

Flora epífita vascular de Uruguay con énfasis en helechos (Polypodiofitas)

Lic. Patricia Mai

Tesis de Maestría en Biología, Subárea Botánica.
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)





Flora epífita vascular de Uruguay con énfasis en helechos (Polypodiofitas)

Lic. Patricia Mai Morente (patimaimo@gmail.com)

Tesis de Maestría en Biología, Subárea Botánica.

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Director: Dr. Mauricio Bonifacino (mbonifa@gmail.com)

Co-director: Dr. Jorge Luiz Waechter (jorgew.bio@gmail.com)

Tribunal: Lic. Eduardo Marchesi, Dra. Mónica Ponce, Dr. Alejandro Brazeiro.

Fecha de defensa: 6 de junio de 2014.

AGRADECIMIENTOS

Les agradezco a Mauricio Bonifacino y Jorge Luiz Waechter, por haber orientado la tesis, por sus aportes y consejos. A Eduardo Marchesi, Alejandro Brazeiro y Mónica Ponce, por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo y a Ángeles Beri por sus aportes y participación en el tribunal el día de la defensa de tesis.

A Andrés Rossado un agradecimiento muy especial, por su apoyo y ánimo desde que comencé a pensar en el estudio de las plantas epífitas, y por compartir todos los pasos de creación y realización del proyecto "*Caracterización de la Flora Epifítica del Uruguay*" ¡sin el cual esta tesis no hubiera sido posible!

A Andrés, Viki, María, Vero, Fede, César, Natalia por participar y colaborar de distintas maneras en las salidas de campo. Especialmente a Viki, quién se consagró chofera oficial de las salidas epífitas, manejando desde el amanecer hasta la noche en la mayoría de las salidas, comprometiéndose con el proyecto y dando lo mejor, siempre. ¡A todos gracias por la buena onda y disposición frente a las sorpresas de las salidas!

A Paco, por su cariño, compañía y apoyo constante a lo largo de este proceso, por comprender mis ausencias de fines de semana y hasta meses, y por participar activamente en parte de la tesis como en el armado de las láminas de las especies.

A mis amigos de siempre y a toda mi familia, siempre apoyándome en mis emprendimientos, escuchándome, dándome consejos, sugerencias y otro punto de vista de las cosas.

A Jorge a su vez, por recibirme en el Departamento de Botánica de la Universidad Federal de Rio Grande do Sul, brindarme su tiempo, invitarme a conocer distintos lugares de RGS, y por introducirme en el mundo de las plantas epífitas.

A los compañeros de los laboratorios Sistemática de Plantas Vaculares y Biodiversidad y Ecología de la Conservación, con quienes intercambiamos ideas y percepciones sobre éste y otros proyectos, y sobre los bosques nativos en general.

También a los compañeros del CURE, que me integraron en su grupo, se interesaron y dieron sugerencias a la tesis, así como me dieron los tiempos y espacios para terminarla.

A los propietarios de los sitios visitados, que nos permitieron conocer y estudiar las plantas de sus bosques nativos. A PROBIDES por darnos alojamiento en Rocha y por facilitarnos el muestreo en Potrerillo. A Matías Zarucki, Sebastián Serra, Ale Duarte, Daniel Hernández por traer plantas epífitas de distintos lugares del país, cuando salían al campo y cada vez que se acordaban.

A todos los que me auxiliaron de diferente manera frente a las consultas y dudas sobre helechos, especialmente a Robbin Moran por mis múltiples preguntas; a Carlos Brussa por compartir el gusto por los helechos, evacuar mis dudas y consultas; a Mónica

Ponce por las consultas del género *Adiantum*; Blanca León por las consultas del género *Campyloneurum*; Francine Costa Assis por las consultas del género *Pecluma* y Esteban Meza Torres por enviarme material bibliográfico de Argentina. Así como a los curadores de herbarios que enviaron fotografías de muestras tipos que no estaban disponibles en la web. ¡Gracias a todos por su tiempo y rápida respuesta!

A los herbarios nacionales donde pasé largos días revisando y examinando muestras, y a los herbarios HAS y ICN de Porto Alegre. Especialmente quiero destacar al herbario del Jardín Botánico “Prof. Atilio Lombardo” por el espacio y tiempo brindado para que las muestras de esta maestría queden ingresadas a esa colección, a Adriana y Liliana especialmente.

A los profesores y compañeros del curso “Tropical Ferns and Lycophytes” (OTS), con quienes aprendí muchísimo sobre el grupo de helechos.

Anaclara y Diego, quienes me alojaron en Porto Alegre y con quienes conocí y disfruté esa linda ciudad.

A Facultad de Ciencias, sitio donde desarrollé la mayor parte de las actividades vinculadas a esta maestría y a Facultad de Agronomía por el apoyo brindado para la realización de las salidas de campo. Al PEDECIBA por darme la oportunidad de desarrollar los estudios de Maestría y por financiar el pasaje a Costa Rica para participar del curso “Tropical Ferns”. A CSIC por apoyar el proyecto “Flora epifítica de Uruguay” y por financiar parte de los costos de la pasantía en Porto Alegre. Finalmente a la ANII, de quien recibí la beca de posgrado nacional.

ÍNDICE TEMÁTICO

RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	8
Epífitas vasculares <small>Text</small>	8
Categorías de epifitismo.....	10
Importancia ecológica.....	12
Antecedentes en Uruguay.....	13
PREGUNTAS Y OBJETIVOS.....	16
CAPÍTULO I. Flora epífita vascular de Uruguay.....	17
INTRODUCCIÓN.....	17
METODOLOGÍA.....	18
RESULTADOS y DISCUSIÓN.....	22
Composición florística.....	22
Categorías ecológicas.....	27
Patrón de riqueza y de registros de la flora epífita.....	28
CONCLUSIONES.....	37
CAPÍTULO II. Caracterización taxonómica de helechos epífitos.....	38
INTRODUCCIÓN.....	38
METODOLOGÍA.....	39
RESULTADOS y DISCUSIÓN.....	43
PSILOTACEAE J.W. Griff. & Henfr.	44
Psilotum Sw.	44
Psilotum nudum (L.) P. Beauv.	44
HYMENOPHYLLACEAE Mart.....	48
Didymoglossum Desv.....	49
Didymoglossum hymenoides (Hedw.) Copel.....	50
Polyphlebium Copel.	54
Polyphlebium angustatum (Carmich.) Ebihara & Dubuisson.....	54
PTERIDACEAE E.D.M. Kirchn.	58
Adiantum L.....	58
Adiantum raddianum C. Presl.....	59
Vittaria Sm.	63
Vittaria lineata (L.) Sm.....	63

DRYOPTERIDACEAE Herter.....	67
Rumohra Raddi.....	67
Rumohra adiantiformis (G. Forst.) Ching.....	67
POLYPODIACEAE J. Presl & C. Presl.....	71
Campyloneurum C. Presl.....	73
Campyloneurum nitidum (Kauf.) C. Presl.....	73
Microgramma C. Presl.....	78
Microgramma mortoniana de la Sota.....	79
Microgramma squamulosa (Kauf.) de la Sota.....	83
Microgramma vacciniifolia (Langsd. & Fisch.) Copel.....	88
Niphidium J. Sm.....	92
Niphidium crassifolium (L.) Lellinger.....	92
Pecluma M.G. Price.....	96
Pecluma filicula (Kauf.) M.G. Price.....	97
Pecluma paradiseae (Langsd. & Fisch.) M.G. Price.....	101
Pecluma pectinatiformis (Lindm.) M.G. Price.....	105
Pecluma sicca (Lindm.) M.G. Price.....	109
Pleopeltis Humb. & Bonpl. ex Willd.....	113
Pleopeltis hirsutissima (Raddi) de la Sota.....	115
Pleopeltis lepidopteris (Langsd. & Fisch.) de la Sota.....	120
Pleopeltis macrocarpa (Bory ex Willd.) Kaulf.....	124
Pleopeltis minima (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai.....	128
Pleopeltis pleopeltifolia (Raddi) Alston.....	132
Serpocaulon A.R. Sm.....	136
Serpocaulon catharinae (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.....	136
ASPLENIACEAE Newman.....	141
Asplenium L.....	141
Asplenium gastonis Fée.....	142
Asplenium ulbrichtii Rosenst.....	146
REFERENCIAS	149
ANEXO	158

RESUMEN

Las plantas epífitas son aquellas que germinan y crecen sobre otras plantas, en las que se apoyan sin adquirir nutrientes directamente y sin estar conectadas al suelo, al menos en algún estadio del ciclo de vida. El epifitismo se trata de una interacción comensalista ya que la especie epífita se beneficia mientras que el árbol portador no se ve afectado, ni positiva ni negativamente. Las epífitas desempeñan un rol importante en los bosques, ya que captan y reintegran energía, agua, humedad y nutrientes y contribuyen al mantenimiento de la diversidad biológica. En Uruguay, estudios focalizados en especies epífitas son inexistentes, e incluso hasta el momento no se ha elaborado una línea de base que reconozca esta flora y sus principales características. Existen trabajos taxonómicos sobre algunos grupos o familias que integran la flora epífita y algunas de estas especies se han identificado como especies amenazadas y prioritarias para la conservación a nivel nacional. El objetivo de esta tesis determinar y caracterizar en términos de riqueza y distribución la flora epífita vascular y tratar taxonómicamente las especies epífitas del grupo Polypodiofita de Uruguay. Esta flora involucra 64 especies, representando el 2,4% del total de la flora nativa de Uruguay, con mayor número de especies en las familias Bromeliaceae, Polypodiaceae y Orchidaceae, y en la categoría de holoepífitas características. Tres especies nuevas para Uruguay fueron identificadas en la elaboración de la flora epífita y una especie dudosa es confirmada para el país. El número de registros por familia así como su distribución espacial demuestran la importancia y necesidad de continuar los estudios de caracterización de la flora del país. El patrón de riqueza de esta flora permite reconocer el noreste, este y sudeste del país como las zonas de mayor riqueza de especies. Para el grupo Polypodiofita esta tesis brinda información para la identificación y caracterización de familias, géneros y especies a través de claves de identificación. Para cada especie se presenta el nombre aceptado, su publicación original, sinónimos utilizados en el país, una descripción morfológica del esporofito, comentarios sobre hábitat y distribución, especímenes examinados, mapa de distribución dentro del país y fotografías que muestran las principales características.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Epífitas vasculares

Las epífitas son plantas que germinan y crecen sobre otras plantas, en las que se apoyan sin adquirir nutrientes directamente y sin estar conectadas al suelo, al menos en algún estadio del ciclo de vida (Mirbel 1815; Madison 1977; Benzing 1990). La planta sobre la que la epífita crece se denomina comúnmente árbol portador, árbol soporte, forófito/a u hospedero/a, siendo el último término más comúnmente utilizado en las relaciones parasíticas (Moffett 2000). Dado que para la especie epífita la interacción es positiva y para el árbol portador es neutra se trata de una interacción comensalista, en la cual la epífita se beneficia por alcanzar una posición más elevada en el ecosistema, sin exponer al árbol a un daño fisiológico (San Martín *et al.* 2008). La principal diferencia con las especies parásitas es la forma de adquirir agua y nutrientes, las epífitas los adquieren directamente de la lluvia, humedad atmosférica, partículas en suspensión y otros recursos como tejidos muertos, niebla, etc. mientras que las parásitas obtienen sus recursos del árbol soporte a partir de estructuras haustorias (Bennett 1986, Moffett 2000). A pesar de eso, algunos autores han planteado que de forma indirecta las epífitas pueden generar daños al árbol soporte por competencia por luz o por el aumento de peso en las ramas (Kersten 2010). Incluso se menciona que los árboles pueden sufrir de una condición denominada “epifitose” por infección de hongos en las ramas, los cuales estarían presentes en las raíces de especies epífitas como las orquídeas, sin embargo no hay evidencias que comprueben esta hipótesis (Kersten 2010).

Las plantas epífitas están representadas en diversos órdenes y familias no relacionadas directamente desde un abordaje filogenético, por lo tanto el epifitismo representa un hábito de vida exitoso y difundido con múltiples orígenes independientes (Gentry & Dodson 1987). Las epífitas son numerosas dentro de los helechos y plantas afines, Lycófitas y Polypodiofitas. Dentro de los grandes grupos de Angiospermas la mayor representación de especies está en las Monocotiledóneas, grupo que reúne aproximadamente el 80% de las especies epífitas (ej. Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae) (Kress 1989). Las especies epífitas ubicadas dentro del grupo de las Eudicotiledóneas están presentes en el dosel de forma desproporcional dentro de diferentes familias como Cactaceae, Ericaceae y Gesneriaceae, entre otras. A nivel

mundial el epifitismo ocurre en 73 familias y 913 géneros, lo que alcanza el 9% de la diversidad de plantas vasculares del planeta (Zotz 2013). Pocas familias concentran un alto número de especies epífitas. Se destaca Orchidaceae con más de 18.800 especies epífitas lo cual representa el 68% de las orquídeas a nivel mundial (Zotz 2013); este alto número de especies hace que sea el linaje con mayor éxito en la colonización del dosel. Posteriormente, las familias con mayor número de especies epífitas son Bromeliaceae (1770 especies) y Polypodiaceae (1252 especies) (Zotz 2013).

