trabecular.

de la corteza, y separado de la misma por la temprana orientación en círculo de las células del área endodérmica. Estas delimitan el meristema estelar, constituido por células muy pequeñas, con abundante contenido y en activa división.

En esta secuencia ontogenética, la primera en desarrollarse es la zona cortical, cuyas células alcanzan la madurez a corta distancia del meristema apical. Este proceso puede ejemplificarse en *L. saururus*, cuya corteza, de estructura trabecular, se presenta como tal muy tempranamente, cuando aún no se ha diferenciado la estela.

La estructura trabecular de la corteza de *L. saururus* es de origen esquizógeno.

En una etapa más avanzada se ordenan definitivamente las células endodérmicas, a la par que las corticales alcanzan su tamaño definitivo. Es en este momento, en que comienzan a diferenciarse las iniciales de los tejidos vasculares. El protoxilema es el primero en aparecer. Las terminales de protoxilema se inician en sucesión regular en la región periférica del cilindro, por lignificación lenta de algunas de las células más pequeñas. Generalmente se lignifica primero una y luego la siguen unas pocas más. Esa primera célula protoxilemática se sitúa en la segunda capa inmediatamente debajo de la endodermis. Luego la siguen otras, también pequeñas y similarmente situadas.

Las iniciales del metaxilema se ubican por debajo de las del protoxilema y en el centro de la estela, de modo que el desarrollo del mismo es endarco y exarco.

Entre las áreas ocupadas por iniciales de protoxilema y metaxilema, empiezan a aparecer las del floema. Este es tardío con respecto al metaxilema pero completa su desarrollo antes que aquél.

El engrosamiento y la lignificación de los elementos vasculares progresa lentamente. A unos dos centímetros del ápice aún conservan su contenido citoplasmático, aunque éste se presenta contraído y no se visualizan núcleos. A este nivel, la endodermis consiste en una o dos capas de células, con paredes más gruesas que las corticales, en cuyos ángulos empiezan a depositarse puntos de suberina.

A unos 3 cm del ápice, el estado de diferenciación lograda, puede ser resumido de la siguiente manera:

a) La corteza está totalmente desarrollada y se diferencia muy tempranamente. Esto es general tanto para las cortezas homogéneas como para las que presentan zonas. Así, en ápices de *L. clavatum*, la

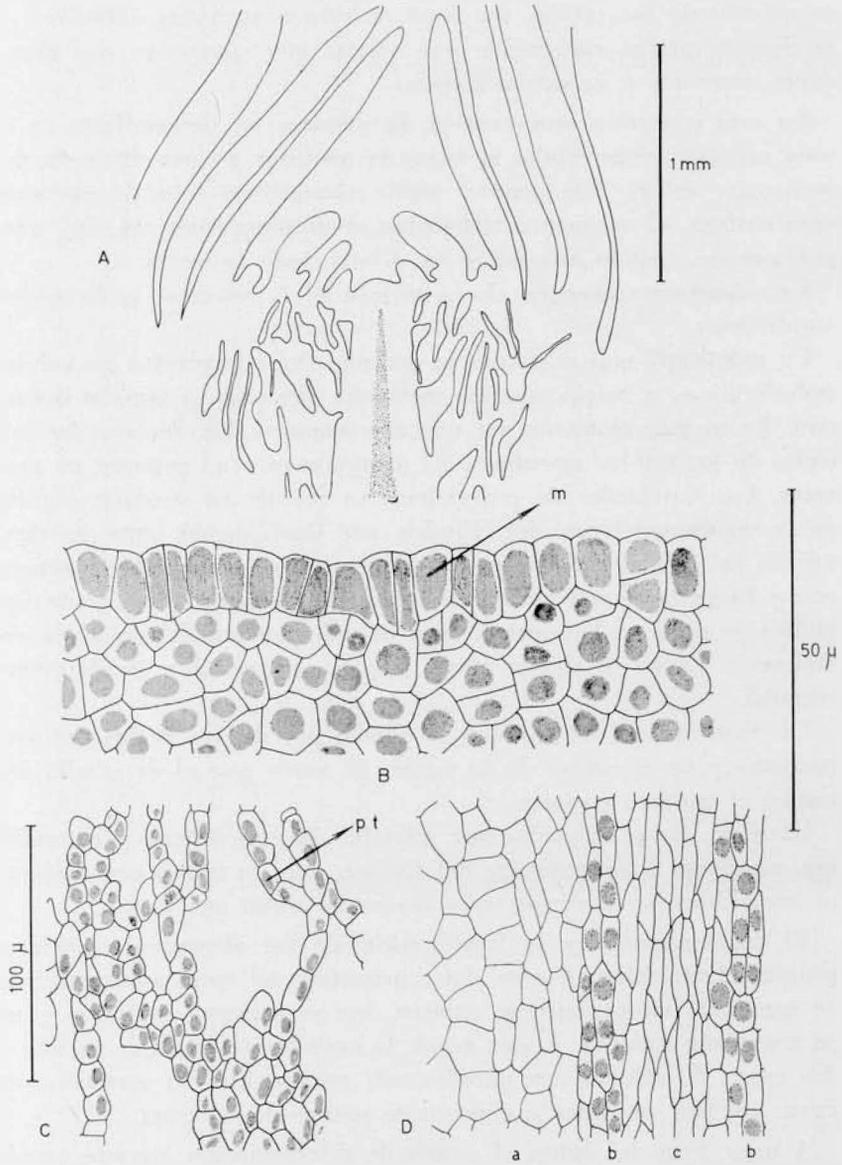


Fig. 8. — Tallo de *L. saururus*: A, ápice caulinar en sección longitudinal; B, células apicales; C, corteza trabecular; D, diferenciación de los elementos corticales y estelares en sección longitudinal; *m*, meristema; *pt*, parénquima trabecular; *a*, zona compacta de la corteza; *b*, zona endodérmica; *c*, elementos vasculares en desarrollo.

típica zonación cortical es también precoz y en los tallos adultos sólo se logra una mayor esclerificación de los estratos ya definidos como mecánicos en su estado juvenil.

b) La endodermis está formada por 1-2 capas de células. Tiene el mismo origen que la corteza, es decir, proviene del meristema profundo. A unos 3 cm del ápice, es de tipo mixto; es decir, está constituido por dos clases de engrosamientos: puntos angulares y parietales de suberina y bandas radiales en forma de U. En las zonas con puntos radiales, la endodermis puede tener más de una hilera de células, mientras que en las zonas con engrosamientos en U es siempre uni-estratificada. En las porciones medias y basales del tallo de *L. saurus*, la endodermis presenta casi exclusivamente bandas radiales en U.

c) La estela, a la altura indicada, tiene completamente desarrollado el protoxilema.

El desarrollo del metaxilema se produce centripeta y centrifugamente. La lignificación total de sus elementos se logrará recién a los 5-6 cm del ápice.

El floema, si bien aparece más tarde que el xilema, se desarrolla en forma casi simultánea con el protoxilema, y completa su madurez antes que el metaxilema.

3.3. *Morfología interna de ejes adultos*

En todos los tallos adultos se distinguen claramente dos zonas bien definidas: corteza y cilindro central (Fig. 9).

La corteza es una capa de espesor variable, siempre mayor que el área estelar.

La relación corteza-estela puede ser muy amplia, como sucede en la mayoría de las especies saxícolas y epifitas, discreta, como en *L. subulatum*, o casi igual como en *L. clavatum* y *L. thyoides*.

La zona cortical puede considerarse dividida en tres capas: epidermis, corteza propiamente dicha, y endodermis.

3.3.1. *Epidermis* (Figs. 11-18, c): la epidermis de los tallos maduros es siempre uni-estratificada, y generalmente sus células tienen paredes fuertemente engrosadas.

Se caracteriza por la presencia de estomas, del mismo tipo que los que se hallan en las hojas. Generalmente los estomas están sobre-elevados y tienen engrosadas las paredes de sus células oclusivas.

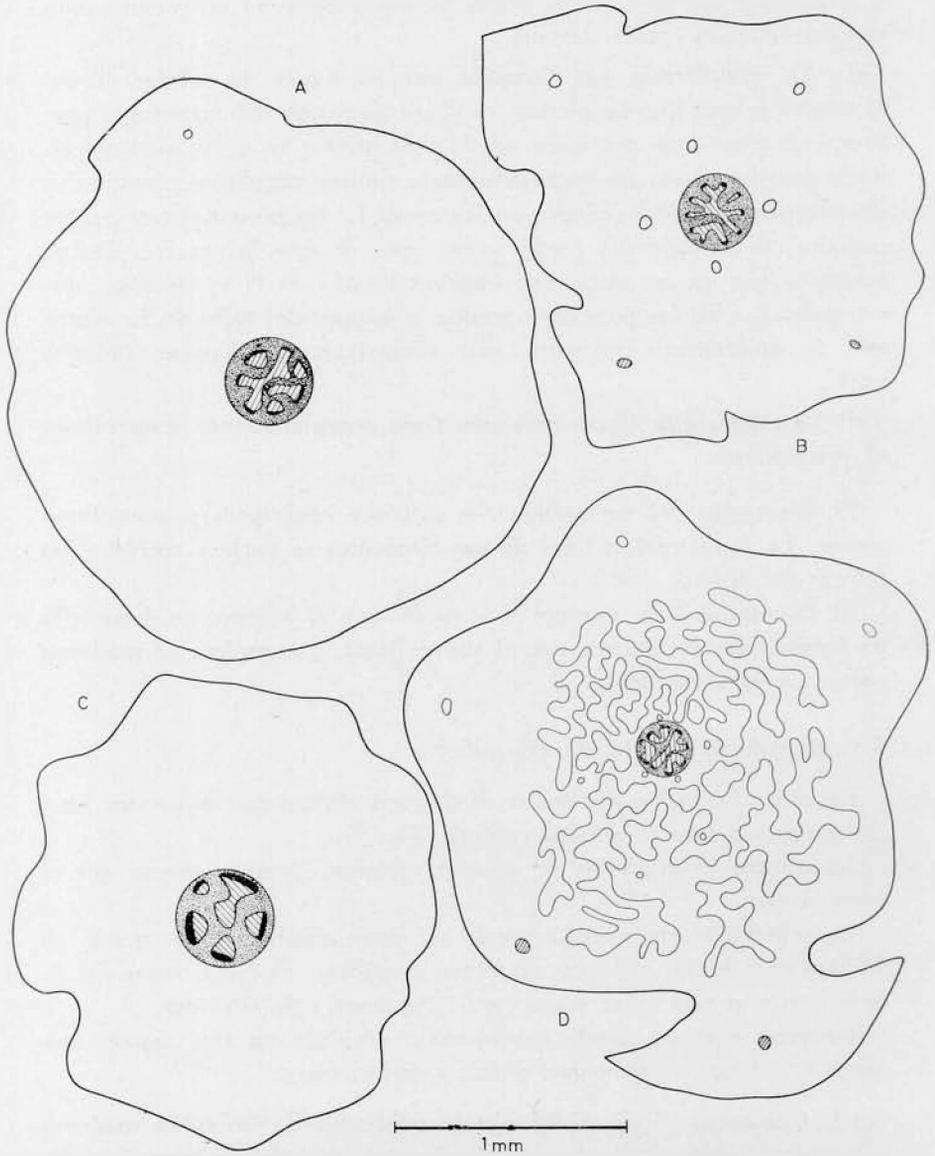


Fig. 9. — Esquema de los tallos adultos en *L. sotae* A, *L. mandiocanum* B, *L. subulatum* C, y *L. saururus*

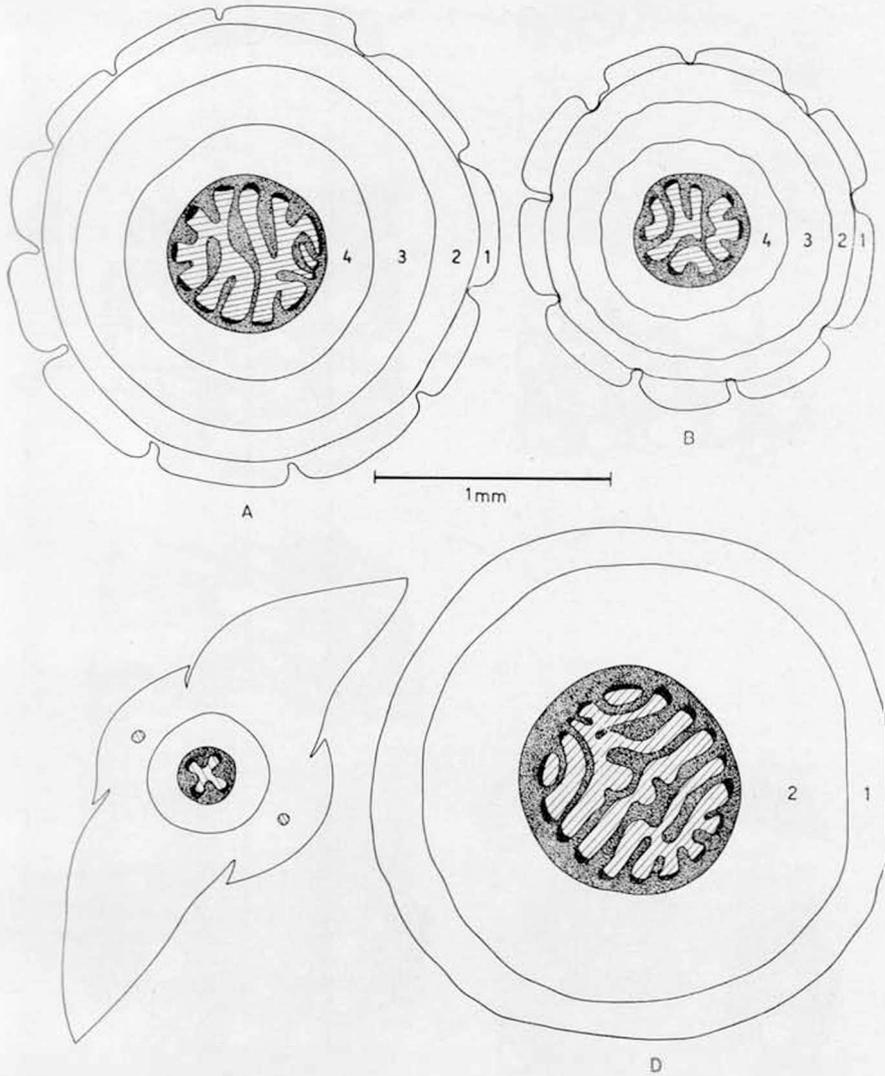


Fig. 10. — Esquema de los tallos adultos en *L. clavatum* A-B y *L. thyoides* C-D

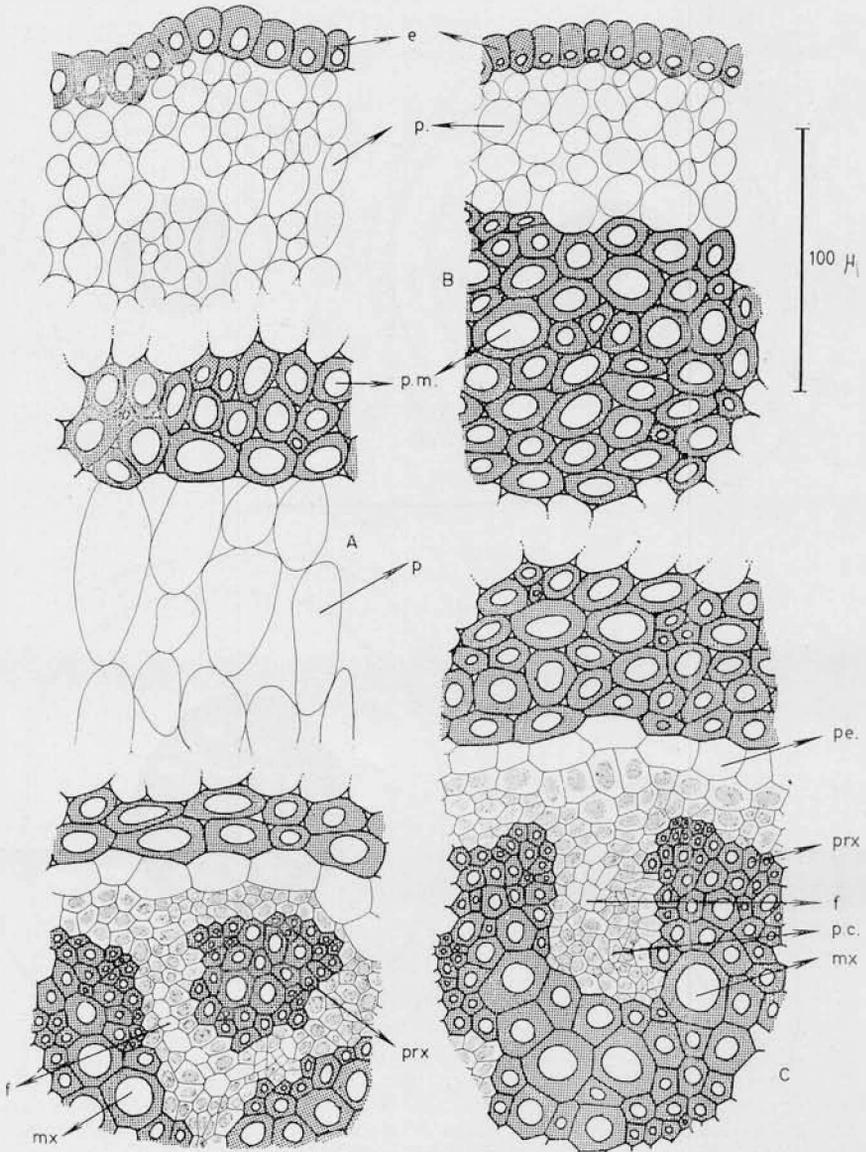


Fig. 11. — Estructura caulinar en tallo erecto de *L. elaeagnum*: A, y tallo subterráneo del mismo B; e, epidermis; p, parénquima; pm, área mecánica; pe, periciclo; prx, protoxilema; p.c., parénquima conductor; f, floema; mx, metaxilema.

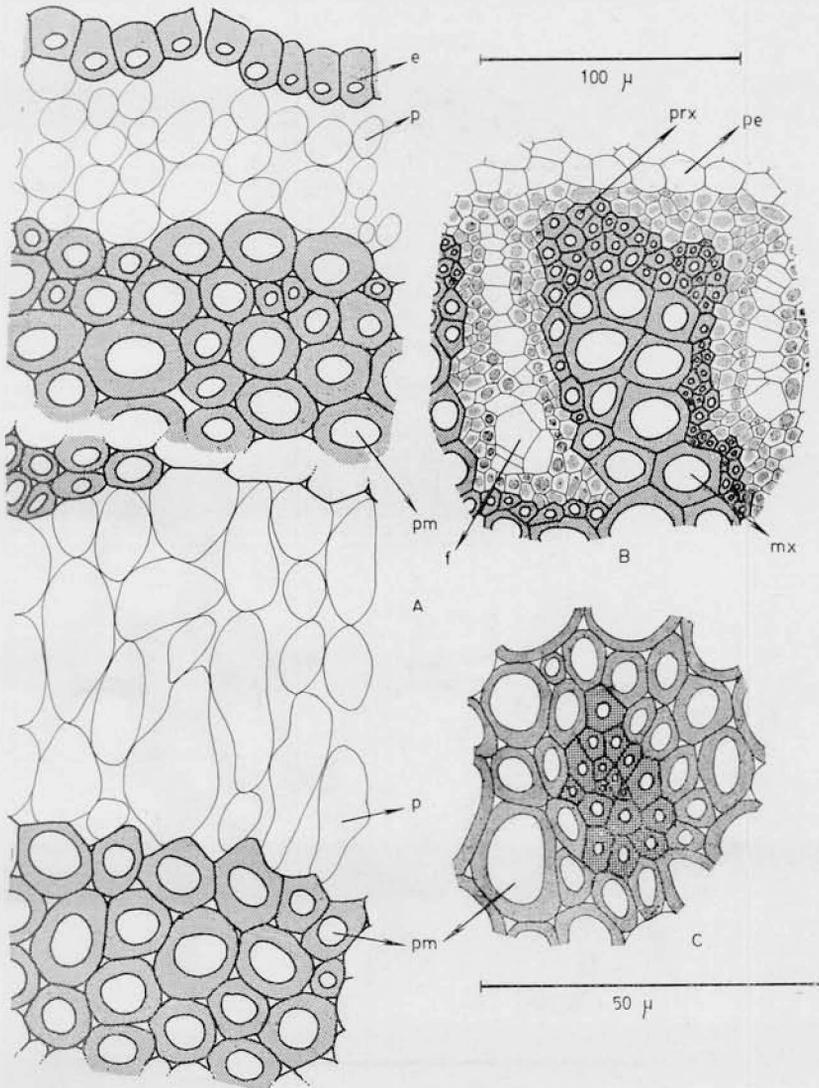


Fig. 12. — Estructura del tallo rastrero en *L. clavatum*: A, parte cortical; B, sector de la estela y detalle de un área terminal de protoxilema; C, rastrero foliar; e, epidermis; p, parénquima; pm, área mecánica; pe, periciclo; prx, protoxilema; f, floema; mx, metaxilema.

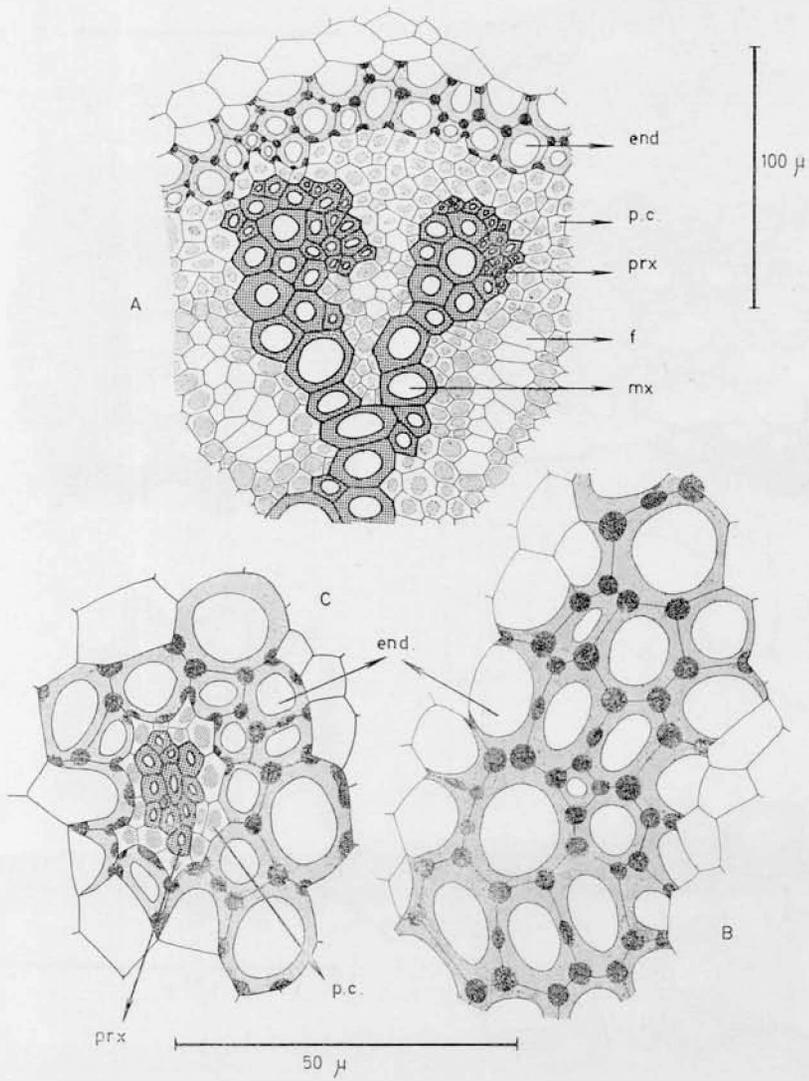


Fig. 13. — Estructura del tallo en *L. mundioecum*: A, detalle de la estela; B, endodermis; C, rastro foliar; *end.*, endodermis; *pc*, parénquima conductor; *prx*, protoxilema; *f*, floema; *mx*, metaxilema.

La única excepción a lo anterior la constituyen los tallos péndulos, los cuales no tienen estomas.

3.3.2. *Corteza*: La zona cortical presenta variaciones estructurales de un grupo a otro. Así, mientras encontramos cortezas que permanecen parenquimáticas durante toda la vida de la planta, hay otras que experimentan mayor o menor esclerificación de una o más zonas, llegando en algunos casos a ser totalmente mecánicas.

Considerando esta diversificación, se pueden establecer dos tipos morfológicos principales:

a) Las cortezas homogéneas, totalmente parenquimáticas, que por lo general tienen un espesor varias veces mayor que el de la estela, y que se presentan comúnmente en especies saxícolas y epífitas; generalmente los tallos con cortezas homogéneas con crasos o casi suculentos, como en el caso de *L. saururus*, cuya corteza, si bien es homogénea, desarrolla una estructura trabecular típica (Fig. 14, A).

b) Las cortezas heterogéneas son las que presentan mayor diferenciación estructural, y se caracterizan porque tienen una o más zonas esclerosadas, alternantes con parénquima homogéneo, y se hallan en especies terrestres.

Dentro de las cortezas heterogéneas podemos establecer dos subtipos, representados por *L. clavatum* y *L. thyoides*.

