

## PROTUBERANCIAS INTERCELULARES PÉCTICAS EN ESPECIES NEOTROPICALES DE *MARATTIA* (MARATTIACEAE- PTERIDOPHYTA)

MARÍA DEL CARMEN LAVALLE<sup>1</sup>, ADRIANA MENGASCINI<sup>1</sup> y MÓNICA RODRÍGUEZ<sup>1</sup>

**Summary:** Intercellular pectic protuberances in neotropical species of *Marattia* (Marattiaceae-Pteridophyta). Intercellular pectic protuberances (IPP) found in mesophyll cells of neotropical species of *Marattia* were studied with SEM. The IPP were examined to determine if they could provide diagnostic characters. Morphologically, three major types are described: pectic warts, filaments and connections (strands). The use of morphological variation with taxonomic character is useful as a complement of other sporophyte traits.

**Key words:** *Marattia*, neotropic, intercellular pectic protuberances.

**Resumen:** Las protuberancias intercelulares pécticas (PIP) presentes en las células del mesofilo de especies neotropicales de *Marattia* fueron estudiadas con MEB. Morfológicamente se encontraron 3 tipos principales: verrugas, filamentos y conexiones pécticas. El uso de su variación morfológica con carácter taxonómico resulta de utilidad como complemento de otros rasgos del esporófito.

**Palabras clave:** *Marattia*, neotrópico, protuberancias intercelulares pécticas.

### INTRODUCCIÓN

La familia Marattiaceae (Bercht. & J. S. Presl) está integrada por unos pocos géneros vivientes. Rolleri *et al.* (2003) reconocieron cinco géneros, tres de ellos paleotropicales, *Angiopteris* Hoffm., *Archangiopteris* Christ & Giesenh. y *Christensenia* Maxon; uno neotropical, *Danaea* J. E. Smith y un género pantropical, *Marattia* Sw. Smith *et al.* (2006) consideraron cuatro, ya que incluyen a *Archangiopteris* dentro de *Angiopteris*; mientras que Christenhusz (2007) reconoció seis, separando a *Macroglossum* Copel., sinonimizado como *Angiopteris* por los otros autores previamente mencionados.

El género *Marattia* incluye unas 8-10 especies en el paleotrópico (Rolleri *et al.*, 2001) y 7 especies en el neotrópico (Lavalle, 2003a), aunque Christenhusz (2007) reconoce 8, ya que separa *M. chiricana* Maxon de *M. interposita* Christ (especies sinonimizadas previamente por Lavalle, 2003a).

Los esporófitos de *Marattia* son grandes, de hasta 4-5 m de altura, con rizomas desnudos, subterráneos y erguidos; frondas con gruesos

estípites que representan aproximadamente la mitad de la longitud total de las frondas, y láminas deltoideas, monomórficas, 2-pinnadas a 4-pinnadas. Las estructuras esporógenas están formadas por 16-20 eusporangios fusionados en sinangios que producen numerosas esporas monoletes.

Para *Marattia* los siguientes caracteres son diagnósticos a nivel específico: división de la lámina; contornos, tamaños y tipos de ápices de pinnúlas; patrones de venación; modelos epidérmicos de epifilos e hipofilos, ausencia/presencia de idioblastos epidérmicos; forma, contorno, tamaño y posición del hilio de los granos de almidón; ausencia/presencia y morfología de las paráfisis; tipos de micro-ornamentación y macro-ornamentación de exosporios y perisporios (Lavalle, 2003b, 2005a, 2005b, 2007; Lavalle & Mengascini, 2007).

Las protuberancias intercelulares pécticas (PIP) son proyecciones de la pared primaria hacia los espacios intercelulares, de composición química péctica. Estas estructuras han sido descritas bajo diferentes nombres, tales como proyecciones microscópicas (Hill y Camus, 1986) o microproyecciones (Rolleri, 1993), considerándose aquí el equivalente en español al *intercellular pectic protuberances* propuesto por Potgieter & van Wyk

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Naturales y Museo. UNLP

(1992), también utilizado en trabajos más recientes como el de Prada & Rolleri (2005).