El acceso al dosel por las plantas se denomina “evolución vertical” y representa una de las últimas etapas de conquista del ambiente terrestre (Kersten 2010). Se trata de la conquista de mejores espacios en términos de insolación contrabalanceado con un alto estrés para la adquisición de agua y nutrientes (Benzing 1990). La evolución vertical implica diversas adaptaciones de las plantas para vivir de forma epífita, ya que requieren de mecanismos para la adquisición y retención de agua, evitar el estrés hídrico, obtener nutrientes, fijar carbono, regular la temperatura, entre otros. Para la fijación de carbono el mecanismo más difundido entre las epífitas es el CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas), lo cual les permite minimizar la pérdida de agua a través de la apertura de estomas por la noche. La adquisición de nutrientes minerales se da por diversos mecanismos en función de los cuales éstas plantas han sido clasificadas en cuatro grupos principales: i) **protoepífitas**: absorción de minerales presentes en la atmósfera, en partículas en suspensión, agua de lluvia, en excreción de animales del dosel o sobre corteza del árbol soporte los cuales son absorbidos por raíces, rizoides o tricomas; ii) **hemiepífitas**: emisión de raíces que alcanzan el suelo para obtener nutrientes; iii) **cisternepífitas**: absorción de nutrientes a partir del agua depositada en las cisternas o tanques y iv) **nidiepífitas**: absorción de nutrientes a partir de la acumulación de humus o restos orgánicos propios de la planta en el entorno de raíces y rizomas (Schimper 1888).

De todos los factores que condicionan el crecimiento vegetal, el más relevante para la sobrevivencia de las plantas epífitas es la adquisición y almacenamiento de agua (Zotz & Hietz 2001), para lo cual las epífitas han desarrollado diversas adaptaciones anatómicas y fisiológicas, exhibiendo generalmente más de un tipo de adaptación al mismo tiempo (Gonçalves & Waechter 2003). Éstas pueden clasificarse de la siguiente manera: i) adaptaciones para evitar la deshidratación: cutícula con bajo índice de

permeabilidad (Helbsig en Kersten 2010), superficies reflectivas, cierre de estomas (Benzing 1990); ii) adaptaciones para optimizar la absorción y retención de agua: presencia de parénquima acuífero (ej. Cactaceae y *Peperomia* Ruiz & Pav.), presencia de velamen (tejido radicular especializado para la absorción y retención de agua) (ej. Orchidaceae y Araceae), presencia de tricomas especializados para la absorción de agua directamente de la atmósfera en hojas (ej. *Tillandsia* L.) o rizomas (ej. *Microgramma* C. Presl) (Gonçalves & Waechter 2003, Benzing 1987), y acumulación de agua entre las hojas las cuales actúan como cisternas (ej. *Aechmea* Ruiz & Pav., *Billbergia* Thunb.) (Gonçalves & Waechter 2003). En relación al balance hídrico también existen distintas estrategias: **especies poiquilohídricas** en períodos de sequía se deshidratan quedando las hojas secas y marchitas, re-hidratándose en períodos favorables (ej. *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd.) (de la Sota 1960, Benzing 1990); **especies deciduas** pierden las hojas para evitar la muerte y desecación de la planta (ej. Orchidaceae); **especies xerófilas** evitan las sequías por medio de diferentes tipos de adaptaciones a ambientes con prolongado déficit hídrico (ej. *Tillandsia*) (Benzing 1990).

Categorías de epifitismo

En sentido amplio el término “epífita” incluye plantas que crecen en el dosel a partir de diferentes mecanismos de asociación con el árbol soporte, por lo que se han establecido categorías según estas relaciones (Benzing 1990). Las epifitas que desarrollan todo su ciclo de vida sobre el árbol soporte son consideradas **holoepifitas** (epifitas permanentes) y aquellas que presentan una parte de su ciclo de vida como epifitas y otra parte en contacto con el suelo son consideradas **hemiepifitas** (epifitas temporales) (Benzing 1990).

Las holoepifitas se diferencian en:

i) **obligadas**, **verdaderas** (Benzing 1990), **habituales** (Waechter 1992) o **características** (Kersten 2010): son aquellas que germinan y se reproducen en el dosel (Moffett 2000); en términos comunitarios el 95% de los individuos de la especie crecen sobre los árboles (Zotz 2005).

ii) **facultativas**: germinan y se reproducen sobre árboles y sobre otros sustratos (Moffett 2000); en una misma comunidad crecen aproximadamente en igual proporción como epífitas, terrestres o rupícolas (Kersten 2010).

iii) **accidentales**: especies normalmente terrestres o rupícolas que ocasionalmente crecen sobre el dosel (Kersten 2010) y son capaces de reproducirse en el dosel (Waechter 1992), en una región o comunidad más del 95% de los individuos crecen con hábito terrestre o rupícola (Zotz 2005).

A la hora de categorizar estas especies es necesario considerar la existencia de un gradiente de variación de fidelidad del hábitat o sustrato para cada especie (Zotz 2013), en donde en diferentes situaciones una misma especie puede desarrollarse de forma epífita, rupícola o terrestre, pudiendo variar la categoría asignada según el ambiente y características locales. En particular, la categoría holoepífita accidental puede resultar compleja para diferenciar especies terrestres que tienen la habilidad de crecer de forma epífita bajo determinadas condiciones, de aquellas especies terrestres que solo crecen sobre los árboles en los que hay acumulación de materia orgánica, estas últimas no deberían considerarse dentro de la comunidad epífitas de un sitio. Las especies que crecen como epífitas accidentales de forma constante y repetitiva en diferentes ambientes, presentan ciertas características fisiológicas y adaptativas que les permiten desarrollarse y reproducirse en el dosel. En este sentido, cabe resaltar la ausencia de especies de crecimiento rápido o ciclo de vida corto (anual) entre las epífitas, ya que el metabolismo fotosintético de estas especies no presenta adaptaciones para la vida en el dosel (Kerten 2010).

Por otro lado, las **hemiepífitas** han sido usualmente divididas en dos grupos: hemiepífitas primarias y secundarias (Benzing 1987, 1990). Las hemiepífitas primarias son aquellas que germinan como epífitas y luego establecen contacto con el suelo (ej. *Ficus* L.); a diferencia de las hemiepífitas secundarias que germinan en el suelo, luego establecen contacto con el árbol portador desarrollándose de forma epífita y finalmente pierden el contacto con el suelo (Benzing 1987). Sin embargo, actualmente se considera que el último grupo presenta características morfológicas y fisiológicas así como estrategia de crecimiento similar al de las lianas, por lo tanto se ha sugerido utilizar para estas plantas el término “liana nómada” (nomadic vine) en lugar de hemiepífita secundaria (Moffett 2000, Zotz 2013). Las lianas nómades se encuentran principalmente en bosques tropicales donde la disponibilidad de humedad es continua

(Benzing 1987) estando ausentes en los ambientes de Uruguay. Algunos géneros que desarrollan este tipo de hábito son *Monstera* Adans., *Philodendron* Schott y *Syngonium* Schott.

Importancia ecológica

En las comunidades boscosas las plantas epífitas participan en la regulación hídrica y en el ciclo de los nutrientes, captan agua, energía y materia, la cual la reintegran posteriormente al ecosistema (Kersten 2010). Estas plantas humidifican el ambiente a través de la evapotranspiración y evaporación de agua acumulada, y son una fuente importante de humedad y nutrientes en los períodos de secos (Kersten 2010).

Por otra parte, las plantas epífitas desempeñan un rol importante en el mantenimiento de la diversidad biológica, ya que generan micro-hábitats, brindan alimento y refugio para la fauna (Benzing 1990). El acúmulo de materia muerta procedente de plantas epífitas es una rica fuente de nutrientes disponible para la fauna y para otras plantas que crecen en el dosel (Kersten 2010). Las hormigas presentan una alta asociación con epífitas, e incluso existen casos de mutualismo entre estos organismos, las últimas brindan refugio para las hormigas a través de la generación de cavidades especializadas, mientras que adquieren nutrientes a partir de las deyecciones de estos insectos (Davidson & Epstein 1989, en Zotz & Hietz 2001). Bromeliaceae, especialmente a través de los géneros *Tillandsia*, *Vriesea* Lindl. y *Aechmea*, presenta una contribución importante a la biomasa epífita y suministra diferentes recursos para la fauna en los ambientes boscosos (Zotz 2013). Los tanques de las bromelias son utilizados principalmente por detritívoros que obtienen su alimento del agua acumulada (Dejean *et al.* 1995), asimismo diferentes grupos de artrópodos y pequeños vertebrados adquieren nutrientes y refugio de estas plantas y brindan materia orgánica fertilizando a la planta (Cruz-Angón *et al.* 2009).

Las epífitas son consideradas organismos bio-monitores ya que pueden indicar el impacto de la polución atmosférica, debido a la capacidad de acumular elementos químicos absorbidos directamente de la atmósfera, tal como fue comprobado con *Tillandsia usneoides* (L.) L. (Figueiredo *et al.* 2004). Por otro lado, son plantas indicadoras de la calidad ecológica y del estado de conservación e integridad física del bosque (Barthlott *et al.* 2001), ya que son de crecimiento lento, dependen de las

especies arbóreas del bosque para poder establecerse y son sensibles a las condiciones climáticas (Hietz 1999). Por tanto, la fragmentación, pérdida de hábitat y alteración de los bosques compromete la biomasa, riqueza y composición de este grupo, lo cual ha sido demostrado en bosques con distintos estados de alteración (Hietz 1999, Wolf 2005). La alteración de bosques primarios lleva a la pérdida de micro-sitios ofrecidos por los árboles de gran porte y por el ecosistema en su conjunto, produciendo cambios importantes en la proporción de abundancia de las especies epífitas presentes y llevando a la pérdida de aquellas que precisan condiciones particulares (sombra en la base de los troncos, ramas de gran porte y horizontales, estabilidad, etc.) (Hietz 1999).

Antecedentes en Uruguay

Desde el punto de vista biogeográfico el territorio Uruguayo ha sido tradicionalmente incluido en la Provincia Pampeana (Chebataroff 1960, Cabrera & Willink 1973, Morrone 2001) y la vegetación dominante son los pastizales clasificados como estepas o pseudoestepas dominadas por gramíneas (Cabrera & Willink 1973). Los bosques nativos ocupan una superficie aproximada del 4% del territorio (Haretche *et al.* 2011) y su desarrollo está fuertemente ligado a factores edáficos, topográficos (Chebataroff 1942, 1960, Alonso-Paz & Bassagoda 2002, Gatreau & Lezama 2009) y climáticos (Chebataroff 1942). La clasificación de bosques nativos en el país se ha basado clásicamente en criterios fisonómicos y topográficos de los sitios en donde se desarrollan los bosques o en función de la especie dominante del dosel superior (Gautreau & Lezama 2009). La terminología más utilizada en la bibliografía nacional para denominar los bosques nativos, reconoce los siguientes tipos de bosque:

1. *Bosque hidrófilo*: se desarrollan en zonas temporalmente anegadas dominadas por especies hidrófitas, se caracterizan principalmente por la presencia de *Erythrina crista-galli* L. (por este motivo también se les denomina *ceibales*) (Alonso-Paz & Bassagoda 2002).
2. *Bosque parque*: se ubican en las planicies próximas al Río Uruguay y presentan un estrato arbóreo de baja cobertura, permitiendo el desarrollo de un estrato herbáceo inferior (Brussa & Grela 2007). También se denominan *bosques de planicies del oeste* (Brussa & Grela 2007) o según la especie dominante *algarrobales* (cuando

está dominado por especies del género *Prosopis* L.) o *espinillares* (cuando está dominado por *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger (Alonso-Paz & Bassagoda 2002).

3. *Bosque psamófilo*: se desarrollan sobre suelos arenosos en la franja costera de Uruguay (Río de la Plata y Océano Atlántico) y en las lagunas litorales (Alonso-Paz & Bassagoda 1999, Delfino *et al.* 2011).
4. *Bosque serrano*: se desarrollan en zonas de serranías, constituidas normalmente por cerros alineados y soldados por sus bases (Chebataroff 1969). Siguiendo las propuestas de Chebataroff (1960) y Alonso-Paz & Bassagoda (2002) se consideraron como subcategorías de bosque serrano las siguientes formaciones: *bosque de cerros chatos*, *bosque de escarpa*, *bosque de mares de piedra* y *bosque de quebrada*. En el texto, se aplicaron los nombres de las distintas subcategorías y se usó el término *bosque serrano* haciendo referencia estrictamente a los que se desarrollan en las laderas de sierras y serranías pedregosas; adicionalmente se incorporó una variación de éste denominada *bosque serrano húmedo*, para nombrar a los bosques que se desarrollan en la base de las laderas o valles entre sierras donde se acumula humedad.
5. *Bosque ribereño*: están asociados a la planicie de inundación de ríos, arroyos o cañadas. Son franjas de vegetación arbórea cuyo ancho depende de las condiciones geológicas, topográficas y edáficas del lugar, las que a su vez determinan las condiciones de humedad (Brussa & Grela 2007).
6. *Palmar*: se desarrollan en planicies, el estrato arbóreo está dominado por especies de la familia *Arecaceae*, asociados a un estrato herbáceo y eventualmente uno arbustivo (Brussa & Grela 2007). Los palmares más conspicuos son las asociaciones de *Butia odorata* (Barb.Rodr.) Noblick, en el este y las de *Butia yatay* (Mart.) Becc. en el oeste del país (Chebataroff 1960).

En general el estudio sobre los bosques nativos en el país ha sido poco intenso y heterogéneo (Sayagués *et al.* 2000), y particularmente los estudios sobre la flora epífita asociada a los mismos son inexistentes. Debido a las características climáticas de Uruguay y a la estacionalidad de los bosques, las epífitas no serían *a priori* un grupo numeroso en nuestro país. Sin embargo, en algunas zonas del país con ciertas condiciones climáticas (alta temperatura y pluviosidad), o zonas con continuidad

geomorfológica y florística de regiones vecinas, o en ambientes con condiciones micro-climáticas particulares, podrían representar un grupo significativo, especialmente en términos de abundancia. Independiente de la riqueza y abundancia que presenten, la ocurrencia de estas especies no solo contribuye a la biodiversidad local sino que además podría indicar el estado de conservación de los bosques nativos. Además, debido a que las epífitas vasculares son elementos característicos de provincias distintas a la Pampa, su presencia y composición podría aportar elementos valiosos para comprender los vínculos biogeográficos entre Uruguay y las regiones fitogeográficas vecinas.