En *L. thyoides* (Fig. 18), la corteza está dividida en dos zonas de igual espesor: una subepidérmica, formada por parénquima homogéneo, y otra esclerosada. Esta última está constituida exclusivamente por fibras punteadas, largas, y su espesor es mayor en el rizoma que en los tallos erguidos, en los cuales tiene sólo 6-7 capas celulares. En lo que respecta a la zona parenquimática, su variación de un eje a otro es mayor. En el rizoma, esta zona está constituida por células poliédricas de paredes engrosadas, mientras que en los tallos erguidos, las células son braquiadas y 4-5 veces más largas que anchas.

En *L. clavatum* (Fig. 12, A), la organización cortical es más compleja. La corteza de esta especie está diferenciada en cuatro capas: una subepidérmica parenquimática, homogénea, formada por células pequeñas, isodiamétricas, muy laxamente dispuestas, separadas a veces por espacios intercelulares muy grandes; a ésta le sigue una capa mecánica formada por células poliédricas con paredes engrosadas; la tercera capa también es parenquimática, pero sus células son braquiadas, 3-5 veces más largas que anchas y de paredes muy finas; final-

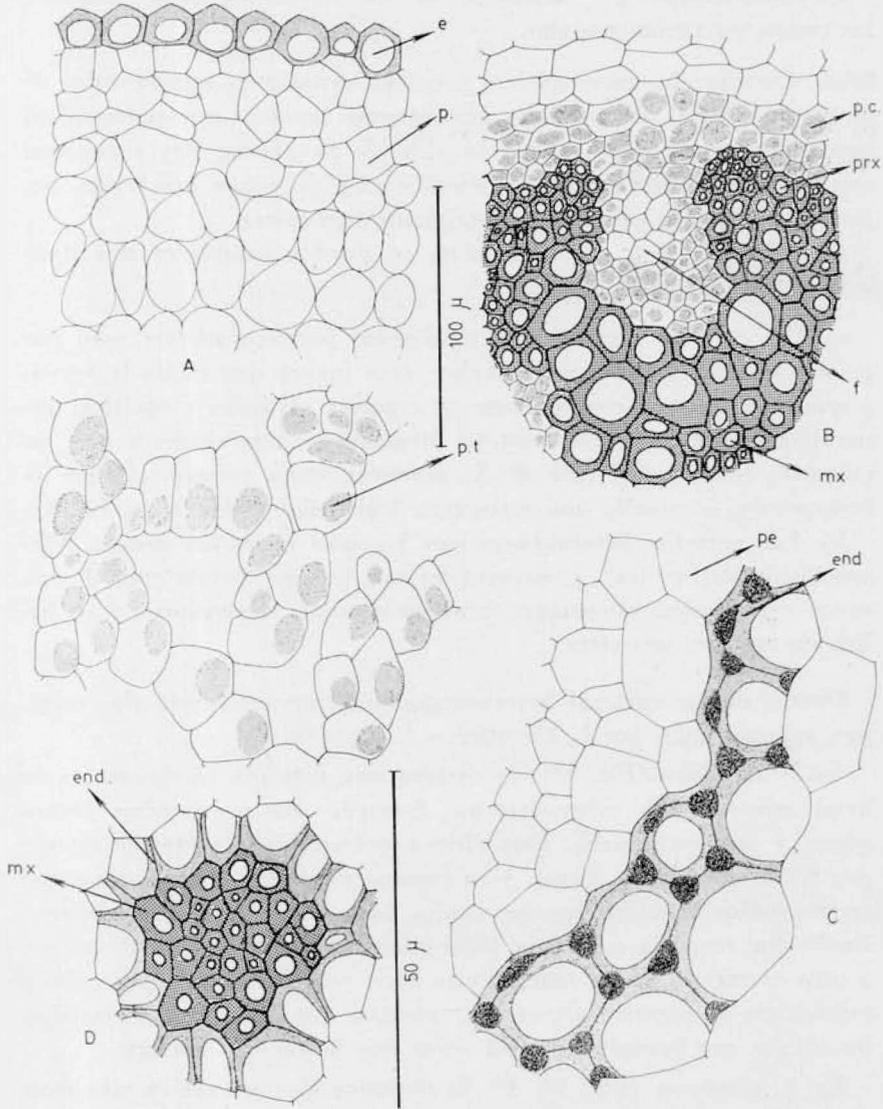


Fig. 11. — E. estructura del tallo en *L. saururus*: A, corteza; B, sector de la estela; C, endodermis; D, nastro foliar; e, epidermis; p, parénquima cortical; pt, parénquima trabecular; p.c., parénquima conductor; pe, periciclo; prx, protoxilema; end, endodermis; mx, metaxilema.

mente, la zona cortical más interna es similar a la segunda, pero de naturaleza mecánica y reservante a la vez.

La lignificación de la corteza es mayor en los tallos maduros, en los cuales puede comprometer parcialmente las zonas homogéneas y el periciclo. Los tallos fértiles subáfilos no presentan zonación en la corteza, la cual está totalmente esclerosada.

3.3.3. *Endodermis*: Según sus características, y lo mismo que en la raíz, podemos establecer los siguientes tipos: endodermis con puntos de Caspary, mixta, con engrosamientos en U, e indiferenciada.

a) La endodermis con puntos de Caspary es comúnmente bi o triestratificada, y se presenta en *L. mandiocanum* y *L. subulatum* (Figs. 13 y 15, B).

b) La endodermis mixta puede ser biestratificada en las zonas con puntos de Caspary, y uniestratificada en las que presentan bandas en U. El tipo mixto se presenta en *L. saururus* y brotes muy jóvenes de *L. sotae* (Fig. 14, C).

c) La endodermis con engrosamientos en U es siempre uniestratificada, y presenta pocas células de pasaje. Se halla en los tallos adultos de *L. sotae* (Fig. 15, B).

Los tres tipos anteriormente descritos aparecen siempre vinculados a cortezas homogéneas, es decir, se encuentran en plantas saxícolas y epífitas.

d) La endodermis indiferenciada se presenta en los tallos de las especies terrestres, vinculada a cortezas heterogéneas, con una o más zonas mecánicas. Muchos autores consideran que estos tallos no presentan endodermis. Otros señalan la presencia de una capa o más, sin precisar el tipo. Según Sporne (1968: 59), la endodermis indiferenciada es claramente visible en tallos jóvenes, pero en los adultos pierde identidad y se lignifica junto con las células de la corteza interna. Esto último parece ser lo que ocurre realmente: la endodermis se incorporaría a la zona cortical mecánica interna, la cual sufre un proceso de lignificación precoz, y por lo tanto es difícilmente visible aún en tallos jóvenes. En las especies terrestres fue posible comprobar el origen endodérmico de la raíz; es decir, en estas especies las raíces caulógenas nacen directamente de la endodermis y no del periciclo. Este hecho viene a corroborar la posición de la endodermis en aquellos casos donde no es posible distinguirla histológicamente de la capa cortical mecánica.

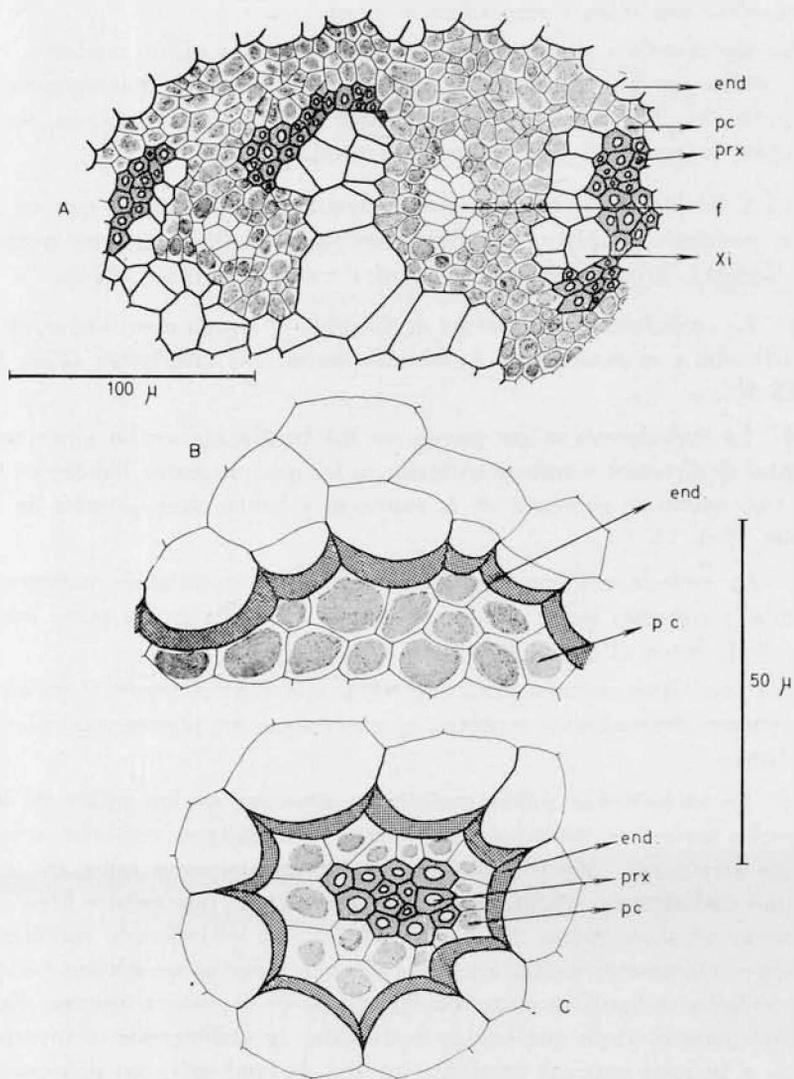


Fig. 15. — Estructura del tallo en *L. sotae*: A, sector de la estela; B, endodermis; C, vástro foliar; *end.*, endodermis; *pc*, pericénquima conductor; *prx*, protoxilema; *f*, floema; *xi*, metaxilema indiferenciado.

Los tres primeros tipos de endodermis (con puntos de Caspary, mixta y con engrosamientos en U) están claramente vinculados entre sí. La endodermis con puntos de Caspary sería la más primitiva. Estos puntos de suberina son el paso previo a las bandas radiales en U, y encontramos asimismo un tipo transicional, mixto, que combina ambas clases de endodermis. Estos puntos de vista se apoyan principalmente en la ontogenia de la endodermis de *L. saururus*, en cuyo tallo se pueden observar los tres tipos en la secuencia descrita.

De este modo, parece ser que la endodermis con puntos de Caspary es la más primitiva. De ella derivarían la endodermis mixta y la en U. Por otra parte, en los tallos que presentan sólo endodermis mixta, es decir, donde coexisten puntos y bandas de suberina, puede observarse claramente que tales bandas son posteriores en aparición a los puntos y se forman por crecimiento y fusión de los mismos.

No se ha podido efectuar estudios paralelos de la endodermis indiferenciada en especies terrestres, pero es probable que constituyan otra línea evolutiva diferente de la que se observa en plantas saxícolas y epifitas. En estas últimas, la línea evolutiva tendería hacia la endodermis con engrosamientos en U, mientras que en *Lycopodium* "sensu stricto", culminaría con una endodermis con engrosamientos totales.

3.3.4. *Estela*: El esporofito de *Lycopodium* se caracteriza por poscer una organización estelar muy especial.

En general, el xilema no constituye un cilindro sólido, sino que se desintegra en un número variable de brazos radiales o en bandas más o menos irregulares, formando la estructura conocida como plectostela.

El menor número de brazos de xilema de estas plectostelas es de tres o cuatro. Esto ocurre en algunas especies pertenecientes al grupo *Selago*, consideradas las más primitivas del género (*L. selago*, *L. serratum*). A veces esta estructura actinostélica se conserva toda la vida, como en *L. selago*, en el cual el número de brazos no pasa de 5. Esto, a juicio de la mayoría de los autores, representaría la condición ancestral del grupo.

Alternando con las bandas de xilema, hay grupos floemáticos separados por parénquima conductor.

Si bien muchas especies retienen la simetría radiada en sus estelas, lo común es encontrar una mayor complicación en la morfología de las mismas. Esta sería dada por un aumento en el número de brazos xilemáticos (que llega a veces a ser muy alto en las especies terrestres, como *L. clavatum*), o por una mayor desintegración del xilema en

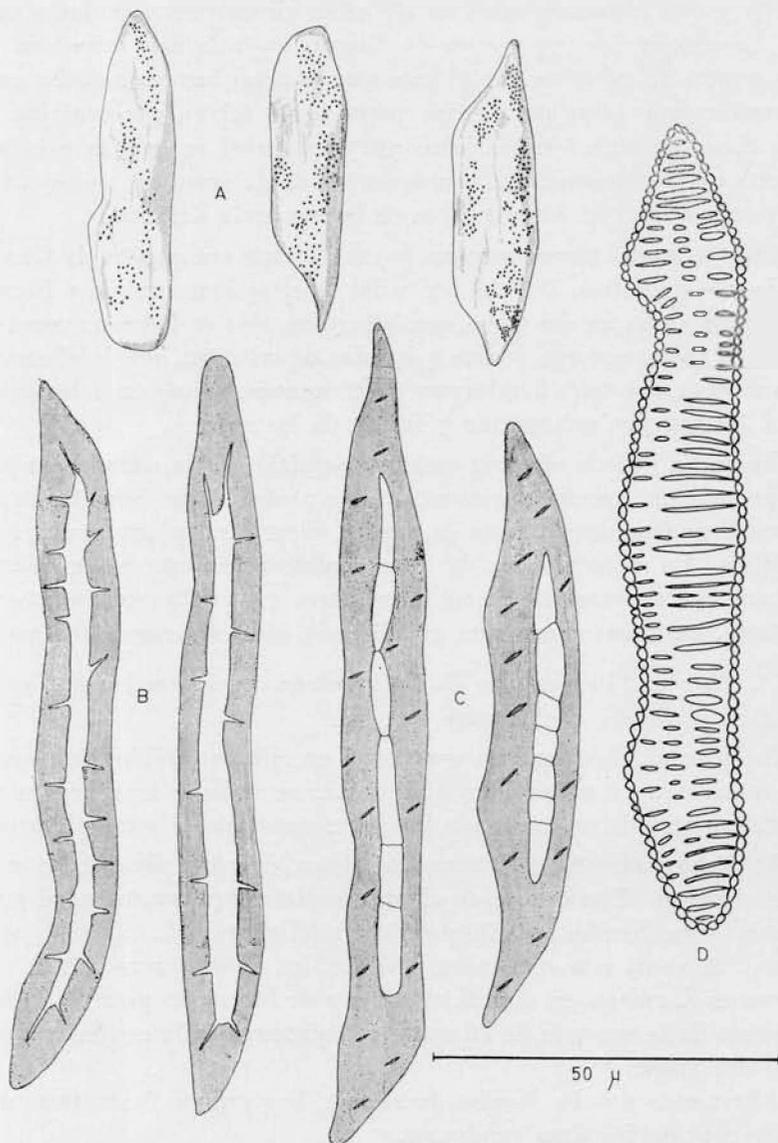


Fig. 16. — Elementos conductores del tallo en *L. solae*: A, elementos del parénquima conductor; B, fibras mucilaginosas; C, fibras septadas; D, traqueidas escalariformes cortas.

islas y bandas irregulares, que determinan una estructura reticulada. Esta disposición, según Sporne (1968: 58), sería comparable con una esponja de xilema, con parénquima y floema rellenando los intersticios, y se encuentra en ciertos epífitos tropicales, como *L. squarrosum*.

La mayoría de los autores consideran que la disposición radial de la estela es característica de plantas jóvenes. Según Jones (1905), en los estados juveniles del esporofito de *Lycopodium*, los haces vasculares presentan una disposición radial triarca o tetraarca, exactamente similar a la hallada en raíces. Este autor clasifica las estelas adultas en dos tipos: *a*) estelas con disposición en bandas paralelas, con numerosos terminales de protoxilema y *b*) estelas mixtas, con mezclas de xilema y floema, y que Jones considera características de epífitas tropicales.

Holloway (1910) y otros, agregan un nuevo tipo a las anteriores: las estelas con disposición en bandas radiales, es decir, donde el xilema se dispone radialmente y el floema se localiza entre los brazos xilemáticos.

Hill (1914) comprueba en algunas especies tropicales, que los tres tipos citados pueden alternarse a lo largo del mismo eje caulinar.

En el grupo de especies del noroeste argentino, es posible encontrar uno de los tipos de disposición estelar descritos por Jones. Las estelas con estructuras en bandas paralelas se encuentran en las especies terrestres, como *L. clavatum* y *L. thyoides*, y en este último solamente en el rizoma, ya que sus tallos erectos presentan actinostelas tetraarcas.

El tipo con bandas radiales correspondería a la especie saxícola y epífitas del noroeste argentino.

El tipo mixto no fue hallado en las especies que hemos estudiado.

La hipótesis de que la disposición radial está relacionada con la edad, parece ser correcta. En *L. thyoides*, las porciones más jóvenes de los ejes erectos son actinostélicas, mientras que las más viejas presentan plectostelas con 4 brazos radiales de xilema. En el rizoma, en cambio, la disposición es en bandas paralelas y el número de terminales es mucho mayor.

En general, el número de terminales de protoxilema es variable y puede coincidir o no con la filotaxis.

En *L. saururus* y *L. mandiocanum*, la estela tiene una estructura en bandas radiales, y el número de terminales de protoxilema es generalmente 8, coincidiendo con el número de ortósticas. Esto ocurre también en los tallos erectos de *L. thyoides*, donde el número de ortósticas y de ramas protoxilemáticas es 4.

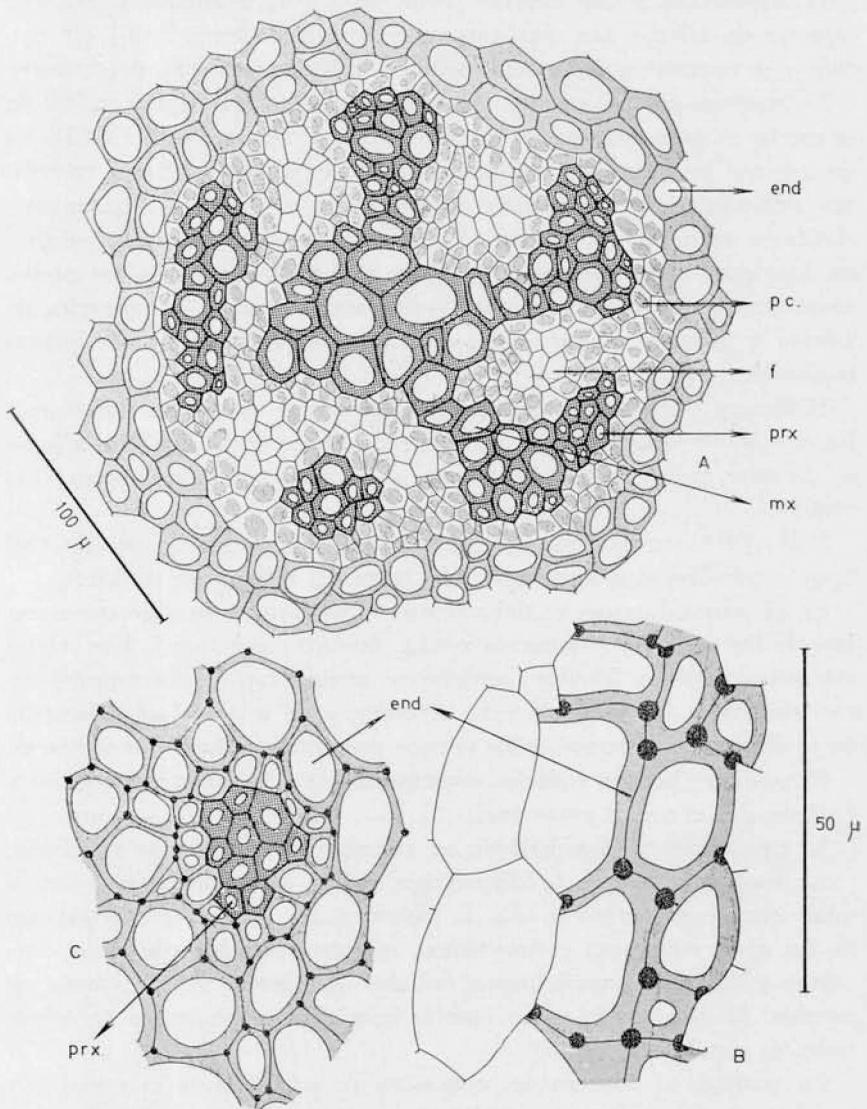


Fig. 17. — Estructura del tallo en *L. subulatum* : A, estela ; B, endodermis ; C, rastro foliar ; *end*, endodermis ; *pc*, parénquima conductor ; *prx*, protoxilema ; *mx*, metaxilema ; *f*, floema.

En *L. clavatum* y el rizoma de *L. thyoides*, en cambio, el número de terminales de protoxilema es siempre mucho mayor que el de hileras de hojas.

Parece ser que la coincidencia de la estela con la filotaxis es un fenómeno común en *L. saururus* y especies afines. Schoute (cit. por Verdoorn, 1938) comprobó algo similar para *L. selago* y otras especies relacionadas.

Esto no puede aplicarse a *L. clavatum*, donde el número de ortósticas no pasa de 7-8, y el de terminales de protoxilema es muy alto, pudiendo llegar a 17.

En el grupo de especies del noroeste argentino, la disposición de los elementos vasculares es un rasgo muy constante. Todas las especies tienen plectostelas, es decir, se caracterizan por la disposición de los elementos en bandas paralelas o radiales. Excepcionalmente, aparecen actinostelas, y esto ocurre en tallos muy jóvenes.

a) *Tipos de estelas* (Figs. 9-10): Según la simetría, se pueden establecer dos clases de plectostelas: 1) plectostelas radiales, en órganos con simetría radial; 2) plectostelas dorsiventrales, en órganos con simetría dorsiventral, especialmente los rizomas plagiótropos de las especies terrestres.

La organización de la estela parece ser un carácter condicionado a la simetría del órgano. En general, hay una tendencia a la organización plectostélica radial.

Esta puede verse afectada por la dorsiventralidad, como sucede en los rizomas de las especies terrestres, mientras que en los tallos erguidos de la misma planta, la estela es radiada.

b) *Tejidos conductores*: El cilindro central está integrado por los siguientes tejidos: periciclo, parénquima conductor, xilema y floema.

El periciclo (Figs. 10, 12, 18) consiste en una, o a veces dos, capas de células, de forma subrectangular y paredes delgadas. Es claramente visible en las especies terrestres (donde puede ser biestratificado y a veces llega a lignificarse más o menos intensamente), pero resulta imposible identificarlo en las especies epífitas o saxícolas. En estas últimas, los elementos conductores y el parénquima se ubican inmediatamente debajo de la endodermis.

En un corte transversal de la estela, los tejidos conductores se disponen en bandas o en forma estrellada, pero separados entre sí por parénquima conductor. Los elementos que componen este parénquima son células rostradas, 1-2 veces más largas que anchas, de paredes finas o muy débilmente lignificadas, con campos de puntaduras simples.

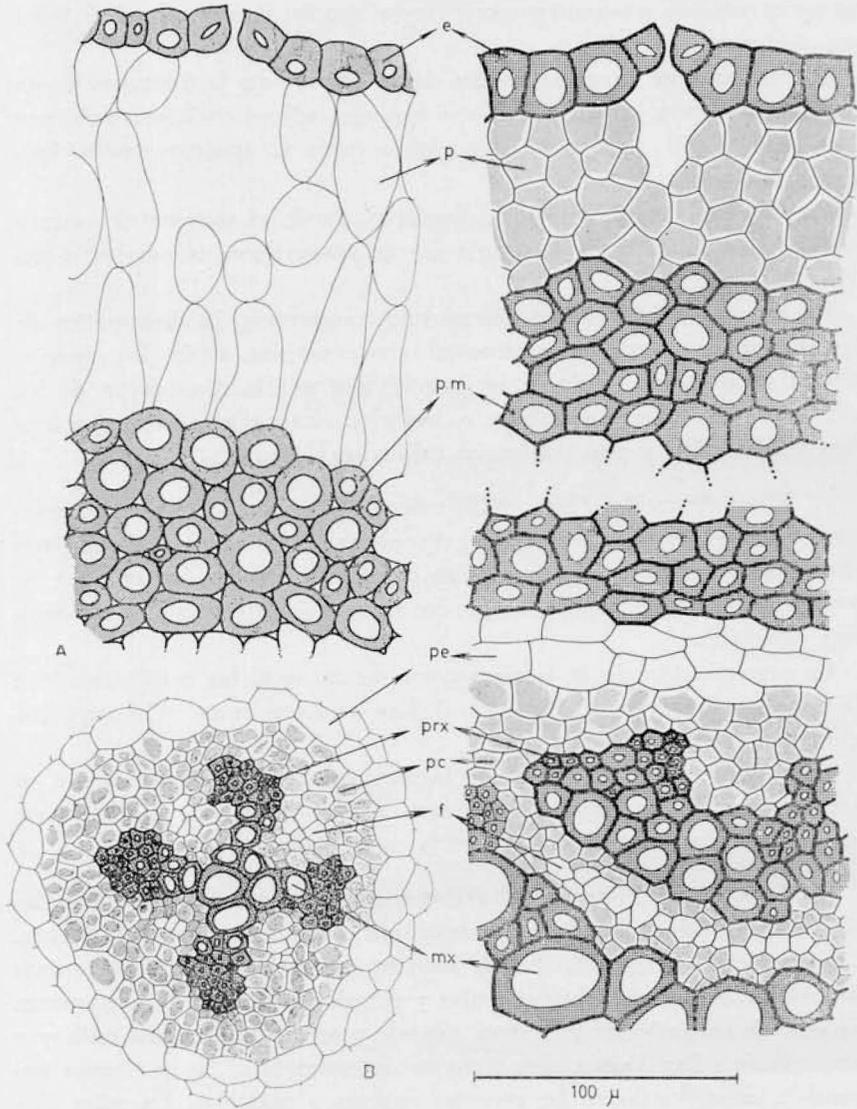


Fig. 18. — Estructura caulinar en *L. thyoides*: A, en tallo erecto; B, estela del tallo erecto; C, sección transversal del tallo rastrero; e, epidermis; p, parénquima cortical; pm, área mecánica; pe, periciclo; pc, parénquima conductor; prx, protoxilema; mx, metaxilema; f, floema.

