

MORFOLOGIA ECOLOGICA COMPARADA DE LAS FILICOPSIDAS
DE LAS SIERRAS AUSTRALES DE BUENOS AIRES
(REPUBLICA ARGENTINA) ¹

Por MARTA MONICA PONCE ²

SUMMARY

The leaf morphology of 18 species of ferns are comparatively studied. The author tries to find the probable indicator value of each species for the different types of rock outcrops and stony soils.

External characters, like inclination angle of the frond, blade size, photosynthetic surface and morphological behavior during the dry period, are measured. Internal morphology, like stomata density and size, trichomes density and type, cuticle, epidermal cell walls and blade thickness and palisade-spongy chlorenchyma ratio are also indicated.

As these features are assumed to be of adaptative value, because they vary depending on the humidity-dryness condition and pattern of the particular habitat of each species, the data are used to obtain an index called Drought Resistance Index (IRS).

Finally, the ferns are grouped according to IRS and discussed according to the different microhabitats where they are growing.

INTRODUCCION

Los helechos de este complejo serrano se hallan ampliamente distribuidos, ocupando numerosos nichos ecológicos. Los encontramos tanto en las laderas húmedas y frescas como en los faldeos rocosos, secos y muy insolados, desde los pastizales pedemontanos hasta las cumbres.

¹ Trabajo realizado en el Laboratorio de Morfología Vegetal del Museo de Ciencias Naturales de La Plata y presentado en las XVIII Jornadas Argentinas de Botánica, Tucumán, mayo de 1981.

² Becaria de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.

La flora pteridofítica de Ventania está representada por 25 (ó 26) especies, 10 de las cuales son exclusivas y no se encuentran en Tandilia y 1 es endémica (de la Sota, 1967).

Se encuentran en ella elementos de las floras andinopampeana, australantártica y austrobrasileña, ya que las sierras constituyen una estación orófila intermedia para las rutas migratorias entre las floras (de la Sota, 1973).

En el presente trabajo se ha estudiado en forma comparada la morfología externa e interna de 18 especies presentes en las comunidades de los ambientes serranos.

Así mismo, se intenta establecer el grado de adaptación de dichas especies para los distintos tipos de residencias ecológicas en que se encuentran.

Se han perseguido los siguientes objetivos:

a) Describir las características morfológicas de las frondes, con exclusión del tejido vascular.

b) Reconocer los caracteres morfológicos que más se vinculan con los distintos estados de las principales variables del medio.

c) Destacar el valor indicador de cada especie para las diferentes condiciones ecológicas.

TECNICAS Y METODOS

El material para estudio fue coleccionado en Sierra de la Ventana (Co. Ventana, Co. Tres Picos, Co. El Destierro y otros cerros menores) en el Pdo. de Tornquist y en el Co. Curá Malal Grande en el Pdo. de Saavedra, Prov. de Buenos Aires.

Para el análisis anatómico se fijó material fresco en FAA y se lo incluyó en "Paramat". Se hicieron cortes transversales de lámina, raquis y pecíolo.

Las coloraciones usadas fueron: safranina - verde rápido y eritrosina-cristal violeta.

Para observar epidermis se utilizó material herborizado al que se lo diafanizó y coloreó por el método de Foster (1934).

En las reacciones de caracterización de las sustancias presentes en los tejidos, se utilizó floroglucina clorhídrica, sudán IV y cloruro férrico para detectar lignina, cutina y taninos, respectivamente.

Las ilustraciones fueron hechas usando cámara clara con microscopio Wild M20.

De los caracteres estudiados, se seleccionaron aquéllos que según la literatura (Evenari, 1949; Shields, 1950) expresan con su variación, el grado de resistencia a la sequía como lo entiende Levitt (1960). Estos son:

- 1) Inclinación de las frondes respecto de un plano imaginario paralelo al horizonte (H: horizontal, O: oblicuo, V: vertical).
- 2) Tamaño de la lámina.
- 3) Superficie fotosintética.
- 4) Comportamiento morfológico de la especie durante el período seco.
- 5) Densidad estomática.
- 6) Tamaño de los estomas.
- 7) Densidad de pelos vivos y muertos.
- 8) Presencia de escamas.
- 9) Espesor de la cutícula.
- 10) Espesor de la pared tangencial externa de la epidermis.
- 11) Espesor de la lámina.
- 12) Relación clorénquima en empalizada a clorénquima esponjoso.

El significado adaptativo de algunos caracteres como, presencia de cloroplastos en la epidermis, presencia de hidatodos y posición de los estomas respecto a la epidermis, es en algunos casos aparentemente contradictorio; por ello no se tuvieron en cuenta en el análisis cuantitativo, aunque fueron estudiados para cada especie en particular.

Los valores obtenidos de las 18 especies para cada carácter, se ordenaron de menor a mayor. Los datos cuantitativos se dividieron en 4 ó 5 "clases"; a cada clase se le asignó un número (0.0, 0.5, 1.0, 1.5 y 2.0) los datos cualitativos (subjektivamente cuantificados) se dividieron en 3 clases (0.0, 0.5 y 1.0). La secuencia numérica indica un orden creciente de adaptación a la sequía (Tabla 1).

TABLA 1

Rango de cada carácter utilizado en el cálculo del Índice de Resistencia a la Sequía (IRS) dividido en "clases" y valor asignado a cada una de las mismas

<i>Clase</i>	0.0	0.5	1.0	1.5	2.0
<i>Carácter</i>					
Disposición de las frondes	H	0	V		
Tamaño de la lámina (cm)	83-100	65-82	47-64	29-46	10-28
Superficie fotosintética	grande	media	pequeña		
Reviviscencia	—	+?	++		
Estomas por mm ² ..	49-102	103-155	156-208	209-262	
Tamaño de los estomas (μ)	49-56	41-48	32-40		
Pelos por mm ²	13-35	36-58	59-81	82-104	105-127
Presencia de escamas	—		+		
Espesor de la cutícula (μ)	0.0-0.7	0.8-1.5	1.6-2.3	2.4-3.1	3.2-4.2
Espesor de la epidermis (μ) ..	3.0-4.5	4.6-6.1	6.2-7.7	7.8-9.3	
Espesor de la lámina (μ)	55-141	142-228	229-315	316-402	
% clorénquima en empalizada ..	0-15	16-31	32-46	47-62	

La sumatoria de los valores para cada especie permitió obtener una expresión numérica, el Índice de Resistencia a la Sequía (IRS), para cada una de ellas.

La condición hídrica de un sitio resulta de la combinación particular de diferentes estados de factores ambientales tales como, magnitud de las precipitaciones, aportes hídricos auxiliares (manantiales, etc.) naturaleza del sustrato, insolación, temperatura, déficit de saturación atmosférico, pendiente, exposición y vientos.

La sequía, según se considera en este trabajo, es la condición de escasez de agua que se produce en forma crónica o periódica. Esa sequía se manifiesta con diferente intensidad y frecuencia en los distintos biótotos y es de esperar que las plantas expresen morfológicamente las características hídricas de su microhábitat. Se asume que cuanto mayor es el IRS, mayor es la resistencia de la especie, por lo tanto la especie cuyo IRS se conoce, es indicadora de las condiciones ambientales del sitio.

En el campo se realizaron observaciones de las residencias ecológicas de las especies. Los elementos del ambiente observados son:

1) Microhábitat

En los roquedales se pueden encontrar diferentes microhábitats o sitios. Se reconocen los siguientes tipos:

A) Suelos de vertientes: ocupan nacientes y lechos de arroyos.

B) Cuevas y aleros: son espacios originados por el desprendimiento de rocas de los pliegues; se trata de sitios a veces pequeños (aleros) y otras de dimensiones considerables, formando cuevas. La característica común es que poseen techo, creando lugares sombreados.

C) Interbloques o grietas profundas: entre los bloques quedan espacios más o menos anchos con materiales edáficos enriquecidos por materia orgánica. Estas grietas o interbloques se continúan dentro del roquedal siguiendo los planos de ruptura de la roca.