Sobre la flora epífita no existen estudios específicos, pero se dispone de trabajos taxonómicos sobre algunos grupos o familias que la integran, siendo los principales antecedentes para Lycofita y Polypodiofita: Osten & Herter (1925), Legrand & Lombardo (1958), Marchesi (1964, 1979), Brussa & Grela (2005), para Bromeliaceae: Smith (1933), Marchesi (1965a), Smith (1972), Brito & Llano (2008), para Cactaceae: Egli *et al.* (2008), Berazategui *et al.* (2010), para Orchidaceae: Izaguirre (1972, 1985, 2013) y para Piperaceae: Trelease 1939 (1941), Trelease & Herter (1952), Marchesi (1968).

Uruguay se ha planteado en los últimos años distintas metas en relación a la conservación de la biodiversidad y la protección de ecosistemas y áreas naturales. En este contexto, Marchesi *et al.* (2013) han identificado como especies amenazadas y prioritarias para la conservación, 26 especies epífitas, lo cual representa un número significativo para este grupo. A su vez, a nivel mundial las especies epífitas presentes en nuestro país, principalmente de la familia Cactaceae y Orchidaceae, están en el Apéndice II de CITES (<http://checklist.cites.org/>) el cual incluye especies cuyo comercio debe controlarse a fin de evitar una utilización incompatible con su supervivencia.

Estos hechos enfatizan la importancia de conocer las especies epífitas del país, sus atributos biológicos y ecológicos así como los ambientes en que están presentes y su área de distribución, los cuales representan insumos indispensables a hora de diseñar estrategias de conservación de la biodiversidad.

PREGUNTAS Y OBJETIVOS

Esta tesis presenta dos escalas de estudio: por un lado el conjunto de la flora epífita de Uruguay y por otro los helechos epífitos (Polypodiofita). Este grupo fue seleccionado debido a que representa una elevada contribución a la flora epífita (36 % del total), y se trata de un grupo de especies con antecedentes de investigación escasos y desactualizados para Uruguay. Es así que se plantean las siguientes preguntas:

Para la flora epífita vascular de Uruguay: ¿Cuáles son las especies que la integran?, ¿Cuál es la riqueza de esta flora?, ¿Qué categorías de epifitismo presenta?, ¿Qué diversidad presenta cada categoría? ¿Cómo se distribuye esta flora en el país, en relación a los registros de herbario y al patrón de riqueza?

Para las especies epífitas de Polypodiofita: ¿Cómo se diferencian las familias y géneros de helechos epífitos de Uruguay?, ¿Cómo se diferencian las especies de un mismo género?, ¿Qué características presenta cada especie?, ¿Qué tipo de ambiente y distribución presenta cada una en el país?

Objetivo general

Determinar y caracterizar en términos de riqueza y distribución la flora epífita vascular y tratar taxonómicamente las especies epífitas del grupo Polypodiofita de Uruguay.

Esta tesis se estructura en dos capítulos en relación a la escala de estudio: i) en el Capítulo I se determina la composición de especies de la flora epífita de Uruguay, se caracteriza según las categorías de epifitismo, se estudia su patrón de registros y de riqueza; ii) en el Capítulo II se estudian los helechos epífitos los cuales representan un grupo numeroso dentro de esta flora, incluye las familias Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Hymenophyllaceae, Polypodiaceae, Psilotaceae y Pteridaceae. Se presenta una clave para la identificación de familias, dentro de cada familia se presentan claves de identificación de especies por género, descripciones y fotografías para cada especie, hábitat en donde se encuentran, observaciones particulares y mapas de distribución de cada especie en el país.

CAPÍTULO I. Flora epífita vascular de Uruguay

INTRODUCCIÓN

Las epífitas vasculares han sido identificadas en regiones tropicales como el elemento característico de los bosques húmedos (Kersten 2010), y diversos autores reconocen su contribución a la riqueza, al mantenimiento de la diversidad biológica, productividad y estructura de estos ecosistemas (Gentry & Dodson 1987, Benzing, 1990, Hietz 1999, Kersten 2010). A pesar de ser especies típicas de bosques tropicales húmedos, las plantas epífitas ocurren también en bosques subtropicales (Waechter 1992, 1998, Rogalski & Zanin 2003, Giongo & Waechter 2004), templados (Zotz 2005, San Martin 2008, Pincheira-Ulbrich 2011) y pueden estar presentes en ambientes secos y semiáridos, con bajos valores de riqueza pero no necesariamente baja abundancia (Gentry & Dodson 1987, Breier 2005). A pesar de la ocurrencia de estas plantas en distintos ambientes, en términos generales las epífitas han sido menos estudiadas en comparación con otros componentes de los bosques (Gradstein *et al.* 2003) y en especial en bosques no tropicales el conocimiento de estas especies resulta sesgado y altamente fragmentado (Zotz 2005).

Dada la diversidad taxonómica y ecológica de éste grupo, son diversos los factores que dan cuenta de los patrones de distribución y presencia de estas especies a gran escala. El principal factor determinante de la diversidad de epífitas es la humedad ambiental (Gentry & Dodson 1987, Benzing 1990), y la principal limitante es la presencia de heladas (Benzing 1990). Sin embargo, estas especies pueden estar presentes en ambientes secos en donde la disponibilidad de humedad se da a través de niebla periódica, o en ambientes templados donde factores biogeográficos y ecológicos permiten su presencia, por ejemplo corredores de dispersión, proximidad a áreas con alta riqueza, refugios o interacciones biológicas con árboles portadores (Zotz 2005). Respecto a la baja temperatura, ésta actúa limitando la distribución de especies tropicales, pero no todos los taxa se ven limitados, ya que algunas especies presentan adaptaciones a las heladas (Zotz & Hietz 2001, Zotz 2005).

Uruguay está caracterizado por un clima cálido templado o subtropical, muy húmedo con veranos calurosos, categoría Cfa de acuerdo a la clasificación Köppen–Geiger (Kottek *et al.* 2006). Desde el punto de vista biogeográfico el territorio Uruguayo ha

sido tradicionalmente incluido en la Provincia Pampeana (Chebataroff 1960, Cabrera & Willink 1973, Morrone 2001), aunque se distinguen tres zonas de vegetación con distintas influencias biogeográficas (litoral oeste, centro y este) (Chebataroff 1942, Grela 2004, Brussa & Grela 2007). Los bosques nativos albergan un número considerable de especies vegetales características de otras provincias fitogeográficas, que tienen su límite de distribución en Uruguay: arbóreas y arbustivas (Grela 2004, Grela & Brussa 2003, 2005, Brussa & Grela 2007, Delfino *et al.* 2011, Haretche *et al.* 2012), epífitas (Waechter 1998) y helechos (Osten & Herter 1925, Brussa & Grela 2005).

En las descripciones de bosques nativos de Uruguay, las plantas epífitas son tenidas en cuenta como integrantes de los mismos (Alonso-Paz & Bassagoda 2002, Brussa & Grela 2007), y se proponen diferentes niveles de abundancia de epífitas en función de los distintos tipos de bosque, incluso son consideradas elementos característicos de alguno de ellos (ej. bosques de quebrada) (Alonso-Paz & Bassagoda 2002). Algunos estudios florísticos de bosques nativos del país incluyen a las especies epífitas, pero sin ser el objeto de estudio de los mismos y sin plantearse una metodología específica para este componente (Alonso-Paz & Bassagoda 1999, Ríos *et al.* 2010), por lo tanto su presencia puede estar subestimada. Estudios focalizados en especies epífitas son inexistentes, no se disponen de trabajos sobre comunidades epífitas en bosques nativos, e incluso hasta el momento no se ha elaborado una línea de base que reconozca esta flora y sus principales características. Sin embargo, algunas de estas especies se han identificado como especies amenazadas y prioritarias para la conservación a nivel nacional (Marchesi *et al.* 2013), o integran el Apéndice II de CITES (<http://checklist.cites.org/>).

En el contexto expuesto, los objetivos de este capítulo son: i) determinar la riqueza y composición de flora epífita vascular de Uruguay; ii) estimar la riqueza de las distintas categorías de epifitismo y iii) describir y analizar el patrón de riqueza y de distribución de registros de esta flora.

METODOLOGÍA

La determinación del conjunto de especies epífitas vasculares presentes en Uruguay se realizó a través de las siguientes actividades: revisión bibliográfica, consulta de herbarios nacionales y realización de salidas de relevamiento de bosques nativos. Las

primeras dos actividades permitieron establecer un listado preliminar de plantas epífitas vasculares de Uruguay, el cual fue corroborado y ampliado a través de las salidas de relevamiento de bosques nativos.

Se consultaron diferentes herbarios nacionales: Bernardo Rosengurtt de la Facultad de Agronomía (MVFA), Museo Nacional de Historia Natural (MVM), Herbario de la Facultad de Ciencias (MVHC), Facultad de Química (MVFQ) y el Museo y Jardín Botánico Prof. Atilio Lombardo (MVJB), abreviaciones según Thiers (continuously updated). Las etiquetas de especímenes de herbario permitieron obtener datos preliminares de cada especie, como hábito, fenología, hábitat de ocurrencia, características ambientales, localidad de colecta y datos adicionales de cada especie.

Se determinó la riqueza de especies una vez establecido el listado y se estimó la riqueza esperada y la curva de acumulación para esta flora a través del ajuste del modelo "Chao 2", a partir de los datos de especies registradas por carta. Éste permite estimar el número máximo de riqueza para esta flora. Se utilizó el software ESTIMATES.

A partir de la información obtenida de los especímenes de herbario se elaboró un Sistema de Información Geográfico para las especies epífitas. En primer lugar, las colectas de herbario fueron geo-referenciadas y mapeadas, y posteriormente se evaluó su distribución geográfica interceptando el mapeo de registros con el sistema de cartas del Plan Cartográfico Nacional que divide al país en 302 cartas (cada una $\approx 625 \text{ km}^2$, escala 1:50.000). Se utilizó el programa ArcGIS 10.0. Esri® software.

La intensidad del esfuerzo de colecta y su distribución geográfica en el país es una medida del grado de conocimiento que se tiene para un determinado grupo. Para la elaboración del mapa de registros se categorizaron las cartas en función de la cantidad de registros de herbario, según las siguientes categorías: (1) cero registros; (2) 1 – 2 registros; (3) 3 – 15 registros; (4) 16 – 30 registros y (5) > 31 registros. Estas categorías fueron propuestas a partir de la interpretación de la línea de tendencia obtenida de la gráfica de riqueza de especies en función del número de registros por carta (Anexo, Figura 1). Las categorías de registros (1) y (2) representan cartas con nulo o escaso número de registros, representando cartas mal muestreadas. La siguiente categoría (3 – 15 registros por carta), presenta valores de riqueza ascendentes progresivamente con el aumento de los registros representando cartas

insuficientemente muestreadas. Finalmente en las últimas dos categorías (4 y 5) la relación tiende a una asíntota, interpretándose como un número de registros adecuado por carta.

El mapa de registros se realizó antes de las salidas de relevamiento para planificar las zonas de muestreo (seleccionando las cartas de las categorías 1 y 2) y posteriormente se obtuvo el mapa actual para la flora epífita integrando la información de los relevamientos de bosques nativos. Se realizaron relevamientos de bosques nativos para confirmar y complementar el listado de especies epífitas así como para obtener información geográfica, ambiental y biológica de cada especie. Los relevamientos fueron hechos en el marco del proyecto CSIC - *Caracterización de la Flora Epífita del Uruguay* (Responsables: Mai y Rossado), y se incorporaron colectas de salidas particulares de otros investigadores: Haretche, Serra y Zarucki. Las salidas se realizaron entre los meses setiembre 2012 - noviembre 2013, muestreándose un total de 108 localidades distribuidas en 16 departamentos.

La planificación de los sitios de muestreo se realizó a partir del mapa de registros de herbario, mediante la selección de las cartas con categorías de registros 1 y 2. Dentro de las mismas se identificaron los sitios de muestreo a partir de imágenes satelitales (Google Earth), a través de la identificación de bosques nativos presentes dentro cada carta según las categorías de bosques para Uruguay. Para las cartas que presentaron más de un parche de bosque se seleccionaron aquellos de mayor superficie y se relevaron los que correspondían a diferentes categorías. En cada sitio se realizaron caminatas a lo largo del bosque, se registró la presencia de especies epífitas a través de observación directa o uso de binoculares (cuando se encontraban en zonas altas del dosel), hasta que dejaron de aparecer nuevas especies. Se colectó un espécimen de cada especie por colecta directa o a través de escalada natural de árboles (Giongo & Waechter 2004). En casos donde una especie caracterizada como epífita estuviera presente con otro hábito (rupícola o terrestre), se tomó una muestra registrando las características de hábito de crecimiento. Una vez integrada la información procedente de los herbarios con la de las salidas de relevamiento se integró el número de especies por carta, y se obtuvo el patrón de riqueza de especies epífitas, éste representa el mapa de riqueza observada de especies para esta flora.

Para cada espécimen se tomaron los siguientes datos: departamento, localidad, coordenadas geográficas del sitio de muestreo, ambiente y características del mismo,

especie del árbol soporte o forófito, lugar de crecimiento sobre el mismo, especies acompañantes, estado fenológico y observaciones particulares de cada especie. La identificación taxonómica de las especies epífitas se realizó en el lugar de muestreo, o posteriormente en el laboratorio utilizando bibliografía de referencia para cada familia, y comparando con exsiccatas de los herbarios nacionales. Los nombres fueron asignados de acuerdo a The Plant List (2013), excepto para las especies de la familia Hymenophyllaceae, para la cual se siguió el criterio de Ebihara *et al.* (2006).