El xilema está constituido generalmente por traqueidas.

En el protoxilema de todas las especies se encuentran, comúnmente, traqueidas helicadas o anilladas. El metaxilema es menos constante. Puede estar formado exclusivamente por traqueidas escalariformes largas, por escalariformes cortas y fibras, o bien por otro tipo de elementos, muy peculiares, combinados con traqueidas escalariformes cortas y fibras.

El metaxilema formado por traqueidas escalariformes, está presente en las estelas de las especies saxícolas (*L. saururus* y *L. sanctae-barbarae*), en dos de las especies epífitas (*L. mandiocanum* y *L. subulatum*), y en una de las terrestres (*L. clavatum*).

El metaxilema formado por traqueidas y fibras aparece en *L. sotae*, otro de los epífitos péndulos. Las traqueidas son elementos cortos, rostrados, con engrosamientos de tipo escalariforme, y son escasas. La mayor parte del metaxilema de *L. sotae* está constituido por fibras septadas, de tamaño aproximadamente igual o algo mayor que las traqueidas cortas citadas anteriormente. Estas fibras tienen paredes muy gruesas y escasas punteaduras simples, muy pequeñas y en forma de ojal. Todos estos elementos están escasamente lignificados, y en sección transversal, el metaxilema de los tallos de *L. sotae* aparece indiferenciado.

Finalmente, el metaxilema de *L. thyoides* presenta la mayor diferenciación del grupo. Está constituido por elementos cortos, anchos, rostrados, con placas de contacto punteadas y paredes engrosadas, con punteaduras simples, esparcidas y en forma de ojal (Fig. 19).

Evidentemente, se trata de un tipo más evolucionado de traqueidas con áreas de contacto y superposición especializadas. Se distinguen de los auténticos elementos de vaso por la ausencia de perforación terminal y por su débil lignificación. A menudo estos elementos no son rostrados sino cilíndricos, muy similares a los que se encuentran en *Ephedra*. Siempre presentan punteaduras simples o en forma de ojal, generalmente de mayor tamaño que el habitual en otras especies de *Lycopodium*.

Hemos usado para estos elementos la terminología de White (1954), llamándolos "células vasiformes". Forman parte del metaxilema de tallo y raíz de *L. thyoides*, junto con fibras largas punteadas, similares a traqueidas, fibras mucilaginosas (Esau, 1948) y traqueidas largas, escalariformes y punteado-escalariformes, con todas las formas de transición.

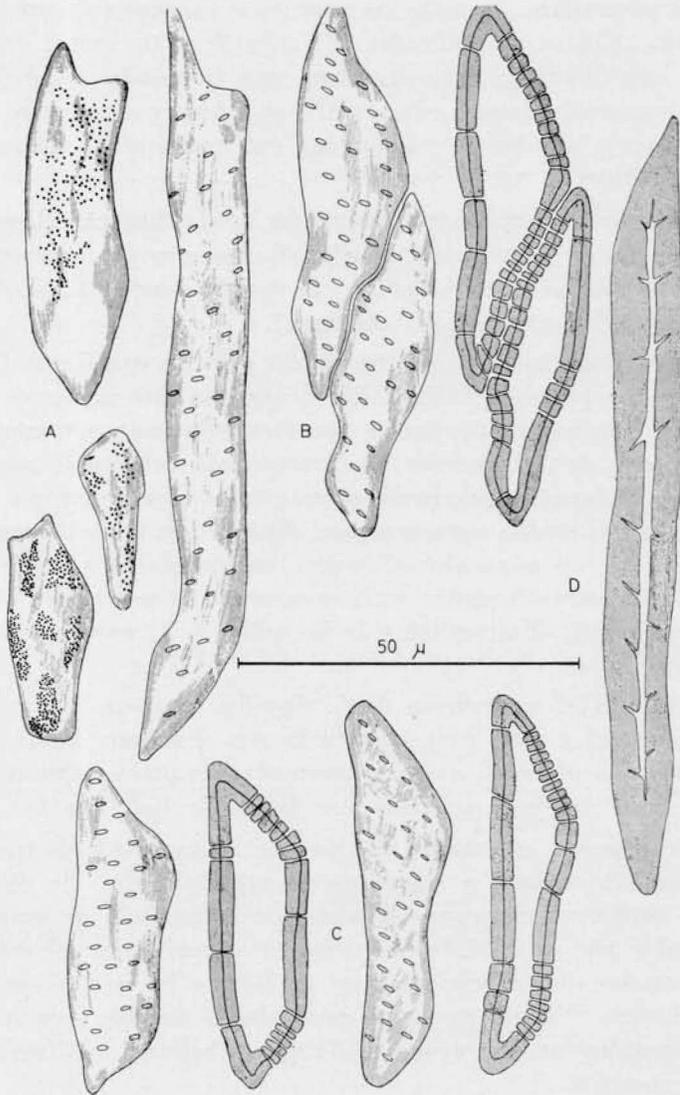


Fig. 19. — Elementos conductores de la estela caulinar de *L. thyoides*: A. elementos del parénquima conductor; B-C, células vasiformes; D, fibra mucilaginosa

Desde el punto de vista morfológico, estas células vasiformes son elementos de transición entre traqueidas puntuadas y vasos.

4. SUSTANCIAS DE RESERVA

La única sustancia de reserva presente en las especies estudiadas, es el almidón. Se acumula en las células de la corteza interna, esclerosada, de los tallos postrados de las especies terrestres (*L. thyoïdes* y *L. clavatum*), en forma de granos muy abundantes, pequeños, ligeramente excéntricos.

En *L. clavatum* la presencia de almidón no se reduce al rizoma, sino que también se deposita en los tallos erectos estériles, aunque en menor cantidad que en los postrados.

5. HOJAS

Las Licopodiáceas presentan microfílos. Como en muchas Pteridófitas con este tipo de hojas, éstas son sésiles, uninervias y enteras.

En algunas especies, el microfílo desempeña funciones de trofófilo y esporófilo. En otras sufre mayor especialización, hasta lograr el acentuado dimorfismo foliar que caracteriza a muchas especies, de las cuales el ejemplo típico es *L. clavatum*.

En este capítulo comentaremos solamente la morfología de los trofófilos. Los esporófilos serán tratados al referirse a la morfología reproductiva, excepto en los casos de microfílos de un solo tipo.

5.1. *Filotaxis* (Figs. 21-22)

Las hojas se ubican entre los ejes de manera variable. La disposición más común parece ser la espiralada, aunque a menudo se observan los tipos decusado y verticilado.

En las especies que hemos estudiado, encontramos cuatro tipos de filotaxis: espiralada, pseudoverticilada, decusada y tetrástica.

La disposición espiralada responde a fracciones derivadas de las series de Fibonacci.

Se ha determinado la fracción filotáxica de $8/21$ para *L. saururus* y *L. mandiocanum*, y de $5/13$ para *L. sanctae-barbarae*.

Las escasas menciones acerca de la filotaxis de *Lycopodium*, se refieren siempre a fracciones diferentes de las derivadas de la serie de Fibonacci.

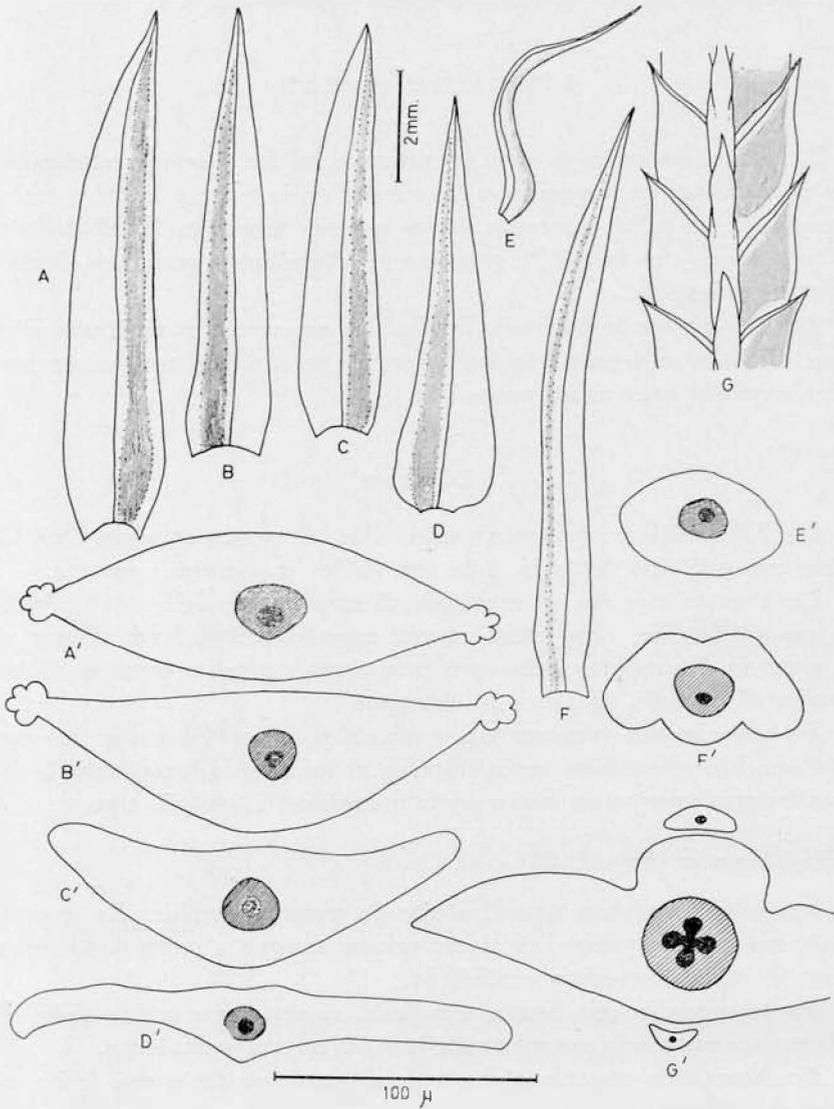


Fig. 20. — Trofófitos de *Lycopodium*: A, de *L. saururus*; A', sección transversal de mismo; B, de *L. sanctae-barbarae*; B', sección transversal del mismo; C, de *L. rotae*; C', sección transversal del mismo; D, de *L. subulatum*; D', sección transversal del mismo; E, de *L. clavatum*; E', sección transversal del mismo; F, de *L. mandivcaum*; F', sección transversal del mismo; G, ejes erectos de *L. thyoites*; G', sección transversal de los mismos.

Braun (1831: 331) da, para plantas jóvenes de *L. selago*, una fracción de $3/8$, mientras que para las adultas, menciona fracciones excluidas de la serie de Fibonacci ($2/8$, $2/9$, $2/11$) o bien filotaxis verticilada.

Estas cifras no coinciden con las halladas aquí para especies del tipo *L. selago*, es decir, las saxícolas y epífitas erectas. En general, en estas especies las fracciones son altas, pertenecen a la serie de Fibonacci y el número de ortósticas coincide con el número de ramas protoxilémáticas de la estela.

Para *L. clavatum* se mencionan sistemas de 4 hasta 9 ortósticas (Braun 1831: 331) o de 4 hasta (Schoute 1938: 73), en pseudoverticilos. En general no hay coincidencia entre la filotaxis y el número de ramas protoxilémáticas de la estela.

La disposición pseudoverticilada parece producirse por un acortamiento de la distancia entre espiras. No se forman verticilos verdaderos, pero se presenta un número más o menos constante de hojas por vuelta. Este tipo de disposición se halla en *L. sotae* y en *L. clavatum*. El primero de ellos presenta 5 hileras de hojas y la distancia entre cada pseudoverticilo es muy pequeña. En *L. clavatum*, el número de hileras fluctúa entre 6 y 8, aunque lo más frecuente es 6. Este tipo de disposición corresponde a los tallos erguidos de *L. clavatum*. En los postrados es muy difícil determinar la filotaxis debido a que ésta se ve modificada por la dorsiventralidad. En la mayoría de los casos, la parte de los rizomas que se apoya sobre el sustrato, suele ser áfila.

Algo similar ocurre en los tallos postrados de *L. thuyoides*, en los cuales las hojas son extremadamente reducidas y no se disponen en forma definida. Si bien en algunos sectores hay una tendencia a formar espiras, la falta de hojas en la parte postrada del rizoma las interrumpe, de manera que es imposible determinar la filotaxis.

La disposición decusada típica, es decir, hojas opuestas dos a dos, es característica de *L. subulatum*.

La disposición tetrástica se presenta en los ejes erguidos de *L. thuyoides*; las hojas se disponen en cuatro hileras, opuestas dos a dos.

5.2. *Morfología externa* (Fig. 20)

Como se comentó anteriormente, las hojas de *Lycopodium* son microfílos uninervios, sésiles. Tienen margen entero, lámina generalmente simétrica y consistencia variable. Pueden ser carnosos o algo crasos, como en *L. saururus*; herbáceos como en *L. sotae*, *L. subulatum* y *L.*

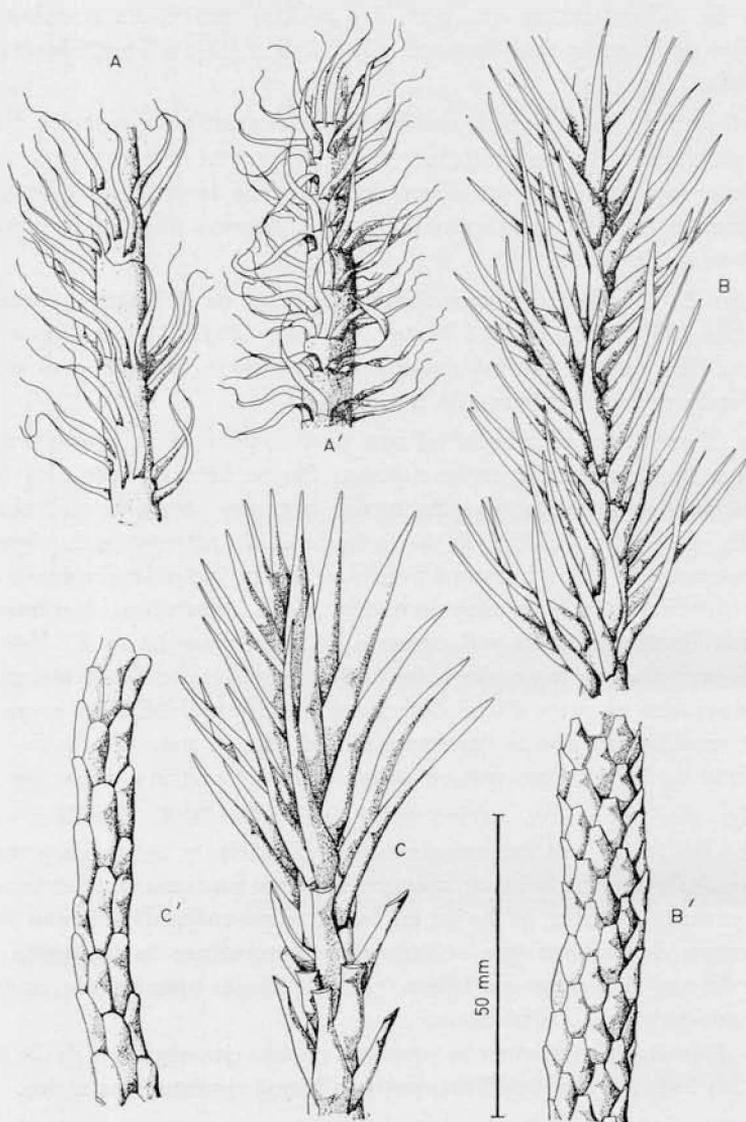


Fig. 21. — Filotaxis : A, en tallo postrado de *F. clavatum* ; A', en tallo erecto del mismo ; B, en tallo de *F. mandiocanum* ; B', buses foliares del mismo ; C, en tallo de *F. sanctus-barbarae* ; C', bases foliares del mismo.

thyoides; subherbáceos como en *L. sanctae-barbarae*, o papiráceos como en *L. clavatum*.

El tamaño es muy variable. Se hallan trofófilos muy pequeños, reducidos, casi escuamiformes, como en *L. thyoides*; de 2-3 mm de largo, como en *L. clavatum*; algo mayores, de 7-8 mm de largo, como en *L. subulatum*; y otros de hasta 17-19 mm de largo, como en *L. mandiocanum*. Esta especie, junto con *L. saururus* y *L. sanctae-barbarae*, presenta las hojas mayores de todo el grupo. El ancho, considerado siempre en la porción basal, varía desde 0,5 mm en *L. clavatum*, hasta 1-1,5 mm en *L. saururus*.

La forma es un carácter bastante constante. Con excepción de *L. thyoides*, que presenta un dimorfismo acentuado, las especies restantes ofrecen un solo tipo de trofófilos. Estos pueden ser lanceolado-deltoides, con base angosta y recta, como en *L. saururus* y *L. sanctae-barbarae*; con base abrazadora, como en *L. sotae*; linear-deltoides, largos, casi aciculares como en *L. mandiocanum*; cortos y apiculados, con una arista papirácea reflexa como en *L. clavatum*; o ovoido-lanceolados como en *L. subulatum*.

En *L. thyoides*, las hojas presentan marcado dimorfismo. A lo largo de los ejes erectos se disponen cuatro hileras de hojas, opuestas dos a dos. Las laterales son sublanceoladas, apiculadas, con arista hialina, y tienen un sector de la lámina expandido lateralmente; las dorsales son lanceolado-deltoides, cortamente aristadas y las ventrales, también muy reducidas, son casi escuamiformes.

5.3. Epidermis (Figs. 23-25)

La epidermis de las hojas es unicestrificada. En vista superficial se puede observar que está constituida por células de forma variable, generalmente subrectangulares, de contorno sinuoso.

Las ondulaciones pueden afectar a la pared primaria y a la lámina media o sólo a la pared primaria engrosada. En el primer caso, hablamos de sinuosidades verdaderas. Son características de la epidermis de la mayoría de las especies, con excepción de *L. clavatum* y *L. mandiocanum* (Fig. 24, C; Fig. 25, B). En estas dos especies, las células epidérmicas presentan sinuosidades falsas, es decir, sus contornos son básicamente rectos, y las ondulaciones se deben a espesamientos irregulares de la pared primaria.

Una característica notable de la epidermis, es la especialización de los márgenes en las especies saxícolas. Esta consiste en la presencia



Fig. 22. — Filotaxis. A, en *L. saururus*; B-B', en *L. solae*; C, en *L. subulatum*; D, en eje erecto de *L. thyoides*, dorsal; D', idem ventral; E, en eje postrado de *L. thyoides*, dorsal; E', idem ventral.

de 5-6 hileras de células de posición marginal, con paredes muy engrosadas y que presentan grandes punteaduras simples en forma de ojal y sobresalen notoriamente de los márgenes (Fig. 26, A, B). Constituyen un refuerzo mecánico, adquirido probablemente en respuesta a las demandas del ambiente, ya que las especies que los presentan, *L. saururus* y *L. sanctae-barbarae*, son saxícolas y viven en general en vegas o prados de altura.

En *L. sotae* (Fig. 26, C), las células marginales tienen la pared muy engrosada pero sin prominencias. Las especies restantes no presentan grupos mecánicos marginales.

En *L. saururus*, la epidermis de las frondes, particularmente en los márgenes, está cubierta con papilas muy pequeñas. Es la única especie con esta característica.

5.3.1. Clave para la determinación de las especies, sobre la base de los caracteres epidérmicos

1. Estomas en bandas definidas, con 1 (raramente 2) hileras por banda; células epidérmicas con falsas sinuosidades, ya que éstas están determinadas por engrosamientos irregulares de la pared; láminas hipostomáticas *L. mandiocanum*
- 1'. Estomas distribuidos por toda la epidermis, nunca formando bandas definidas.
 2. Células epidérmicas con verdaderas sinuosidades.
 3. Láminas anfistomáticas, con grupos mecánicos marginales.
 4. Margen foliar papiloso *L. saururus*
 - 4'. Margen foliar liso *L. sanctae-barbarae*
 - 3'. Láminas epi o hipostomáticas, sin grupos mecánicos marginales.
 5. Láminas epistomáticas *L. sotae*
 - 5'. Láminas hipostomáticas.
 6. Células epidérmicas con sinuosidades muy frecuentes y superficiales *L. thyoides*
 - 6'. Células epidérmicas con sinuosidades menos frecuentes y más profundas *L. subulatum*
 - 2'. Células epidérmicas con falsas sinuosidades; láminas anfistomáticas *L. clavatum*

5.4. Estomas

La presencia o ausencia de estomas, su distribución, localización, densidad y dimensiones, constituyen caracteres de importancia sistémica, los cuales, sumados a los aportados por la epidermis, permiten establecer diferencias precisas a nivel específico.

Los estomas se distribuyen sobre la cara superior, inferior o ambas. Según estas características, podemos establecer tres tipos de hojas: a)

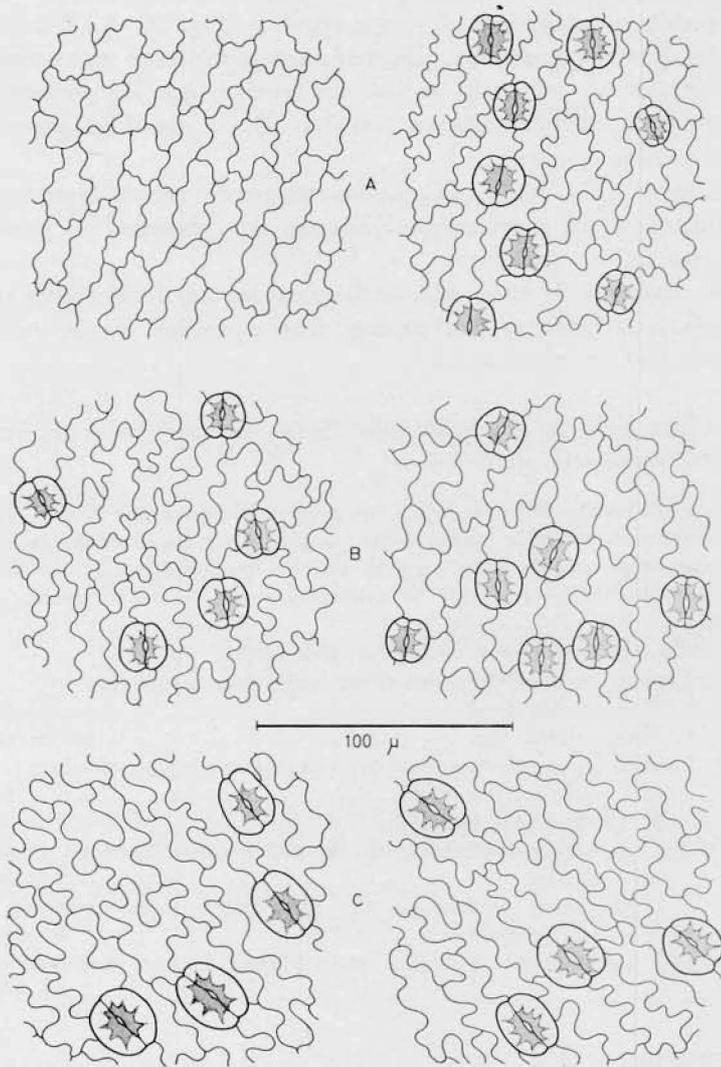


Fig. 23. — A, *L. subulatum*; B, *L. sanctae-barbarae*; C, *L. saururus*.
Epidermis: izquierda, opitilo; derecha, hipotilo

anfistomáticas, con estomas en el haz y en el envés de la lámina (*L. saururus*, *L. sanctae-barbarae*, *L. clavatum*); b) hipostomáticas, con estomas solamente en el envés (*L. subulatum*, *L. mandiocanum*, *L. thyoides*); c) epiestomático, con estomas solamente en el haz (*L. sotae*).

La localización de los estomas sobre la lámina es más o menos constante. Los estomas se encuentran localizados en bandas definidas, sobrelevadas, formadas por células diferentes de las restantes epidérmicas, en hileras de uno, o excepcionalmente dos. Este tipo de localización es característico de *L. mandiocanum*. Las especies restantes presentan estomas dispersos por toda la lámina, entre el margen y la nervadura media, sin constituir bandas definidas.

Los estomas son generalmente orbiculares a elípticos, con marcada tendencia a orbiculares en *L. clavatum*, *L. mandiocanum*, *L. sotae*, *L. subulatum* y *L. thyoides*; mientras que en *L. saururus* y *L. sanctae-barbarae* tienden a ser elípticos. Están rodeados por un número más o menos constante de células periestomáticas. Este número fluctúa entre 3 y 6, pero nunca se observa una mayor complejidad en el aparato estomático.

5.4.1. *Ontogenia* (Fig. 25, C-F): Los estomas siguen un curso de desarrollo acrópeto y corresponden al tipo perígeno (Pant y Mehra, 1963); es decir, la célula madre del estoma da origen, por una única división, a las dos células oclusivas que se desarrollan en etapas sucesivas.