D) Grietas poco profundas, con o sin colchones de musgos: en este caso el suelo es un depósito discontinuo de material fino con materia orgánica incorporada, por lo general de pocos centímetros de espesor. En algunos roquedales se forman manchones de suelo suspendido constituido por el material retenido en las grietas, junto con musgos y estructuras subterráneas de plantas vasculares.

E) Grietas en rocas exfoliadas con suelo: algunas formaciones de Ventania, por ejemplo Lolén, están constituidas por rocas de grano fino, notablemente exfoliadas. Es frecuente en estos casos observar suelos someros, aproximadamente de 10 cm de espesor, formados por sedimentos finos y clastos rocosos.

F) Fisuras sin suelo: son pequeñas fisuras en la roca con escasas partículas no consolidadas dentro de ellas.

Estos sitios pueden variar en sus condiciones hídricas y de insolación. Los factores fueron considerados como se indica a continuación:

a) Humedad del sustrato: se efectuó una estimación subjetiva del grado de humedad de cada sitio, considerando la condición del mismo varios días después de una lluvia, sobre la siguiente escala:

Perhúmedo (++): suelos en general saturados de agua permanentemente.

Húmedo (+): suelos no saturados, con elevado contenido de humedad la mayor parte del año.

Moderadamente húmedo (-): suelos en general húmedos con cortos períodos de desecación.

Seco (--): suelos con períodos alternados de humedad-sequía muy frecuentes; determinados en gran parte por la naturaleza granulométrica del sustrato.

b) Insolación: también en este caso la estimación fue subjetiva. Se estableció una escala teniendo en cuenta el tiempo que dura la insolación en relación con la exposición y tipo de microhábitat:

Insolación directa la mayor parte del día (++): sitios que por su orientación y ubicación en el paisaje reciben la radiación solar directa todas o casi todas las horas de luz.

Insolación directa sólo parte del día (+): lugares donde los tiempos de radiación directa y difusa son semejantes.

Escasa insolación directa (-): ambientes donde predomina la luz difusa.

Sombrio (--): sitios protegidos donde no llega la radiación directa.

2) Altura sobre el mar (se midió con altímetro).

3) Orientación (se determinó con brújula sobre la pendiente principal).

Se confeccionaron histogramas ecológicos en forma de polígonos, (Gráficos 1 y 2), con el fin de expresar gráficamente la distribución en

el biótopo de cada especie. Cada eje del polígono representa un gradiente ambiental. El ancho de la zona sombreada sobre cada eje indica la tolerancia de la especie para cada factor ambiental considerado. Las especies están ordenadas de mayor a menor IRS. Referencias: Microhábitat, A: Suelos de vertientes; B: Cuevas y aleros; C: Interbloques o grietas profundas; D: Grietas poco profundas, con o sin "colchones" de musgos; E: Grietas en rocas exfoliadas con suelo; F: Fisuras sin suelo.

DESCRIPCIONES MORFOLÓGICAS

Caracteres comunes a todas las especies estudiadas. — Plantas con rizoma erecto u oblicuo, con escamas o pelos. Raquis y pecíolo con corteza externa mecánica y parénquima con o sin cloroplastos en la corteza media e interna. Epidermis de la lámina con células de paredes delgadas y contornos sinuosos. Estomas ubicados en la cara abaxial, al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas, en la mayoría de los casos.

Los caracteres específicos se indican a continuación y los datos numéricos y el IRS de las especies estudiadas se incluyen en la Tabla 2.

Adiantum cf. **chilense** Kaulf. Plantas medianas a grandes, cespitosas, estoloníferas o no; frondes 3-4 pinnadas; pecíolos lustrosos y oscuros; raquis en zig-zag, oscuros; pínulas flabeladas, membranáceas.

Epidermis glabra, con estomas pequeños. En transcorte la abaxial con la pared tangencial externa subpapilosa a papilosa, la tangencial interna con evaginaciones papiliformes donde se concentran los cloroplastos, constituyendo en algunos casos el único tejido fotosintético (Fig. 1 A y B). Mesofilo homogéneo, delgado (1-3 capas), a veces inexistente; a la altura de las venillas se ensancha formando una vaina alrededor del haz vascular; en la misma zona 2-3 células epidérmicas presentan las paredes engrosadas (Fig. 1 A y B).

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, 700 m.s.m., 27/11/1979, Ponce 7 (LP); *Idem,* Co. Bahía Blanca, 550 m.s.m., 16/12/1980, Ponce 15 (LP).

Anemia tomentosa (Sav.) Sw. var. **tomentosa**. Plantas pequeñas a medianas; frondes arrosietadas; lámina 2-3 pinnada, subcoriácea.

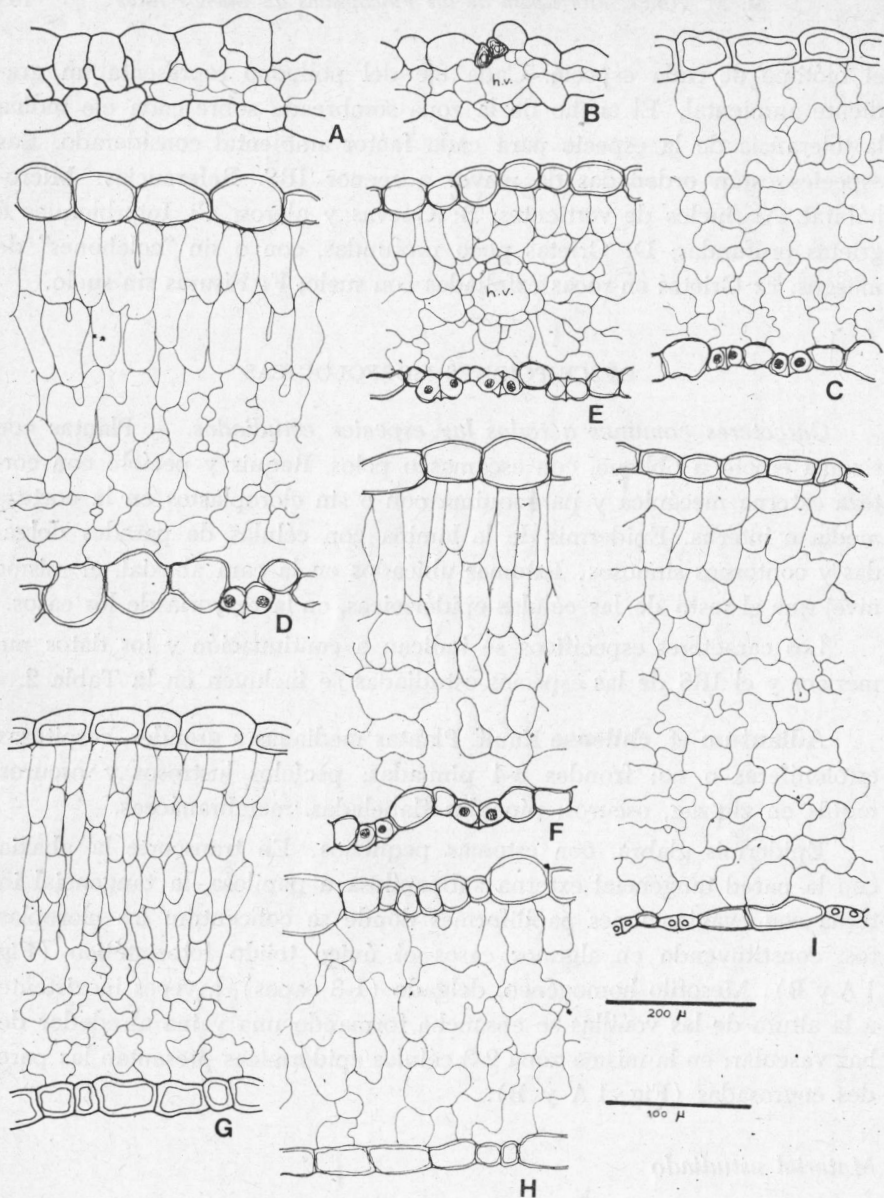


FIG. 1. — Detalle del corte transversal (CT) de la lámina. A y B: *Adiantum* cf. *chilense*; C: *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*; D: *Cheilanthes micropteris*; E: *Cheilanthes myriophylla*; F: *Notholaena buchtienii* var. *ventanensis*; G: *Pellaea ternifolia*; H: *Polypodium gilliesii*; I: *Rumohra adiantiformis*. (h.v. = haz vascular; aumentos: escala de 200 μ vale para G; la de 100 μ para el resto) M. M. Ponce del.