Las especies epífitas fueron clasificadas de acuerdo a su relación con el árbol soporte en distintas categorías siguiendo el criterio propuesto por Benzing (1990), a partir de las observaciones obtenidas en las salidas de relevamiento. En este trabajo se consideraron solamente las **holoepífitas**, siendo éstas las plantas que germinan y desarrollan todo su ciclo de vida sobre el árbol soporte (Benzing 1990), por tanto en el texto se referirá a este grupo como *epífitas*. Las mismas se clasificaron en: i) **características**, ii) **facultativas** y iii) **accidentales** (ver detalles en la introducción general). Para la asignación de cada categoría se siguió la propuesta de Zotz (2005) quién propone que las holoepífitas características son aquellas especies donde el 95% de los individuos en la comunidad crecen sobre los árboles, mientras que las accidentales son aquellas donde más del 95% de los individuos en la comunidad presentan hábito terrestre o rupícola. Las epífitas facultativas dentro de una comunidad ocurren con igual proporción como epífitas o terrestres y/o rupícolas (Kersten 2010).

RESULTADOS y DISCUSIÓN

Composición florística

La flora epífita de Uruguay está constituida por 64 especies, distribuidas en 28 géneros y 11 familias (Tabla I). Esta cifra corresponde al 2,4% del total de la flora nativa de Uruguay, considerando 2400 especies nativas confirmadas (Marchesi *et al.* 2013). Los resultados de estimación de riqueza (Chao 2, Anexo Figura 2) indican que el número medio de especies para esta flora serían 65 especies con un intervalo de confianza entre 64 – 73 especies. Las Angiospermas están representadas por 40 especies, 15 géneros y 5 familias, mientras que las Polypodiofitas por 23 especies, 13 géneros y 6 familias. Las familias con mayor riqueza son Bromeliaceae (15) y Polypodiaceae (15), seguidas de Orchidaceae (11), posteriormente Piperaceae (7) y Cactaceae (5), las restantes presentan una o dos especies epífitas cada una (Figura 1).

Las familias más ricas en especies epífitas en Uruguay, son numerosas en especies a nivel mundial (Zotz 2013), altamente especializadas para la vida epífita y para habitar ambientes algo secos o con disponibilidad de humedad en pulso (Benzing 1987, Gentry & Dodson 1987), como sucede en Uruguay. Familias presentes en climas tropicales como Araceae, Araliaceae o Gesneriaceae, probablemente están ausentes en la flora epífita de Uruguay, dado que requieren disponibilidad continua de humedad (Benzing 1987) y pueden estar limitadas por la baja temperatura en zonas no tropicales (Zotz 2005).

Las tres familias con mayor riqueza de especies representan el 65% de la flora epífita del país. Éstas coinciden con las familias dominantes en las comunidades epífitas de otros estudios realizados en el área comprendida en la categoría climática Cfa en el sudeste de Brasil (Gonçalves & Waechter 2003, Giongo & Waechter 2004, Buzatto *et al.* 2008, Staudt *et al.* 2012). Sin embargo en Uruguay, Orchidaceae presenta una menor contribución en número de especies respecto a estos estudios, en donde dicha familia es generalmente la más numerosa. Esta disminución concuerda con el decrecimiento de especies y géneros registrado para esta familia en el gradiente N-S desde Rio Grande do Sul a la provincia de Buenos Aires, explicado por la disminución en el promedio de lluvias, temperatura, y aumento del déficit hídrico y de los días con heladas al sur de los 30°S (Waechter 1998).

Dentro de la familia Bromeliaceae, se destaca la importancia del género *Tillandsia* con 13 especies. Estas especies presentan importantes adaptaciones para la vida epífita, como la presencia de tricomas especializados sobre hojas para la absorción de agua directamente de la atmósfera, y las características xerofíticas que les permiten vivir en ambientes secos o con prolongado déficit hídrico (Benzing 1990), como hojas simples y estrechas, presencia de tonos grisáceos que permiten generar superficies reflectivas, epidermis engrosada y margen entero.

La mayoría de los helechos epífitos y especialmente de la familia Polypodiaceae presentan diferentes atributos que resultan ventajosos para el hábito epifítico en climas subtropicales y templados, siendo resistentes a la desecación y tolerantes a las heladas. Entre las características que presentan se destacan: la presencia de escamas foliares y estrategia poiquilohídrica (ej. *Pleopeltis*), presencia de escamas rizomáticas (ej. *Microgramma*), pérdida foliar en los períodos de sequía (ej. *Serpocaulon*), lámina foliar cartácea a coriácea (ej. *Vittaria* Sm.). La alta riqueza de helechos en la flora epífita (23 especies), coincide con la dominancia registrada en la flora epífita de bosques templados, en la cual helechos y plantas afines representan el grupo más numeroso (Zotz 2005, San Martín *et al.* 2008); sin embargo, los valores absolutos registrados en Uruguay son superiores a los de esos estudios. La alta contribución de helechos a la flora epífita de Uruguay podría estar influenciada por las características de este grupo en la zona austral de Brasil, zona que es considerada de gran diversificación y riqueza de especies (de la Sota 1960). Algunas especies de origen austrobrasileño amplían su área de distribución hacia el sur a través de ríos u otras vías de conexión, y se encuentran en nuestro país: *Pleopeltis pleopeltifolia*, *P. hirsutissima*, las especies del género *Pecluma*, *Microgramma vacciniifolia*, *M. squamulosa* (de la Sota 1960).

En el listado de epífitas (Tabla I), se incorporan especies que son citadas por primera vez para el país: *Acianthera hygrophila* (Orchidaceae), *Pecluma paradiseae* (Polypodiaceae) y *Peperomia psilostachya* (Piperaceae) y una especie dudosa es confirmada: *Peperomia pereskiifolia*. *Acianthera hygrophila* y *Peperomia psilostachya* fueron encontradas en el Río Yaguarón (Cerro Largo), en una zona de bosque ribereño con grandes ejemplares de *Luehea divaricata* Mart. *Peperomia psilostachya* fue también registrada en una quebrada del noreste del país, en el departamento de Rivera. Los dos ambientes en que fueron registradas estas especies, en especial el

sector del bosque ribereño sobre el Río Yaguarón corresponden a sectores de bosque primario, con ejemplares arbóreos de gran desarrollo. *Pecluma paradiseae* fue recientemente colectada en el Valle del A° Lunarejo (Rivera) y en Rincón de Vassoura (límite de Rivera y Tacuarembó). *Peperomia pereskiifolia* fue colectada en un bosque de la Sierra de los Difuntos y en un bosque psamófilo asociado a la Laguna Negra, en Potrerillo.

No se incluyen en el listado, especies que solo han sido registradas en ambientes urbanos y se trata de especies exóticas (como es el caso de *Tillandsia capillaris* Ruiz & Pav.). Tampoco se incluyen especies que han sido accidentalmente observadas como epífitas pero no existen muestras que acrediten dicha observación, este es el caso de *Asplenium sellowianum* C. Presl ex Hieron. (Brussa com. pers.) y *Tradescantia crassula* Link & Otto. (A. González com. pers.), por tanto deberán ser confirmadas en el futuro.

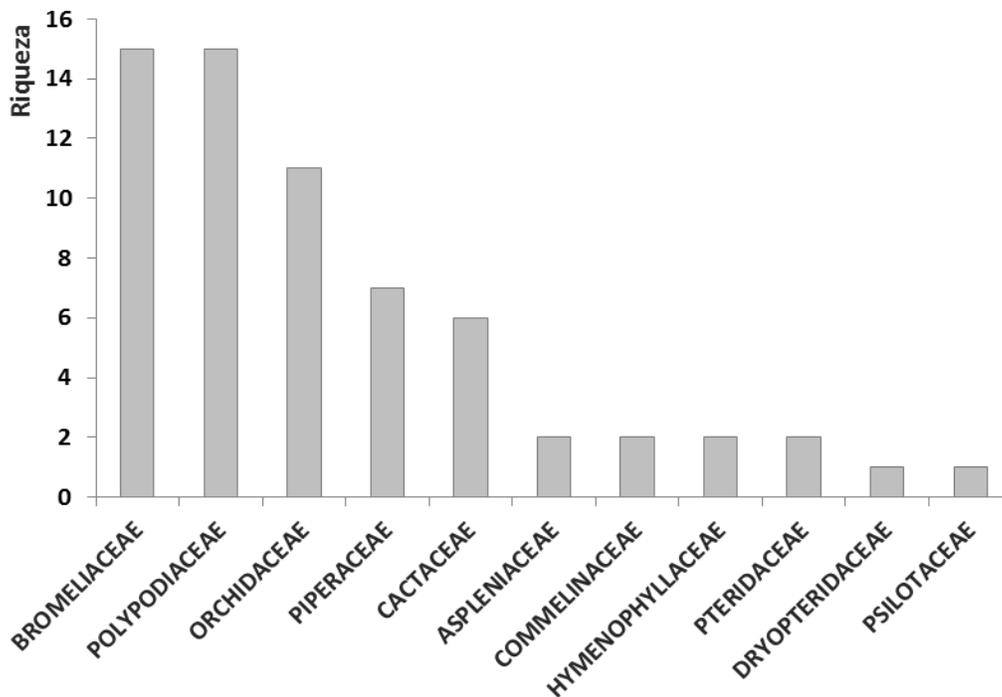


Figura 1. Riqueza de especies epífitas vasculares por familia para la flora de Uruguay.

Tabla I. Especies epífitas para Uruguay. Se indica la categoría de epifitismo: **ACC** - accidental, **CAR** - característica y **FAC** - facultativa. En Hab. Pref.- hábito preferencial para las especies accidentales y facultativas: **R**- rupícola, **T**- terrestre.

FAMILIA/Especie	Categoría	Hab. Pref.
ASPLENIACEAE		
<i>Asplenium gastonis</i> Fée	FAC	R
<i>Asplenium ulbrichtii</i> Rosenst.	ACC	T
BROMELIACEAE		
<i>Aechmea recurvata</i> (Klotzsch) L.B. Sm.	CAR	R
<i>Billbergia nutans</i> H. Wendl. ex Regel	FAC	R
<i>Tillandsia aeranthos</i> (Loisel.) L.B. Sm.	CAR	
<i>Tillandsia arequibae</i> (André) André ex Mez	ACC	R
<i>Tillandsia bandensis</i> Baker	CAR	
<i>Tillandsia duratii</i> Vis.	CAR	
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	CAR	
<i>Tillandsia ixioides</i> Griseb.	CAR	
<i>Tillandsia myosura</i> Griseb. ex Baker	CAR	
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	CAR	
<i>Tillandsia meridionalis</i> Baker	CAR	
<i>Tillandsia stricta</i> Sol. ex Sims	CAR	
<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	CAR	
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	CAR	
<i>Tillandsia xiphioides</i> Ker Gawl.	ACC	R
CACTACEAE		
<i>Cereus uruguayanus</i> R. Kiesling	ACC	T
<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.	CAR	
<i>Lepismium lumbricoides</i> (Lem.) Barthlott	CAR	
<i>Lepismium aculeatum</i> (F.A.C. Weber) Barthlott	CAR	
<i>Rhipsalis cereuscula</i> Haw.	CAR	
<i>Rhipsalis floccosa</i> Salm-Dyck ex Pfeiff.	CAR	
COMMELINACEAE		
<i>Tradescantia anagallidea</i> Seub.	ACC	T
<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	ACC	T
DRYOPTERIDACEAE		
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G. Forst.) Ching	ACC	T
HYMENOPHYLLACEAE		
<i>Didymoglossum hymenoides</i> (Hedw.) Copel	FAC	R
<i>Polyphlebium angustatum</i> (Carmich.) Ebihara & Dubuisson	FAC	R

ORCHIDACEAE

<i>Acianthera pubescens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W. Chase	CAR	
<i>Acianthera sonderana</i> (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase	CAR	
<i>Acianthera hygrophila</i> (Barb. Rodr.) Pridgeon & M.W. Chase	CAR	
<i>Campylocentrum aromaticum</i> Barb. Rodr.	CAR	
<i>Capanemia micromera</i> Barb. Rodr.	CAR	
<i>Capanemia superflua</i> (Rchb. f.) Garay	CAR	
<i>Cyclopogon elatus</i> (Sw.) Schltr.	ACC	T
<i>Gomesa barbata</i> (Lindl.) M. W. Chase & N. H. Williams	CAR	
<i>Gomesa bifolia</i> (Sims) M. W. Chase & N.H. Williams	CAR	
<i>Gomesa longipes</i> (Lindl. & Paxt.) M. W. Chase & N.H.Williams	CAR	
<i>Trichocentrum pumilum</i> (Lindl.) M.W. Chase & N.H. Williams	CAR	

PIPERACEAE

<i>Peperomia catharinae</i> Miq.	CAR	
<i>Peperomia comarapana</i> C. DC.	ACC	T
<i>Peperomia increscens</i> Miq.	ACC	R/T
<i>Peperomia pereskiifolia</i> (Jacq.) Kunth.	CAR	
<i>Peperomia psilostachya</i> C. DC.	CAR	
<i>Peperomia tetraphylla</i> Hook. & Arn.	CAR	
<i>Peperomia trineuroides</i> Dahlst.	FAC	R

POLYPODIACEAE

<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C. Presl	FAC	R
<i>Microgramma mortoniana</i> de la Sota	CAR	
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	CAR	
<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel	CAR	
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	CAR	
<i>Pecluma filicula</i> (Kaulf.) M.G. Price	s/d	
<i>Pecluma paradiseae</i> (Langsd. & Fisch.) M.G. Price	CAR	
<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G. Price	CAR	
<i>Pecluma sicca</i> (Lindm.) M.G. Price	CAR	
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	CAR	
<i>Pleopeltis lepidopteris</i> (Langsd. & Fisch.) de la Sota	ACC	R, T
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	CAR	
<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R. Y. Hirai	CAR	
<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston	CAR	
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.	CAR	

PSILOTACEAE

<i>Psilotum nudum</i> (L.) P. Beauv.	CAR	
--------------------------------------	-----	--

PTERIDACEAE

<i>Adiantum raddianum</i> C. Presl	ACC	T
<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.	FAC	R

Categorías ecológicas

En cuanto a las categorías ecológicas, las **epífitas características** son el grupo dominante con 44 especies (70%) (Figura 2), la mayoría corresponden a las familias más numerosas para la flora epífita del Uruguay (Bromeliaceae, Polypodiaceae y Orchidaceae). Este resultado es esperable, ya que las epífitas características son las mejor adaptadas a las condiciones del dosel.