La ontogenia de los estomas fue estudiada detalladamente en *L. saururus*. El comienzo del proceso se puede observar en ápices de hojas muy jóvenes constituidos por células uniformemente isodiamétricas, de paredes muy finas. La primera etapa de diferenciación consiste en la aparición de células prismáticas, de contornos angulares y paredes más gruesas que las vecinas. Estos meristemoides, se diferencian sin orden aparente y su tamaño es similar al de las células epidérmicas vecinas.

Por debajo del ápice, el tamaño de las células va aumentando. Este incremento se produce tanto en los meristemoides como en las células epidérmicas, aunque por debajo del meristema apical éstas presentan aún paredes finas, no habiendo desarrollado todavía las sinuosidades típicas de las células adultas. Cuando los meristemoides han alcanzado un tamaño 3-4 veces mayor que el inicial, comienza a formarse el ostiolo. Este se insinúa primero como una especie de ojal, de paredes engrosadas, apenas entreabierto.

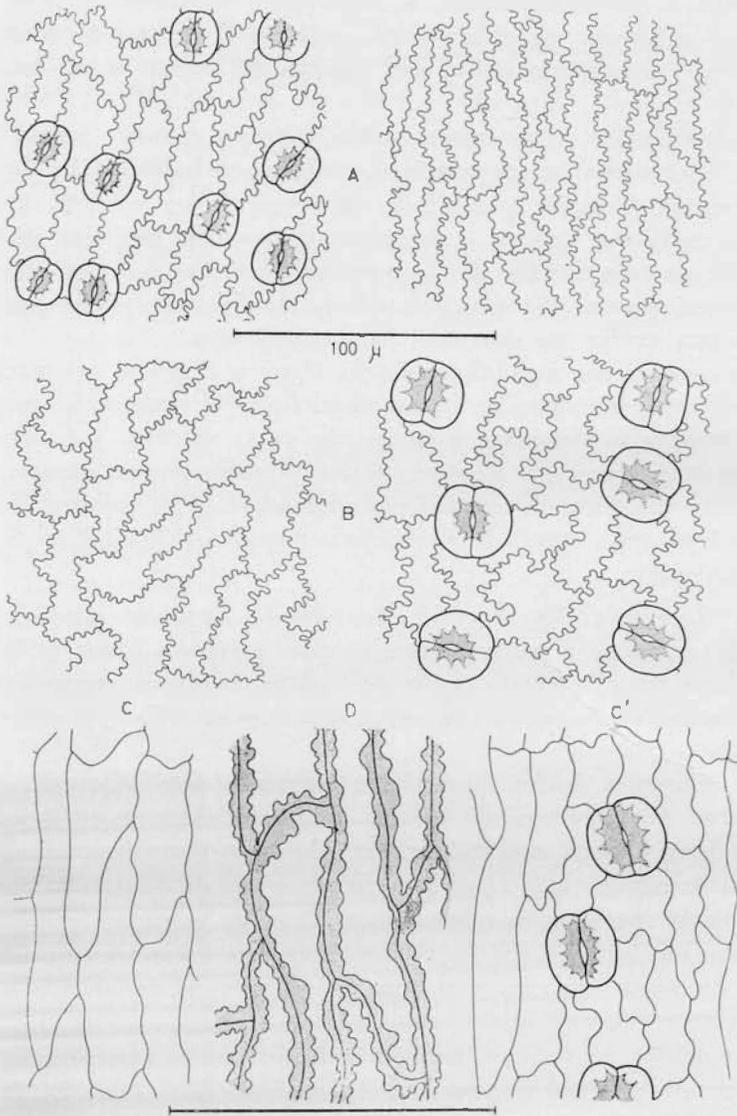


Fig. 24. — Epidermis : A. *L. sotae* ; B. *L. thyoides* ; C. *L. mandiocinum* ; en todos : izquierda, epifilo ; derecha, hipofilo ; C', banda estomática, detalle del engrosamiento de la pared en C.

Después de esta etapa, el desarrollo es más rápido. Una vez iniciado es ostiolo, comienzan a engrosarse más las paredes y a separarse las células oclusivas. Esta separación progresa a partir de los extremos del ostiolo y hacia la periferia.

Simultáneamente van aumentando de tamaño rápidamente las células epidérmicas, hasta ser 2-3 veces mayores que el estoma, y aparecen las sinuosidades de la pared.

La división en algunos meristemoides ocurre más tempranamente que en otros, y así es posible hallar, en el mismo sector de la epidermis estomas ya desarrollados y otros en vías de diferenciación.

Este aparato estomático no presenta verdaderas subsidiarias, pero sí se observa un número más o menos constante de células acompañantes.

En la página siguiente se presenta un cuadro sinóptico donde se resumen los caracteres estomáticos.

5.5. Mesófilo

El mesófilo es de gran simplicidad histológica. No se observa diferenciación en capas fotosintéticas o de otra naturaleza. La mayoría de sus células, excepto en las capas más cercanas al haz vascular, presentan abundantes cloroplastos.

En la mayoría de las especies, el mesófilo está formado por parénquima esponjoso, homogéneo. Las células que constituyen este parénquima tienen aspecto diferente en las distintas especies.

Pueden ser globosas, isodiamétricas y disponerse laxamente, pero sin grandes espacios intercelulares, como en *L. clavatum*, *L. mandiocinum*, *L. sotae* y *L. subulatum*.

En otras especies, el mesófilo puede estar formado por células 2-3 veces más largas que anchas, separadas entre sí por grandes espacios intercelulares. Este tipo de mesófilo es característico de *L. saururus* y *L. sanctae-barbarae*.

En *L. thyoides*, la estructura del mesófilo es algo diferente: el parénquima está constituido por células 7-8 veces más largas que anchas, similares a cilindros, constituyendo una estructura muy laxa y delicada.

Generalmente cerca de la nervadura media, el mesófilo pasa a ser un tejido más compacto; sus células disminuyen de tamaño y los espacios intercelulares se hacen muy pequeños o desaparecen.

En *L. thyoides* y *L. clavatum*, esta "vaina" tiene las células con las paredes algo engrosadas con respecto al resto del mesófilo.

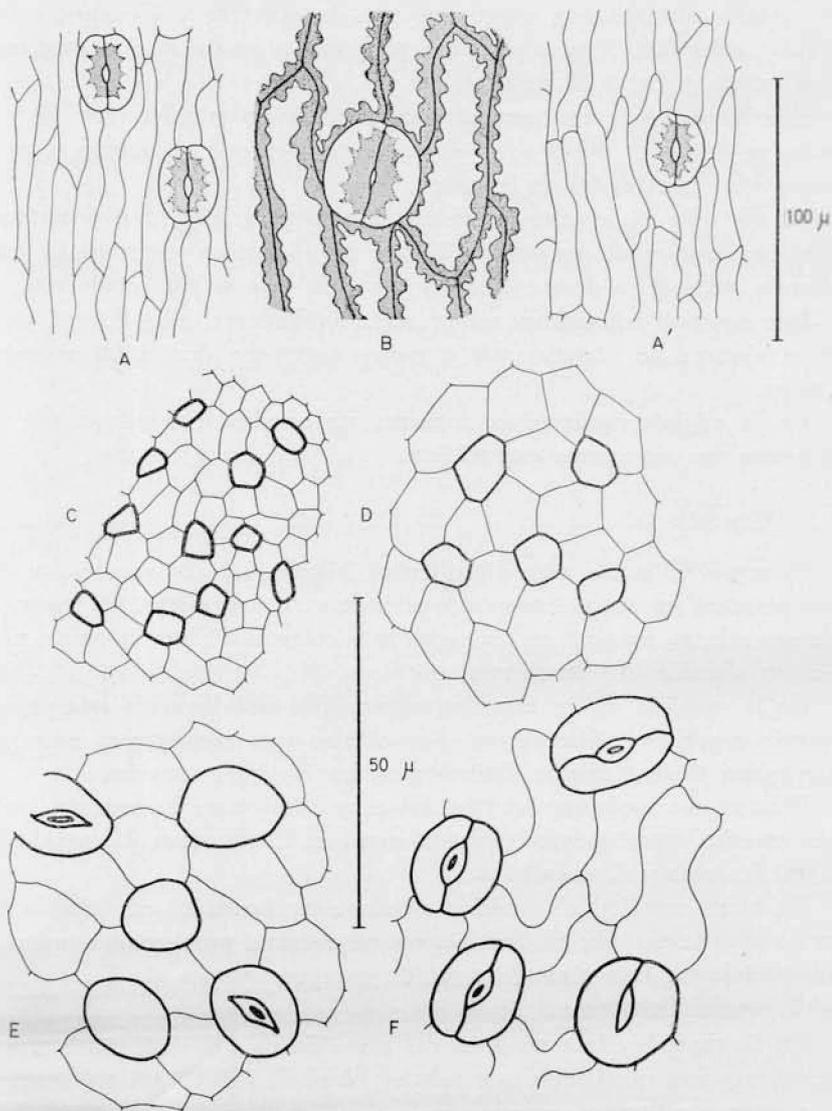


Fig. 25. — Epidermis A-B y ontogenia de los estomas C-F: A, *L. claratum*; epifilo; A', hipofilo del mismo; B, detalle del engrosamiento de la pared en A; C-F, etapas de la ontogenia de los estomas en *L. saurovus*.

Cuadro comparativo de caracteres estomáticos

Especie	Caracteres			
	Distribución y localización	Dimensiones	Densidad	Número de células periestomáticas
<i>L. saururus</i>	Lámina anfiestomática ; estomas dispersos	Epifilo : 67(71)72 × 43(46)48 μ Hipofilo : 67(72)80 × 42(47)48 μ	E : 7-10 H : 5-7	5
<i>L. sanctaebarbarae</i>	idem	Epifilo : 66(67)76 × 38(44)52 μ Hipofilo : 67(72)81 × 38(46)52 μ	E : 3-6 H : 2-5	3-4
<i>L. claratum</i>	idem	Epifilo : 14(15)15,5 × 13(14)15 μ Hipofilo : 15(15,5)16 × 11(12)13 μ	E : 1-3 H : 4-5	5
<i>L. anbulatum</i>	Lámina hipostomática ; estomas dispersos	48(56)59 × 48(54)59 μ	6-10	4-5
<i>L. thuyoides</i>	idem	43(47)52 × 38(43)45 μ	14(19)20	5
<i>L. mandiocanum</i> . .	Lámina hipostomática ; estomas localizados en bandas	41,5(42)43 × 40(40,5)41,5 μ	3(7)9	5-6
<i>L. sotae</i>	Lámina epistomática ; estomas dispersos	48(56)57 × 48(52)59 μ	5-12	3(4)5

Nota : La densidad estomática se determinó por unidad de campo, observando con 250 diámetros de aumento.

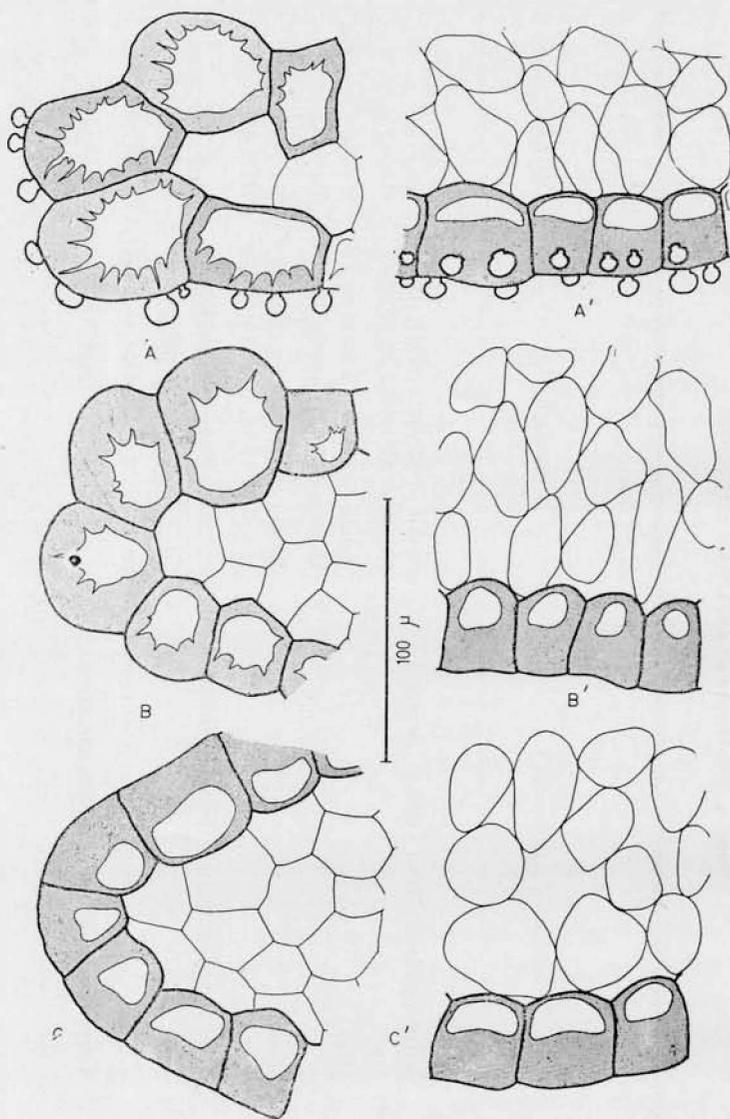


Fig. 26. — Morfología interna de los trofoblastos: A, sección transversal del margen foliar de *D. saururus*; A', hipofilo y mesófilo del mismo; B, margen de *L. sanctae-barbarae*; B', hipofilo y mesófilo del mismo; C, margen de *L. sotae*; C', hipofilo y mesófilo del mismo.

5.6. Origen de la hoja

Los primordios foliares nacen cerca del meristema apical. Según algunos autores, la hoja se desarrolla a partir de un grupo de células epidérmicas (Wigglesworth, 1907), o de acuerdo con otros, de una sola (Härtel, 1938).

Las hojas jóvenes están formadas por una masa meristemática en activa división.

La nervadura se origina más tardíamente, en la parte basal del primordio, y crece en forma basípeta y acrópeta. Sólo en una etapa posterior parece unirse a la estela, según algunos autores por una diferenciación de elementos corticales (Turner, 1924).

5.7. Vascularización (Fig. 27, C-E)

Las hojas de *Lycopodium* son uninervias. El haz se origina en el meristema basal del primordio.

El protoxilema del haz es endarco. Está constituido por traqueidas con engrosamientos anillados o falsamente escalariformes, los cuales se originan por la aparición de trabas verticales entre los anillos de las traqueidas anulares. No hay floema diferenciado.

Por lo general el parénquima del mesófilo se torna compacto y forma una especie de vaina de células con paredes engrosadas o no, rodeando al haz vascular. No se observó endodermis.

6. ESTRUCTURAS FÉRTILES

6.1. Esporofilos (Fig. 29)

La especialización en las hojas de *Lycopodium* es uno de los caracteres que más se han tenido en cuenta para proponer tipos morfológicos dentro del género, y uno de los que más han sido utilizados para elaborar los distintos sistemas de clasificación.

Así, los tipos considerados más primitivos, se caracterizan por el isomorfismo. Los esporofilos son iguales en forma, tamaño y disposición a los trofofilos. Dentro de este tipo morfológico, se agrupan las especies saxícolas, terrestres o epífitas con tallos erectos.

Las especies terrestres con diferenciación caulinar, son las que han logrado mayor protección del esporangio, mediante la especialización máxima de los esporofilos. Estos son muy diferentes de las hojas estériles, generalmente algo cuculados y encerrando el esporangio. Ade-

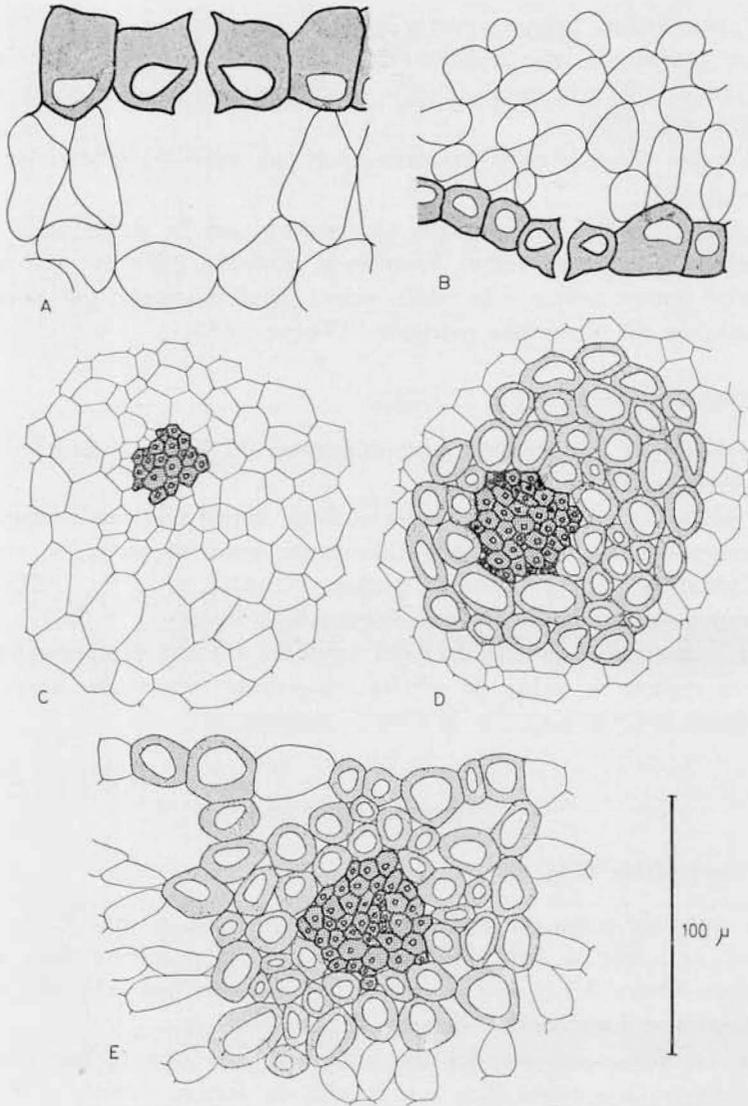


Fig. 27. — Morfología interna de los trofofilos: A, epitelio de *L. sativae*; B, hipofilo de *L. elaeagnum*; C, nervadura media de *L. mandiocanum*; D, nervadura media de *L. claratum*; E, nervadura media de *L. thypoides*.

más, el carácter más interesante en estas plantas es que los esporofilos están separados de las hojas estériles, constituyendo áreas bien definidas y conspicuas (estróbilos).

Los estróbilos, con la apariencia de pequeñas espigas amarillentas, tienen de 3 a 10 cm de largo por 4-6 mm de diámetro y se localizan sobre ejes áfilos o subáfilos de distinta longitud, simples o ramificados.

Entre estos dos extremos de especialización, hay tipos transicionales, cuyos esporofilos no forman verdaderos estróbilos pero se agrupan en áreas terminales bien conspicuas.

Las hojas fértiles de estas áreas pueden ser iguales en forma, pero más breves que los trofófilos, o bien bastante distintas de aquéllos. Estos tipos transicionales se encuentran generalmente en las especies epífitas con ejes péndulos.

En el grupo de especies del noroeste argentino puede encontrarse los tres tipos anteriormente descritos.

El primero de ellos está representado por *L. saururus*, *L. sanctae-barbarae*, *L. mandiocanum* y *L. sotae*. En estas especies los trofófilos y esporofilos son iguales en forma, tamaño y filotaxis.

En *L. subulatum*, epífita, péndulo, los esporofilos se agrupan en áreas fértiles terminales de hasta 20 cm de largo, dicótomas. Se disponen en forma decusada, como los trofófilos, pero son más pequeños, cuculados, con lámina abrazadora, la cual sin embargo, no cubre totalmente el esporangio, el que sobresale visiblemente.

La condición más avanzada del grupo se presenta en *L. clavatum* y en *L. thyoides*. En ambas especies los esporofilos son aovado-deltoides, apiculados, levemente cuculados, con el margen ceroso-dentado. La zona apicular es corta en *L. thyoides*, mientras que en *L. clavatum* es equivalente a la mitad del largo total del esporofilo (unos 2-3 mm) y reflexa. Los esporofilos se agrupan en verdaderos estróbilos terminales, sobre ejes subáfilos ramificados dicotómicamente.

6.1.1. *Filotaxis* (Fig. 28): En las áreas fértiles se presentan tres tipos de filotaxis: espiralada, decusada y pseudoverticilada.

En *L. saururus* y especies afines, donde hay isomorfismo foliar, los esporofilos son espiralados y la fracción filotáxica es la misma que la de los trofófilos.

En *L. thyoides*, la filotaxis de las áreas fértiles es diferente de la de las estériles. En los trofófilos la disposición es tetrástica; los esporofilos son espiralados y tienen una fracción filotáxica de $3/8$ (Fig. 28, C').

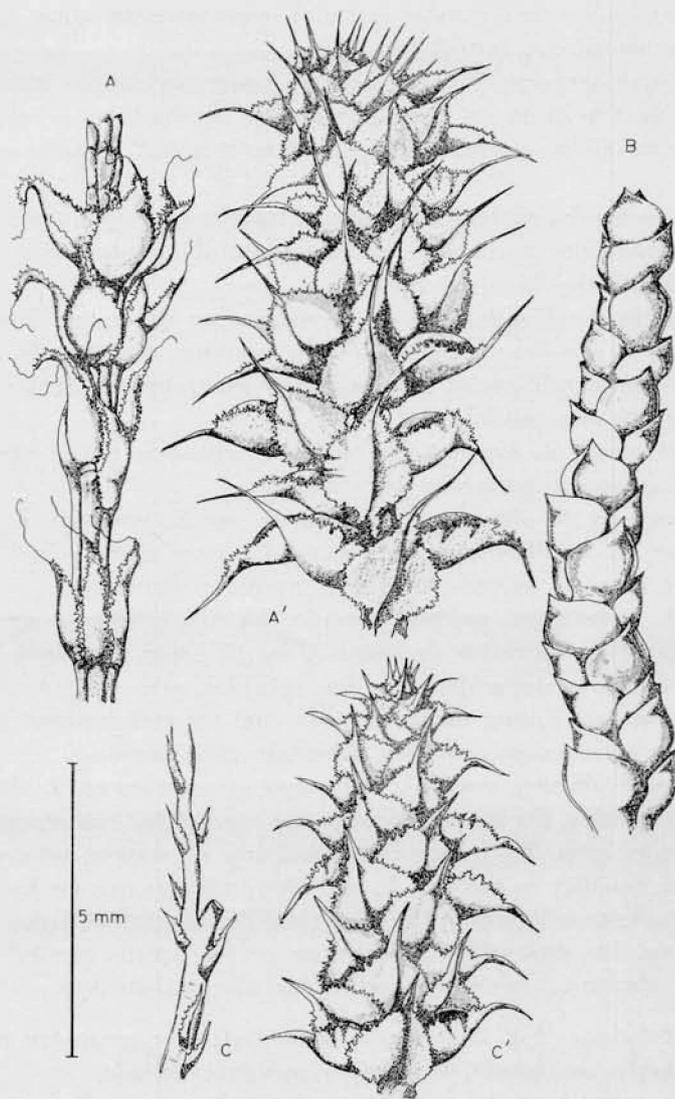


Fig. 28. — Filotaxis de las áreas fértiles : A, en tallos subáflos de *L. clavatum* ; A', en estróbilo de *L. clavatum* ; B, área fértil de *L. subulatum* ; C, en tallo subáflo de *L. thyoides* ; C', en estróbilo de *L. thyoides*.

En *L. subulatum*, *L. sotae* y *L. clavatum*, la filotaxis de las áreas fértiles es similar a la de las estériles. Los esporofilos de *L. subulatum* son decusados (Fig. 28, B); los de *L. sotae* y los de *L. clavatum* pseudoverciculados, pero mientras que en las áreas estériles del segundo el número de ortósticas va de 5 a 7, en las fértiles la disposición es generalmente tetrásica (Fig. 28, A').

6.2. Esporangios

Los esporangios de *Lycopodium* son usualmente globulares, reniformes y cortamente pedicelados.

Cualquiera sea la forma o posición de los esporofilos, el esporangio siempre se localiza abaxialmente con respecto a aquéllos, ya sea en su axila o sobre la lámina, cerca de su inserción en el tallo.

En el primer caso, el esporangio es axilar. Este tipo se encuentra en las especies con hojas isomorfas. En las terrestres con estróbilos definidos, los esporangios nacen sobre la superficie de las hojas; es decir, son epifilos.

Los esporangios no reciben vascularización. El haz foliar pasa cerca de la base del pedicelo, pero no penetra en él.

La dehiscencia tiene lugar a lo largo de una línea transversal de debilidad de la pared del esporangio; es una faja formada por células de paredes más delgadas que las restantes epidérmicas.

6.2.1. *Epidermis* (Fig. 32): Esta presenta características morfológicas que permiten establecer grupos de especies.