TABLA 2

Caracteres morfológicos de la fronde e IRS de las especies estudiadas.
Los valores numéricos expresan la media y entre paréntesis el rango.

Carácter	Especie	<i>Adiantum cf. chilense</i>	<i>Polypodium gilvesii</i>	<i>Cheilanthes hieronymi</i>	<i>Blechnum laevigatum</i>	<i>Blechnum chilense</i>	<i>Polystichum elegans</i>	<i>Rumohra adiantiformis</i>	<i>Woodia montevicensis</i>	<i>Blechnum australe subsp. auriculatum</i>	<i>Elachoglossum geyanum</i>	<i>Ctenopteris parviana</i>	<i>Polypodium argentinum</i>	<i>Anemia tomentosa</i>	<i>Cheilanthes myriophylla</i>	<i>Cheilanthes micropteris</i>	<i>Notholaena squamosa</i>	<i>Notholaena buchtienii</i>	<i>Pellaea ternifolia</i>
Disposición frondes		H	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	V	O	V	O
Tamaño lámina (cm)		15-40	10-25	6-20	15-25	50-100	30-60	40-100	10-40	15-50	5-30	2-9	3-10	10-20	10-20	6-20	10-20	10-15	6-20
Superficie fotosintética		+	+	+	+	++	+	++	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-
Reviviscencia		-	-	+?	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+?	+?	+	+
Estomas por mm ²		75 (56-96)	92 (65-114)	84 (32-91)	49 (32-57)	135 (82-187)	113 (80-136)	247 (180-334)	144 (80-192)	117 (89-171)	96 (55-152)	98 (65-130)	68 (65-122)	163 (128-200)	235 (140-334)	141 (106-171)	262 (212-294)	158 (73-163)	103 (90-204)
Tamaño ancho μ		28(26-32)	39(32-44)	26(25-28)	31(28-34)	31(28-34)	39(36-42)	28(24-30)	23(20-26)	29(26-32)	38(32-42)	47(44-52)	35(30-44)	34(30-42)	30(38-32)	41(38-44)	29(26-34)	29(27-34)	41(36-48)
estomas largo		32(30-26)	56(48-64)	34(32-36)	50(46-56)	50(46-56)	51(48-56)	41(36-44)	36(32-40)	46(40-52)	54(48-60)	54(46-60)	49(43-58)	49(44-52)	38(34-42)	53(42-60)	37(32-40)	35(31-40)	46(42-51)
Pelos por mm ²		0	6* (0-16)	0	42* (33-57)	0	0	6*	28*	18*	2*	4*	0	28	13	0	0	125	0
P. glandulares por mm ² *		0	0	0	0	0	0	0	80 (56-106)	0	0	0	0	61 (40-80)	0	37 (16-48)	0	0	0
Presencia escamas		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-
Espesor cutícula μ		0.9 (0.8-1.2)	0.8 (0.4-1.2)	0.8 (0.4-1.6)	0.8	0.7 (0.4-1.6)	1.3 (0.4-2.0)	1.3 (0.8-1.6)	1.3 (0.8-1.6)	0.8	2.4 (0.8-4.8)	4.2 (3.2-5.6)	1.8 (0.8-2.4)	0.8	0.9 (0.8-1.6)	1.0 (0.8-1.6)	1.4 (0.8-2.4)	0.6 (0.4-0.8)	1.3 (0.8-1.6)
Espesor pared epidermis μ		4.8 (4.0-5.6)	3.6 (3.2-4.4)	4.0 (3.2-5.6)	5.0 (4.0-5.6)	7.4 (5.6-8.8)	7.0 (5.6-8.0)	6.0 (5.6-8.0)	5.6 (4.0-6.4)	5.9 (4.8-7.2)	7.6 (4.0-12.0)	8.6 (7.2-10.4)	6.1 (3.2-8.8)	5.9 (4.0-8.0)	4.8 (3.2-6.4)	5.6 (4.8-6.4)	5.1 (4.0-6.4)	3.0 (2.4-3.2)	9.0 (5.6-12.0)
Espesor lámina μ		55 (32-84)	247 (164-316)	106 (48-136)	177 (120-220)	372 (328-408)	328 (384-368)	352 (304-388)	155 (132-192)	224 (216-240)	374 (324-412)	377 (320-400)	107 (82-140)	180 (152-196)	150 (110-168)	272 (196-340)	280 (248-308)	172 (164-188)	400 (356-452)
Epidermis con cloroplastos *		+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+?	-	-
% Clorénquima empalizada		0	0	0	14 (0-30)	40 (33-56)	17 (10-30)	30 (22-38)	30 (25-45)	30 (22-43)	23 (15-30)	10 (0-20)	44 (30-60)	28 (23-30)	30 (18-44)	47 (36-59)	49 (35-60)	48 (39-60)	62 (36-78)
Presencia hidatodos *		-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Índice de Resistencia a la sequía		2.0	3.0	4.0	4.0	4.5	5.5	6.0	6.0	6.0	6.0	6.5	6.5	6.5	7.5	8.0	9.0	9.0	9.0

(*) Este carácter no fue usado para la confección del Índice de Resistencia a la Sequía (IRS)

Epidermis con células de contorno recto sobre las venas, éstas últimas con esculturaciones cónicas en la cutícula; ambas superficies presentan 2 tipos de pelos: unos glandulares, bicelulares, globosos (Fig. 2, A y B), otros simples, pluricelulares, muertos; estomas levemente elevados. Mesofilo heterogéneo, 1 capa de clorénquima en empalizada. Tejido mecánico formando grupos subepidérmicos a la altura de las venas y venillas, tejidos viejos y dañados con taninos. Raquis y pecíolo con epidermis lignificada, con pelos.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, faldeos al sur de la Ruta 76 frente al Co. Ventana, 550 m.s.m., 28/11/1979, Ponce 10 (LP).

Blechnum australe L. subsp. **auriculatum** (Cav.) de la Sota. Plantas medianas a grandes; estoloníferas; frondes aglomeradas, subdimórficas, las fértiles mayores y con las pinnas contraídas; pecíolos castaños, con algunas escamas; láminas pinnadas, subcoriáceas, rígidas; raquis con escamas filiformes en el envés (de la Sota, 1977).

Epidermis con pelos vivos en ambas superficies, paucicelulares, simples y capitados en escasa densidad (Fig. 3 A). Hidatodos en los extremos de las venillas. Mesofilo heterogéneo, clorénquima en empalizada formada por células cortas (Fig. 1 C). Tejido mecánico lignificado y parcialmente lignificado en la zona de la vena media.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Co. El Destierro, 28/11/1979, Proyecto Ventania 961 (LP).

Blechnum chilense (Kaulf.) Mett. Plantas grandes (más de 100 cm); frondes pinnadas, arrosietadas, numerosas, coriáceas; pecíolo con escamas (Capurro, 1968).

Epidermis con células de contornos casi rectos sobre las nervaduras, glabra. Mesofilo heterogéneo, 2-3 capas de clorénquima en empalizada braquiadas. Márgenes de las pinnas con pequeñas depresiones donde desembocan traqueidas. Llamadas de reserva por Bower (1923-28), formando hidatodos (Fig. 2 C). Esclerenquima y parénquima parcialmente lignificado en la zona de la vena media.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Saavedra, Sa. Curá Malal, Cordón Lehman, Ea. La Malvina, 550 m.s.m., 12/3/1980, Proyecto Ventania 994 (LP); Idem, Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Ea. La Blanqueada, 700 m.s.m., 16/12/1980, Ponce 21 (LP).

Blechnum laevigatum Cav. Plantas pequeñas a medianas; frondes aglomeradas en el extremo del rizoma; pecíolos pajizos, con algunos pelos y escamas; lámina pinnada, membranácea a un poco rígida (de la Sota, 1977).