Si bien el desarrollo más común y abundante de estas protuberancias se da en las células del mesofilo, las PIP presentan una amplia distribución en cuanto a órganos y tipos de tejidos, así como en relación a taxa, preferencias ecológicas y distribución geográfica de las plantas que las presentan. Han sido encontradas en mesofilos en Icacinaceae (Potgieter & Van Wyk, 1992); hipodermis de hojas en Cannaceae (Ciciarelli, 2007); parénquima de estípites y frondas en Blechnaceae (Rolleri & Prada, 2006); células de los diafragmas de microfílos en Isoetaceae (Prada & Rolleri, 2005); células del parénquima cortical en Aspleniaceae (Leroux *et al.*, 2007); parénquima en empalizada de mesofilos y parénquima secretor de nectarios florales en Fabaceae (Sousa Paiva & Rodrigues Machado, 2008); entre otros.

Con respecto a la morfología de las PIP en Marattiales, Rolleri *et al.* (1999) las clasificaron en tres tipos: verrugas, filamentos y conexiones pécticas. Las verrugas son protuberancias esféricas, bulbiformes, claviformes, cónicas o fungiformes, sésiles o pedunculadas, con base corta cilíndrica o cónica ensanchada. Las conexiones son enlaces de disposición irregular, no escalariformes, que se extienden entre paredes celulares opuestas, uniendo células entre sí. Los filamentos son protuberancias digitiformes o columnares, rectas y cilíndricas o curvas, generalmente con base cilíndrica recta, que no llegan a conectar células opuestas.

Con respecto a la función de las PIP, se ha mencionado su participación en la regulación hídrica pasiva del mesofilo (Frey-Wyssling, 1976), su aporte al transporte apoplástico a través del aumento de la superficie de absorción de la pared celular (Rolleri *et al.*, 1999) y su posible funcionamiento como fuente de almacenamiento de carbohidratos de pared para la resíntesis y respiración (Brinson & Dey, 1985).

El desarrollo de las PIP ha sido explicado a través de dos ontogenias diferentes, considerando mecanismos opuestos. Por un lado, Potgieter & van Wyk (1992) propusieron que se trataría de residuos de la laminilla media al formarse los espacios intercelulares, durante el desarrollo de los tejidos. Por su parte, Hill & Camus (1986) explicaron su desarrollo por depositación de capas sucesivas de materiales, después de la formación de la pared celular.

Los trabajos más antiguos en Marattiaceae en relación con estas protuberancias son los de de Vriese

& Harting (1853), quienes las mencionaron por primera vez para *Christensenia*; los de Luersen (1873) y Schenck (1886), que citan filamentos para *M. laevis* J. E. Smith y *M. laxa* Kunze; y el de Kühn (1889) que describe verrugas para *M. alata* Sw. y filamentos para *M. fraxinea* Sm. Un siglo después, Carr & Carr (1975) publicaron el primer estudio con microscopía electrónica de barrido (MEB) que incluyó a *Angiopteris evecta* (G. Forst.) Hoffm. Hill & Camus (1986) ilustraron las PIP en *C. aesculifolia* (Blume) Maxon y *A. smithii* (Campbell) Rac. y analizaron su composición química; y Rolleri (1993) observó filamentos mezclados con algunas verrugas en *Christensenia*.

Las PIP están presentes en todos los géneros de la familia Marattiaceae (Rolleri *et al.*, 2003); estas autoras encontraron combinaciones, densas o esparcidas, de los tres tipos de PIP en todos los géneros, si bien se destaca el predominio de uno u otro tipo. Así, en distintas especies de *Angiopteris*, se encontraron verrugas, esparcidas o densamente dispuestas como único tipo de PIP, o mezcladas con conexiones aisladas cortas o con filamentos aislados, cortos y gruesos (Rolleri *et al.*, 1999). Las mismas autoras analizaron además algunas especies paleotropicales y neotropicales de *Marattia*, y describieron verrugas, conexiones pécticas y filamentos, con predominio de éstos, en *M. fraxinea* y *M. sylvatica* Blume; con predominio de verrugas en *M. wernerii* Ros., verrugas solamente en *M. laevis* y *M. laxa*; y verrugas y conexiones, en *M. interposita*. Posteriormente, Mengascini (2002) describió para *Archangiopteris* filamentos cortos y capitados o agudos, conexiones escasas o ausentes y verrugas; mientras Rolleri (2004) observó para *Danaea* escasas verrugas, conexiones y filamentos largos y enmarañados muy característicos, rasgo poco frecuente en la familia.