Está formada por células con paredes sinuosas y engrosadas. Las sinuosidades, su frecuencia, uniformidad y la magnitud de los engrosamientos de la pared, son los caracteres más salientes y sobre la base de los cuales se pueden establecer tres tipos:

a) Epidermis formada por células con paredes uniformemente engrosadas, en espesores de $3\ \mu$ o a veces más, con sinuosidades amplias y generalmente poco profundas, presente en los esporangios de las especies saxícolas y epifitas.

b) Epidermis constituida por células con paredes débil y uniformemente engrosadas, en espesores de no más de $1,5\ \mu$, con sinuosidades generalmente profundas, como en los esporangios de *L. thyoides* (Fig. 32, E).

c) Epidermis formada por células con engrosamientos desparejos, localizados en los valles y las crestas de las sinuosidades, que suelen

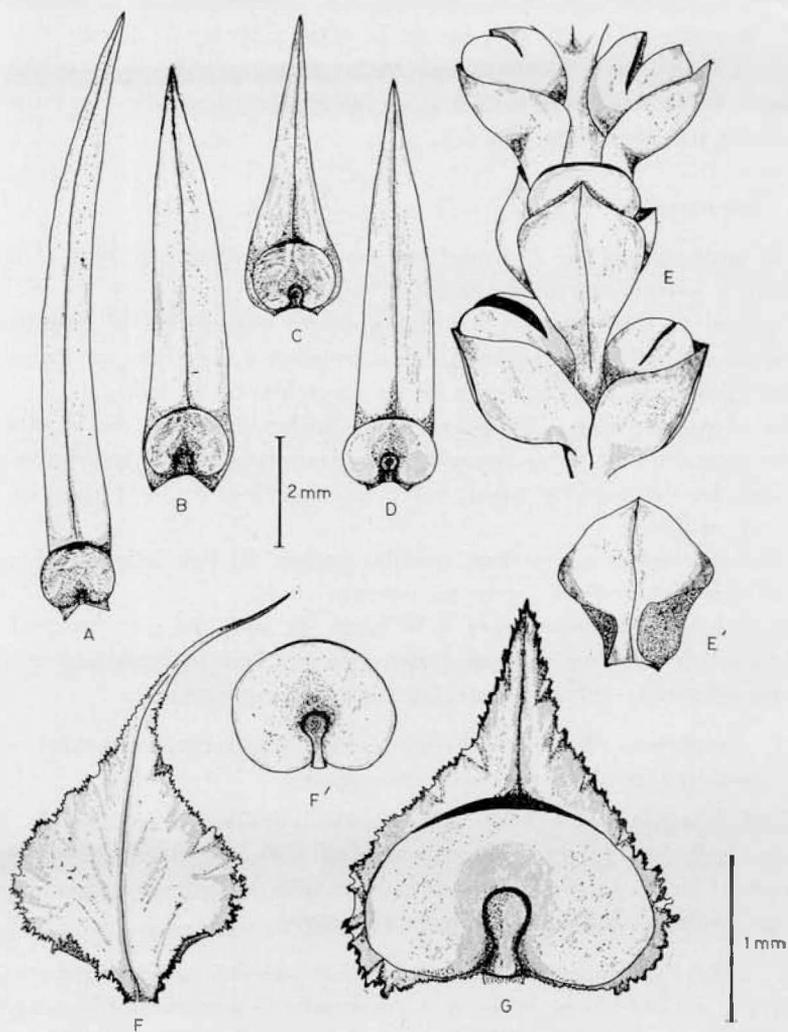


Fig. 29. — Esporofilos : A, *L. mandiocunum* ; B, *L. saururus* ; C, *L. solae* ; D, *L. sanctae-barbarae* ; E-E', parte del área fértil y esporofilo de *L. subulatum* ; F-F', esporofilo y esporangio de *L. clavatum* ; G, esporofilo de *L. thyoides*.

ser bastante profundas; este último tipo es característico de *L. clavatum* (Fig. 32, F).

6.2.2. *Ontogenia* (Fig. 30-31): El desarrollo del esporangio fue estudiado en detalle mediante secciones longitudinales de ápices caulinares de *L. saururus* y corroborado en las especies afines.

El primer indicio del esporangio es la activa división periclinal de 1-2 células epidérmicas del eje caulinar, muy próximas a la inserción del esporofilo. En plantas con estróbilo, estas células iniciales pertenecen a la epidermis abaxial de la hoja correspondiente, y se sitúan sobre la nervadura media, cercanas a su base (Bower, 1894).

La capa más basal, formada por divisiones de estas células, dará origen al pedicelo del esporangio y a su porción proximal. La capa más superficial se seguirá dividiendo activamente y originará externamente la pared e internamente el tejido arqueosporico.

La pared del esporangio está formada, al principio, por 6-7 capas de células con citoplasma denso y grandes núcleos. Posteriormente se reduce el número de capas parietales a 4, la más interna de las cuales comienza a transformarse en un tapete nutritivo, que se inicia un poco antes de la diferenciación de los esporocitos y que, como en la mayoría de las Pteridófitas, no se desintegra durante la formación de las esporas.

Los esporocitos se presentan como células grandes, con núcleos voluminosos y citoplasma viscoso, que flotan en un medio denso. Posteriormente, estas células se dividen dando origen a las tetradas de esporas.

La pared del esporangio sufre un proceso de rápido engrosamiento y alcanza prácticamente su estado adulto cuando comienzan a diferenciarse las tetradas. Al separarse las esporas, aún persiste el tapete y la pared del esporangio ha logrado su estructura adulta.

6.3. *Esporas* (Fig. 33-34)

Las esporas de *Lycopodium* son triletes, globoso-tetraédricas, con facetas planas, convexas o, más raramente, cóncavas. No presentan cubiertas adicionales y la exina tiene, por lo general, ornamentación más o menos sencilla.

En las esporas pertenecientes a plantas cuyos esporofilos no se agrupan formando estróbilos, la ornamentación suele ser foveolada, rugulada (corrugada) o mixta (foveolado-rugulada), comprometiendo sólo a la cara distal, mientras que la proximal es lisa.

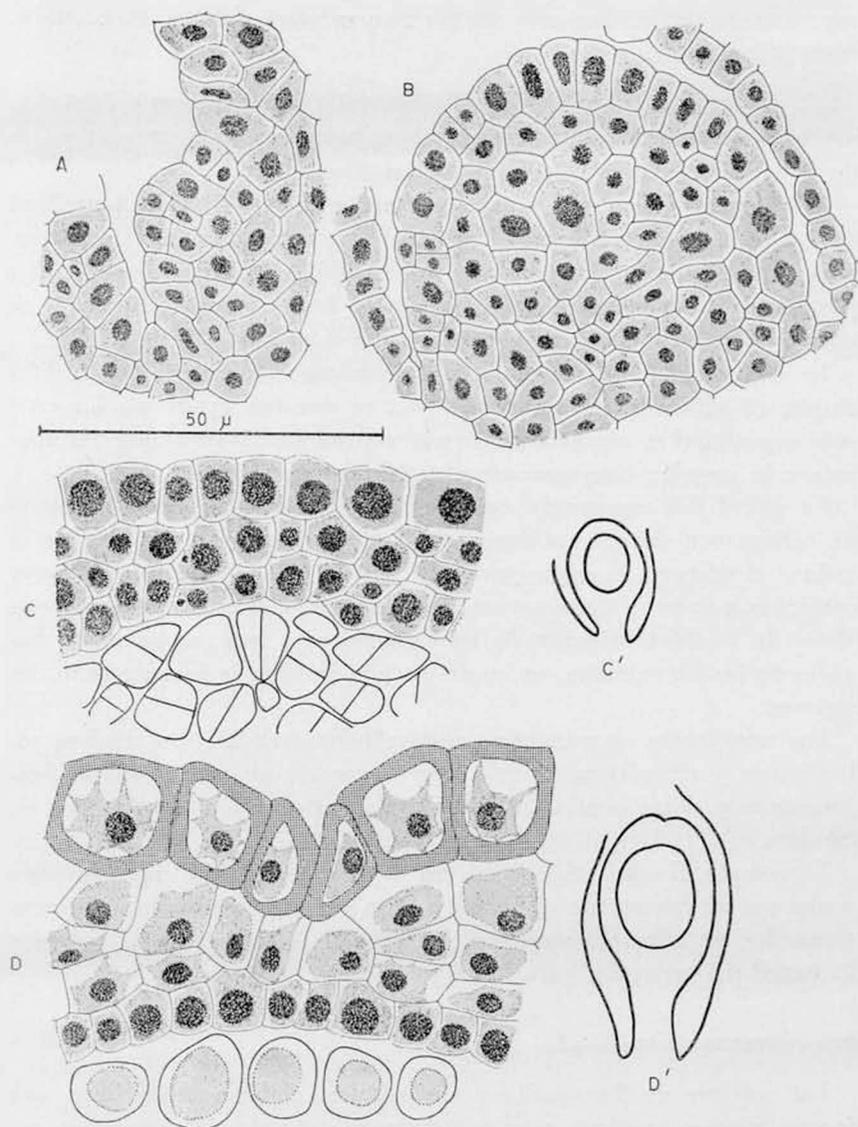


Fig. 30. — Etapas del desarrollo ontogenético del esporangio de *L. sauyvuis*

En las esporas provenientes de plantas con estróbilos definidos, la exina es generalmente reticulada y ambas caras, proximal y distal, se encuentran ornamentadas.

6.3.1. *Pared de la espora*: Sólo existe un análisis detallado de la estructura de la pared de la espora, para *L. clavatum* (Afzelius, 1956).

Observada con microscopio electrónico, la exina de la espora en estas especies aparece dividida en dos capas: una externa, que presenta una estructura en laminillas concéntricas, y otra interna, de consistencia granular y cuyos límites son poco netos.

Las laminillas que forman la capa externa están a su vez compuestas por otras laminillas más finas aún, y éstas últimas a su vez, por gránulos en capas. Las laminillas no siempre son continuas; suelen dividirse o bifurcarse.

Se ha podido comprobar que esta estructura es real y no producida por tratamiento químico, ya que se observa también en esporas acetolizadas. Se ha observado también que en las esporas tratadas con ácido crómico o con hidróxido de sodio al 5 %, las laminillas se hinchan, los espacios entre ellas se obliteran y la exina parece homogénea.

Este tipo de estructura indicaría que la sustancia que forma la pared de la espora en *L. clavatum* no sería en realidad, esporopoleína (sustancia o sustancias que componen la pared de las esporas en la mayoría de las Pteridófitas), ya que ésta está organizada estructuralmente en forma de retículo espacial y no laminar (Frey-Wissling, 1953).

Esta podría ser una de las razones por las cuales la germinación de las esporas en este grupo resulta tan dificultosa y lenta. Además de la extraordinaria estabilidad de la pared, desde el aspecto químico, su estructura laminar ofrece una enorme resistencia mecánica.

Algunos autores (Wilec, 1955; Frey-Wissling, 1958) citan la escarificación de las esporas, el uso de SO_4H_2 o calor como medios para lograr una germinación más rápida, pero tales métodos no han resultado satisfactorios con nuestro material.

6.3.2. *Tipos morfológicos*: Según las características de la pared de las esporas, podemos establecer cuatro tipos morfológicos fundamentales:

a) Esporas foveoladas: con la pared cribada por fósulas que no la atraviesan totalmente (es decir, no llegan hasta la intina), de no más

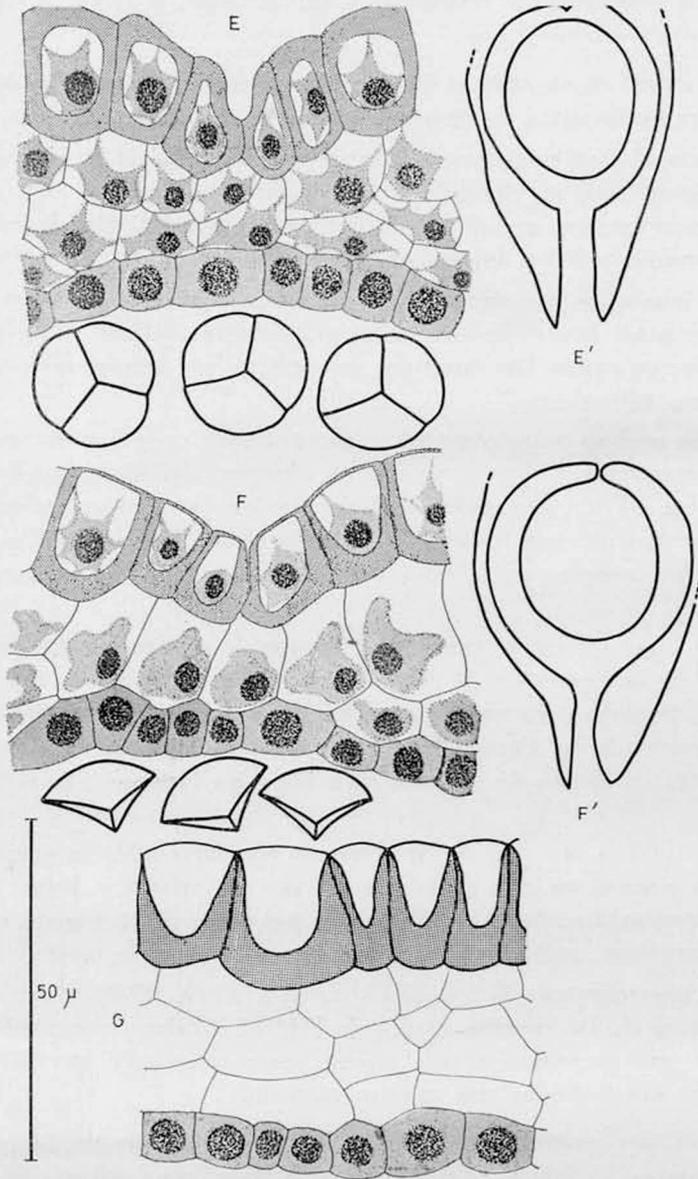


Fig. 31 — Etapas del desarrollo ontogénico del esporangio de *L. saururus* (continuación)

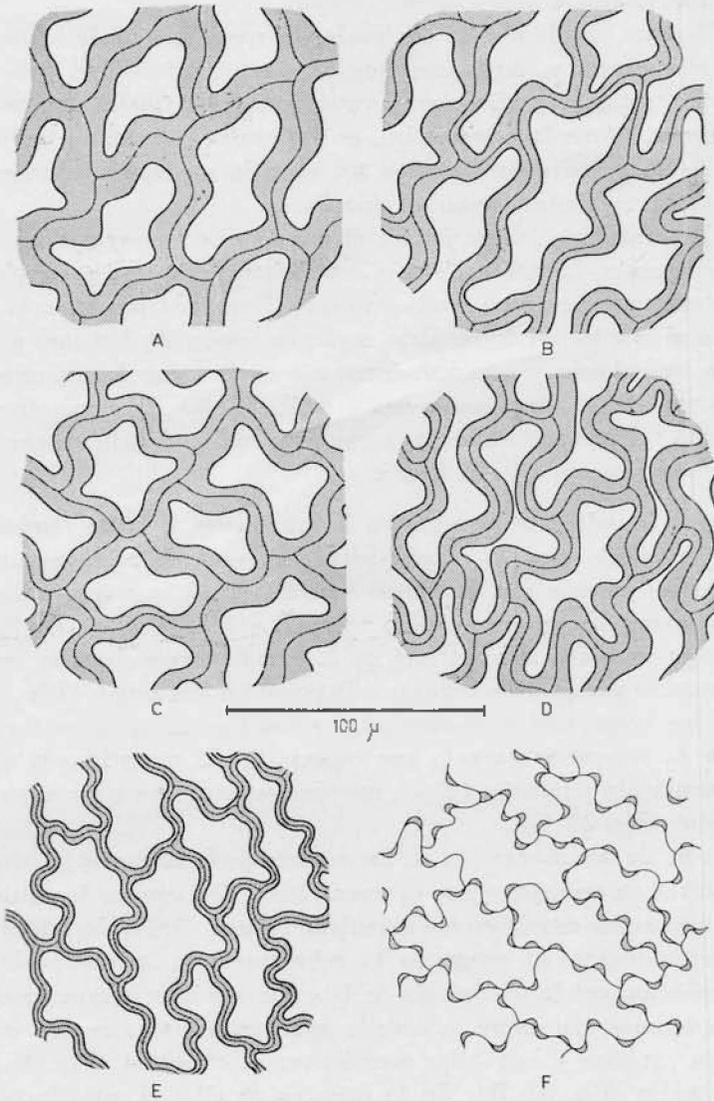


Fig. 32. — Epidermis del esporangio : A, en *L. saururus* ; B, en *L. mandiocanum* ;
C, en *L. solae* ; D, en *L. subulatum* ; E, en *L. thypoides* ; F, en *L. claratum*

de 1-1,2 μ de diámetro por 1-1,2 μ de profundidad, separadas entre sí por una distancia más o menos variable.

b) Esporas ruguladas: en las cuales la superficie de la exina presenta elevaciones y depresiones de altura y profundidad más bien constante, sinuosas e irregulares, varias veces más largas que anchas.

c) Esporas foveolado-ruguladas: en las cuales la exina es foveolada, como se ha descrito para el tipo a), pero la superficie interfoveolar se presenta rugulada, similar al tipo b).

d) Esporas reticuladas: en las cuales la exina presenta dos capas bien diferentes, la más externa o sexina, con elevaciones claviformes cuyos extremos se unen frecuentemente formando un retículo completo o más o menos incompleto según los casos, de lúmenes prismáticos o irregulares; y otra más interna o nexina, que forma una capa de no más de 1 μ de espesor, lisa y brillante, 3-5 veces más fina que la sexina; el retículo cubre las caras proximal y distal, aunque suele ser incompleto cerca de la lesura.

El tipo foveolado se presenta en *L. subulatum*, *L. sotae* (ambos epífitos péndulos) y en *L. sanctae-barbarae* (saxícola). En esta última especie, las esporas son de mayor tamaño (51 μ) que en las dos primeras, cuyas dimensiones oscilan entre 37 y 41 μ (Fig. 34, E; F.; G).

El tipo rugulado aparece sólo en *L. mandiocanum* (epífita erecto). Esta especie presenta las esporas más pequeñas del grupo (Fig. 34, D).

El tipo mixto, foveolado-rugulado, se halla en *L. saururus* (saxícola, afín a *L. sanctae-barbarae*). Las esporas de *L. saururus* son, por su ornamentación y tamaño (47 μ), intermedias entre los tipos antes mencionados (Fig. 33, C).

El tipo de ornamentación de las esporas de *L. saururus* no tiene antecedentes en trabajos sobre el tema. Todos los autores las ilustran y describen como estrictamente foveoladas. Knox (1950) las ubica entre las pertenecientes al grupo de *L. subulatum*, de las cuales difieren, sin embargo, por la morfología de la exina y por su mayor tamaño.

Las esporas con exina reticulada aparecen en plantas con diferenciación caular y estrobilar manifiesta: *L. clavatum* (Fig. 33, A) y *L. thyoides* (Fig. 33, B). En la primera de ellas el retículo es apretado, de lúmenes prismáticos, estrechos, completo en la cara distal e incompleto en la cara proximal, especialmente cerca de la lesura, donde aparece desorganizado. Las esporas son medianas (37,5 μ).

En *L. thyoides* el retículo exhibe lúmenes amplios o irregulares, y muros más altos que en *L. clavatum*. Sus esporas son de mayor tamaño (42 μ).

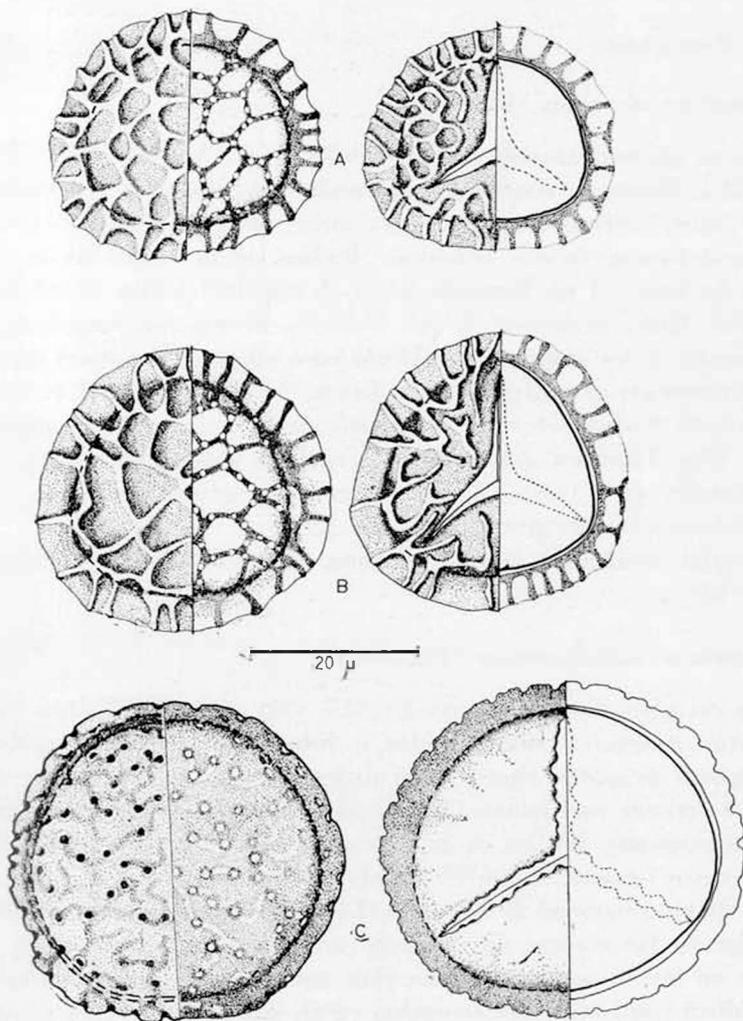


Fig. 33. — Esporas de : A, *L. claratum* ; B, *L. thyoides* ; C, *L. saururus*

Las esporas de *L. magellanicum* no fueron incluidas en este estudio debido a que no se contaba con material fértil del área.

6.3.3. Descripción

Lycopodium clavatum (Fig. 33, A)

Esporas globoso-tetraédricas a subglobosas; E: 37 (37,5) 43 × P: 33 (35) 37 μ . Contorno ecuatorial subcircular, ángulos muy redondeados, lados marcadamente convexos. Cara distal globosa, hemisférica. Cara proximal cónica, facetas cóncavas. Radios de la lesura de 14 (15) 16,5 μ de longitud no llegando hasta el ecuador; labios ondulados y elevados. Exina ecuatorial de 4,5 (5,8) 6 μ de espesor, reticulada, no adelgazada en los ángulos; el retículo pasa a la cara proximal siguiendo parcialmente el recorrido de la lesura. Nexina ecuatorial de 0,5-1 μ de espesor. Sexina 3-4 veces el espesor de la nexina; altura muros 3 (3,8) 4,5 μ . Lúmenes del retículo irregulares subpentagonales o subhexagonales, de 2 (2,5) 3,5 μ de diámetro aproximado, abiertos e incompletos en la cara proximal.

Material estudiado: Jujuy, Ledesma, leg. E. Villa & P. Legname 2586 (LIL).

Lycopodium mandiocunum (Fig. 34, D)

Esporas globoso-tetraédricas; E: 32,5 (35) 37 × P: 32 (34) 35,5 μ . Contorno ecuatorial subtriangular o subcircular, siendo abundantes las esporas de ambos tipos. En el primer caso los lados son convexos y en el segundo casi rectos. Cara distal globosa. Cara proximal cónica, facetas convexas. Radios de la lesura de 12,5 (14) 16 μ de longitud, no siempre llegando hasta el ecuador, muy fina, a veces algo ondulada. Exina ecuatorial de 2,3 (2,4) 2,5 μ de espesor, adelgazada en los ángulos en las esporas de contorno subtriangular, y de espesor uniforme en las de contorno subcircular, aunque este carácter varía considerablemente; rugulada en ambas caras, aunque en la cara proximal la ornamentación es menos marcada.

Material estudiado: Tucumán, Quebrada de Lules, leg. S. Schreiter (LIL 92348).

Lycopodium sanctae-barbarae (Fig. 34, E)

Esporas globoso-tetraédricas; E: 47,5 (51) 55 × P: 35 (38) 40 μ . Contorno ecuatorial subtriangular, ángulos redondeados, lados con-

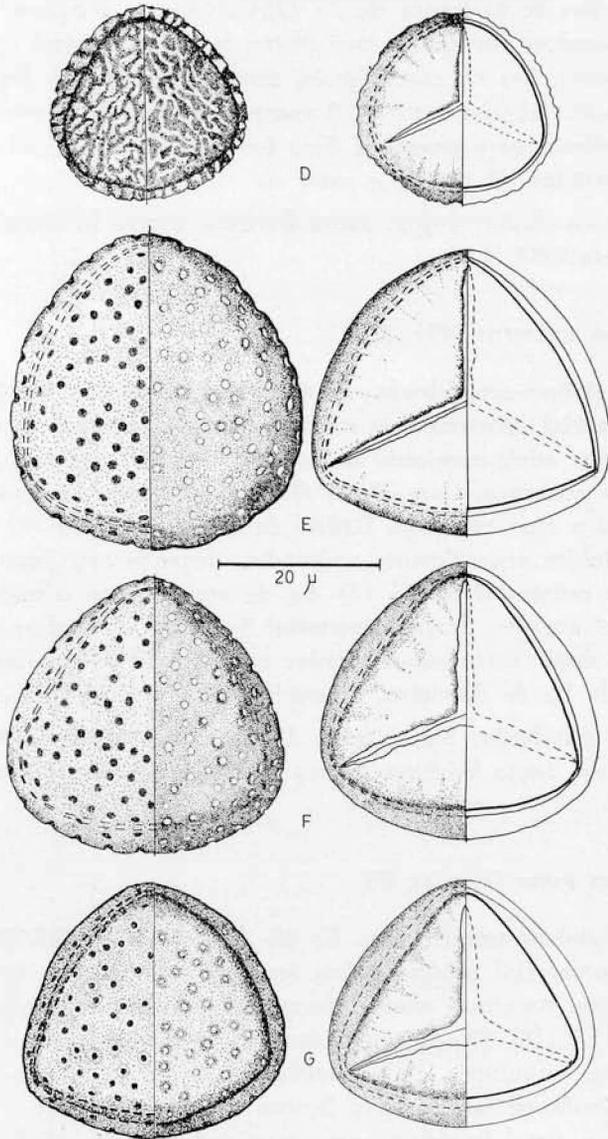


Fig. 34. — Esporas de : D, *L. mandiocanum* ; E, *L. sanctae-barbarae* ;
F, *L. solae* ; G, *L. subululum*

vexos. Cara distal globosa. Cara proximal cónica, facetas rectas a casi rectas. Radios de la lesura de 25 (26) $27,5 \mu$ de longitud, llegando hasta el ecuador, con labios casi rectos. Exina ecuatorial de 3,5 (4) 5μ de espesor, lisa en corte óptico, muy adelgazada en los ángulos. Nexina ecuatorial fina, sexina 2-3 veces el espesor de la nexina. Cara distal foveolada, cara proximal lisa; foveolas de hasta $1,03 \mu$ de diámetro, separadas 1,2 (3) $4,5 \mu$ entre sí.