La categoría de **epífitas accidentales** representó el 20% de la flora epífita del Uruguay, e involucra especies de distintas familias. Algunas de estas especies presentan alta abundancia en el tapiz herbáceo de los bosques y pueden desarrollarse como epífitas, encontrándose en varios sitios con este hábito (ej. *Tradescantia fluminensis*), en otros casos fueron especies registradas de forma escasa creciendo con hábito epífita (ej. *Cyclopogon elatus*). El epifitismo accidental depende de las características del árbol soporte (Waechter 1992), en este sentido un árbol que frecuentemente sustenta epífitas accidentales es *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk., especie que presenta huecos en los troncos, bifurcación de ramas y corteza con surcos que permiten la acumulación de materia orgánica, así como ramas horizontales sobre las que crecen con mayor facilidad estas epífitas. Otro soporte frecuente es *Butia odorata*, la cual permite la acumulación de materia orgánica entre los restos de pecíolos que permanecen sobre la planta. Finalmente, especies rupícolas que crecen en paredones pueden ser epífitas accidentales sobre las ramas de los árboles que quedan próximas a los paredones (ej. *Tillandsia arequitae* y *Tillandsia xiphioides*).

Las **epífitas facultativas** se distribuyen entre diferentes familias y géneros, y alcanzan un 10% del total de la flora epífita del Uruguay. La asignación de esta categoría puede variar según las características ambientales de cada sitio, por tanto la unificación de esta categoría para toda la flora resulta difícil de establecer. Por ejemplo, en los bosques en que se desarrollan paredones rocosos húmedos, muchas especies facultativas crecen con mayor abundancia y desarrollo sobre las rocas, o incluso pueden estar ausentes como epífitas ej. *Asplenium gastonis*, *Campyloneurum nitidum*.

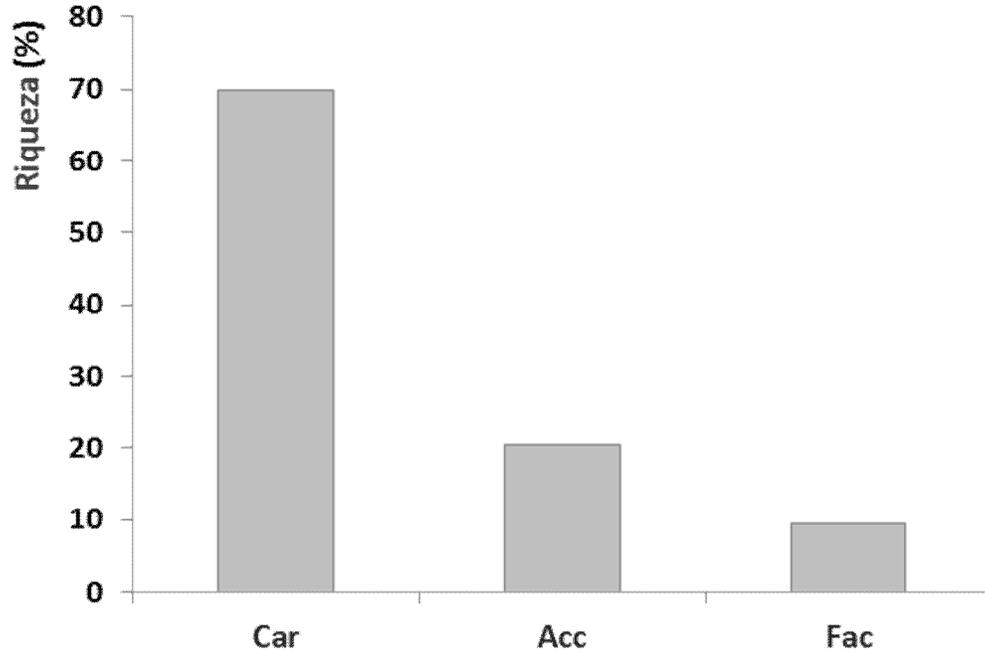


Figura 2. Porcentaje de especies epífitas según las distintas categorías ecológicas. **Car.** Características, **Acc.** Accidentales, **Fac.** Facultativas.

Patrón de riqueza y de registros de la flora epífita

El número de registros de herbario para la flora epífita de Uruguay totaliza hasta diciembre 2013, 1669 exsiccatas, de las cuales el 38 % se corresponde con nuevos registros vinculados a esta tesis (Proyecto CSIC Mai & Rossado, colectas de Duarte, Haretche y Zarucki), mientras que el restante 62 % está representado por esfuerzos de colecta anteriores (ANEXO - Figura 3). La intensidad del esfuerzo de colecta y su distribución geográfica en el país permite interpretar el conocimiento de este grupo, el cual muestra una gran variabilidad (rango: 0-107 registros por carta, DS= 11,12) y una distribución heterogénea en el territorio (Figura 3). La extensa superficie del país sin registros y por tanto el alto número de cartas con vacíos de información (131 cartas, 44%), refleja la escasa atención que ha recibido este grupo en el pasado, a pesar del considerable esfuerzo de muestreo realizado (637 registros en 77 cartas).

Pocas cartas presentan un elevado número de registros (11 cartas con registros > 31) (Figuras 3, 5, ANEXO - Tabla I). El alto número de registros para algunas de estas cartas es producto de las salidas relacionadas a esta tesis (cartas B23, C24, D13), mientras que otras presentan un número considerable de registros de herbario (ej. cartas H8, J9, J11) y en algunos casos se sumaron registros de epífitas relacionados a esta tesis si la especie no tenía registros previos para la carta o si la especie no había sido colectada con hábito epífita. Esta concentración de registros se da en cartas que presentan fácil accesibilidad y/o cercanía a centros poblados (ej. Sierra de Ánimas, C° Arequita, Don Bosco) o en cartas con sitios particularmente atractivos, o con una alta heterogeneidad ambiental (ej. cartas que incluyen A° Lunarejo, A° Laureles, Subida de Pena, Gruta de los Helechos, Paso Centurión, Sierra de Ríos, entre otras; ver ANEXO - Tabla I). Estos sesgos en los sitios de muestreo son compartidos en términos generales con los registros de herbario para otros grupos florísticos (Haretche *et al.* 2011, Marchesi *et al.* 2013). Estas tendencias demuestran la necesidad de planificar los muestreos en relación a la distribución espacial del conocimiento previo de las especies. Sin embargo, para la flora epífita las salidas fueron planificadas en relación a los registros de herbario, por tanto el hecho de que varias cartas con alto número de registros sean producto de las salidas vinculadas a esta tesis, resalta la escasez de registros previos para este grupo.

Existe una gran desigualdad respecto a la contribución de registros de las distintas familias que integran la flora epífita de Uruguay (Tabla II). Las familias con mayor número de registros son Polyodiaceae y Bromeliaceae, las cuales en su conjunto alcanzan casi el 70% del total de registros para esta flora. El alto número de registros para estas familias es esperable dado que son las familias con mayor número de especies epífitas, sin embargo el número absoluto de registros no es elevado cuando se evalúa la cantidad de registros por especie. Algunas especies de Bromeliaceae están sub-representadas en los herbarios, probablemente por presentar dificultad en la manipulación y secado (ej. *Aechmea recurvata*). También es llamativo el bajo número de registros de Orchidaceae (menor al 6% del total), especialmente si se considera la contribución de especies de esta familia al listado total de especies (11/64 especies). Otra familia con escasos registros es Hymenophyllaceae, para ésta, las muestras de herbario están sub-representadas debido probablemente a que algunas de estas especies, por su reducido tamaño, pueden pasar desapercibidas en los ambientes naturales, como por ejemplo *Didymoglossum hymenoides*, para la cual existía un solo

registro y que en el marco de este proyecto se reportó para otras tres localidades. Estos datos sugieren la importancia en el aporte de especímenes a los herbarios en el caso de las familias con un bajo porcentaje de registros.

La riqueza de especies registrada de epífitas mostró una alta variabilidad espacial dentro de Uruguay y tomó valores entre 1 y 30 especies por carta (Figura 4). La curva de distribución de riqueza muestra un rápido decaimiento al aumentar el número de cartas (Figura 6), es decir, pocas cartas presentan valores altos de riqueza mientras que la mayoría poseen valores bajos (1-2 especies) o nulos. El 62% de las cartas, presentan valores de riqueza observada de 0 a 2 especies, con una fuerte dependencia de la ausencia o escasez de registros en dichas cartas. El 38% restante presenta valores de riqueza mayor a 3 especies, y la mayoría de estas cartas presenta un rango entre 3 y 7 especies. Pocas cartas (4% del total) presentan un alto número de especies (15 – 30).

La variación geográfica de la riqueza observada presenta una fuerte relación espacial con el esfuerzo de colecta, en este sentido el mapa de distribución de riqueza observada coincide con el del esfuerzo de colecta y condiciona las zonas de baja riqueza o nula, las cuales son áreas escasamente muestreadas o con vacío de información (Figura 3, 4). La mayoría de las cartas con bajos valores de riqueza (1 y 2 especies), corresponden a cartas con bajo número de registros de herbario, los cuales en su mayoría se tratan de colectas aisladas, por tanto estas cartas no aportan al entendimiento de la distribución de la riqueza de epífitas. Sin embargo, los bajos valores de riqueza no solo se deben a bajos valores de registros, es necesario considerar las características ambientales de las diferentes regiones del país. En el centro dominan las praderas y la presencia de especies epífitas en dicha zona estarían asociadas a los bosques ribereños de diferentes ríos y arroyos que atraviesan el país. Como es de esperar, en esta zona del país los valores de riqueza observados son bajos.

El mapa de riqueza observada permite evidenciar las tendencias generales para esta flora, sin embargo dada la relación que presenta con el esfuerzo de muestreo, comprender con mayor precisión la distribución de esta flora requerirá un esfuerzo de muestreo mayor y metodologías complementarias que permitan modelar la riqueza de la flora epífita en zonas con registros escasos o nulos.

Las cartas con mayores valores de riqueza (15-30 especies) se ubican en el este del país, con tres núcleos bien definidos: **noreste** (en el límite entre los departamentos de Rivera, Tacuarembó, Salto y Artigas), **este** (Cerro Largo) y **sudeste** (Rocha). Las zonas noreste y este coinciden con los núcleos de alta riqueza de otros grupos biológicos, como leñosas (Grela 2004, Pérez-Quesada & Brazeiro 2013). Los factores que determinan la alta riqueza de epífitas en estos núcleos pueden ser diversos y determinar cuáles son los más importantes debería abordarse en trabajos posteriores. Sin embargo entre los factores que podrían explicar esta alta riqueza seguramente se encuentren: 1) la alta heterogeneidad y complejidad ambiental presente en esas zonas (diferentes tipos de bosques nativos por carta, variabilidad a lo largo de cada bosque, presencia de microambientes), 2) el estado de conservación de los bosques en algunos lugares de estos núcleos (zonas en que existen bosques con árboles de gran porte), 3) factores climáticos y 4) la continuidad geológica entre el sur de Brasil y Uruguay. Entre los factores climáticos, el este del país presenta los mayores valores de pluviosidad promedio y hacia el noreste los mayores valores de temperatura (Bidegain *et al.* 2005). Además en esta zona se da la presencia de nieblas y neblinas periódicas en algunas épocas densas y duraderas durante parte del día, las que permiten mantener mayor humedad ambiental que en otras zonas del territorio. Finalmente, la continuidad geológica entre el sur de Brasil y Uruguay, permite la presencia de corredores biogeográficos y la dispersión de especies desde el territorio Riograndense hacia Uruguay, en este sentido Chebataroff (1951a) identificó diferentes regiones naturales comunes entre Rio Grande do Sul y Uruguay (Figura 6). De acuerdo con este autor, para la zona este del país estas regiones serían: i) la **Cuesta Basáltica**: ubicada al noreste del país, zona de formaciones basálticas de hasta 300 m s.m. con una pendiente suave hacia el Río Uruguay y con desarrollo de quebradas, sierras y cuchillas, a esta zona se asocia el **núcleo noreste** de epífitas; ii) la **Penillanura Gondwanica**: ubicada en el centro-este del país, zona que se corresponde a la Depresión Central Riograndense donde se genera una depresión asociada principalmente al Río Ibicuy y en Uruguay se forma una depresión de menor magnitud entorno a los ríos Tacuarembó y Negro, en esta zona se ubica el **núcleo este** de epífitas y iii) la **Planicie Costera Rio Grande do Sul-Rocha**, ubicada al sudeste del país, se trata de una llanura anegadiza poco uniforme con zonas de humedales, lagunas, serranías y médanos, dónde se desarrolla el **núcleo sudeste** de epífitas.

Tabla II. Número y porcentaje de registros de herbarios por cada familia.