Ambas superficies epidérmicas con pelos glandulares 2-3-celulares y pelos simples 3-5-celulares (Fig. 3 B). Hidatodos en la cara adaxial cercanos a los márgenes. Mesofilo casi homogéneo, clorénquima en empalizada apenas insinuado. Tejido mecánico total o parcialmente lignificado a la altura de la vena media.

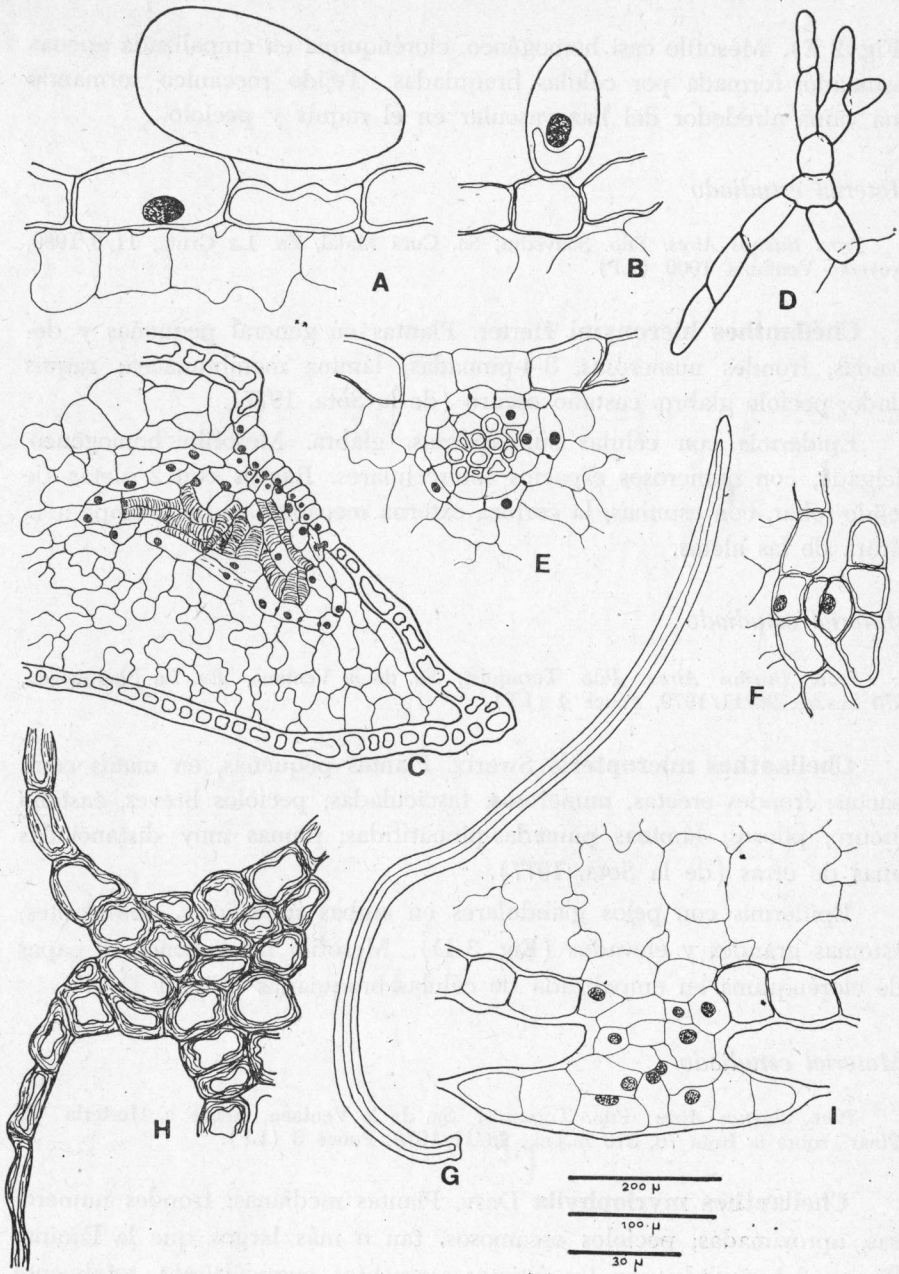
Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Saavedra, Sa. Curá Malal, Cordón Lehman, Ea. La Malvina, 520 m.s.m., 12/3/1980, Proyecto Ventania 996 (LP); Idem Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Ea. Sierras Grandes, Quebrada del Ao. San Bernardo, 410 m.s.m., 15/3/1980, Proyecto Ventania 1034 (LP).

Ctenopteris peruviana (Desv.) Smith. Plantas pequeñas; cespitosas; láminas pinnatifidas a pinnatisectas, membranáceas a coriáceas; pecíolos breves (de la Sota, 1977).

Células epidérmicas con la pared externa y la cutícula muy gruesa (en transcorte); células de la cara adaxial con el eje mayor normal a la superficie de la lámina, estomas grandes (Fig. 3 C); pelos ramificados, vivos en la cara abaxial (Fig. 2 D). Hidatodos en la superficie adaxial.

FIG. 2. — A y B: pelos glandulares de la lámina de *Anemia tomentosa* var. *tomentosa*; C: CT del margen de la pinna de *Blechnum chilense* mostrando traqueidas de reserva y epidermis secretora; D: pelo ramificado de la lámina de *Ctenopteris peruviana*; E: CT de un hidatodo de la lámina de *Ctenopteris peruviana*; F: CT de una escama de la epidermis abaxial de *Elaphoglossum gayanum*; G: pelo simple de la lámina de *Notholaena buchtienii* var. *ventanensis*; H: CT de una escama de la epidermis abaxial de *Notholaena squamosa*; I: CT del pie y base de una escama de la epidermis abaxial de *Polypodium argentinum*. (Aumentos: escala de 30 μ vale para A y B; escala de 100 μ para D, E, F, I y H, y escala de 200 μ para C y G). M. M. Ponce del.



(Fig. 2 E). Mesofilo casi homogéneo, clorénquima en empalizada apenas insinuado, formada por células braquiadas. Tejido mecánico formando una vaina alrededor del haz vascular en el raquis y pecíolo.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Saavedra, Sa. Curá Malal, Ea. La Gruta, 11/3/1980, Proyecto Ventania 1000 (LP).

Cheilanthes hieronymi Herter. Plantas en general pequeñas y delicadas; frondes numerosas, 3-4-pinnadas; lámina membranácea; raquis alado; pecíolo glabro, castaño oscuro (de la Sota, 1977).

Epidermis con células subpilosas, glabra. Mesofilo homogéneo, delgado, con numerosos espacios intercelulares. Raquis con 2 aletas de tejido foliar, con estomas; la corteza externa mecánica se interrumpe a la altura de las aletas.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Ea. La Blanqueada, 575 m.s.m., 26/11/1979, Ponce 4 (LP).

Cheilanthes micropteris Swartz. Plantas pequeñas, en matas compactas; frondes erectas, numerosas, fasciculadas; pecíolos breves, castaño oscuro, pilosos; láminas pinnadas-pinnatífidas; pinnas muy distanciadas unas de otras (de la Sota, 1977).

Epidermis con pelos glandulares en ambas superficies, abundantes; estomas grandes y elevados (Fig. 3 D). Mesofilo heterogéneo, 2 capas de clorénquima en empalizada de células braquiadas (Fig. 1 D).

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, frente a Hostería "El Pinar" sobre la Ruta 76, 370 m.s.m., 26/11/1979, Ponce 3 (LP).

Cheilanthes myriophylla Desv. Plantas medianas; frondes numerosas, aproximadas; pecíolos escamosos, tan o más largos que la lámina; lámina 3-4-pinnada, con los últimos segmentos pequeñísimos, totalmente contraídos; hipofilo con densa cubierta de escamas (de la Sota, 1977).

Epidermis adaxial papilosa, la abaxial con cloroplastos; estomas pequeños y elevados (Fig. 1 E y 3 E). Mesofilo heterogéneo, empalizada laxa, formada por células cortas (Fig. 1 E). Tejido mecánico en el raquis terciario, en la mitad abaxial, zona donde nacen las escamas que cubren el envés de las pinnulas.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Ea. La Blanqueada, 575 m.s.m., 26/11/1979, Ponce 6 (LP).