Material estudiado: Jujuy, Santa Bárbara, Sierra El Centinela, leg. E. de la Sota 2883 (LP).

Lycopodium saururus (Fig. 33, C)

Esporas globoso-tetraédricas; E: 45 (47) $52 \times$ P: 35 (38) 40μ . Contorno ecuatorial subcircular a subtriangular, en algunas esporas algo trilobado por adelgazamiento de la exina en los extremos de la lesura; lados convexos. Cara distal globosa. Cara proximal cónica, facetas rectas a algo convexas. Radios de la lesura de 20 (21) 22μ de longitud; labios generalmente ondulados, llegando casi hasta el ecuador. Exina ecuatorial de 2,5 (3) 4μ de espesor, casi o nada adelgazada en los ángulos. Sexina ecuatorial 3-4 veces el espesor de la nexina. Cara distal foveolado-rugulada; cara proximal lisa; foveolas de algo más de 1μ de diámetro, separadas entre sí 2 (3,5) 5μ .

Material estudiado: Salta, Santa Victoria, leg. E. de la Sota 4118 (LP); Jujuy, Santa Bárbara, Sierra El Centinela, leg. E. de la Sota 2884 (LP).

Lycopodium sotae (Fig. 34, F)

Esporas globoso-tetraédricas; E: 35 (37) $39 \times$ P: 27,5 (30) 35μ . Contorno ecuatorial subtriangular, ángulos redondeados. Cara distal globosa. Cara proximal cónica, facetas algo convexas. Radios de la lesura de 17,5 (18) 20μ llegando siempre hasta el ecuador, con labios rectos o algo ondulados. Exina ecuatorial de 1,3 (2,4) $2,5 \mu$ de espesor, adelgazada en los ángulos. Sexina aproximadamente 3 veces la nexina. Cara distal foveolada, cara proximal lisa; foveolas de a go menos de 1μ de diámetro, separadas entre sí 2,5 (3) 5μ .

Material estudiado: Tucumán, Chichigasta, El Saladillo, leg. T. Meyer 18010 (LIL).

Lycopodium subulatum (Fig. 34, G)

Esporas globoso-tetraédricas; E: 40 (41) 42,5 × P: 30 (35) 37,5 μ . Contorno ecuatorial aproximadamente subtriangular, a triangular en algunos casos; ángulos redondeados y a veces algo achatados, lados convexos. Cara distal hemisférica, globosa. Cara proximal cónica; facetas ligeramente convexas. Radios de la lesura de 21 (24) 27 μ de longitud, llegando hasta el ecuador; labios rectos, en algunas esporas levemente ondulados. Exina ecuatorial de 1,2 (2) 2,5 μ de espesor, adelgazada en los ángulos, algo ondulada en corte óptico. Nexina ecuatorial muy fina. Sexina 2-3 veces la nexina. Cara distal foveolada; cara proximal lisa. Superficie de la exina con ondulaciones y depresiones de poca magnitud entre foveolas; éstas aproximadamente de 1 μ de diámetro, separadas entre sí 1,5 (3.6) 6 μ .

Material estudiado: Tucumán, Chieligasta, Las Pavas, leg. T. Meyer 13011 (LIL).

Lycopodium thyoides (Fig. 33, B)

Esporas globoso-tetraédricas; E: 38 (42) 44 × P: 27 (28) 30 μ . Contorno ecuatorial subtriangular o subcircular, ángulos redondeados, lados convexos. Cara distal globosa. Cara proximal cónica, facetas convexas. Radios de la lesura de 12 (15) 16,5 μ de longitud llegando hasta el ecuador; labios irregulares, ondulados, prominentes. Exina ecuatorial de 4 (4,7) 5 μ de espesor, no adelgazada en los ángulos, reticulada. Cara distal reticulada, cara proximal lisa sólo en las proximidades de la lesura. Nexina ecuatorial de 1 μ de espesor. Sexina de 3-4-5 veces el espesor de la nexina; altura muros 2 (2,3) 3 μ . Lúmenes irregulares, de 6,2 (8) 11 μ de diámetro, incompletos en la cara proximal.

Material estudiado: Bolivia, Sud Yungas, Chulumani, leg. Bridaro III 4471 (LP).

6.3.4. Clave para la determinación de las especies de *Lycopodium* basada en la morfología de sus esporas

A. Esporas reticuladas.

B. Reticulo de lúmenes amplios, de 6,5(8)11 μ de diámetro; cara proximal con facetas convexas; esporas de 42 × 28 μ *L. thyoides*

BB. Reticulo de lúmenes menores, de 2(2,5)3,5 μ de diámetro; cara proximal con facetas cóncavas; esporas de 37,5 × 35 μ *L. clavatum*

AA. Esporas no reticuladas.

B. Esporas foveoladas o foveolado-fosuladas.

C. Esporas foveoladas.

- D. Esporas de $37 \times 30 \mu$ *L. sotae*
DD. Esporas mayores.
E. Esporas de $41 \times 35 \mu$ *L. subulatum*
EE. Esporas de $51 \times 38 \mu$ *L. sanctae-barbarae*
CC. Esporas foveolado-fosuladas, de $47 \times 38 \mu$ *L. saururus*
BB. Esporas ruguladas, de $35 \times 34 \mu$ *L. mandiocanum*

6.3.5. *Discusión:* El estudio de las esporas ha resultado casi siempre un elemento valioso para resolver problemas sistemáticos.

En este aspecto, sobre la familia *Lycopodiaceae*, son escasos los trabajos críticos o de conjunto. Gracias a Knox (1950), se conoce más o menos la morfología de las esporas de *Lycopodium*, principalmente en lo que se refiere a la ornamentación de la exina. Wilson (1936), Wilce (1955) y Harris (1955), también hacen algunos aportes al tema.

La mayoría de estos autores coinciden, en líneas generales, en que la mayor distinción posible es entre esporas pertenecientes a los dos grupos mayores: *Huperzia* y *Lycopodium*. Más aún, que entre esporas provenientes del mismo tipo morfológico, las diferencias suelen ser difíciles de apreciar y muchas veces se reducen a tamaño (Wilson, 1936; Wilce, 1955).

Pichi-Sermolli (1958) trató de generalizar los tipos de Knox y de Harris, y aplicarlos a los cuatro géneros segregados por Rothmaler (1944): *Huperzia*, *Lycopodium*, *Diplazium* y *Lepidotis*, y halló que la única distinción posible era entre *Huperzia* y los otros tres géneros.

Las investigaciones que hemos hecho sobre el grupo de especies del noroeste argentino, si bien escasas en número, pero representativas de casi todos los tipos morfológicos del género, nos permiten llegar a las siguientes conclusiones:

a) Que las esporas reticuladas aparecen siempre en plantas terrestres con diferenciación caulinar y con estróbilos definidos. En este grupo, las esporas son morfológicamente bastante uniformes. Es necesario apelar a caracteres como tamaño relativo, tipos de retículo, variación en la altura de los muros, espesor relativo de la sexina y la nexina, etc., para separar las especies.

b) Que las esporas pertenecientes a las especies referidas de *Huperzia*, es decir provenientes de plantas sin diferenciación caulinar ni estrobilar, no son morfológicamente uniformes, sino más bien presentan tantos tipos como subgrupos pueden establecerse bajo el género (o subgénero) citado.

c) Es evidente que la diversidad morfológica es mayor en *Huperzia* que en *Lycopodium*, tanto en lo que respecta a la morfología vegetativa como a la reproductiva, y esto se manifiesta también en las esporas. Estos hechos apoyarían la idea de que *Huperzia* no es en realidad un grupo homogéneo, sino que representaría un conjunto de diferentes líneas de especialización.

7. GAMETOFITO

7.1. Generalidades

Las esporas de *Lycopodium* germinan rápidamente o después de un lapso considerable. En general, parece ser que las especies tropicales germinan rápidamente y producen protalos verdes y epígeos, mientras que en las especies de regiones templado-frías, la germinación es más lenta y es común encontrar gametofitos subterráneos y sin clorofila (Sporne, 1968; Foster, 1961).

Los protalos epígeos son verdes, fotosintéticos, ramificados, de unos pocos milímetros de longitud, y suelen desarrollarse más o menos rápidamente. La aparición de los órganos sexuales puede tardar de 8 meses a 1 año aproximadamente (*L. alopecuroides*, *L. inundatum*, etcétera).

Los protalos subterráneos son acloróticos, de mayor tamaño que los epígeos (hasta 2-2.5 cm) y viven durante largo tiempo, tardando de 6 a 15 años para producir gametangios (Bruchman, 1898; Chamberlain, 1910; Holloway, 1920; Spessard, 1922; Smith, 1938). Este tipo se encuentra en *L. clavatum*.

Hay algunos tipos intermedios, de hábitos semisubterráneos, es decir, con una porción hundida en el sustrato, sin clorofila, y otra emergente, fotosintética (*L. selago*, *L. complanatum*).

Para algunas especies epífitas, afines a *L. phlegmaria*, se han descrito protalos rudimentarios, subterráneos, sin clorofila, ramificados, con crecimiento apical (Sporne, 1968).

7.2. Tipos morfológicos

Bruchman (1989) estableció 5 tipos morfológicos básicos:

a) Protalos subterráneos, discoideos o cónicos, con la superficie dorsal deprimida o irregular, con simetría bilateral (tipo *L. clavatum*).

b) Protalos subterráneos cónicos, con base aguzada y extremo superior capitado, con simetría radial (tipo *L. complanatum*).

c) Protalos subterráneos a superficiales, cónicos, cilíndricos o achatados (tipo *L. selago*).

d) Protalos breves, cilíndricos, con la parte superior lobulada emergente y fotosintética (tipo *L. inudatum*).

e) Protalos alargados, ramificados en forma aparentemente monopodial, saprofíticos (crecen a menudo sobre cortezas podridas), y que frecuentemente tienen la capacidad de propagarse vegetativamente (tipo *L. phlegmaria*).

Para muchos autores, estos tipos representan líneas evolutivas diferentes y por lo tanto deben ser asignados a géneros distintos (Bruchman, 1898; Rothmaler, 1944; Boivin, 1950; Löve & Löve, 1958). Para otros, los tipos de Bruchman son sólo formas ecológicas, adaptadas a condiciones ambientales diversas (Holloway, 1919; Lang., 1920). Bower (1935) sintetiza estas opiniones estableciendo las tendencias evolutivas del gametofito según tres líneas fundamentales:

a) Protalos superficiales, con tendencia a la nutrición autótrofa.

b) Protalos subterráneos, micorrízicos.

c) Protalos epífitos, especializados hacia una nutrición saprofítica.

Los resultados de estudios experimentales posteriores (Freeberg y Wetmore, 1958) contribuyeron a ampliar este aspecto. Se observó que, cultivándose en idénticas condiciones y sin el concurso fungal en especies diferentes se lograba obtener gametofitos morfológicamente muy semejantes entre sí. Esto apoyaría la idea de muchos autores (Holloway, 1920) de que los protalos de *Lycopodium* podrían haber sido originalmente muy similares. Estos protalos primitivos habrían tenido el aspecto de una masa más o menos ramificada, con simetría radial, fotosintéticos y epígeos. La divergencia posterior se debería a su asociación con hongos. El concurso fungal habría permitido una mayor adaptación del gametofito, y consecuentemente, una mayor diversidad morfológica.

Este interesante problema aún no está resuelto. Probablemente una profundización en este campo resolverá en el futuro algunos de los interrogantes que se presentan en la sistemática del género.

7.3. Desarrollo

La división inicial de la espora da, en primer término, dos células hijas de tamaño similar (Bruchman, 1898). De estas dos células, la basal origina los rizoides y aparentemente, no experimenta nuevas di-

visiones. La apical en cambio, se divide activamente. Los gametofitos subterráneos experimentan un descanso de un año, aproximadamente, antes de continuar su desarrollo, después de estas primeras divisiones. A esta altura, el gametofito consiste en una masa de 5-7 células. El desarrollo posterior depende de la asociación con hongos, probablemente Ficomícetes. El concurso fungal parece ser necesario también en muchos casos, para el desarrollo de protalos fotosintéticos (Foster, 1961).

Se ha comprobado de manera experimental que el uso de nutrientes apropiados sustituye eficazmente a los hongos. La adición de sacarosa al medio permite el desarrollo de protalos normales, que producen gametangios también normales después del periodo acostumbrado de 6-8 meses, sin la necesidad de la asociación con micorrizas.

7.4. Gametangios

Los órganos sexuales se forman sobre la superficie dorsal del protalo.

En algunas especies de *Lycopodium* consideradas primitivas (*L. lucidulum*), pueden aparecer los órganos sexuales mezclados (Spessard, 1922), pero en la mayoría se localizan en grupos diferentes, en la cara dorsal del gametofito.

Los anteridios de *Lycopodium* (como en helechos eusporangiados y *Equisetum*) sobresalen brevemente de la superficie del protalo. La porción que emerge, corresponde a la pared estéril, mientras que la porción fértil está hundida en el tejido del protalo. Muchos autores denominan a la capa estéril, "capa opercular", por su función en la descarga de los anterozoides. Esta zona opercular, en *Lycopodium* y en helechos eusporangiados, está reducida a una sola célula, que se rompe a la madurez del anteridio. Los anterozoides son biflagelados.

Los arquegonios se originan en forma similar a los anteridios, a partir de una sola célula superficial, cuyas primeras divisiones son periclinales. En algunas especies, es imposible distinguir un gametangio de otro en las etapas iniciales de su desarrollo (Spessard, 1922).

Los arquegonios están formados por un cuello que emerge del protalo y un vientre, que incluye la oófera, inmerso en el tejido del gametofito. El cuello del arquegonio puede ser bastante largo (6-14 células del canal del cuello), en protalos subterráneos, mientras que en protalos verdes fotosintéticos, epígeos, puede ser muy corto (1 sola célula del canal del cuello). El número de células del canal del cuello

parece tener importancia filogenética. Se iría reduciendo desde un número alto de 7-14 (*Lycopodium* sería, entonces, el extremo inferior de una serie reduccional) hasta lograr la condición más avanzada, presente en helechos leptosporangiados, donde hay una sola célula del canal del cuello, binucleada.

A la madurez del arqueogonio, las células del vientre y del cuello degeneran, permitiendo la entrada de los anterozoides. Según algunos autores, las células del cuello del arqueogonio exudarían ciertas sustancias (ácido cítrico, ácido málico, o sales de ambos), que atraerían a los anterozoides hasta el huevo, actuando como estímulos químicos.

IV. SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN

Como se comentó en la Introducción la sistemática del grupo (en lo referente a sinonimia, consulta de tipos, etc.) fue tratada por E. R. de la Sota en la "Sinopsis de las Pteridófitas del Noroeste de Argentina" (1972).

Aquí se brinda, además de un comentario sobre la historia de la sistemática del género, la cita del material de herbario consultado, una clave para la determinación de las especies de *Lycopodium* del noroeste argentino y una breve consideración sobre la distribución geográfica y rango altitudinal de cada una de ellas.

1. HISTORIA

La primera mención de este grupo data de 1585; Dodonaeus describió una planta a la cual le dio el nombre de "*Lycopodium*" (probablemente se trataba de *L. selago*). Dillenius (1741) hizo uno de los primeros intentos de clasificación del grupo, describiendo cuatro géneros: *Selago*, *Selaginoides*, *Lycopodium* y *Lycopodioides*. Todos ellos se conocieron desde ese momento como "selagos" o "licopodios".

Es probable que el material de Dillenius fuera en realidad bastante heterogéneo. Más aún, seguramente había, entre los ejemplares por él observados, dos clases de esporas. Sin embargo, caracteres como la iso y heterosporia, presencia o ausencia de ligula y otros, recién adquirirían valor cerca de un siglo después.

La primera fragmentación del género linneano *Lycopodium* se debe a Boehmer (1760). Este autor propuso tres géneros: *Lycopodium*, *Selago* y *Selaginoides* (ya separados por Dillenius). Esta división, al igual que las de Adamson (1763) y Necker (1791) fueron ignoradas.

De este grupo, visiblemente heterogéneo, Willdenow (1802) segregó el género *Bernhardia*, reemplazado más tarde por *Psilotum* Swartz, y Bernhardt separó, a su vez, *Tmesipteris*.

Tanto *Psilotum* como *Tmesipteris* fueron aceptados rápidamente, aunque permanecieron incluidos dentro de los licopodios. Contemporáneamente Bernhardt propuso separar *Lycopodium* (grupo *Selago*) como un nuevo género, al que bautizó *Huperzia*. Esta denominación no fue aceptada por los botánicos de la época.

El primer intento de segregar los licopodios sobre la base de la morfología de sus esporas, lo encontramos en la obra de Palisot de Beauvois (1804). Este autor propuso seis géneros: *Plananthus* (donde coloca *L. selago* o *Huperzia* y sus afines), *Lepidotis*, *Diplostachium*, *Gymnogynum*, *Selaginella* y *Stachyginandrum* (este último separado del grupo más tarde por Brogniart).

El sistema propuesto por Palisot de Beauvois fue ignorado, hasta que Spring (1838) separó *Selaginella* de los reales licopodios. Este género fue aceptado inmediatamente y después de la monografía de ese autor (1850), quedó delimitado tal como se conoce hoy en día.

Kunze (1843) separó un género monotípico: *Phylloglossum*, como una entidad diferente de *Lycopodium*.

Mettenius (1856) y luego Baker, crearon las familias *Lycopodiaceae* y *Selaginellaceae*. Este último autor, basándose principalmente en la morfología del esporofito, la posición del esporangio y la localización de las áreas fértiles, propuso dividir *Lycopodium* en cuatro subgéneros (Baker, 1887):

- a) *Selago*: con esporangios axilares e isomorfismo foliar.
- b) *Subselago*: con esporangios agrupados en áreas terminales diferentes de las áreas estériles, pero sin el aspecto de un verdadero estróbilo.
- c) *Lepidotis*: con esporangios localizados en estróbilos terminales espiciformes y trofofilos isomorfos.
- d) *Diphasium*: con esporangios en estróbilos terminales y trofofilos dísticos y dimorfos.

Además, Baker separó definitivamente las *Selaginellaceae* (dentro de las cuales incluía a *Isoëtes*) de las *Lycopodiaceae*, entre las cuales conservaba a *Psilotum* y *Tmesipteris*.

Pritzell (1899) dividió el orden *Lycopodiales* en dos grandes grupos: *Eligulatae*, donde incluía dos familias: *Lycopodiaceae* y *Psilotacea*, y *Ligulatae*, en las cuales agrupaba *Selaginellaceae*, *Isoëtaceae*

y 3 familias fósiles. Reconocía, dentro de las *Lycopodiaceae*, a *Lycopodium*, con sólo dos subgéneros, cuyas principales diferencias se basaban en la morfología y organización externa del esporofito y las características del exosporio.

Pritzel (1902), propuso para el primer subgénero, el nombre de *Urostachya*, y agrupó bajo tal denominación, todas las especies de *Lycopodium* con tallos erectos o péndulos, nunca diferenciados en ejes postrados o erectos, con trofofilos y esporofilos iguales y con esporas punteadas (foveoladas) o granulares. Para las especies con diferenciación caulinar y estrobilar y con esporas reticuladas, creó el subgénero *Rhopalostachya*.

Herter (1909), dividió *Lycopodium* en seis subgéneros, de los cuales *Urostachys* (enmienda propuesta por este autor para *Urostachya*) es el que contiene el mayor número de especies. Herter distingue, dentro de *Urostachys*, dos grandes grupos:

- a) *Eurostachys*, que incluye plantas con trofofilos y esporofilos isomorfos.
- b) *Heterostachys*, donde agrupa las especies con estróbilos diferenciados de la parte vegetativa.

Walton y Alston (1938) fragmentaron aún más el género, de la siguiente manera:

- a) Subgénero *Urostachys*, con tres secciones:
 - Selago* (plantas terrestres, erectas, con isomorfismo foliar).
 - Subselago* (plantas epifitas, péndulas, con isomorfismo foliar)
 - Phlegmaria* (plantas con esporofilos diferentes de los trofofilos).
- b) Subgénero *Clavatostachys* (corresponde al grupo de *L. clavatum*).
- c) Subgénero *Complanatostachys* (corresponde al grupo de *L. clavatum*).
- d) Subgénero *Cernuostachys* (*L. cernuum* y alines).
- e) Subgénero *Lateralostachys* (*L. laterale* y *L. diffusum*).

El nombre *Urostachys* fue llevado más tarde, por Herter, a rango genérico, y bajo este nombre se describieron gran cantidad de especies. Precisamente, la necesidad de una transferencia en masa de todos estos nombres, es uno de los argumentos a favor de la retención de *Urostachys* en lugar del nombre genérico válido *Huperzia*. Los géneros

de Herter fueron extensamente usados por él en su "Index Lycopodiorum" y por Nessel (1939). Este último autor divide la familia *Lycopodiaceae* en dos géneros, con numerosos grupos y subgrupos. El primero, *Urostachys*, es el que comprende la mayor cantidad de especies, y en forma similar a Herter, es dividido por Nessel en dos subgéneros, *Eurostachys* y *Heterostachys*. El otro género, *Lycopodium*, es atomizado en forma similar en un número variable de grupos. (Más recientemente, Herter —en su *Systema Lycopodiorum*, 1950—, tiende a reconocer sólo dos subgéneros: *Urostachys* y *Eulycopodium*. A este último lo divide en dos secciones: *Lycopodiistachys* y *Cernuostachys*, la primera con 10 series.)

Röthmales (1944) llevó a cabo un minucioso estudio de los licopodios. Consideró que el género puede ser dividido en dos grupos perfectamente diferentes, sobre la base de los caracteres generales del gametofito y del esporofito, además de las diferencias en la morfología de los esporofilos. Este autor fue más allá aún, y estimó que había bases morfológicas suficientes para subdividir el orden *Lycopodiales* en dos familias. Así, describió la familia monotípica *Urostachyaceae*. En trabajos posteriores (1954-56), Röthmaler analizó la validez de los nombres usados hasta el momento y llegó a la conclusión de que el válido es, efectivamente, *Huperzia* Bernh., ya que *Selago* Boch. (1760) es homónimo de *Selago* L. (*Scrophulariaceae*), y *Mirau* Adamson (1763), fue una red denominación innecesaria de *Selaginoides*, siendo, por lo tanto, superfluo.

El género *Huperzia* incluye, según Röthmaler, las siguientes secciones: a) *Huperzia* (con cinco subsecciones), b) *Subselago* y c) *Phlegmaria*. El resto de los licopodios se ubica, de acuerdo con este autor, en la familia *Lycopodiaceae*, con los siguientes géneros: *Phylloglossum*, *Lycopodium* (con tres series: *Annotina*, *Clavata* y *Obscura*), *Diplazium* (con dos series: *Complanata* y *Jessieu*) y *Lepidotis* (con cuatro series: *laevigata*, *Campylostachys*, *Lateralis* y *Densa*).

Posteriormente Röthmaler propuso, para el género *Phylloglossum*, la familia monotípica *Phylloglossaceae*, aunque para muchos autores (Pichi-Sermolli, 1958) esta segregación es innecesaria, debido a que *Phylloglossum* está innegablemente ligado al complejo *Lycopodium* (Thomas, Holloway) y en especial —y embriológicamente— a *L. cernuum*. Röthmaler creó más tarde la familia monotípica *Huperziaceae* (1962).

Los argumentos usados por Röthmaler para segregar el género *Lycopodium* se refieren a: estructura de las esporas, organización del esporangio, gametofitos, morfología foliar y filotaxis.

También Boivin (1950) analizó las posibilidades de subdivisión del género sobre la base de caracteres del esporofito y gametofito; este autor llegó a la conclusión de que no se trata de un grupo natural, y que puede por lo tanto ser fragmentado en cuatro a siete géneros, probablemente más aceptables que los actuales. Sin embargo, para Boivin, esta división no puede ser efectiva sin un adecuado conocimiento del gametofito de un mayor número de especies.

Pichi-Sermolli (1958) aceptó los cuatro géneros propuestos por Röthmaler, pero no sus familias; sobre bases morfológicas y citológicas, los agrupó a todos en una sola familia: *Lycopodiaceae*.

También en el aspecto citológico son muy escasos los trabajos de conjunto. En realidad, sólo pueden citarse contribuciones aisladas (Ninan, 1958; Mehra y Verna, 1956; Löve y Löve, 1958; etc.).