FAMILIA	Nº registros	%
ASPLENIACEAE	70	4,2
BROMELIACEAE	462	27,7
CACTACEAE	75	4,5
COMMELINACEAE	41	2,5
DRYOPTERIDACEAE	76	4,6
HYMENOPHYLLACEAE	22	1,3
ORCHIDACEAE	84	5,0
PIPERACEAE	97	5,8
POLYPODIACEAE	678	40,6
PSILOTACEAE	7	0,4
PTERIDACEAE	57	3,4
TOTAL	1669	100

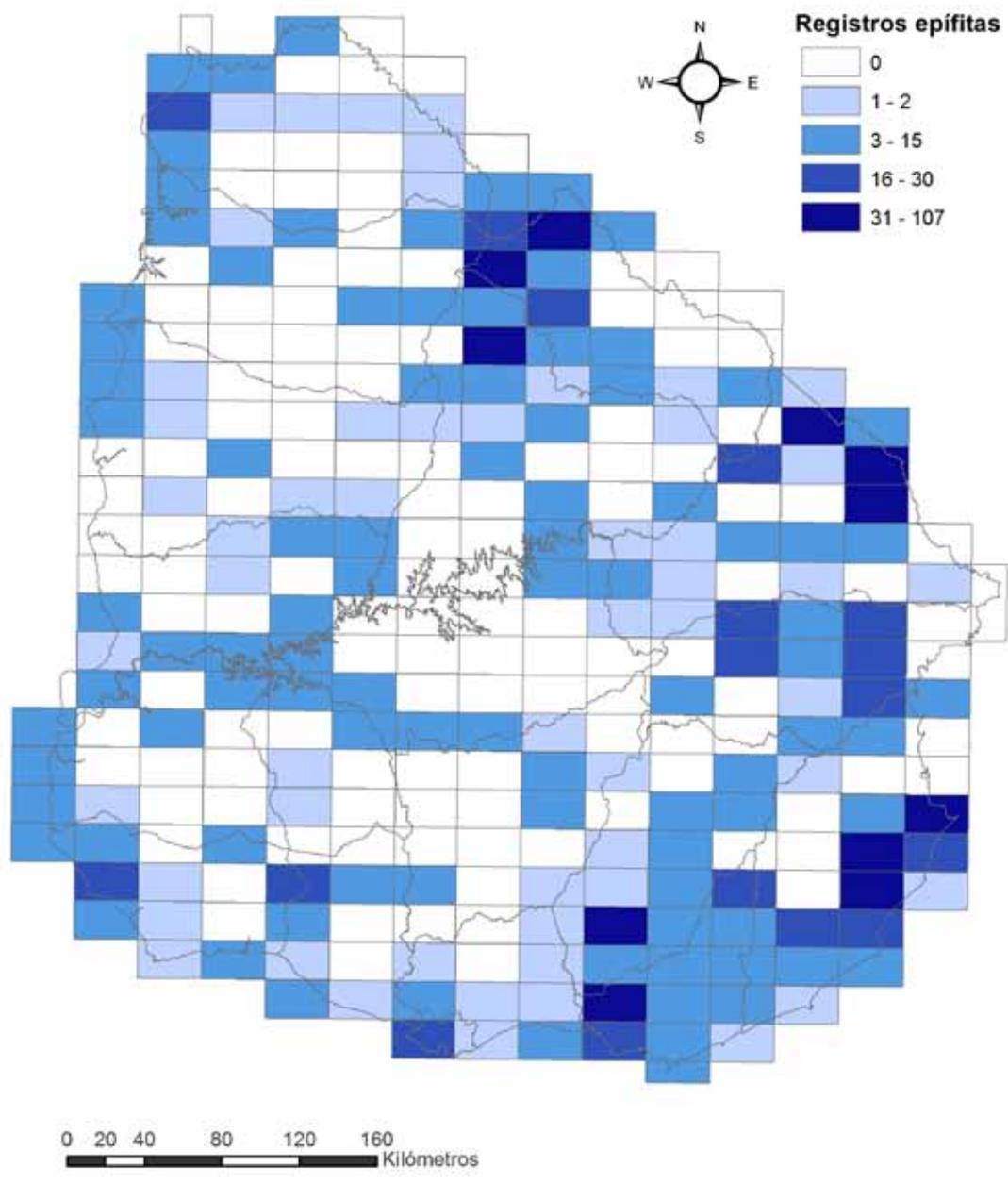


Figura 3. Distribución geográfica de los registros de flora epífita vascular de Uruguay.

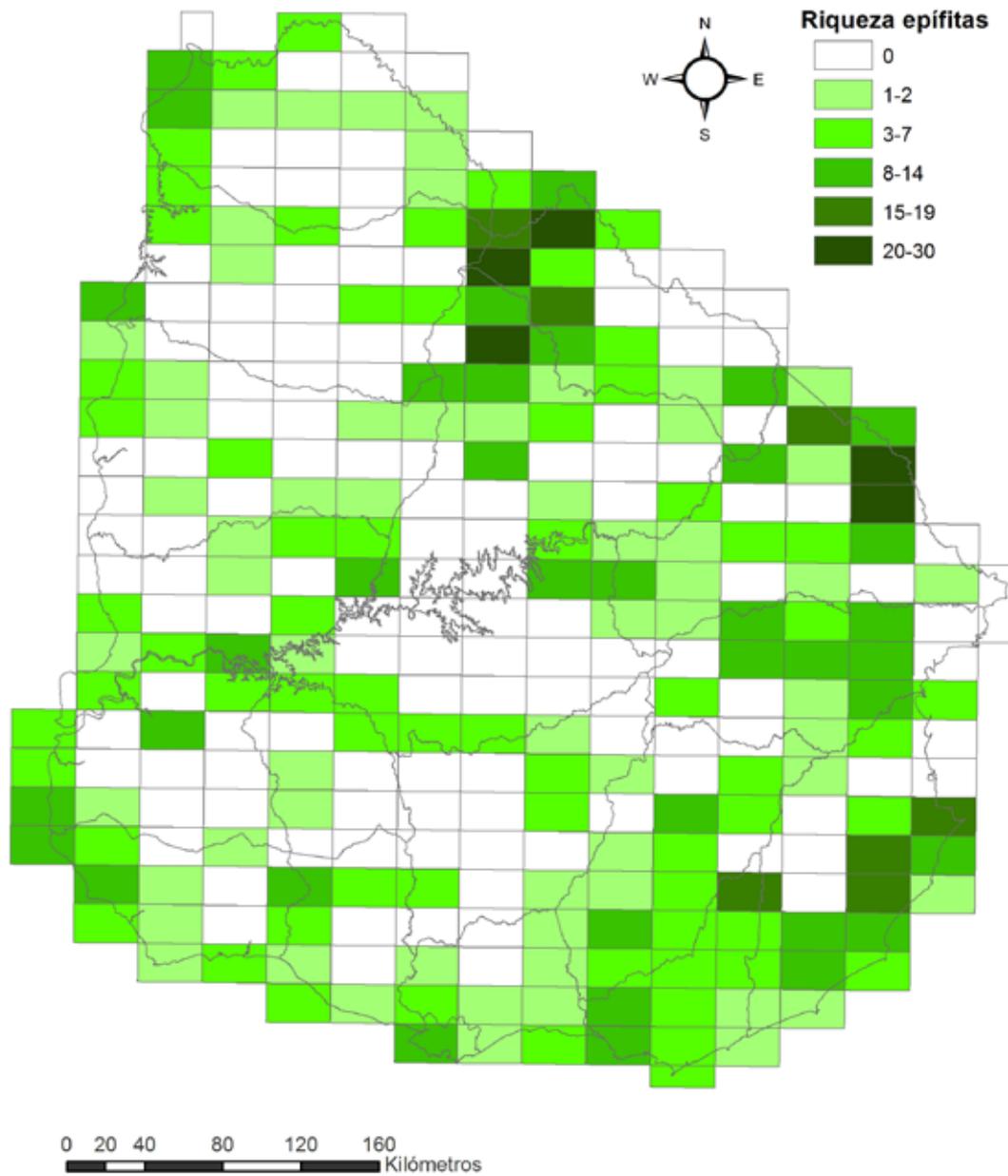


Figura 4. Distribución geográfica de la riqueza observada para la flora epífita vascular de Uruguay.

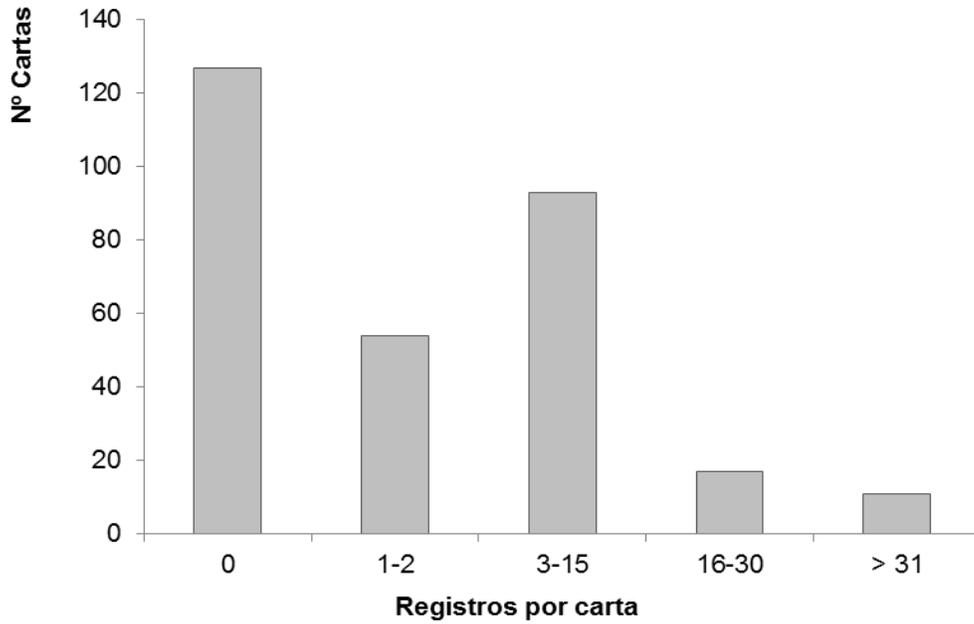


Figura 5. Número de cartas según diferentes categorías de registros de especies epífitas. Nótese el alto número de cartas sin registros y de cartas submuestreadas (Rango 3-15).

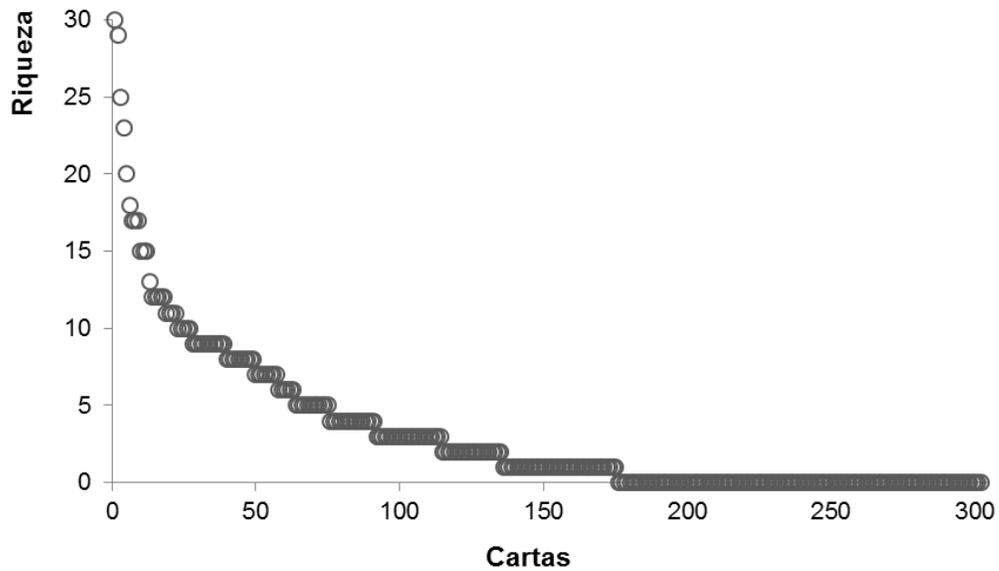


Figura 6. Curva de distribución de riqueza de especies epífitas en función de las cartas. Se da un rápido decaimiento de especies al aumentar el número de cartas, finalmente se evidencia un alto número cartas con riqueza próxima a cero.