En este trabajo se han analizado las PIP en las siete especies neotropicales de *Marattia*, aportando nuevos datos sobre las variaciones de su morfología, con el fin de evaluar su implicancia taxonómica y poner a prueba el valor diagnóstico de su variación morfológica, en la delimitación de las especies ya conocidas por otros caracteres foliares externos (Lavalle, 2005a) e internos (Lavalle, 2007). Las especies estudiadas fueron: *M. alata*, *M. cicutifolia* Kaulf., *M. excavata* Underw., *M. interposita*, *M. laevis*, *M. laxa* y *M. weinmanniifolia* Liebm.

## MATERIAL Y METODOS

### *Material estudiado*

Se utilizó material de los siguientes herbarios: F, GH, IJ, LP, MICH, MO, NY, SI y US, citados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990).

*Marattia alata* Sw. CUBA. *Oriente*. Slopes of La Bayamesa, crest of the Sierra Maestra near Aserradero San Antonio de los Cumbres, Morton 9302 (US). JAMAICA. Morce's Gap: Harris 7217 (F, IJ, NY). Portland Gap: Orcutt 5143 (F, GH, MICH, NY). St. Andrew Parish: trail from Cinchona to Morce's Gap, Evans 2475 (LP).

*Marattia cicutifolia* Kaulf. BRASIL. *Río de Janeiro*. Itatiaia, Picada Nova, Maromba, Brade 17242 (F). Near Rio de Janeiro, U. S. South Pacific Exploring Expedition 2 (US). Corcovado, Brade 8547 (NY). Parque Nacional da Tijuca, trilha do Bico do Papagaio, Ribeiro 451 (NY). Tijuca, Brade 12554 (LP). Pico de Papagaio, Brade 8585 (NY).

*Marattia excavata* Underw. COSTA RICA. *Alajuela*. Viento Fresco, Standley & Torres 47864 (GH). Zarcero entre Guachipelín y el Volcán de La Vieja, Brenes 15547 (F). GUATEMALA. *Alta Verapaz*. Wet forest near Tactic, above the bridge across Rio Frío, P. Standley 90450 (F, US). *Baja Verapaz*. Below Patal, Standley 90950 (F). HONDURAS. *Morazán*. Montaña La Tigra, SO de San Juancito, Molina R. 10657 (F); drainage of the Rio Yeguaré, Williams & Molina 17368 (F, GH). Cerro de Uyuca, La Labranza and vicinity, Standley 20672 (NY); near summit San Juancito mountains, Williams 17435 (US). NICARAGUA. *Matagalpa*. Cordillera Dariense between Santa Lastenia and Disparate de Poder, Molina 30483 (F).

*Marattia interposita* Christ. COSTA RICA. *Puntarenas*. Along Rio Guacimal below Lechería, Hammel & Trainer 13814 (MO). Ca. 40 km N of Interamerican Highway, Mickel 3582 (LP, NY); Monteverde Cloud Forest Reserve, along Bosque del Rio and Bosque Eterno trails, Moran *et al.* 5829 (NY). PANAMÁ. *Chiriquí*. Humid forest around Los Siguan Camp, Maxon 5424 (NY, US). Boquete, Bajo Chorro, Davidson 264 (F).

*Marattia laevis* J. E. Smith. ARGENTINA.