Los estudios citológicos de Ninan (1958), parecen apoyar, en primera instancia, las ideas de Röthmaler en lo que se refiere a la segregación del género *Lycopodium*. Efectivamente, los recuentos hechos indican que los cuatro géneros propuestos por Röthmaler tienen números cromosómicos diferentes.

Lycopodium tiene $n = 34$, lo que puede ser referido a un número básico 17. También en *Huperzia*, Ninan encontró, en la mayor parte de las especies examinadas, números del orden de 136, 260 y 405, todas estas cifras factibles de ser referidas a un número básico 17.

Para el género *Lepidotis* se citan números del orden de 78 y 104, los cuales parecen derivar de un número básico 13, mientras que para *Diphasium* se menciona $n = 24-25$, que podría derivar de un número básico 12. Si bien *Diphasium* y *Lepidotis* no presentan, entre sí y con *Lycopodium*, diferencias morfológicas tan grandes como las que se observan entre ellos y *Huperzia*, los datos parecen apoyar su separación como géneros distintos.

Otros autores hallaron $n = 11$ o sus múltiplos (Mehra y Verma, 1956). Lo interesante de esto es que fueron recuentos llevados a cabo en especies pertenecientes a ambos grupos morfológicos (*Lycopodium* y *Huperzia* en sentido amplio). Para estos autores, sería factible que el total, o una parte al menos, del grupo, hubiera evolucionado por aneuploidía o euploidía, a partir de un número básico 11.

Los hechos mencionados, si bien significativos, no son concluyentes. Basándose en la información citológica que se tiene actualmente, *Lycopodium* y *Huperzia* estarían relacionados, pero mientras el primero se caracteriza por una baja poliploidía, el segundo evolucionó a través de formas con alta poliploidía.

CUADRO COMPARATIVO DE LOS PRINCIPALES SISTEMAS DE CLASIFICACION PROPUESTOS PARA

Baker (1887)	Pritzl (1905)	Herter (1909)	Herter (1922)	Wulton & Alston (1938)
Fam. Lycopodiaceae	Fam. Lycopodiaceae	Fam. Lycopodiaceae	Fam. Lycopodiaceae	Fam. Lycopodiaceae
Gén. Lycopodium	Gén. Lycopodium	Gén. Lycopodium	Gén. Lycopodium	Gén. Lycopodium
Subgén. <i>Selago</i>	Subgén. <i>Rhopalostachya</i>	Subgén. <i>Complanatostachys</i>		Subgén. <i>Complanatostachys</i>
» <i>Subselago</i>	Sec. <i>Inundata</i>	» <i>Clavatostachys</i>		» <i>Clavatostachys</i>
» <i>Lepidotis</i>	» <i>Cernua</i>	» <i>Inundatostachys</i>		» <i>Inundatostachys</i>
» <i>Diplazium</i>	» <i>Clacata</i>	» <i>Cerunostachys</i>		» <i>Cerunostachys</i>
	Subgén. <i>Urostachya</i>	» <i>Lateralistachys</i>		» <i>Lateralistachys</i>
		» <i>Urostachys</i>	Gén. <i>Urostachys</i>	» <i>Urostachys</i>
				Sec. <i>Selago</i>
				» <i>Subselago</i>
				» <i>Phlegmaria</i>

LYCOPODIUM • SENSU LATO

Neesel (1939)

Rothmüller (1944-46)

Pichi-Sermelli (1958)

Fam. **Lycopodiaceae**

Gén. **Lycopodium**

- Grupo *Complanatostachy*
 » *Clavatostachys*
 » *Eulycopodium*
 » *Inundatostachys*
 » *Cernuostachys*
 » *Lateralistachys*

Gén. **Urostachys**

- Subgén. *Eurostachys*
 Grupo *Selaginurus*
 » *Cranistachys*
 » *Tenuistachys*
 » *Dichotomurus*
 » *Linifolurus*
 » *Carinaturus*

Subgén. *Heterostachys*

- Grupo *Phlegmaria*

Fam. **Lycopodiaceae**

Gén. **Lycopodium**

- Serie *Annotina*
 » *Clavata*
 » *Obscura*

Gén. **Diphasium**

- Serie *Complanata*
 » *Jussieua*

Gén. **Lepidotis**

- Serie *Inundata*
 » *Campylostachys*
 » *Lateralis*
 » *Densa*

Fam. **Huperziaceae**

Gén. **Huperzia**

- Sec. *Huperzia*
 » *Subselago*
 » *Phlegmaria*

Fam. **Phylloglossaceae**

Gén. **Phylloglossum**

Fam. **Lycopodiaceae**

Gén. **Lycopodium**

Gén. **Diphasium**

Gén. **Lepidotis**

Gén. **Huperzia**

Gén. **Phylloglossum**

Como queda expuesto anteriormente, es notorio que la sistemática de *Lycopodium* (salvo la de la sección *Complanata*, resulta por Wilce, 1965) es muy confusa y contradictoria.

Sería necesario recomenzar, reuniendo la mayor cantidad de información posible. El primer paso sería realizar un cuidadoso estudio morfológico de todas las especies (o por lo menos de los elementos más representativos de cada grupo). Solamente cuando este aspecto se conozca, recién entonces será posible elaborar un sistema de clasificación natural para este grupo de Pteridófitas.

2. MATERIAL ESTUDIADO

Lycopodium clavatum: JUJUY: Ledesma, leg. E. Villa y P. Legname 2586 (LIL); Camino de Ledesma a San Francisco, leg. E. Villa y P. Legname 3590 (LIL, LP); Ledesma, leg. A. Cabrera y H. Fabris 16161 (LP); Ledesma, Abra de las Cañas, leg. E. de la Sota 4453 (LP); Capital, Lagunas de Yala, leg. A. Cabrera y R. Kiesling 20144 (LP); SALTA: Santa Victoria, Toldos, Cuesta de San José, leg. Sleumer 3851 (LIL, SI).

Lycopodium magellanicum: JUJUY: Capital, Lagunas de Yala, leg. A. Cabrera y R. Kiesling 20146 (LP); Capital, Lagunas de Yala, leg. A. Cabrera y R. Kiesling 20151 (LP).

Lycopodium mandiocanum: SALTA: Guachipas, Alemania, leg. Venturi 9822 (GH, US); TUCUMÁN: Famailá, Quebrada de Lules, leg. Schreiter (LIL, 92348); Monteros, Quebrada de Caspinchango, leg. Schreiter (LIL, 92341); Tafí, Potrero de Tablas, leg. S. Venturi 1738 (GH, LIL, US); Monteros, San Rafael, Quebrada de Caspinchango, leg. M. Lillo 18037 (LIL).

Lycopodium sanctae-barbarae: JUJUY: Santa Bárbara, Sierra El Centinela, leg. E. de la Sota 2883 (LP).

Lycopodium saururus: JUJUY: Volcán, Loma del Tambo, leg. Schreiter 4111 (LIL); Volcán, Mula Muerta, leg. Castillón 128 (LIL); Volcán, Loma del Tambo, leg. Schreiter 2559 (LIL); Tumbaya, Filo del Vallecito, Cerro Horqueta, leg. A. Cabrera, O. Solbrig, A. Torres y B. Vuillemier 16978 (LP); Tumbaya, Abra del Cerro Morado, leg. H. Fabris, U. von Schmieden, J. Crisci y B. Petriella 6325 (LP, US); Tilcara, Falda Grande, Cerro Guaira Huasi, leg. A. Cabrera y P. Hernández 14003 (LP); Valle Grande, Cerro Hermoso, leg. H. Fabris,

J. Crisei y B. Petriella 5921 (LP); Valle Grande, Cerro Hermoso, leg. H. Fabris, B. Schnack y J. Crisei 5413 (LP); Valle Grande, Cerro Hermoso, leg. H. Fabris, J. Crisei y B. Petriella 5827 (LP); Santa Bárbara, Sierra El Centinela, leg. E. de la Sota 2884 (LP); Capital, Abra Delgada, entre León y Nevado de Chañi, leg. H. Fabris, E. Cano y C. Tello 4188 (LP); SALTA: Orán, Cerro Queso Asentado, leg. S. Peirotti 1036 (LIL); Santa Victoria, camino a Santa Victoria, leg. E. de la Sota 4118 (LP); Pampa Grande, leg. Spegazzini (SI. 21251); Caudelaria, Cerro Chorrillos, leg. Venturi 3844 (SI); Caldera, Subida al Nevado del Castillo por El Mal Paso, leg. Sleumer & Verveorst (LIL, US); Santa Victoria, entre Lizoite y Rodeo Pampa, leg. Meyer (US, 1564924; LIL); CATAMARCA: Ambato, El Crestón, leg. L. Castillón (LIL 92290, US 2084230); Andalgalá, leg. Jørgensen 106 (SI); Capayán, Los Angeles, leg. Peirano (GH); Ambato, El Crestón, leg. Castillón 11542 (LIL); TUCUMÁN: Tafí, La Queñoa, leg. Parodi 18733 (GH, F); Tafí, Río Blanco, leg. Castillón (LIL 92362); Tafí, Cumbre NE de La Ciénaga, leg. Schreiter 1031 (LIL); Tafí, Cumbre de Mala Mala, leg. M. Lillo 2720 (LIL); Tafí, Tafí del Valle, leg. Sparre 5734 (LIL); Tafí, Valle de San José, La Banderita, leg. Sparre 5904 (LIL); Tafí, La Hoyada, leg. Castellanos 14616 (LIL); Tafí, camino a La Ciénaga, leg. M. Lillo 1299 (LIL); Tafí, La Hoyada, leg. Venturi 1848 (SI); Tafí, Cumbres de Mala Mala, leg. M. Lillo 8480 (LIL); Tafí, Cumbres Calchaquies, leg. E. de la Sota 1676 (LIL); Sierras, leg. M. Lillo 8480 (LIL); Tafí, Quebrada Honda, leg. Sparre 9274 (LIL); Tafí, Carapunco, Infiernillo, leg. Lamb 5389 (LIL); Tafí, San José, Senda del Indio, leg. Schreiter 7174 (LIL); Tafí, Tafí del Valle a Amaicha, leg. T. Meyer 14165 (LIL); Tafí, La Queñoa, leg. Rodríguez 10111 (LIL); Río Chico, Escaba, leg. Monetti 1906 (LIL); Trancas, Las Burras, leg. T. Chávez (LIL 442298); Tafí, La Lagunita, leg. S. Venturi 456 (LP); Chichigasta, Las Pavas, camino a La Cascada 3038 (SI, US).

Lycopodium sotae: JUJUY: Ledesma, Abra de las Cañas, leg. E. de la Sota 4424 (LP); TUCUMÁN: Chichigasta, Las Pavas, S. Venturi 2955 (LIL); Chichigasta, El Saladillo, leg. T. Meyer 18010 (LIL, LP); Chichigasta, Alpachiri, Bolsón, leg. Venturi 3299 (LIL); Chichigasta, El Bolsón, leg. Jørgensen 106 (US); Monteros, Quebrada del Portugués 10216 (GH); Chichigasta, Bolsón, leg. Venturi (GH).

Lycopodium subulatum: TUCUMÁN: Chichigasta, Alpachiri, Estancia Los Pinos, leg. Capurro 43835 (LIL); Chichigasta, Las Pavas, leg.

Meyer 18011 (LIL, LP); Chichigasta, Las Pavas, leg. Biloni 6482 (SI); Chichigasta, Estancia Las Pavas, leg. Venturi 3368 (GH, SI, US); Monteros, Quebrada de Caspinchango, leg. Lillo 7351 (GH, SI); Tafi, camino a Tafi del Valle, leg. Descole (NY); Monteros, Caspinchango, leg. Lillo, 5811 (GH).

Lycopodium thyoides: JUJUY: Ledesma, Abra de las Cañas, leg. E. de la Sota 4452 (LP); Ledesma, Abra de las Cañas, leg. A. Cabrera y H. Fabrís 16112 (LP, US).

3. CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN DE LAS ESPECIES DE *Lycopodium* DEL NOROESTE ARGENTINO

1. Plantas no diferenciadas en ejes postrados y erectos; trofofilos y esporofilos uniformes o marcadamente dimorfos, pero, en este último caso, nunca agrupados en estróbilos (*Huperzia*).
 2. Plantas epífitas, péndulas, con filotaxis decusada; trofofilos y esporofilos diferentes, los últimos breves y cuculados, agrupados en áreas fértiles terminales varias veces furcadas *L. subulatum*
 - 2'. Plantas terrestres, saxícolas o epífitas, péndulas o erectas, con filotaxis espiralada o pseudo-verticilada, nunca decusada; trofofilos y esporofilos uniformes, a veces los últimos más pequeños, pero nunca constituyendo áreas fértiles definidas.
 3. Plantas epífitas, erectas, con tallos leñosos; microfilos aciculares, espiralados *L. mandiocanum*
 - 3'. Plantas terrestres, saxícolas o epífitas, péndulas, con tallos crasos; microfilos lanceolado-deltaideos, nunca aciculares, pseudoverticilados o espiralados.
 4. Plantas epífitas, péndulas, de hasta 1,50 m de largo o más; esporofilos algo más pequeños que los trofofilos y ambos pseudoverticilados *L. sotae*
 - 4'. Plantas terrestres o saxícolas, de 40-50 cm de alto; esporofilos y trofofilos iguales, espiralados.
 5. Hojas adpresas, algo carnosas, con márgenes papilosos, dispuestas en espirales apretadas *L. saururus*
 - 5'. Hojas algo patentes, casi herbáceas, sin márgenes papilosos, dispuestas en espirales laxas *L. sanctae-barbarae*
 - 1'. Plantas diferenciadas en ejes postrados y erectos; trofofilos y esporofilos diferentes, estos últimos agrupados en estróbilos terminales sobre ejes subáfilos (*Lycopodium*).
 2. Plantas con tallos de simetría dorsiventral; trofofilos iguales, decusados *L. thyoides*
 - 2'. Plantas con tallos de simetría radiada; trofofilos uniformes, espiralados.
 3. Plantas con rizomas rastreros, epigeos, foliosos a subáfilos, y en ambos casos con microfilos bien desarrollados; trofofilos herbáceos con ápice prolongado y reflexo *L. clavatum*

- 3). Plantas con rizomas subterráneos, áfílos, con cicatrices foliares; trofílos carnosos o subcarnosos, con punta corta y rígida, nunca prolongada y reflexa *L. magellanicum*

4. DISTRIBUCIÓN Y HABITAT

1) *L. clavatum*

Es una especie notablemente variable en sus caracteres, y presenta una amplia área de distribución.

En el Paleotrópico puede encontrársela en Eurasia subártica y templada, en América del Norte, India y en el sudeste de Asia. En el Nuevo Mundo se halla desde Centroamérica y el Caribe, hacia el sur, siguiendo los Andes, hasta Bolivia, noroeste de Argentina y sur de Brasil.

En nuestro país se la encuentra en las provincias de Jujuy y Salta, donde crece en paredones húmedos y a lo largo de cauces de arroyos y de pequeños ríos, en el piso superior de la selva basal; desde 1.600 hasta 2.700 metros de altura.

2) *L. magellanicum*

Esta especie es casi exclusivamente sudamericana. Se halla en Chile, Argentina y Brasil austral. En Chile se la encuentra desde la provincia de Malleco hasta el archipiélago de Cabo de Hornos. También está presente en las Islas Juan Fernández (Masafuera), Georgias del Sur, Marion y Kerguelen.

Su presencia en Brasil (Serra do Itatiaia) no ha sido confirmada.

En Argentina presenta dos áreas de distribución: bosques andino-patagónicos, desde Neuquén a Tierra del Fuego (incluyendo Islas Malvinas), y noroeste.

La variedad *erectum*, que parece ser la existente en el noroeste, crece generalmente al abrigo de otras plantas o en lugares más o menos húmedos y protegidos, a bastante altura sobre el nivel del mar (2.000 a 2.500 m).

3) *L. mandiocanum*

Hasta ahora parece tratarse de un elemento exclusivo del Neotrópico. Se distribuye ampliamente en Centro y Sudamérica, desde México y las islas del Caribe hasta Brasil austral, Paraguay y Argentina.

En nuestro país se halla en el noroeste (Salta y Tucumán) y en el noreste (Misiones).

En el noroeste argentino crece como epífita erguido (aunque muchas veces las plantas viejas pueden ser péndulas), en la selva basal, entre 800 y 1.300 metros.

4) *L. sanctae-barbarae*

Esta especie ha sido coleccionada sólo en la localidad del tipo, en la región sudoriental de Jujuy (Cerro El Centinela).

Crece como saxícola, en pastizales montanos, al abrigo de rocas. Suele formar colonias abundantes junto con *L. saururus*, especie bastante afín. Alcanza los 2.300 metros de altura o más.

5) *L. saururus*

Este es una especie de altura. Recorre la región andina de América del Sur, desde Venezuela y Colombia hasta las Sierras Australes de Buenos Aires.

También se distribuye en todas las regiones montañosas de África tropical (Ruvenzori, Kilimanjaro, etc.), Sudáfrica, Madagascar e Islas del Atlántico e Indico austral (Tristan da Cunha, Réunion, Santa Helena, Kerguelen, Mascarenes, Seychelles, etc.).

En Argentina tiene una distribución bastante amplia, recorriendo un arco que comienza en la zona montañosa del noroeste (Jujuy, Salta, Catamarca y Tucumán), pasando por las Sierras Pampeanas (Córdoba), hasta las Sierras Australes de Buenos Aires. Por el centro llega hasta la provincia de San Luis.

Es una especie saxícola que crece en las fisuras de las rocas, en pastizales de altura, vegas y prados montanos. Raramente se la encuentra por debajo de los 2.000 metros y alcanza grandes alturas (4.500 m o más).

6) *L. sotae*

Esta nueva especie ha sido coleccionada hasta ahora sólo en las provincias de Jujuy y Tucumán.

Es un epífita péndulo de bastante longitud, que cuelga de árboles de gran porte en la selva basal. Se lo encuentra entre 1.200 y 2.000 metros.

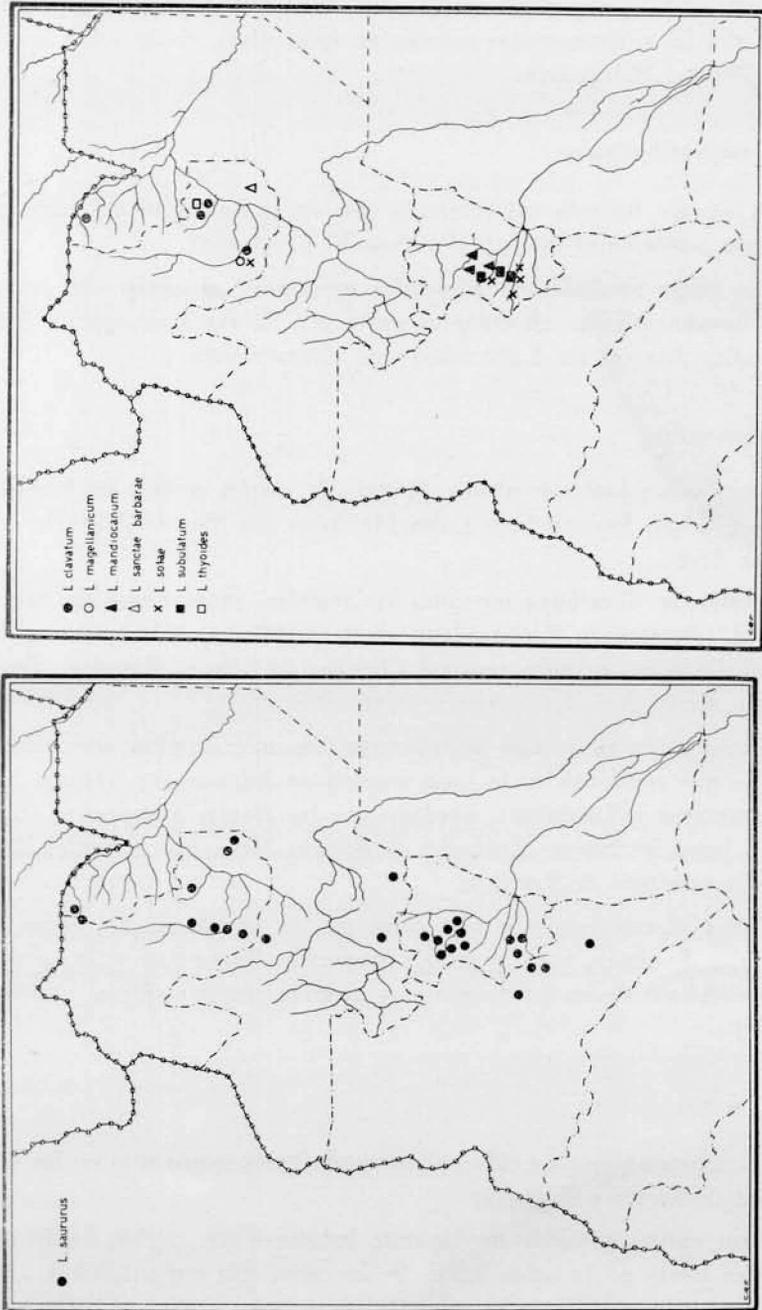


Fig. 35. — Mapas de distribución geográfica de las especies de *Lipodotium* en el NO. de Argentina

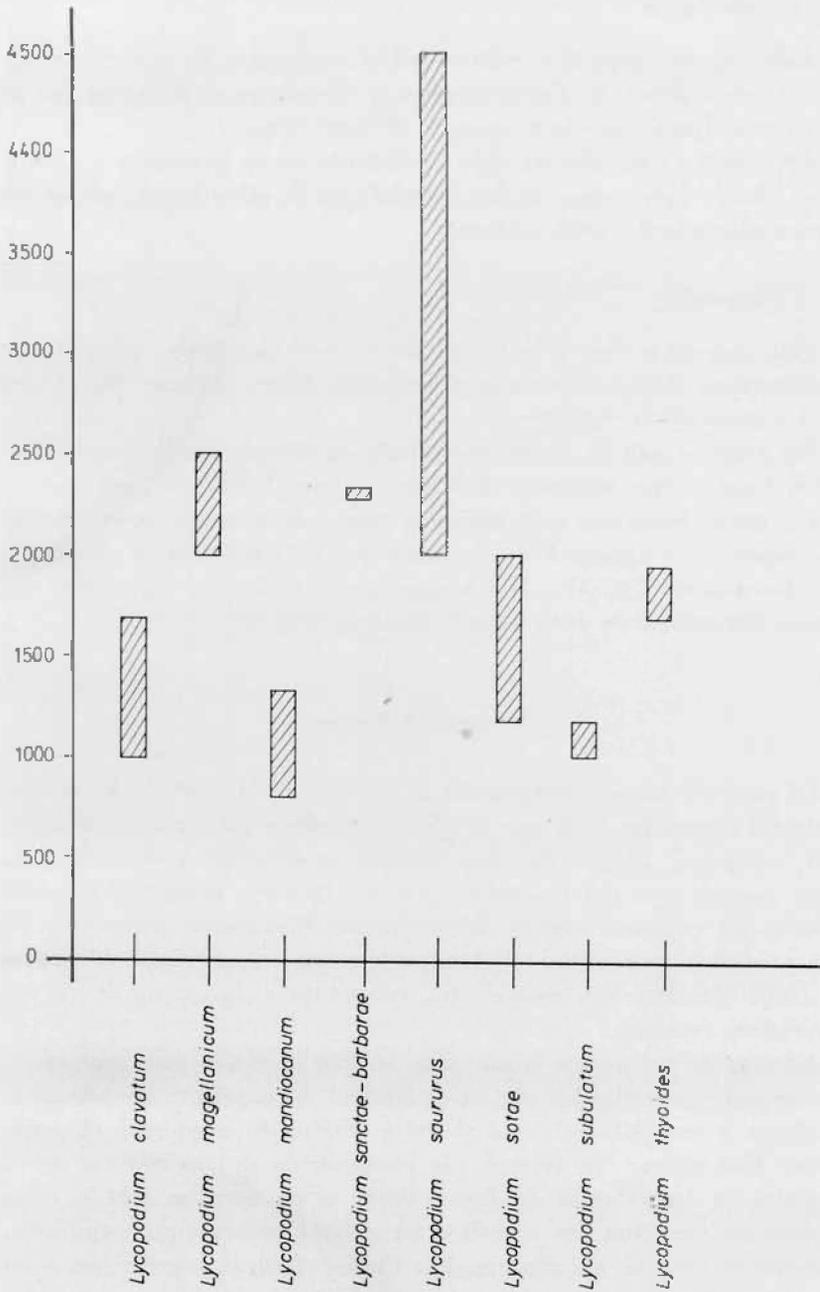


Fig. 36. — Esquema de distribución altitudinal de las especies de *Lycopodium* del NO. de Argentina

7) *L. subulatum*

Esta especie tropical y subtropical se encuentra en general en las zonas montañosas de Centroamérica y Sudamérica, llegando por el sur hasta Brasil, Bolivia y noroeste de Argentina.

En nuestro país sólo ha sido encontrado en la provincia de Tucumán, donde crece como epífita péndulo en la selva basal, con escaso rango altitudinal (1.000-1.200 m).

8) *L. thyooides*

Esta especie es típicamente orófila. Recorre los Andes húmedos de Sudamérica, desde Venezuela y Colombia hasta Bolivia, Brasil austral y noroeste de Argentina.

En nuestro país se la ha encontrado en Jujuy, donde crece en la selva basal, sobre barrancos húmedos, a unos 1.700-1.800 metros.

Los datos expuestos anteriormente sobre distribución geográfica de las especies de *Lycopodium* del noroeste de Argentina se consignan en dos mapas (Fig. 35). Del mismo modo, se brinda un gráfico del rango altitudinal de cada especie descrita (Fig. 36).