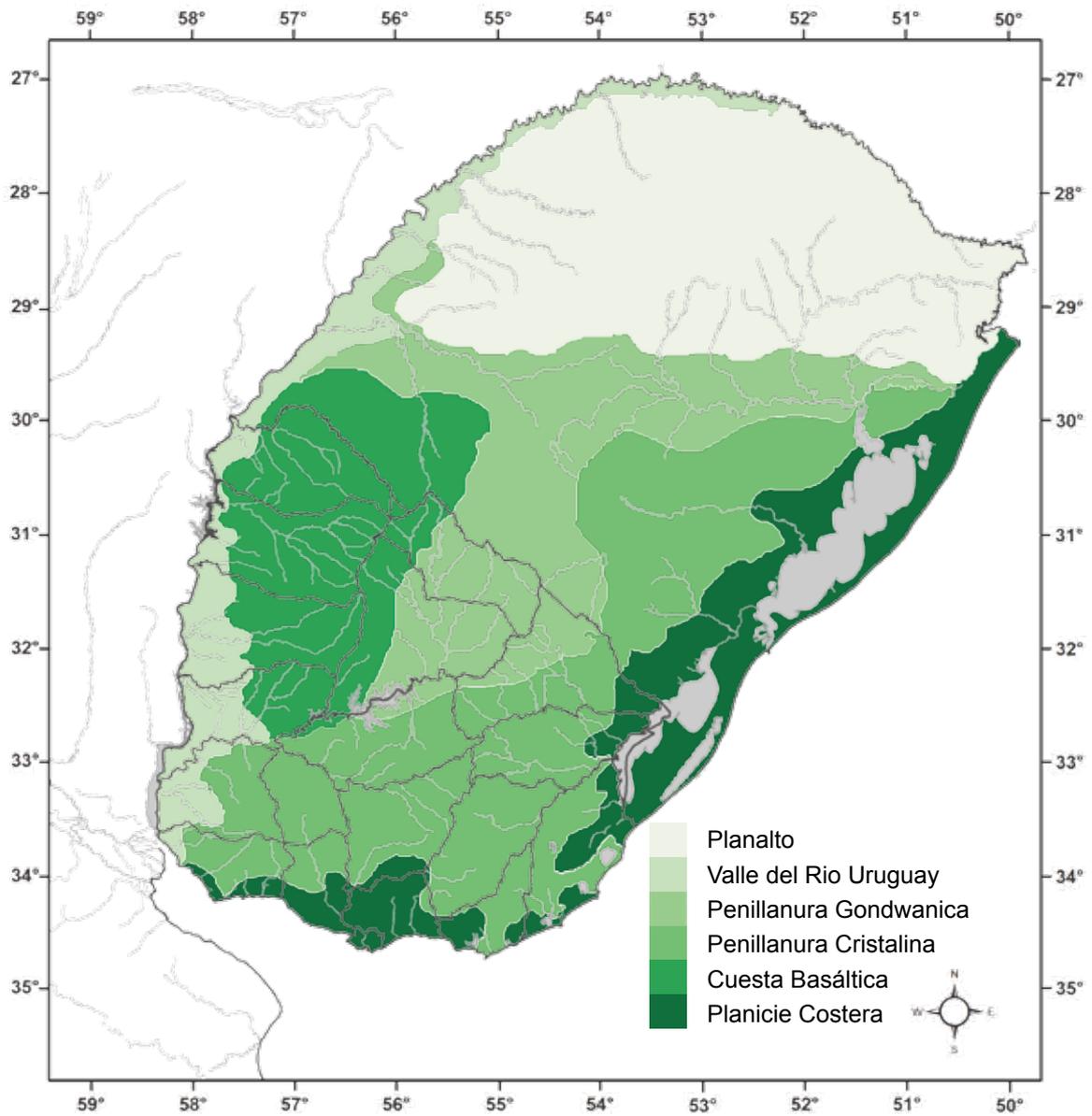


Figura 7. Mapa de regiones naturales entre los territorios de Rio Grande do Sul y Uruguay, según Chebataroff (1951a).

CONCLUSIONES

La flora epífita involucra 64 especies, representando el 2,4% del total de la flora nativa de Uruguay, con mayor número de especies en las familias Bromeliaceae, Polypodiaceae y Orchidaceae, y en la categoría de holoepífitas características.

El listado de especies fue elaborado en primera instancia a partir de registros de herbario y confirmado y ampliado luego de los relevamientos de bosque nativo. A pesar del considerable esfuerzo de muestreo realizado, extensas zonas presentan aún vacíos de información o número insuficiente de registros (ej. áreas del norte y oeste de Uruguay no lograron ser estudiadas). En este sentido, especies que han sido observadas a campo por otros investigadores, pero no colectadas con hábito epífito podrán ampliar el listado presentado. Por lo tanto, es posible que futuros relevamientos de campo especialmente en las zonas no estudiadas, puedan aportar nuevas especies epífitas para el país, así como ampliar la distribución de las especies aquí consideradas y modificar el mapa de riqueza observada para esta flora.

El número de registros por familia así como su distribución espacial resaltan la escasez de antecedentes para la flora epífita de Uruguay, y demuestra la importancia y necesidad de continuar los estudios de caracterización de la flora del país, especialmente para algunos grupos poco colectados y en algunas zonas del país con escasez o vacíos de información.

En cuanto al patrón de riqueza de esta flora, el noreste, este y sudeste del país son las zonas de mayor riqueza de especies epífitas para el país, diferentes motivos podrían explicar esta alta riqueza: 1) alta heterogeneidad ambiental, 2) mejor estado de conservación de los bosques, 3) mayor pluviosidad y temperatura, 4) presencia de nieblas y neblinas periódicas, 5) vínculo biogeográfico con el sur de Brasil a través de diferentes corredores. La coincidencia de los núcleos de alta riqueza de especies epífitas con aquellos para especies leñosas, remarca la importancia de estas zonas para la diversidad florística del país, en cuanto a especies no pampeanas.

CAPÍTULO II. Caracterización taxonómica de helechos epífitos

INTRODUCCIÓN

La flora epífita de Uruguay está constituida por 64 especies, distribuidas en 28 géneros y 11 familias (Capítulo I), cifra que corresponde al 2,4% del total de la flora nativa de Uruguay, considerando 2400 especies nativas confirmadas (Marchesi *et al.* 2013). Dentro de la flora epífita de Uruguay, los helechos representan un grupo numeroso que alcanza el 36% de esta flora, y donde se destaca la familia Polypodiaceae como una de las familias con mayor riqueza de especies. Los helechos epífitos presentan una alta contribución a las comunidades epífitas de climas subtropicales y templados (Krömer *et al.* 2005, Zotz 2005), diferentes atributos y adaptaciones frente a la sequía, estrés hídrico y bajas temperaturas les permiten ser ventajosos en estos ambientes. A su vez, la alta contribución de helechos a la flora epífita de Uruguay podría estar influenciada por las características de este grupo en la zona austral de Brasil, zona que es considerada de gran diversificación y riqueza de especies (de la Sota 1960).

Los primeros trabajos que incluyen a las Polypodiofitas para Uruguay son los listados de especies para la flora del país, que comienzan con Gibert (1873) y posteriormente Herter (1928, 1930, 1939, 1949), quien además publica ilustraciones para las especies consideradas. Osten & Herter (1925) son los primeros en tratar específicamente a las Polypodiofitas, e incluyen clave de identificación de especies, sinonimias, datos de distribución y notas sobre las mismas. Legrand & Lombardo (1958) incluyen descripciones de las familias, géneros y especies, claves de identificación por género, notas sobre el hábito, ambiente y distribución, así como ilustraciones. Autores posteriores han contribuido con nuevas citas o registros (Marchesi 1964, 1965b, 1972, Meza Torres *et al.* 2010, Brussa & Grela 2005).

Los trabajos anteriormente mencionados son heterogéneos en la información incluida y el amplio espectro cronológico en el que los mismos se desarrollan hace que la información para varios de ellos esté desactualizada. Esta heterogeneidad se traduce en escasez de conocimiento sobre determinados grupos, la cual ha sido denominada por algunos autores “impedimento taxonómico” (Crisci 2006). Este concepto es utilizado para definir los errores y deficiencias en nuestro conocimiento sobre el total de las especies que existen, la falta de sistemáticos y el impacto que esta situación

causa en nuestra capacidad para conservar y utilizar la biodiversidad. En esencia, el impedimento taxonómico se refiere al déficit de conocimientos acerca del número, distribución, biología y genética de las especies existentes y de la restricción que ello implica en relación con las posibles acciones de conservación y uso racional de todos los componentes de la diversidad biológica (Schnak & López 2003).

En este contexto, es necesario profundizar en el conocimiento taxonómico de estas especies y aportar a la reducción del impedimento taxonómico para este grupo. Así como generar información de base que permita un mayor conocimiento de estas especies a fin de diseñar estrategias para su conservación y uso sostenible, dado que algunas de ellas son consideradas amenazadas y prioritarias para la conservación dentro del país (Marchesi *et al.* 2013). Esto implica generar información sobre caracteres morfológicos útiles para la identificación de las especies, brindar conocimiento sobre sus atributos biológicos, hábitat y preferencias ambientales, así como tener en cuenta su área de distribución en el país. En este sentido, el objetivo general de este capítulo es caracterizar taxonómicamente las especies epífitas del grupo Polypodiofitas (Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Hymenophyllaceae, Polypodiaceae, Psilotaceae y Pteridaceae) presentes en Uruguay. Los objetivos específicos son: i) realizar una clave de familias, géneros dentro de cada familia y especies por género; ii) brindar información para la identificación y caracterización de cada especie a través de descripciones, comentarios y fotografías; y iii) establecer el hábitat y patrón de distribución geográfico de cada especie.

METODOLOGÍA

El estudio taxonómico fue realizado principalmente a partir del análisis de exsiccatas de herbario (MVFA, MVJB, MVM, MVFQ) y materiales colectados en el marco de los relevamientos de bosques nativos (detallada en Metodología Capítulo I). Por especie se seleccionó un set de muestras procedentes de distintas zonas geográficas del país. A partir de las etiquetas de herbario se obtuvieron datos preliminares para cada especie sobre el hábito, hábitat, características ambientales, localidad de colecta, observaciones de la planta, etc., los cuales fueron complementados y ampliados con la información obtenida en las salidas de campo.

El material colectado en el marco de esta tesis fue identificado a través de bibliografía nacional y regional de referencia para cada familia, y a través de la consulta de

ejemplares de herbario. Las muestras de herbario sin identificar fueron determinadas y las muestras identificadas previamente fueron confirmadas. Se consultaron también ejemplares en los herbarios ICN y HAS de Porto Alegre para la confirmación de la identificación de especies escasamente colectadas en Uruguay. Las especies fueron ordenadas en familias de acuerdo a Christenhusz *et al.* (2011).

Los datos de caracteres morfológicos vegetativos se tomaron directamente del material herborizado, cuando fue necesario las muestras fueron rehidratadas con agua tibia. Se tomaron datos de largo de hoja, largo y ancho de lámina y/o pinna, para lo cual se tomaron las hojas, láminas y pinnas de tamaño menor y mayor. En el caso de láminas pinnadas se midió el ancho del contorno de lámina en la zona más ancha de la misma. Para el género *Microgramma* se tomaron los datos de espesor y ancho del rizoma, por tratarse de un carácter diferencial entre las especies de dicho género. Las mediciones se realizaron con un calibre digital de precisión 0,1 mm y con una regla de precisión 0,5 mm. Las observaciones se realizaron con una lupa estereoscópica y eventualmente se realizaron preparados no permanentes para el estudio de tricomas y venación.

Se realizó las descripciones así como las claves de familias y géneros integrando información de la bibliografía y del material examinado. Para los géneros con más de dos especies se elaboraron claves dicotómicas de identificación. Las claves se basan en caracteres morfológicos observados en el material examinado, principalmente herborizado y en observaciones de material vivo procedente de muestras colectadas en las salidas y posteriormente cultivadas. Para cada especie se presenta el nombre aceptado, su publicación original y el ejemplar tipo, sinónimos utilizados en el país, descripción morfológica, hábitat y distribución, especímenes examinados, hábitat y distribución dentro del país e imágenes. Se agregan además, comentarios y observaciones particulares para cada especie del material herborizado y de los ejemplares vivos.

En hábitat y distribución se asigna los ambientes en que la especie está presente y las zonas donde se distribuye en el país, integrando la información obtenida de las etiquetas de herbario y de los relevamientos. Para la asignación de hábitat se aplicó la clasificación de bosques nativos utilizada en el país (detallada en Introducción general), la cual se basa en criterios fisonómicos y topográficos de los sitios en donde

se desarrollan los bosques o en función de la especie dominante del dosel superior (Gautreau & Lezama 2009).

Junto con la información de hábitat, se presenta información acerca de las forófitas sobre las que se observó la especie, y la abundancia registrada en las salidas de relevamiento. Para esto, se generaron diferentes categorías de abundancia según la presencia de la especie como epífita en el sitio de muestreo: i) *rara*: escasamente observada en el sitio de estudio (uno o dos ejemplares); ii) *poco común*: observada algunas veces en el sitio (hasta cinco ejemplares); iii) *común*: observada frecuentemente en el sitio (ejemplares que representan la mitad de la abundancia de epífitas del sitio) y iv) *muy común*: observada permanentemente en el sitio (ejemplares que representan más del 75 % de la abundancia de epífitas del sitio). En algunos sitios la distribución de algunas especies fue restringida a una zona del bosque (ej. borde externo, interior, etc.), cuando esto sucedió se especificó la categoría de abundancia en dicho sector. Cabe resaltar que esta categorización se refiere a la abundancia de la especie como epífita, por tanto en las epífitas accidentales se aclara además su abundancia con el hábito preferencial (terrestre/rupícola).

Los mapas de distribución geográfica representan el área de ocurrencia de cada especie, elaborada a partir del mapeo de los registros documentados de la especie para Uruguay lo cual incluye colectas bajo diferentes hábitos (terrestre, rupícola o epífita). Los especímenes sin coordenadas geográficas de las localidades de colecta fueron geo-referenciados utilizando imágenes satelitales (Google Earth), Cartas Geográficas de Uruguay (Servicio Geográfico Militar) y capas de información del MTOP. En general, se descartaron las colectas procedentes de zonas urbanas alejadas del área de distribución natural de la especie, se consideró que las mismas se tratan de ejemplares introducidos o cultivados, que generan datos confusos a la hora de interpretar la distribución de las especies. Algunos registros debieron ser descartados por falta de datos de la localidad de colecta o por datos confusos sobre la misma. La elaboración de los mapas se realizó con el programa ArcGIS 10.0. ® / ArcMap™ Esri® software.

Las imágenes de las especies fueron obtenidas en los relevamientos, donde se buscó obtener para cada especie el porte general de ejemplares epífitos, detalle de la hoja, rizoma, soros y otras características particulares. Las fotografías utilizadas son de

autoría de la autora de la tesis, excepto cuando se indica el nombre de otro autor/a.
Las láminas fueron elaboradas en el programa Adobe Illustrator.