Elaphoglossum gayanum (Fée) Moore. Plantas pequeñas a medianas; frondes enteras, lanceoladas; pecíolo surcado, con escamas dispersas en la lámina pinnatisecta, herbácea (de la Sota, 1977).

Pared tangencial externa de la epidermis y cutícula muy gruesas; superficie abaxial con escamas pequeñas, dendríticas, poco densas (Figs. 2 F y 3 F). Mesofilo heterogéneo, clorénquima en empalizada de 1 capa de células cilíndricas, largas, clorénquima esponjoso compacto. Pecíolo con 2 aletas laterales de tejido foliar, con estomas.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Co. El Destierro, 850 m.s.m., 30/11/1979, Ponce 12 (LP); Idem, Pdo. Saavedra, Sa. Curá Malal, Ea. La Malvina, 700 m.s.m., 12/3/1980, Proyecto Ventania 998 (LP).

Notholaena buchtienii Rosenst. var. **ventanensis** Weath. Variedad endémica. Plantas pequeñas a medianas; frondes erectas, con pecíolo castaño oscuro y lustroso; lámina pinnado-pinnatífida.

Ambas superficies epidérmicas cubiertas por pelos simples, muy largos, muertos (Fig. 2 G), formando una densa maraña de pelos, los del epifilo son fácilmente desprendibles (Fig. 3 G). Mesofilo heterogéneo, clorénquima en empalizada de células largas y cilíndricas (Fig. 1 F). Tejido mecánico poco desarrollado, se ubica en la zona de la vena media.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, frente a Hostería "El Pinar" sobre la Ruta 76, 370 m.s.m., 26/11/1979, Ponce 2 (LP); Idem, Paraje La Gruta, Quebrada del Dique San Pablo, 500 m.s.m., 15/3/1980, Proyecto Ventania 1022 (LP).

Notholaena squamosa (Gill. ex Hook. et Grev.) Lowe. Plantas pequeñas a medianas; frondes bipinnadas; lámina coriácea; pínulas con haz con pocas escamas piliformes y envés con escamas anchas, aovadas, imbricadamente dispuestas (de la Sota, 1977).

Escamas de células muertas con las paredes gruesas (Fig. 2 H); estomas a nivel o levemente elevados. Mesofilo heterogéneo, con 1-2 capas de clorénquima en empalizada con células cilíndricas y largas. Tejido mecánico en la zona de la vena media.

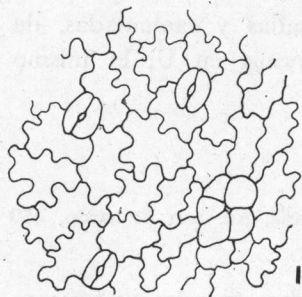
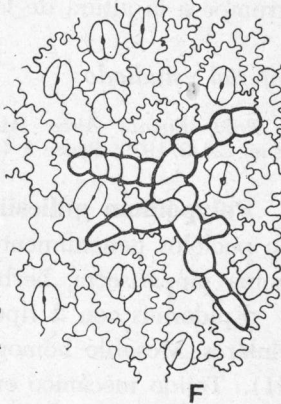
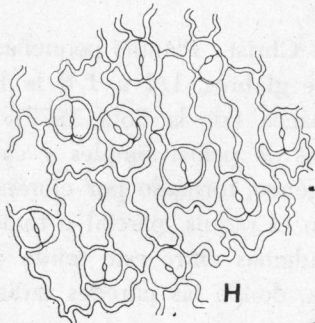
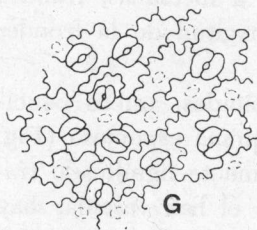
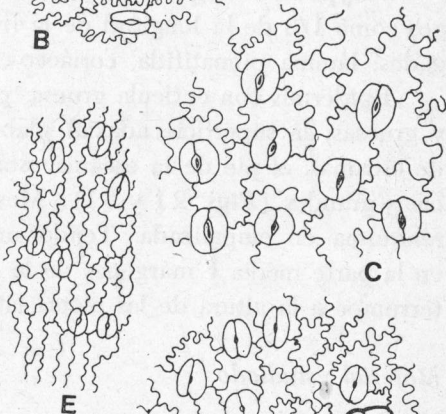
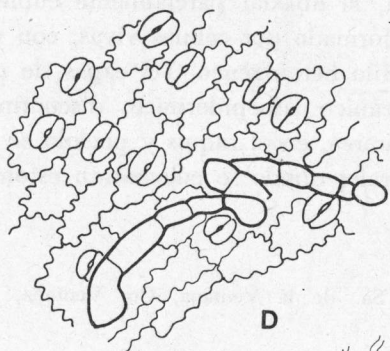
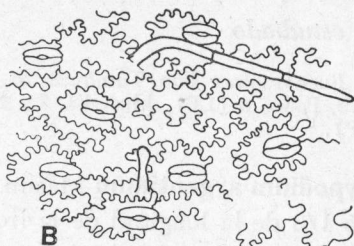
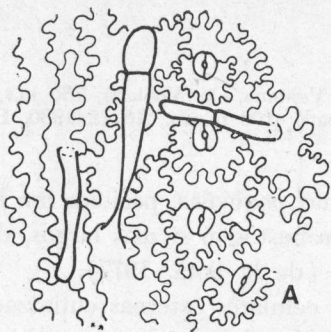
Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Co. El Destierro, 850 m.s.m., 30/11/1979, Ponce 11 (LP).

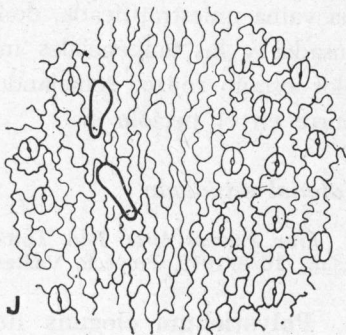
Pellaea ternifolia (Cav.) Link. Plantas pequeñas a medianas; frondes erectas, pecíolos glabros, castaño oscuro, lustrosos; láminas pinnadas, coriáceas (de la Sota, 1977).

Epidermis adaxial con paredes celulares muy gruesas, la externa cutinizada, subpapilosa en transcurso, la abaxial con paredes más delgadas; ambas superficies glabras (Fig. 3 H). Mesofilo heterogéneo, 3-4 capas de empalizada (Fig. 1 G). Tejido mecánico formando una traba en la zona de la vena media, las paredes celulares con taninos.

FIG. 3. — Vista superficial de la epidermis abaxial. A: *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*; B: *Blechnum laevigatum*; C: *Ctenopteris peruviana*; D: *Cheilanthes micropteris*; E: *Cheilanthes myriophylla*; F: *Elaphoglossum gayanum*; G: *Notholaena buchtienii* var. *ventanensis*; H: *Pellaea ternifolia*; I: *Polypodium argentinum* (se observa zona de inserción de una escama); J: *Rumohra adiantiformis*. M. M. Ponce del.



200 μ



Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Co. Ventana, 750 m.s.m., 27/11/1979, Ponce 8 (LP); *Idem* Ea. La Blaqueada, 700 m.s.m., 16/12/1980, Ponce 19 (LP).

Polypodium argentinum Maxon. Plantas pequeñas; pecíolos tan largos como 1/3 de la longitud de la fronde, robustos, o si más largos, delgados; lámina pinnatífida, coriáceo-carnosa (de la Sota, 1977).

Epidermis con cutícula gruesa, paredes celulares externas cutinizadas y gruesas; la superficie adaxial glabra, la abaxial parcialmente cubierta de escamas, el pie de la escama está formado por células vivas, con núcleos grandes (Figs. 2 I y 3 I). Mesofilo heterogéneo, 1-2 capas de clorénquima en empalizada. Tejido mecánico subepidérmico, discontinuo, en la parte media y márgenes de la lámina, en el raquis y pecíolo se interrumpe a la altura de las aletas laterales donde se encuentran estomas.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Co. Ventana, 850 m.s.m., 23/3/1979, Ponce 1 (LP).