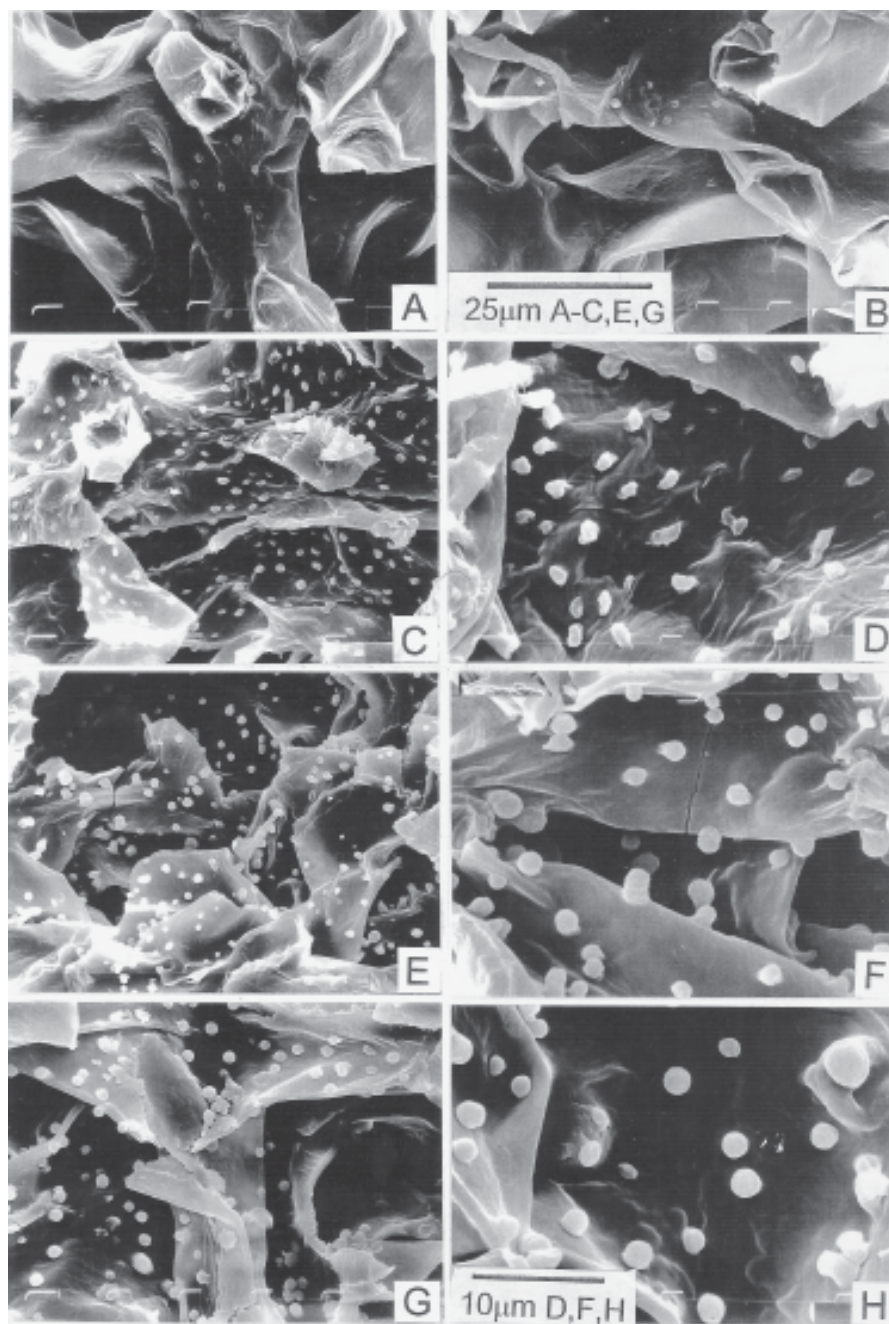
*Misiones*. Gral. M. Belgrano, ruta Nac. 101, Salto Andresito, Guaglianone *et al.* 2975 (SI). BRASIL. *Río Grande do Sul*. Morro do Pedreira, Sehnem 955 (GH). Santa Cruz, Rosenstock 71 (SI). COLOMBIA. *Antioquia*. Jardín, Alto de Ventana, 15 km SO de Jardín en la vía a Riosucio, Callejas *et al.* 3939 (MO, NY, US). ECUADOR. *Carchi*. Cerro Golondrinas, upper Rio Gualpí watershed, Boyle & Hibbs 2354 (MO). PANAMÁ. *Chiriquí* 6 km NE of Boquete, along trail between north fork of Rio Palo Alto and Cerro Pate Macho, Smith 2354 (MICH, NY). PERÚ. *Huánuco*. Churubamba, Mount Santo Toribio, trail Puente Durand to Éxito, Mexia 8250 (F, GH, MICH, NY, US).