V. CONCLUSIONES

El presente trabajo comprende el estudio de la morfología comparada del esporofito de 8 especies de *Lycopodium*, presentes en el noroeste argentino. Abarca los aspectos que se detallan a continuación: tipos morfológicos del esporofito (diferenciación y ramificación), raíz adulta, eje caulinar (ápice, diferenciación histológica, estructura joven y adulta), microfílos (filotaxis, estructura, vascularización) y parte fértil (localización, dimorfismo, estructura y ontogenia de los esporangios, esporas).

Además de los puntos enunciados, se han agregado comentarios sobre aspectos investigados por otros autores (gametofitos, gametangios, citología y embriología), con el único objeto de completar el panorama. Por razones de tiempo (la germinación de las esporas de la mayoría de las especies de *Lycopodium* es en extremo lenta), estos puntos no pudieron ser resueltos para las especies aquí estudiadas. Además se tropezó con algunas dificultades técnicas, especialmente en lo concerniente al tratamiento previo de las esporas y uso de adecuados medios de cultivo, todo lo cual contribuyó a que este aspecto

tan interesante como es la embriología de este género, no pudiera ser resuelto en el lapso que abarcó este trabajo.

Las especies estudiadas son las siguientes: *L. clavatum* L., *L. magellanicum* (P. B.) Sw., *L. mandiocanum* Rad., *L. sanctae-barbarae* Rolleri, *L. saururus* Lam., *L. sotae* Rolleri, *L. subulatum* Desv. y *L. thyooides* H. B. Willd.

Del estudio realizado se pueden desprender las siguientes conclusiones parciales y generales:

1) Tipos morfológicos: se pudieron establecer cinco tipos morfológicos en el género:

Tipo *L. saururus*: saxícolas, con hojas isomorfas adpresas o algo patentes, cubriendo los tallos que son generalmente crasos y erguidos; áreas fértiles similares a las estériles (aunque generalmente se localizan en los extremos de los ejes), esporangios ocultos por los esporofilos que son iguales a los trofofilos.

Tipo *L. mandiocanum*: epífitos, erectos, con hojas isomorfas, casi aciculares, cubriendo sólo parcialmente el tallo y los esporangios; éstos últimos bien visibles y localizados terminalmente.

Tipo *L. sotae*: epífitos, péndulos, con microfilos iguales en forma pero no en tamaño, los esporofilos más pequeños que los trofofilos y localizados en áreas fértiles alternantes con las estériles.

Tipo *L. subulatum*: epífitos péndulos con marcado dimorfismo foliar; los esporofilos siempre mucho más pequeños que los trofofilos y de diferente forma, agrupados en áreas terminales definidas.

Tipo *L. clavatum*: terrestres, con diferenciación caular en ejes postrados y erectos; esporofilos y trofofilos marcadamente dimorfos, los primeros agrupados en estróbilos conspicuos en el extremo de ejes subáfilos de longitud variable.

2) Raíz: en lo que respecta a la estructura cortical, se han podido establecer dos tipos: cortezas *mecánicas*, vinculadas siempre a especies epífitas, y *mixtas*, en especies terrestres y saxícolas. En el caso de las cortezas mecánicas, se pudo comprobar que los elementos estructurales consisten en fibras cortas fuertemente lignificadas.

3) La endodermis de la raíz presenta los siguientes tipos: engrosamientos en bandas de Caspary, en puntos de Caspary, en U, totales y endodermis indiferenciada. Los cuatro primeros tipos corresponden a especies epífitas y saxícolas, donde es posible seguir la secuencia ontogenética de los diversos tipos y la vinculación entre cada uno de ellos. La endodermis indiferenciada se relaciona invariablemente con especies terrestres.

4) La estela de la raíz es de dos tipos: actinostela (en especies saxícolas y epífitas) y plectostela (en especies terrestres, con excepción de *L. thyoides*, cuya raíz tiene una actinostela diarca, con metaxilema indiferenciado).

5) Apice caulinar: es plano en *L. saururus* y afines, ligeramente convexo en *L. sotae* y convexo en *L. thyoides*. Está constituido por un grupo de iniciales superficiales.

6) El proceso de la diferenciación histológica fue estudiado en *L. saururus*, donde puede observarse que:

La primera en desarrollarse es la zona cortical, cuyas células alcanzan la madurez a corta distancia del meristema apical.

El protoxilema se diferencia tempranamente. Las iniciales protoxilemáticas se ubican directamente debajo de la endodermis.

El meta xilema es endarco y exarco.

Las iniciales del floema aparecen tardíamente con respecto al metaxilema, pero este tejido completa su desarrollo antes que aquél.

7) Se han podido establecer dos tipos fundamentales de cortezas en el tallo: parenquimáticas y mecánicas, vinculadas a especies saxícolas o epífitas, y terrestres respectivamente.

8) Concerniente a la endodermis caulinar, se han determinado cuatro tipos: con puntos de Caspary, mixta, en U, e indiferenciada, y éstos responden a cuatro estadios en la ontogenia de esta capa de la corteza. La endodermis con puntos de Caspary se considera la más primitiva. La endodermis puede ser uni- o pluristratificada (esta última vinculada al tipo más primitivo de engrosamiento o a raíces juveniles).

9) En cuanto a la estela caulinar, se reconocen dos tipos en base a su simetría: radiadas y dorsiventrales, lo cual está vinculado a la simetría del eje. Los grupos protoxilemáticos pueden o no, coincidir con el número de ortósticas.

10) *Lycopodium sotae* presenta la particularidad de poseer fibras septadas en el xilema del eje caular.

11) Se da a conocer la presencia de elementos vasiformes en el xilema de raíz y tallo de *L. thyooides*. Tales células vasiformes se interpretan como elementos de transición entre traqueidas y auténticos miembros de vaso.

12) En lo que respecta a filotaxis, se han podido establecer los siguientes tipos: espiralado (fracciones 5/13 y 8/21), pseudoverticilado, decusado y tetrástico, habiendo una clara conexión, como era de esperar entre la filotaxis y la simetría del órgano.

13) La coincidencia de la estela con la filotaxis es un fenómeno común en *L. saururus* y especies afines, y también en la mayoría de los epífitos. Esto no sucede en las especies terrestres (excepto en los tallos erectos de *L. thyooides*), en las cuales el número de terminales de protoxilema es siempre mayor que el número de ortósticas.

14) Los caracteres aportados por la epidermis y los estomas permiten establecer claras diferencias a nivel específico. Los estomas pueden encontrarse en el epifilo, hipofilo o ambas caras de la hoja, y por su ontogenia responden al tipo perígeno.

15) En lo que se refiere a los esporofilos, éstos pueden ser iguales o diferentes a los trofofilos (en lo que respecta a forma, dimensiones y filotaxis). Existe una gradación entre las especies isomorfas y las que presentan estróbilos definidos.

16) Los esporangios de *Lycopodium* se originan de 1-3 células epidérmicas, de posición caular o foliar y presentan tapete secretor. La estructura de la pared del esporangio aporta caracteres a nivel específico.

17) Se han podido establecer 4 tipos de esporas, en lo que respecta a sus esculturaciones (foveoladas, foveolado-ruguladas, ruguladas y reticuladas), y estas características, juntamente con las dimensiones, permiten diferenciar los taxa.

18) Respecto de la distribución geográfica, cabe mencionar la presencia de elementos boreales (*L. clavatum*) y australes (*L. magellanicum*), pero la mayoría de las especies analizadas se pueden considerar como neotropicales; sin ninguna duda, en cuanto a la distribución altitudinal, la mayor concentración se observa entre los 1.000 y 2.000 metros, y el mayor rango lo exhibe *L. saururus* (2.000-4.500 m).

Las especies estudiadas presentan prácticamente toda la diversidad del género en lo referente a nichos ecológicos (terrestres, saxícolas y epífitos).

Sin ninguna duda, el constante aporte al conocimiento de la morfología del grupo, unido a la información citológica y embriológica, cada vez más completa, podrá resolver en el futuro el arduo problema de la sistemática de *Lycopodium*.

Aunque el número de especies estudiadas es reducido, el hecho de que éstas ejemplifican casi toda la gama morfológica del grupo, permite adelantar algunos puntos de vista sobre el tratamiento sistemático de *Lycopodium sensu lato*:

a) *Lycopodium*, en su sentido clásico, no es un grupo natural.

b) No existen reales problemas sistemáticos a nivel específico, pero sí en lo que respecta al establecimiento y delimitación de los grupos naturales.

c) Hay una serie de evidencias morfológicas, a favor de la presencia de dos grupos naturales: uno uniforme y otro muy heterogéneo y susceptible de ser fragmentado en categorías menores.

d) Apoyan este punto de vista los siguientes datos:

- i) Los tipos morfológicos, que pueden reducirse a dos: el tipo *L. clavatum*, muy homogéneo, y los restantes, sumamente diversificados, pero básicamente relacionados por las características de su morfología interna.
- ii) Los tipos de endodermis, que se vinculan notoriamente a dos líneas filéticas diferentes: por un lado las especies saxícolas y epífitas, y por otro las terrestres.
- iii) Los tipos de corteza caulinar, con los que puede hacerse un planteamiento similar al caso de la endodermis.
- iv) La diferencia de los esporofilos.
- v) La ontogenia de los esporangios (el origen de los mismos es caulinar en especies sin estróbilo definido y foliar en aquellas que lo presentan).
- vi) Los tipos de esporas.
- vii) Las preferencias ecológicas.

En lo que respecta a las especies estudiadas y a la información bibliográfica, los dos probables grupos naturales se podrían caracterizar de la siguiente manera:

1. *Lycopodium sensu stricto*: grupo homogéneo representado por plantas terrestres, diferenciadas en ejes postrados y erectos; los primeros subterráneos o epigeos, subáfilos o foliosos, con simetría y estructura dorsiventral; endodermis indiferenciada en tallo y raíz; cor-

teza heterogénea, con capas mecánicas; esporofilos diferentes de los trofofilos, conspicuamente agrupados en estróbilos terminales sobre ejes especiales subáfílos, de longitud variable y frecuentemente ramificados; esporangios de origen foliar; esporas reticuladas (ejemplificado aquí por *L. clavatum*, *L. mangellanicum* y *L. thyoides*).

2. *Huperzia*: Grupo sumamente heterogéneo, representado por plantas saxícolas o epífitas erectas o péndulas, con ejes caulinares de un solo tipo, erectos (nunca postrados), foliosos, con simetría y estructura radiales, endodermis variable, desde pluriestratificada, con puntos de Caspary, hasta en U, pasando por los tipos intermedios (con bandas de Caspary y mixta), todos ellos relacionados ontogenéticamente; cortezas homogéneas; esporofilos y trofofilos isomorfos a macradamente dimorfos, pero nunca en verdaderos estróbilos sobre ejes fértiles subáfílos; esporangios de origen caulinar; esporas foveoladas, ruguladas o foveolado-ruguladas (ejemplificado aquí por *L. mandiocanum*, *L. sanctae-barbarae*, *L. saururus*, *L. sotae* y *L. subulatum*).

BIBLIOGRAFIA

- AFZELIUS, B. H., G. ERDTMAN & F. SJÖSTRAND, 1954. *On the fine structure of the spore wall of Lycopodium clavatum as revealed by the electron microscope*. Sv. Bot. Tidskr. 48: 155-161.
- BAILEY, I. W. & W. TUPPER, 1908. *A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms*. Proc. Am. Acad. Arts Sci. 54: 149-204.
- BAKER, J., 1887 a. *Handbook of Fern-allies*. Londres.
- 1887 b. *A new Lycopodium from Ecuador*. Jour. Bot. 25: 347.
- BAKHUIZEN VAN DER BRINK, R. C., 1956. *Mirinau Adanson versus Urostachys Heter* nom. cons. prop. Taxon 5: 16.
- BARY, A. DE, 1858. *Sur la germination des Lycopods*. Ann. Sci. Nat. 4: 30-35.
- BARROWS, F. L., 1935. *Propagation of Lycopodium. II. Endophytic fungus in gametophyte and sporophyte*. Contrib. Boyce Thompson Inst. 7: 295-309.
- BOIVIN, B., 1950. *The problem of generic segregation in the form-genus Lycopodium*. Am. Fern Jour. 40: 32-41.
- BOWER, F. O., 1903. *Sporophylls of Lycopodium*. Ann. Bot. 17: 278-280.
- 1910. *Gametophyte of Lycopodium*. Flora 101: 220-267.
- 1927-28. *The ferns, I-III*. Cambridge.
- 1935. *Primitive land plants*. Londres.
- BRACKENRIDGE, W., 1854. *Cryptogamia*. U.S. Explorer Exped. Phila.
- BROGNIART, C. T., 1837. *Histoire des végétaux fossiles, II*. Paris.
- BROWN, M., 1938. *Index to N. American Ferns*. Onvishburg, Penn.
- BRUCHMAN, H., 1899. *Über die Prothallien und Keimpflanzen mehrerer Europäischen Lycopodium*. Gotha.

- 1910. *Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von Lycopodium clavatum L., L. annotinum L., und L. selago L.* Flora, N.F. 1: 2.
- BURGEFF, H., 1938. *Mycorrhiza en Verdoorn*, Manual of Pteridology 4: 159-191. The Hague.
- CAMPBELL, D., 1918. *Structure and development of Mosses and Ferns*. 3rd. ed., Nueva York.
- CAPURRO, R., 1938. *Catálogo de las Pteridófitas argentinas*. Anais da Primeira Reunião Sul-Americana de Botanica, 2: 68-210.
- CARDILLO, F. M., 1970. *Stelar anatomy of six species of Lycopodium*. Am. Fern Journ. 60 (3): 89-97.
- CLAUSEN, R. T., 1945. *Hybrids of the Eastern North American subspecies of L. complanatum and L. tristachyum*. Am. Fern. Jour. 35: 9-26.
- COPELAND, E. B., 1902. *Stomata, Lycopodium*. Ann. Bot. 16: 327-369.
- 1947. *Genera Filicum*. Waltham, Mass.
- CHAMBERLAIN, C. J., 1917. *Gametophyte of Lycopodium*. Bot. Gaz. 63: 51-65.
- CHRIST, H., 1910. *Die Geographie der Ferne*. Jena.
- DARLINGTON, C., 1953. *The study of cell in the understanding of life*. Proc. 7th. Int. Congr. Stockholm: 88-103.
- DAVID, E., & L. WEBER, 1896. *Etudes sur les Lycopodiocées en général et en particulier sur L. clavatum*. Soc. Syndic. Pharm. Cote d'Or, 15.
- DELAY, C., 1953. *Cytology of Lycopodium*. Revue de Cit. et de Biol. 4: 59.
- DENNINGER, H. S., 1930. *A history of substances known as aphrodisiacs*. Ann. Med. Hist. 2: 383-393.
- DESVAUX, M., 1966. *Prodrome des familles des fougères*. Paris.
- DILLENIUS, J. J., 1741. *Historia muscorum, etc.* Oxonii.
- DOMÍNGUEZ, C., 1932. *Alcaloides en L. eaururus*. Chem. Zentralb. 1: 34-52.
- DUGERDEN, H., 1934. *On the occurrence of vessels in Selaginella*. Ann. Bot. 48: 459-465.
- DUPLER, A. W., 1922. *Sporophylls of Lycopodium*. Bot. Gaz. 74: 331-332.
- EAMES, A., 1936. *Morphology of vascular plants*. Londres.
- 1942. *Illustrations of some Lycopodium gametophytes*. Am. Fern Jour. 32: 1-12.
- EAMES, A. & L. McDANIELS, 1947. *An introduction to plant anatomy*. Nueva York.
- ERBTMAN, G., 1943. *An introduction to pollen analysis*. Chron. Bot., Waltham, Mass.
- FÉE, A. L., 1869. *Cryptogames vasculaires du Brésil*. Paris, 2 vol.
- FERNALD, M. L., 1901. *The true Lycopodium complanatum and its common American representatives*. Rhodora 3: 278-281.
- FOSTER, A. S., 1934. *The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissues*. Stain Tech. 9: 91-92.
- FREEBERG, J. A., 1962. *Lycopodium prothalli and their endophytic fungi as studied "in vitro"*. Am. Jour. Bot. 49: 530-535.
- FREEBERG, J. A. & R. H. WETMORE, 1957. *Gametophytes of Lycopodium as grown "in vitro"*. Phytomorphology 7: 204-217.
- FUCHS, H. P., 1955. *Urostachys Herter... nomen genericum conservandum?* Verh. Naturf. Ges. Basel 66: 33-48.

- HABERLANDT, G., 1918. *Die Pilzdurchlasszellen des Protalliums von Lycopodium selago L.* Beitr. Allgem. Bot. 1: 293-300.
- HARTEL, K., 1910. *Apical meristem in Lycopodium.* Beitr. Biol. Pflanzen 25: 125-168.
- HARRIS, W. F., 1955. *A manual of the Spores of New Zealand Pteridophyta.* New Zeal. Dept. Sci. Ind. Research. Bull 116. Wellington, Nueva Zelandia.
- HERTER, W., 1909. *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Lycopodium. Studien über die Untergattung Urostachys.* Bot. Jahrb. 43, Beibl. 98: 1-56.
- 1922. *Itinera Herteriana III. Heteropteridophyta austromericana.* Beib. Bot. Centr. 39: 248-256.
- 1923. *Lycopodiaceae philipinensis.* Philip. Journ. Sci. 22: 57-76.
- 1949. *Index Lycopodiorum.* Montevideo.
- 1954. *Proposal n° 174: proposal for the conservation of the generic name Urostachys Herter of the Lycopodiaceae.* Taxon 3: 129-139.
- 1956. *Noch einmal Urostachys.* Taxon 5: 16-17.
- HILL, J., 1916. *Lycopodium Anatomy.* Bot. Gaz. 58: 61-85.
- HOLTUM, R. E., 1954. *The classification of ferns: the present position and some thoughts on future developments.* VIII. Int. Bot. Cong. Paris. Rapp. et Comm. 4: 5-8.
- HOLLOWAY, J., 1909. *A comparative study of six New Zealand species of Lycopodium.* Trans. New Zealand Inst. 42: 356-370.
- 1916. *Studies in the New Zealand species of Lycopodium. Part. I.* Trans. New Zealand Inst. 48: 253-303.
- 1916. *Studies in the New Zealand species of Lycopodium. Part. II. Plasticity of species.* Trans. New Zealand Inst. 51: 161-216.
- 1920. *A comparative study of the anatomy of six New Zealand species of Lycopodium. Part IV. The structure of the prothallus in five species.* Trans. New Zealand Inst. 52: 193.
- 1935. *Gametophyte of Phylloglossum drummondii.* Ann. Bot. 49: 513-519.
- HOOKE, W. J. & R. K. GREVILLE, 1831. *Icones Filicum, I-II.* London.
- JEFFREY, E. C., 1903. *The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms.* Phil. Trans. Roy. Soc. London 195 B: 119-146.
- 1917. *The anatomy of woody plants.* Chicago.
- JENSEN, W. A., 1962. *Botanical histochemistry.* San Francisco.
- JONES, C., 1905 a. *Stem anatomy of Lycopodium.* Trans. Linn. Soc. 7: 13-36.
- 1905 b. *The morphology and anatomy of genus Lycopodium.* Trans. Linn. Soc. 7 (2): 15-35.
- KAULFUSS, G., 1824. *Enumeratio Filicum.* Leipzig.
- KNOX, E., 1949-50. *The spores of Lycopodium, Phylloglossum, Selaginella and Isoetes...* Trans. Roy. Bot. Soc. Edinb. 35 (3): 210-357.
- LANG, W., 1915. *Anatomy of Lycopodium.* Mem. Proc. Manchester Lit. Phil. Soc. 59: (8): 29-59.
- 1899. *The prothallus of L. clavatum.* Ann. Bot. 13: 279-317.
- LLOYD, F., 1901. *The genus Lycopodium, a criticism.* Torreya 1.
- LÖVE, A., & D. LÖVE, 1958. *Citotaxonomy and classifications of Lycopods.* The Nucleus 1 (1): 1-10.
- LEGRAND, D., y A. LOMBARDO, 1958. *Flora del Uruguay, I, Pteridophyta.* Montevideo.

- LYON, F., 1904. *The evolution of the sex organs of plants*. Bot. Gaz, 37: 280-293.
- MANTON, I., 1950. *Problems of cytology and evolution in Pteridophyta*. Cambridge.
- 1955. *Pteridology en California*. Acad. Sci. 10: 301-321.
- MEHRA, P. N., & S. C. VERMA, 1957. *Cytology of Lycopodium*. Current Sci., 26: 55-56.
- NESSER, H., 1939. *Die Bärlappgewächse (Lycopodiaceae)*. Jena.
- NINAN, C. A., 1959. *Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophyta II. Observations on genus Lycopodium*. Proc. Nat. Inst. Sci. India 24 (2): 54-56.
- PALISOT DE BEAUVOIS, A. M., 1804. *Prodrome de l'ætheogamie*. Mag. Encyclop. 20.
- PICHI-SERMOLLI, R. E., 1959. *Pteridophyta en Turritt, Vistas in Botany*, 421-493. Londres.
- 1970. *A provisional catalogue of the family names of living pteridophytes*. Extractado de Webbia 25: 219-297.
- PRITZEL, E., 1902. *Lycopodiaceae en Engler & Prantl, Natural. Pflanzenfam. I (4): 563-606*.
- ROLLERI, C. H., 1971. *Dos nuevos especies de Lycopodium (Lycopodiaceae - Pteridophyta) para el noroeste de la Argentina*. Darwiniana 16 (1-2): 133-139. San Isidro.
- RÖTHMALKER, E., 1944. *Pteridophyten studien. I*. Feldes Repert. 54: 55-82.
- 1954 a. *Urostachys*. Taxon 3: 199.
- 1954 b. *La taxinomie des Lycopodiiales*. Hutième Congr. Int. Bot. Paris Rapp. Comm. 5: 18-19.
- 1956. *Taxonomie and Nomenklatur*. Taxon 5: 12-13.
- SAXELEY, E. M., 1908. *Roots in Lycopodium*. Ann. Bot. 22: 21-23.
- SCHENK, H., 1896. *Brasilianische Pteridophyten*. Hedwigia 35: 147-149.
- SCHWARTEN, L. & H. W. RICKETT, 1958. *Abbreciations of titles of serials cited by botanists*. Bull. Torrey Bot. Club 85 (4): 277-300.
- SKUTCH, A. F., 1928. *The origin of endodermis in ferns*. Bot. Gaz. 86: 113-114.
- SMITH, G., 1938. *Cryptogamic Botany. II*. McGraw-Hill Book Co., Nueva York.
- SMITH, R., 1920. *Bulbis of Lycopodium*. Bot. Gaz. 69: 426-437.
- SOTA, E. R. DE LA, 1972. *Sinopsis de las Pteridófitas del noroeste de Argentina, I*. Darwiniana 17: 11-103.
- SOTA, E. R. DE LA Y C. H. ROLLERI, 1972. *Sobre la presencia de Lycopodium magellanicum (P.B.) Swartz en el noroeste de Argentina*. Bol. Soc. Argentina Bot. 14 (3): 198-202.
- SPESSARD, E., 1922. *Prothallia of Lycopodium in America, II. L. lucidulum and L. obscurum*. Bot. Gaz. 74: 392-413.
- 1928. *Young sporophyte of Lycopodium*. Bot. Gaz. 85: 323-333.
- SPORNE, K. R., 1968. *The morphology of Pteridophytes: the structure of ferns and allied plants*. Londres.
- SPRING, A. F., 1838. *Beiträge zur Kenntnis der Lycopodium*. Flora 1: 145-191, 193-205, 209-222.
- 1850. *Monographie de la famille des Lycopodiacees*. Nouv. Mem. Acad. Sci. Bruxelles 24: 1-358.
- STONE, H., 1921. *A text-book of wood*. Londres.
- SWARTZ, O., 1806. *Synopsis filicum, earum genere et species systematice complectens. Adjectis Lycopodiaceis et descriptionibus novarum et rariorum specierum*. Kiliae.

- TARDIEU-BLOT, L., 1964. *Pteridophytes en Aubréville, Flore du Cameroun*, 3. Paris.
- TREVISAN DE SAINT-LEON, V., 1875. *Sylloge Sporophytarum Italiae*. Atti Soc. Ital. Sci. Mat. 17: 213-288.
- TREUB, M., 1884. *Prothallus of L. cernuum*. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 4: 107-138.
- 1886. *Etudes sur les Lycopodiées*. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 5: 87-133.
- TURNER, J., 1924. *Origin and development of vascular system of Lycopodium*. Bot. Gaz. 78: 215-225.
- VERDOORN, F., 1938. *Manual of Pteridology*. The Hague.
- WAGNER, W. H., 1961. *Problems in the classification of ferns en IX Int. Bot. Congress. Recent advances in Botany I*: 841-844. Toronto.
- 1964. *Evolutionary patterns in living ferns*. Mem. Torrey Bot. Club 21 (5): 86-95.
- WALTON, J. & A. ALSTON, 1938. *Lycopodiaceae en Verdoorn*, Manual of Pteridology: 500-506.
- WARREN, W., 1952. *Types of foliar dichotomy in living ferns*. Am. Jour. Bot. 39: 578-592.
- WILCE, H. J., 1965. *Section Complanata of genus Lycopodium*. Nova Hedwigia 19: 1-233.
- WILSON, L. R., 1934. *The spores of the genus Lycopodium in the United States and Canada*. Rhodora 36 (421): 13-19.