Polypodium gilliesii Christ. Plantas pequeñas a medianas; frondes con pecíolos generalmente glabros, 1/2 a 1/6 la longitud de la fronde; lámina pinnatisecta, herbácea (de la Sota, 1977).

Epidermis con 2 tipos de pelos: simples y capitados, ambos paucicelulares. Mesofilo homogéneo, formado por clorénquima esponjoso (Fig. J H). Tejido mecánico en el raquis, parcial o totalmente lignificado trabando al haz vascular, además entre este tejido y el haz vascular hay una vaina uniestratificada, donde las paredes radiales están un poco engrosadas y las tangenciales internas muy engrosadas y canaliculadas, de color castaño rojizo, semejando una falsa endodermis en U; lo mismo ocurre en el pecíolo.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Ao. San Bernardo, 450 m.s.m., 16/3/1979, Proyecto Ventania 726 (LP).

Polystichum elegans Remy. Plantas grandes; frondes numerosas, arrosetadas, bipinnadas; pecíolos breves (Capurro, 1968).

Epidermis glabra con las paredes celulares externas cutinizadas y engrosadas; sin indumento. Mesofilo con 1 capa de clorénquima en empalizada; las células del clorénquima esponjoso son alargadas con el eje mayor paralelo a la superficie foliar. Tejido mecánico trabando al haz vascular.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Co. Ventana, 800 m.s.m., 27/11/1979, Ponce 9 (LP).

Rumohra adiantiformis (Forst.) Ching. Plantas grandes; lámina 3-pinnada, coriácea; raquis principal con escamas; pecíolo casi tan largo como la lámina (Capurro, 1968).

Ambas epidermis con micropelos unicelulares en escasa densidad (Fig. 3 J). Mesofilo heterogéneo, empalizada poco desarrollada, con células cortas, clorénquima esponjoso compacto, con células alargadas horizontalmente (Fig. 1 E). Tejido mecánico en la zona de las venas principales y vaina mecánica uniestratificada con las paredes desigualmente engrosadas, rodeando al haz vascular.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Ea. Sierras Grandes, Quebrada del Ao, San Bernardo, 410 m.s.m., 15/3/1980, Proyecto Ventania 1035 (LP).

Woodsia montevidensis (Spreng.) Hieron. Plantas pequeñas a grandes; frondes fasciculadas, pecíolo pardo-amarillento, quebradizo, más breve que la lámina; lámina pinnada a bipinnada, membranácea a cartácea (de la Sota, 1977).

Ambas epidermis con pelos simples pluricelulares, vivos y pelos glandulares, paucicelulares, capitados. Mesofilo heterogéneo, clorénquima en empalizada de 1 capa de células braquiadas. Haz vascular protegido por tejido parcialmente lignificado.

Material estudiado

Prov. Buenos Aires: Pdo. Tornquist, Sa. de la Ventana, Ea. La Blanqueada, 575 m.s.m., 26/11/1979, Ponce 5 (LP); Idem, quebrada frente al Co. Ventana al sur de la Ruta 76, 500 m.s.m., 17/12/1980, Ponce 30 (LP).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Las especies estudiadas pudieron reunirse en grupos definidos por su Índice de Resistencia a la Sequía (IRS):

A) Especies con IRS alto: Los roquedales de exposición N y E están caracterizados por la presencia y abundancia de *Notholaena buchtienii* var. *ventanensis* (9.0), (Frangi, 1979), que puede encontrarse acompañada por helechos como *Notholaena squamosa* (9.0), *Cheilanthes micropteris* (8.0) y *Cheilanthes myriophylla* (7.5), (Gráfico 1). En estos hábitats con sequías periódicas y muy insolados, las rocas por acción de los agentes atmosféricos se alteran y mezclan con el material edáfico. Este tipo de suelo puede drenar rápidamente y se vuelve seco, siendo al mismo tiempo caliente. A las plantas que se instalan en estos suelos se las llama xerotermófitas (Rejnmek, 1971).

Los helechos nombrados son en general plantas pequeñas a medianas, con la superficie fotosintética reducida y las pinnas o segmentos contraídos. *Notholaena buchtienii* var. *ventanensis* presenta una densa cubierta de pelos largos y muertos en ambas epidermis y como *Cheilanthes micropteris* posee frondes erectas. *Notholaena squamosa* y *Cheilanthes myriophylla* tienen la cara abaxial totalmente cubierta con escamas y la adaxial con escamas piliformes o pelos en menor densidad. La frecuencia estomática es alta en las especies de este grupo, especialmente en *N. squamosa* y *C. myriophylla*. El clorénquima en empalizada constituye el 50% del mesófilo en *N. buchtienii* var. *ventanensis*, *N. squamosa* y *C. micropteris*. Hay una reducción general del tamaño de las células de la lámina y pecíolo. El tejido mecánico de estas partes de la planta contiene taninos. Además ambos géneros *Notholaena* y *Cheilanthes* han sido indicados como reviviscentes por Walter y Stadelmann (1968).

Otra especie perteneciente a este grupo es *Pellaea ternifolia* (9.0), pero crece en fisuras y está presente en todos los roquedales (Gráfico 1). Es un helecho pequeño, de frondes erectas, superficie fotosintética redu-