*Marattia laxa* Kunze. MÉXICO. *Oaxaca*. Teotitlán, 26-29 km NE of Teotitlán del Camino, vicinity of pass at Puerto Soledad, Mickel & Hellwig 4117 (NY). *Puebla*. Curva de los Millones, near Teziutlan, Riba 299 (GH). *Veracruz*. Tlalnelhuayocan, 1 km al Norte de Rancho Viejo, sobre el Río Pixquiac, Márquez *et al.* 850 (NY). Xico, pequeña cañada entre Tonalaco y Oxtlapa, Cházaro & Hernández 4037 (F, GH, MICH, US).

*Marattia weinmannifolia* Liebm. GUATEMALA. *Alta Verapaz*. Near Cobán, Tuerckheim II.2094 (MICH y US). Good wet mixed forest along Rio Cobán about 5 km southeast of Tactic, Williams *et al.* 40692 (F, GH, NY). MÉXICO. *Guerrero*. Galeana, Teotepec, Hinton *et al.* 14308 (GH, NY, US). Chichihualco, 2 km al N de Yerba Santa, Lorea 2109 (F). *Querétaro*. Landa: 1 km al Poniente de El Humo, Hiram Rubio 1838 (F).

### *Métodos*

Para la observación de las PIP con microscopio óptico, se realizaron cortes transversales de pínulas o pinnúlulas; los mismos se diafanizaron y colorearon con azul de Toluidina. Para estudiarlas con MEB se montaron pequeños fragmentos sobre cinta adhesiva de doble faz y se metalizaron con oro en capa fina, con un metalizador Jeol JFC- 1100. Las PIP se observaron y fotografiaron en áreas de rotura natural de las pínulas o pinnúlulas, con un microscopio Jeol JSM- T100, en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Los aumentos usados fueron: x 2000 (15 kvol) para fotos panorámicas del mesofilo y x 5000 (15 kvol) para detalles de las PIP.



**Fig. 1.** Protuberancias intercelulares pécticas en especies de *Marattia*: verrugas y conexiones. **A-B:** verrugas aisladas en *M. weinmanniifolia* de México, Hiram Rubio 1838 (F); **C-D:** verrugas cilíndricas pequeñas en *M. alata* de Jamaica, Orcutt 5143 (MICH); **E-F:** verrugas cilíndricas grandes y escasas conexiones aisladas gruesas en *M. laevis* de Perú, Mexía 8250 (MICH); **G-H:** verrugas esféricas grandes en *M. excavata* de Guatemala, Standley 90450 (US). **A-C, E, G** x 2000; **D, F, H** x 5000.