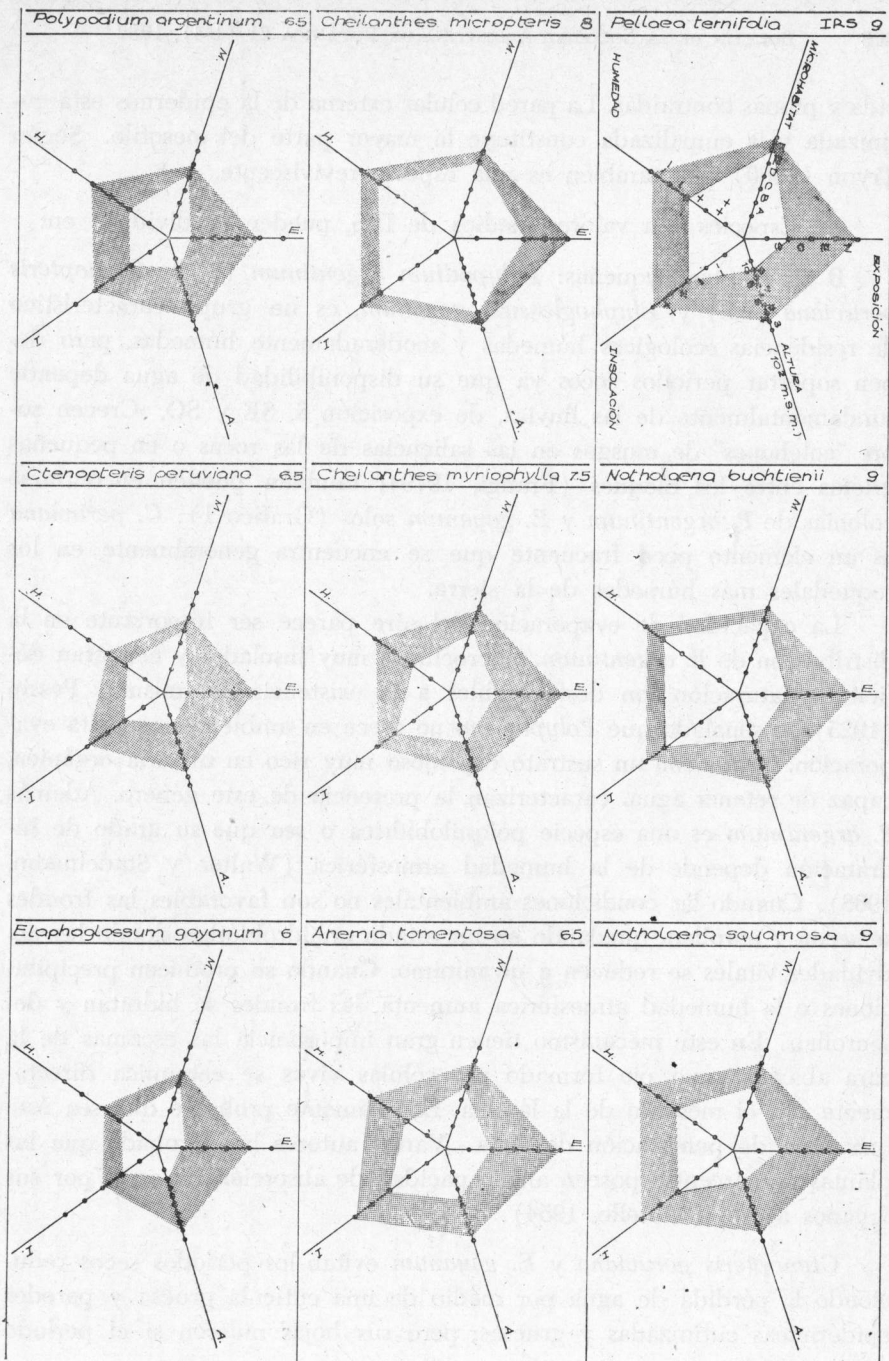


GRÁFICO 1

cida y pinnas contraídas. La pared celular externa de la epidermis está cutinizada y la empalizada constituye la mayor parte del mesofilo. Según Tryon (1960) ésta también es una especie reviviscente.

B) Especies con valores medios de IRS, pueden subdividirse en:

B 1) Plantas pequeñas: *Polypodium argentinum* (6.5), *Ctenopteris peruviana* (6.5) y *Elaphoglossum gayanum*, es un grupo característico de residencias ecológicas húmedas y moderadamente húmedas, pero deben soportar períodos secos ya que su disponibilidad de agua depende fundamentalmente de las lluvias, de exposición S, SE y SO. Crecen sobre "colchones" de musgos en las saliencias de las rocas o en pequeñas grietas entre los bloques (Frangi, 1979); también pueden encontrarse colonias de *P. argentinum* y *E. gayanum* solos (Gráfico 1). *C. peruviana* es un elemento poco frecuente que se encuentra generalmente en los roquedales más húmedos de la sierra.

La capacidad de evaporación del aire parece ser importante en la distribución de *P. argentinum*. Microclimas muy insolados y con gran déficit de saturación son desfavorables a la existencia del mismo. Pessin (1925) ha señalado que *Polypodium* no crece en ambientes con alta evaporación. Sitios con un sustrato esponjoso muy rico en materia orgánica, capaz de retener agua, caracterizan la presencia de este género. Además *P. argentinum* es una especie poiquilohídrica o sea que su grado de hidratación depende de la humedad atmosférica (Walter y Stadelmann, 1968). Cuando las condiciones ambientales no son favorables las frondes se secan y enrollan, quedando en un estado anhidrobiótico donde las actividades vitales se reducen a un mínimo. Cuando se producen precipitaciones o la humedad atmosférica aumenta, las frondes se hidratan y desenrollan. En este mecanismo tienen gran importancia las escamas de la cara abaxial, cuyo pie formado por células vivas se comunica directamente con el mesofilo de la lámina. Es altamente probable que sea ésta una zona de penetración de agua. Varios autores han probado que las plantas reviviscentes poseen alta capacidad de absorción de agua por sus órganos aéreos (Morello, 1954).

Ctenopteris peruviana y *E. gayanum* evitan los períodos secos reduciendo la pérdida de agua por medio de una cutícula gruesa y paredes epidérmicas cutinizadas y gruesas; pero sus hojas mueren si el período seco se prolonga.

B 2) Plantas mayores: *Anemia tomentosa* var. *tomentosa* (6.5), *Woodsia montevidensis* (6.0) y *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* (6.0); la primera presente con más frecuencia en los hábitats que ocupan las especies nombradas en A; en cambio las otras dos son helechos abundantes y frecuentes que crecen en grietas e interbloques a distintas alturas y en roquedales de cualquier orientación (Gráfico 2). En *W. montevidensis* las dimensiones y el grado de división de la lámina es muy variable; en microhábitats húmedos y frescos se hallan ejemplares de gran porte. Las tres especies son elementos con caracteres mesomorfos cuyas frondes mueren durante los períodos de déficit de agua y bajas temperaturas. Entre estos caracteres se encuentran los pelos vivos, simples y glandulares; Shields (1950) expresa que el valor adaptativo de los pelos varía de acuerdo a si son vivos y transpiran o si son muertos y forman una cubierta protectora que reduce la evaporación, por esta razón la densidad de pelos vivos no se incluyó en el cálculo para obtener el IRS. La pequeña diferencia en el valor del IRS de *A. tomentosa* var. *tomentosa* refleja su mayor tolerancia a hábitats más rigurosos, con sustratos pedregosos que escurren rápidamente e insolados; donde las otras dos especies son menos abundantes.

C) En este grupo se incluye a dos especies con IRS medios: *Rumohra adiantiformis* (6.0) y *Polystichum elegans* (5.5) y una con IRS bajo: *Blechnum chilense* (4.5). La razón por la que se agruparon es que estas especies aparecen juntas en numerosas oportunidades, bajo las mismas condiciones ambientales: roquedales altos y abruptos, húmedos a perhúmedos, frescos y sombríos (Gráfico 2). Estos helechos aunque pueden encontrarse a baja altura, forman comunidades después de los 750 m.s.m.; *R. adiantiformis* también crece sola formando grandes poblaciones en sitios expuestos a la radiación solar directa, aunque siempre húmedos, a baja altura, lo mismo que *P. elegans* pero éste con menor cantidad de individuos y a mayor altura que el anterior; en cambio *B. chilense* es marcadamente higrófito, creciendo casi siempre en sitios permanentemente saturados (perhúmedos) (Gráfico 2). Estos helechos son plantas de gran porte, poseen láminas con superficie fotosintética grande, gruesas y coriáceas, resistentes a los vientos de las alturas. No tienen indumento protector, la densidad estomática es alta y en *B. chilense* y *P. elegans* el tamaño de los estomas es relativamente grande; en este caso