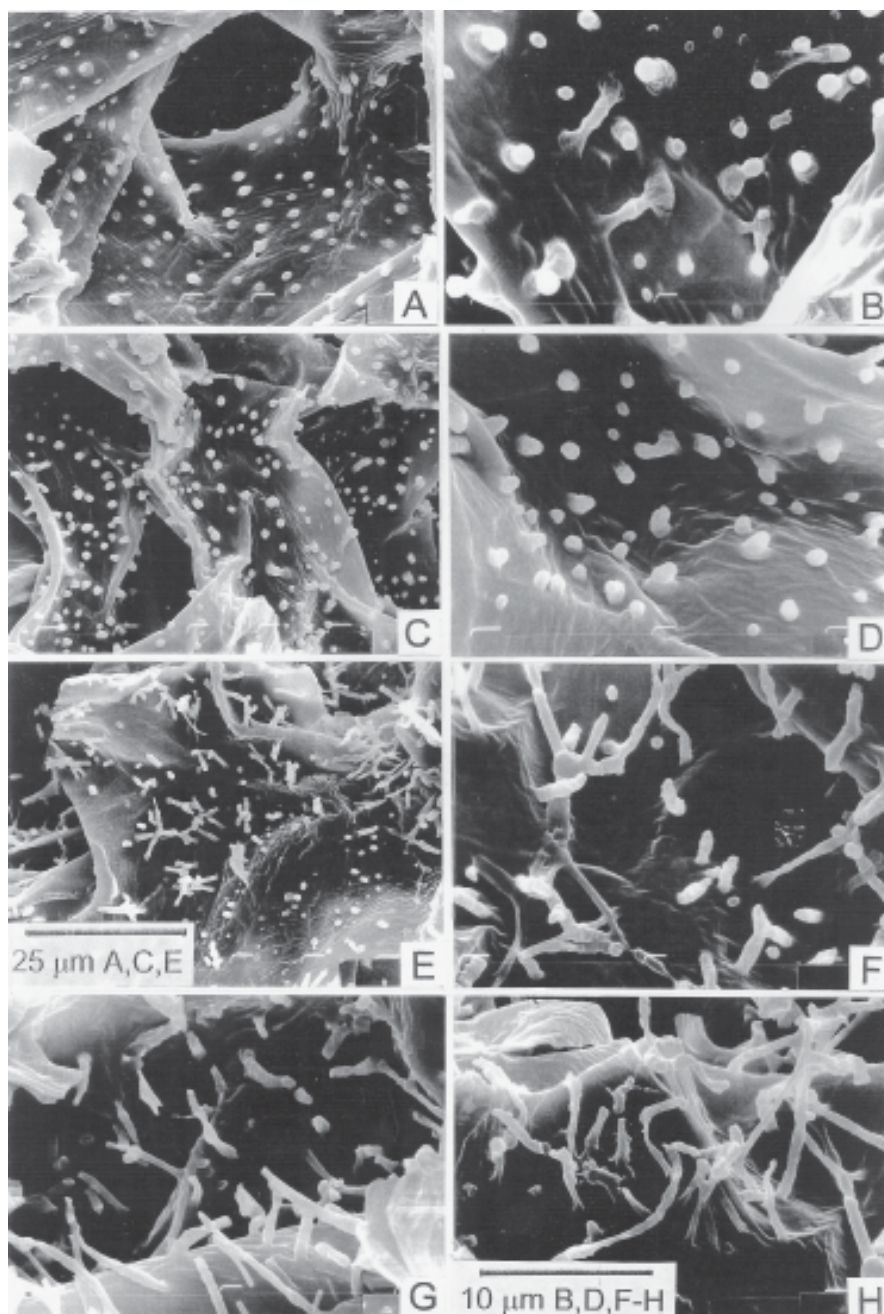
## RESULTADOS

Las PIP observadas presentan siempre superficie lisa, no fibrosa ni rugosa.

Las verrugas son escasas o pueden faltar en gran

parte del mesofilo, son tenues y tienen tamaño más reducido que en las demás especies, en *M. weinmanniifolia* (Fig. 1, A-B). Son cilíndricas, muy pequeñas, sésiles o con una base corta y cilíndrica en *M. alata* (Fig. 1, C-D). En *M. excavata* se





**Fig. 2.** Protuberancias intercelulares pécticas en especies de *Marattia*: verrugas, conexiones y filamentos. **A-B:** verrugas y conexiones largas en *M. laxa* de México, Cházaro & Hernández 4037 (MICH); **C-D:** verrugas y conexiones cortas en *M. interposita* de Panamá, Maxon 5424 (US); **E-H:** filamentos, verrugas y conexiones pécticas en *M. cicutifolia* de Brasil, South Pacific Exploring Expedition 2 (US). **A, C, E** x 2000; **B, D, F-H** x 5000.

encontraron verrugas esféricas grandes con base cónica ensanchada (Fig. 1, G-H) y muy escasas conexiones. Son cilíndricas, de tamaño algo más grande que en las demás especies, pedunculadas y con una base cónica ensanchada en *M. laevis* (Fig. 1,

E-F). En esta especie aparecen además, esporádicamente, unas pocas conexiones aisladas y gruesas.

*Marattia interposita* y *M. laxa* presentan verrugas cilíndricas capitadas y pedunculadas,

mezcladas con conexiones pécticas. En *M. interposita* las escasas conexiones son cortas (Fig. 2, C-D), mientras que en *M. laxa* son largas (Fig. 2, A-B).

*Marattia cicutifolia* (Fig. 2, E-H) es la única especie del neotrópico que presenta predominantemente filamentos, largos o cortos, que se entrelazan en grupos aislados pero abundantes. Además, presenta verrugas irregulares más bien aisladas y algunas conexiones cortas o largas.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Si bien es posible la observación de rasgos de las PIP con microscopio óptico, la documentación de su variación morfológica resultó facilitada por el uso de MEB.

De acuerdo a los resultados del presente trabajo, las PIP de las especies neotropicales de *Marattia* son variables en morfología y densidad.

En todas las especies analizadas se han hallado verrugas pécticas, habiéndose además encontrado conexiones de distinta longitud y filamentos.

Por otra parte, las verrugas pécticas son las PIP más frecuentes en la familia Marattiaceae, ya que también han sido descritas para las especies paleotropicales del género, así como para *Angiopteris*, *Archangiopteris* y algunas especies de *Danaea* (Rolleri *et al.*, 1999, 2003).

En una especie, *M. weinmannifolia*, las verrugas son tenues y esparcidas como las descritas para *Danaea elliptica* Sm. (Rolleri, 2004), pero en el resto de las especies están distribuidas más o menos densamente por toda la superficie de las células del mesofilo. Dentro de éstas, *Marattia alata* presenta exclusivamente verrugas, mientras que en *M. excavata*, *M. interposita*, *M. laevis* y *M. laxa* las verrugas se combinan con conexiones pécticas.

Los filamentos pécticos, largos y enmarañados, aparecen solamente en una de las especies neotropicales, *M. cicutifolia*. Este tipo de PIP fue ilustrado previamente para *M. fraxinea* y *M. sylvatica* del paleotrópico (Rolleri *et al.*, 1999) y considerado característico de *Christensenia* (Rolleri, 1993) y de la mayoría de las especies de *Danaea* (Rolleri, 2004).

Si bien para otros grupos de Pteridófitos el tipo, densidad y distribución de las PIP fue considerado como rasgo vegetativo diagnóstico útil, como en *Isoetes* (Prada & Rolleri, 2005), para *Marattia* resulta de utilidad sólo si se lo considera como complemento de otros rasgos del esporófito. Así, la presencia de verrugas y conexiones pécticas en asociación con

caracteres de las frondas analizados previamente por Lavalle (2005a) tales como división de la lámina, presencia/ausencia de aguijones y forma del ápice de las pínulas, entre otros, permiten diferenciar a *M. laxa*, *M. laevis*, *M. interposita* y *M. excavata*. Por su parte, las PIP características descritas para *M. alata*, *M. cicutifolia* y *M. weinmannifolia* refuerzan la delimitación de las especies, realizada por Lavalle (2005a, 2007), basada en caracteres vegetativos y reproductivos.

## BIBLIOGRAFÍA

- BRINSON, K. & P.M. DEY. 1985. Polyssaccharides containing xylose, arabinose and galactose in higher plants. In: Day, P. M. & R. A. Dixon (Eds.), *Biochemistry of storage carbohydrates in Higher Plants*, pp 341-371. Academic Press, London.
- CARR, S. G. & D. J. CARR. 1975. Intercellular pectic strands in parenchyma: studies in plant cell walls by scanning electron microscopy. *Austral. J. Bot.* 23: 95-105.
- CICIARELLI, M. 2007. *Canna ascendens* (Cannaceae), una nueva especie de la provincia de Buenos Aires y comentarios sobre otras especies argentinas de este género. *Darwiniana* 45: 188-200.
- CHRISTENHUSZ, M. J. M. 2007. Evolutionary History and Taxonomy of Neotropical Marattioid Ferns: Studies of an Ancient Lineage of Plants, *Annales Universitatis Turkuensis*, Sarja - Ser. AII Osa - Tom. 216, Turku, Finland.
- FREY-WYSSLING, A. 1976. The plant cell wall. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy*, Vol. 3, Part 4. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- HILL, C. R. & J. M. CAMUS. 1986. Evolutionary cladistics of marattialean ferns. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Bot. 14: 219-300.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN & L. BARNETT. 1990. *Index Herbariorum*, Part I, Herbaria of the World, 8<sup>th</sup> ed. New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- KÜHN, J. 1889. Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und andere Gefässkryptogamen. *Flora, Jena*, 47: 457-504.
- LAVALLE, M. C. 2003a. Taxonomía de las especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae). *Darwiniana* 41: 61-86.
- LAVALLE, M. C., 2003b. Esporas de las especies neotropicales de *Marattia*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 38: 301.
- LAVALLE, M. C. 2005a. Arquitectura foliar y otros caracteres del esporófito en especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae - Pteridophytas). *Acta Bot. Malacitana* 30: 11-30.
- LAVALLE, M. C., 2005b. Paráfisis, sinangios y