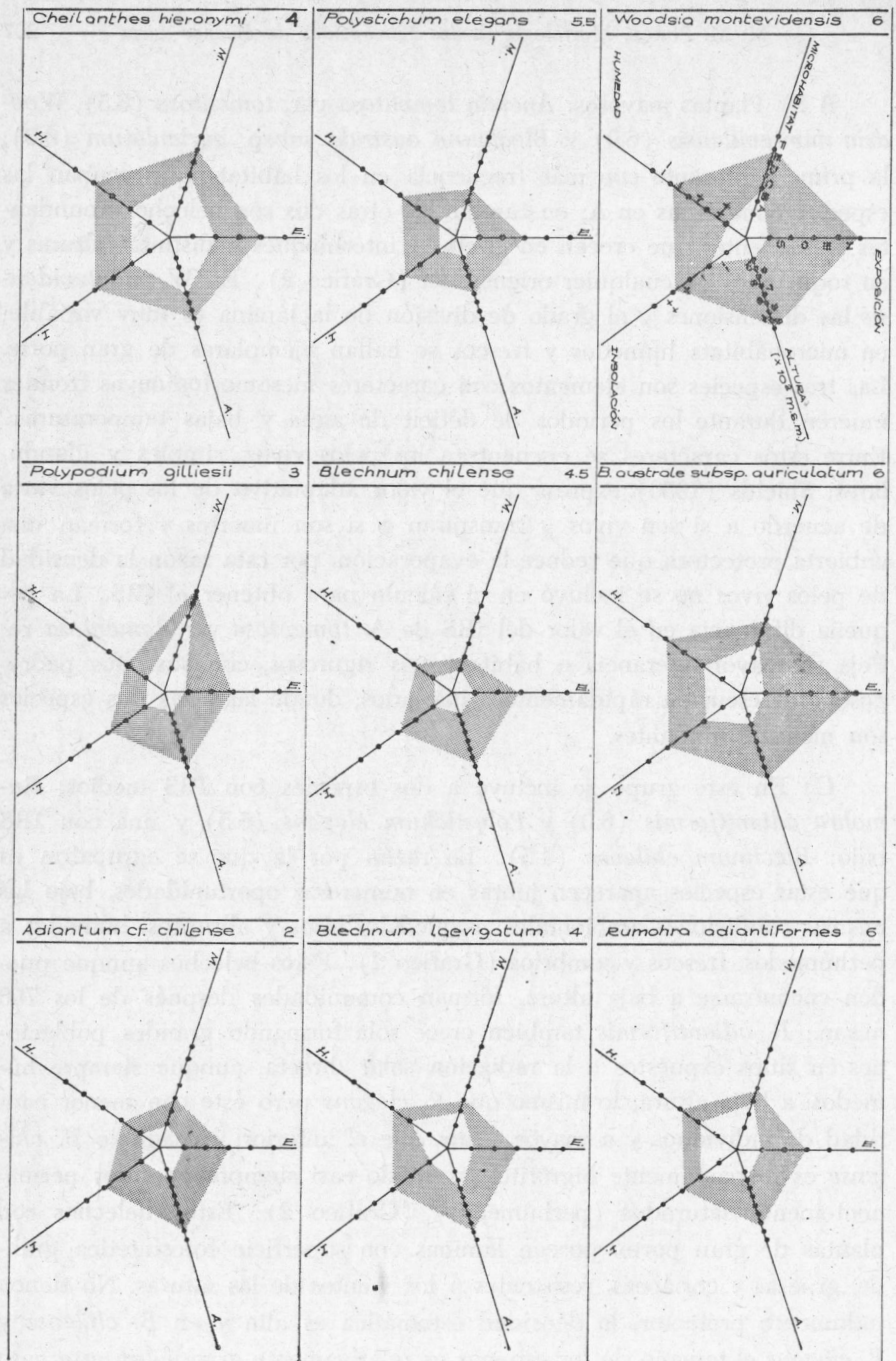


GRÁFICO 2

el valor indicador de adaptación a la aridez del número de estomas parece poco claro, no obstante este carácter es de interés asociado al tamaño de aquéllos. Según Cintron (1970) ésto facilita el intercambio gaseoso en condiciones de alta presión de vapor; como es posible que ocurra en la sierra, donde la nubosidad y las precipitaciones aumentan con la altura. *B. chilense* es el de cutícula más delgada y además lleva hidatodos en el margen de las pinnas.

D) Especies con IRS bajo, pueden subdividirse en:

D 1) *Cheilanthes hieronymi* (4.0), se distribuye ampliamente en roquedales bajos y suelos serranos, protegido por gramíneas y otras hierbas o por las piedras (Gráfico 2). Las plantas son pequeñas, delicadas, con lámina membranacea y varias veces divididas (3-4). Epidermis con paredes celulares delgadas, con cloroplastos, densidad estomática baja, mesófilo de la lámina y de las expansiones laminares del raquis con clorenquima esponjoso, otorgándole una mayor superficie de intercambio gaseoso. Algunas de estas características indicadoras de una baja adaptación a secos pueden ser las razones por las cuales los ejemplares de *C. hieronymi* que crecen en sitios más expuestos son pequeños. Pero como pertenece a un género poiquilohídrico (Walter y Stadelmann, 1968), es posible que posea cierta reviviscencia que le permita sobrevivir durante las sequías periódicas. Probablemente un estudio más exhaustivo y orientado hacia otros caracteres morfológicos cambie el "status" de esta especie.

D 2) *Blechnum laevigatum* (4.0), *Polypodium gilliesii* (3.0) y *Adiantum* cf. *chilense* (2.0), estos helechos tienen en común que crecen generalmente en sitios protegidos de la radiación solar directa (Gráfico 2). *Blechnum laevigatum*, comunmente representado por pocos individuos, acompañando a *B. australe* subsp. *auriculatum*, crece sobre el suelo debajo de aleros, en cuevas e interbloques, moderadamente húmedos a húmedos; *P. gilliesii* es una especie poco frecuente, crece en fisuras sobre las paredes rocosas de cuevas o en lugares del roquedal con filtraciones de agua; *A. cf. chilense* junto con otras especies del género aparece en cuevas y aleros, húmedos, tanto en la parte baja como alta de la sierra. Las tres especies son plantas medianas, pero *A. cf. chilense* puede alcanzar tamaño considerable, poseen lámina membranacea a herbacea, del-

gada, cutícula fina, densidad estomática baja, mesofilo homogéneo con grandes espacios intercelulares, epidermis con cloroplastos, entre otros caracteres. En *A. cf. chilense* las pínulas se disponen formando estratos casi paralelos, de tal manera que puedan captar la mayor cantidad de luz. La epidermis es papilosa en ambas caras, en el lado interno se concentran los cloroplastos (Fig. 1 A). Friend (1974) expresa que las adaptaciones morfológicas a la baja intensidad lumínica incluyen un aumento en el contenido de clorofila, del área foliar y una reducción en el grosor de la lámina. En esta última especie puede ocurrir que no exista mesofilo, entonces la epidermis cumple la triple función de protección, producción y transporte de las sustancias elaboradas a las venillas (Wylie, 1948-49).

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a los Dres. Elías R. de la Sota y Jorge L. Frangi por la dirección de este trabajo, al Museo de Ciencias Naturales de La Plata por brindarme sus instalaciones como lugar de trabajo, a la Comisión de Investigaciones Científicas de la Pcia. de Buenos Aires por el otorgamiento de las becas que me permitieron realizarlo y a mis colegas y amigos por su apoyo y colaboración de siempre.

BIBLIOGRAFIA

- BOWER, F. O. 1923-28. *The Ferns*, 3 vol. Cambridge.
- CAPURRO, R. H. 1968. Pteridophyta. En A. Cabrera, *Flora de la Pcia. de Buenos Aires*. Colección Científica INTA 4(1): 123/246.
- CINTRON, G. 1970. Variation in size and frequency of stomata with altitude in Luquillo Mountains. En H. T. Odum and R. F. Pigeon (Eds.), *A Tropical Rain Forest* U. S. Dept. Commerce, Springfield, Virginia. Pp H: 133-136.
- EVENARI, M. 1949. Ecología de las plantas de desierto. *Revista Argent. Agron.* 16 (3): 121-148.
- FOSTER, A. S. 1934. The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissue. *Stain Technol.* 9: 91-92.
- FRANGI, J. L. 1979. *Fitosociología de la Sierra de la Ventana*. Informe preliminar, CIC, Buenos Aires.
- LEVITT, J. et al. 1960. Some problems in drought resistance. *Bull. Res. Council Israel* 8D: 173-180.
- MORELLO, J. 1954. Ecología de una planta reviviscente de la caatinga. *Revista Brasil. Biol.* 14(1): 83-108.

- PESSIN, L. J. 1925. An ecological study of resurrection-fern *Polypodium polypodioides* as an epiphyte in Mississippi. *Ecology* 6(1): 17-38.
- REJNMEK, M. 1971. Ecological meaning of the termal behavior of rocks. *Flora* 160: 527-561.
- SHIELDS, L. M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16(8): 399-447.
- SOTA, E. R. de la. 1967. Composición, origen y vinculaciones de la flora pteridológica de las Sierras Australes de Buenos Aires (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 11(2-3): 105-139.
- 1973. La distribución geográfica de las Pteridófitas en el cono sur de América meridional. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15(1): 23-34.
- 1977. Pteridófitas. En A. Cabrera, *Flora de la Provincia de Jujuy*, R. A. Col. Científica INTA 13(2): 1-275.
- TRYON, R. M. 1960. The ecology of Peruvian ferns. *Amer. Fern. J.* 50(1): 46-55.
- WALTER, H. and E. STADELMANN. 1968. The physiological prerequisites for the transition of autotrophic plants from water to terrestrial life. *Bioscience* 18(7): 624-701.
- WYLIE, R. B. 1948. The dominant role of the epidermis in leaves of *Adiantum* sp. *Amer. J. Bot.* 35: 465-473.
- 1949. Variations in leaf structure among *Adiantum pedatum* plants growing in rock cavern. *Amer. J. Bot.* 36: 282-287.