M. del C. Lavallo *et al.*, Protuberancias intercelulares pécticas en especies de *Marattia*

- receptáculos en especies neotropicales de *Marattia* (Marattiaceae – Pteridophyta). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 40: 194.
- LAVALLE, M. C. 2007. Caracteres diagnósticos foliares en especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae – Pteridophytas). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 94: 192-201.
- LAVALLE, M. C. y A. MENGASCINI. 2007. Almidón de reserva en especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae – Pteridophyta). *Anales Jard. Bot. Madrid* 64: 79-85.
- LEROUX, O.; J. KNOX; F. LEROUX; A. VRIJDAGHS; E. BELLEFROID; G. BORGONIE & R. VIANE. 2007. Intercellular Pectic Protuberances in *Asplenium*: New Data on their Composition and Origin. *Ann. Bot.* 100:1165-1173.
- LUERSEN, C. 1873. Kleinere Mitteilungen über den Bau und die Entwicklung der Gefässkryptogamen. *Bot. Zeitung* (Berlin), 31: 625-628, 641-647.
- MENGASCINI, A. 2002. Caracteres diagnósticos en 5 especies de *Archangiopteris* Christ & Giesenh. *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 15: 3-22. [[www.ibibli.org/revista/botanica/](http://www.ibibli.org/revista/botanica/)].
- PRADA, C. & C. ROLLERI. 2005. A new species of *Isoetes* (Isoetaceae) from Turkey, with a study of microphyll intercellular pectic protuberances and their potential taxonomic value. *Bot. J. Linn. Soc.* 147: 213-228.
- POTGIETER, M. J. & A. E. van WYK. 1992. Intercellular pectic protuberances in plants: their structure and taxonomic significance. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 33: 295-316.
- ROLLERI, C. 1993. Revision of genus *Christensenia*. *Amer. Fern J.* 83 (1): 3-19.
- ROLLERI, C. 2004. Revisión del género *Danaea* J. E. Smith (Marattiaceae), *Darwiniana* 41: 61-86.
- ROLLERI, C., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ. 1999. Protuberancias intercelulares pécticas en mesofilos de *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis (Buenos Aires)*, Secc. C, 57: 1-11.
- ROLLERI, C., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ. 2001. El género *Marattia* Sw. (Marattiales, Marattiaceae) en el paleotrópico. *Candollea* 56: 97-113.
- ROLLERI, C., M. LAVALLE, A. MENGASCINI & M. RODRÍGUEZ. 2003. Sistemática de los helechos marattiáceos. *Rev. Mus. La Plata, Bot.* 15: 23-49.
- ROLLERI, C. & C. PRADA. 2006. Revisión de los grupos de especies del género *Blechnum* (Blechnaceae-pteridophyta): el grupo *B. penna-marina*. *Acta Bot. Malacitana* 31: 7-50.
- SCHENCK, H. 1886. Ueber die Stäbchen in den Parenchyminterzellularen der Marattiaceen. *Ver. Deutsch. Bot. Ges.* 4: 86-92.
- SMITH, A.; K. PRYER; E. SCHUETTPELZ; P. KORALL; H. SCHNEIDER & P. WOLF. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731.
- SOUSA PAIVA, E. & S. RODRIGUES MACHADO. 2008. Intercellular pectic protuberances in *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae, Caesalpinioideae): Occurrence and functional aspects. *C. R. Biologies* 331.
- VRIESE, W. H. de & P. HARTING. 1853. *Monographie des Marattiacées*. Noothoven van Goor, Leiden & Arnz, Düsseldorf.

Recibido el 07 de Abril del 2008, aceptado el 24 de Julio del 2008.