RESULTADOS y DISCUSIÓN

Clave para la identificación de familias de Polypodiofita epífitas en Uruguay

1. Tallos aéreos presentes; hojas notablemente reducidas, venación ausente o solo con una vena media; esporangios agrupados en sinangios Psilotaceae
- 1'. Tallos aéreos ausentes; hojas desarrolladas, venación presente y variable; esporangios dispuestos en soros
 2. Láminas formadas por una sola capa de células de espesor; soros marginales; indusios presentes, tubulares o bivalvados Hymenophyllaceae
 - 2'. Láminas formadas por varias capas de células de espesor; soros abaxiales; indusios presentes o ausentes, cuando presentes lineales o redondeados
 3. Raquis con un surco central o dos surcos paralelos y una zona media elevada adaxialmente; indusios presentes
 4. Rizomas erectos o cortamente rastreros, compactos; soros elongados sobre las venas; indusios lineales soldados lateralmente al soro, persistentes Aspleniaceae
 - 4'. Rizomas largamente rastreros, robustos; soros redondeados; indusios redondeados peltados, caedizos..... Dryopteridaceae
 - 3'. Raquis cuando presente terete, no surcado adaxialmente; indusios ausentes
 5. Rizomas rastreros, inserción de las hojas en dos hileras dorsiventrales; filopodios presentes; soros redondeados; falsos indusios ausentes Polypodiaceae
 - 5'. Rizomas erectos o rastreros, inserción de las hojas variable, sin formar hileras; filopodios ausentes; soros lineales o de contorno orbicular a cuadrangular; falsos indusios presentes o no, cuando presentes formados por el margen de la lámina curvado..... Pteridaceae

Psilotaceae J.W. Griff. & Henfr.

Plantas terrestres y epífitas, raro rupícolas; **raíz** ausente; **rizoma** rastrero, ramificado; **tallo aéreo** erecto a péndulo, ramificado dicotómicamente, terete, angular o aplanado, glabro; **hoja** dimorfa, simple, **pecíolo** ausente o reducido, **lámina** glabra, **venación** ausente o solo la vena media presente; **esporangio** adaxial, fusionado en un sinangio (2 o 3 loculares); **espora** monolete, reniforme.

Esta familia cuenta actualmente a nivel mundial con dos géneros: *Tmesipteris* y *Psilotum*, siendo *Psilotum* cosmopolita y el género presente en Uruguay.

Referencias: Marchesi (1979), Moran (2013), Palacios-Rios (1995), Sehnem (1979), Smith *et al.* (2006).

Psilotum Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 8 (1801).

Plantas epífitas, ocasionalmente rupícolas rara vez terrestres; **rizoma** con rizoides; **tallo aéreo** ramificado dicotómicamente de forma consecutiva, aplanado o angular, verde oscuro a verde-amarillento; **hoja** 1-2 mm long., dimorfa, glabra, reducida, disposición alterna, **venación** ausente; **sinangio** sésil, trilobado.

Psilotum se caracteriza por presentar tallos lisos o desnudos (por ser glabros y por las hojas pequeñas), la ausencia de raíces y los esporangios fusionados en sinangios.

Este género cuenta con dos especies a nivel mundial, en nuestro país solo se desarrolla *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv.

Psilotum nudum (L.) P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 106, 112 (1805). *Lycopodium nudum* L., Sp. Pl. 1100 (1753). Tipo: Sin dato de localidad, sin fecha, Anónimo. (Lectotipo designado por *Proctor* (1977): LINN 1257.1, imagen escaneada del lectotipo LINN!).

Plantas epífitas; **rizoma** corto, horizontal, con rizoides; **tallo aéreo**, arqueado o péndulo, triangular distalmente, con tres ángulos agudos, verde-grisáceo a amarillento; **hoja estéril** escuamiforme, en la base del tallo, **hoja fértil** bifurcada, en la porción apical del tallo; **sinangio** subgloboso, dispuesto helicoidalmente sobre el tallo, amarillento a marrón. Figura 8.

Hábitat y distribución: Habita ambientes húmedos como bosque de quebrada y serrano húmedo así como palmares. Utiliza distintas especies arbóreas como forófito, en el sudeste del país ha sido colectada en los palmares creciendo entre los pecíolos de *Butia odorata*. Presenta dos áreas de distribución disyuntas en el país, en el noreste y en el sudeste (Figura 9).

Material examinado: Montevideo: Calle Pilcomayo 5088 y Strásslulas, 28 Jul 2009, *Roibal s.n. (MVJB 27585)*. Rivera: Camino entre Arroyos Sauzal y Valiente. Quebrada al oeste del camino, Tranqueras, 22 Dic 2005, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 24888)*. Rocha: Estancia el Palmar de Raúl Rubio cerca de Castillos, 19 Mar 1977, *Marchesi s.n. (MVFA 14026)*; Estancia el Palmar Laguna Negra, 14 Mar 1999, *Marchesi s.n. (MVFA 28815)*; Sierra de los Difuntos, junto a Laguna Negra, 13 May 1997, *Bonifacino & Azpiroz s.n. (MVFA 26821)*.

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación debido a su distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (Marchesi *et al.* 2013).

Observaciones: Entre las muestras examinadas, una de ellas corresponde al departamento de Montevideo (*MVJB 27585*) y se trata de una ejemplar epífita sobre un árbol del ornato público (*Melia azedarach* L.) en el barrio Malvín. El ambiente urbano no se consideró parte del hábitat natural de la especie ya que seguramente se trata de un ejemplar introducido, por lo que esta localidad no fue incluida en el mapa de distribución.



Figura 8. *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. A. Porte general. **B.** Hoja estéril escuamiforme. **C.** Detalle del sinangio. (Autoría de las imágenes: A, B, C: Mauricio Bonifacino).

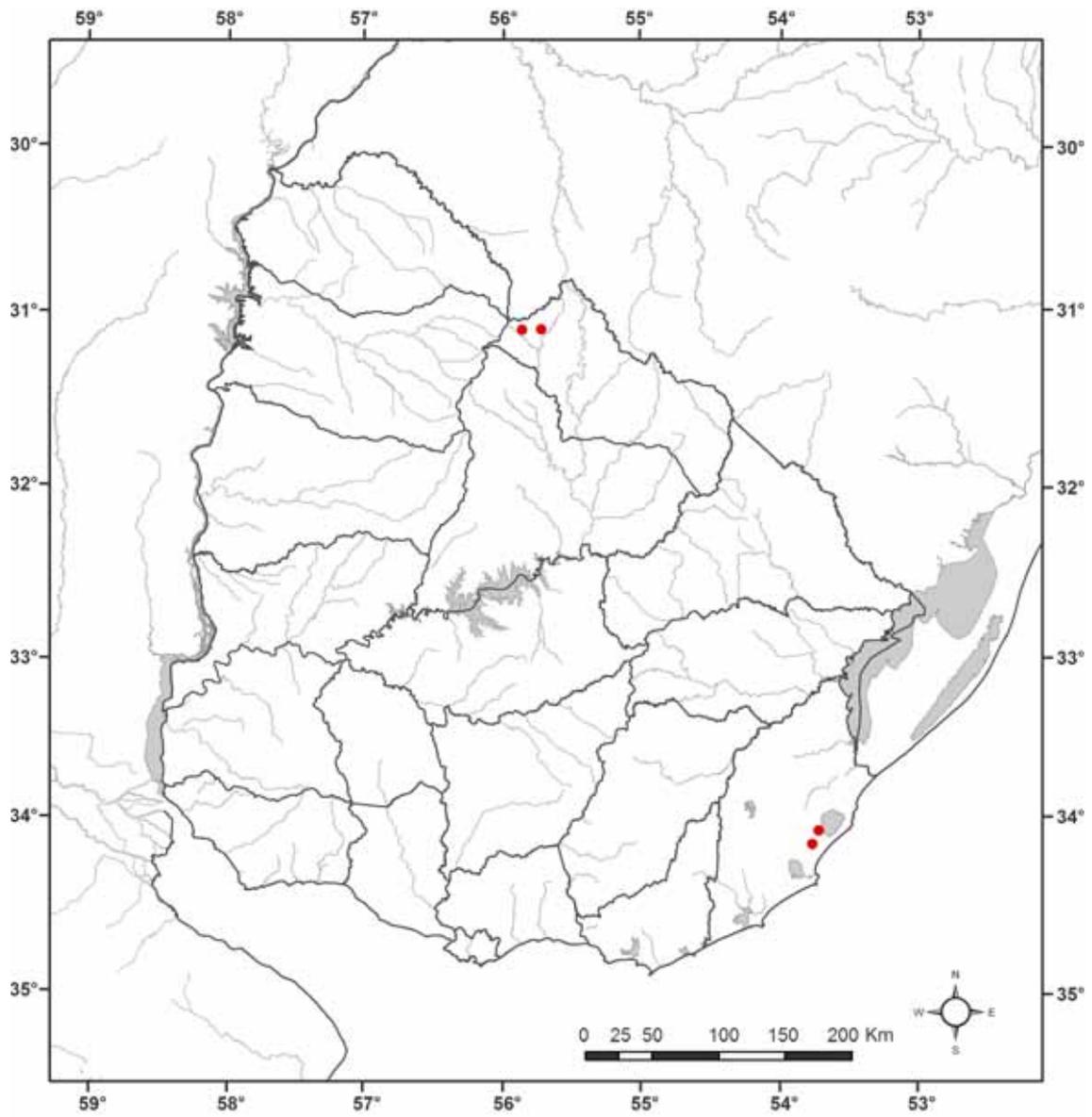


Figura 9. Mapa de distribución de registros de *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. en Uruguay.

Hymenophyllaceae Mart.

Plantas epífitas, terrestres o rupícolas; **rizoma** rastrero, algunas veces erecto y robusto, pubescente, tricomas simples, rojizos, marrones o negruzcos; **hoja** monomorfa, a veces dimorfa, simple a varias veces pinnada, **lámina** formada por una capa de células de grosor (excepto una especie), sin estomas, glabra a pilosa, tricomas unicelulares o multicelulares, raramente con escamas, **venación** anádroma, catádroma o flabelada, libre, venas falsas presentes en algunas especies; **soro** marginal, indusio presente, cónico, tubular o bivalvar (denominado involucreo).

Los miembros de esta familia, denominada “helechos película” (“filmy ferns”), presentan la lámina formada por una única capa de células y soros marginales con involucreo cónico, tubular o bivalvar característicos, siendo éstos los caracteres diagnósticos para el grupo (Pryer *et al.* 2001; Smith *et al.* 2006). Tradicionalmente se reconocieron dos géneros dentro de Hymenophyllaceae: *Trichomanes* e *Hymenophyllum*. Sin embargo, la variabilidad morfológica y las diferencias en el tipo de involucreo de las especies, ha llevado a distintos autores a elaborar propuestas de división de la familia en numerosos géneros, o la división de los dos géneros en subgéneros y secciones, dando cuenta de la complejidad interna de la familia (Ebihara *et al.* 2006, Pryer *et al.* 2001). Estudios moleculares recientes sugieren la presencia de grupos monofiléticos los cuales son reconocibles morfológicamente, proponiendo la división de la familia en nueve géneros (Ebihara *et al.* 2006).

Este trabajo sigue la propuesta de delimitación genérica de Ebihara *et al.* (2006) (la cual es aceptada por Smith *et al.* (2006) y Christenhusz *et al.* (2011)), considerando a los taxones epífitos del país dentro de los géneros *Didymoglossum* y *Polyphlebium*.

Referencias: Ebihara *et al.* (2006), Herter 1939, Legrand & Lombardo (1958), Osten & Herter (1925), Nóbrega & Prado (2008), Pacheco (1995).

Clave para la identificación de géneros de Hymenophyllaceae presentes en Uruguay

1. Raíces ausentes; láminas simples o pinnatifidas; venación catádroma^I; venas falsas presentes, paralelas a las venas verdaderas *Didymoglossum*

1'. Raíces presentes; láminas 1-pinnadas a varias veces pinnadas; venación anádroma^{II}; venas falsas ausentes *Polyphlebium*

Didymoglossum Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 330. 1827.

Plantas epífitas y rupícolas; **raíz** ausente; **rizoma** largamente rastrero, delgado, cubierto por tricomas oscuros; **hoja** monomorfa, simple, lobada o pinnatifida, **pecíolo** corto o ausente, **lámina** glabra o con tricomas en los márgenes, **venación** catádroma, algunas veces flabeliforme, venas falsas submarginales ausentes, venas falsas paralelas a las venas verdaderas presentes, **soro** campanulado, bilabiado o truncado, generalmente de margen oscuro, receptáculo exerto (se extiende por fuera de la boca del indusio).

La presencia de venillas falsas paralelas a las venas verdaderas representa el carácter diagnóstico para el género (Ebihara *et al.* 2006), estas son células colenquimáticas alargadas (Moran 2013). Este género consta de dos subgéneros: *Didymoglossum* y *Microgonium*, los cuales difieren principalmente por la presencia de una venilla falsa submarginal continua y por los tricomas marginales ausentes en *Microgonium* (Ebihara *et al.* 2006; Moran 2013).

Este género cuenta con una especie en Uruguay la cual fue identificada como epífita facultativa *Didymoglossum hymenoides* (Hedw.) Copel. (subgénero *Didymoglossum*).

^I *Catádroma*- venación en la cual la primera nervadura de un segmento se forma del lado inferior o basiscópico de la costa.

^{II} *Anádroma*- venación en la cual la primera nervadura de un segmento se forma del lado superior o acroscópico de la costa.

Didymoglossum hymenoides (Hedw.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 77. 1938. *Trichomanes hymenoides* Hedw. Fil. Gen. Sp. t. 3, 1799. Tipo: Hedwig, Fil. Gen. Sp. t. 3, f. 3 (1799) (Lectotipo designado por Wessels Boer (1962), tipo probablemente basado en un espécimen de Swartz de Jamaica).

Trichomanes pabstianum C. Müller. Bot. Zeit. 738. 1854. Tipo: Brasil, Santa Catarina, *Pabst N° 267* (fragmento de Isotipo en US, no visto).

Plantas rupícolas y epífitas; **rizoma** largamente rastrero, densamente cubierto por tricomas castaño-oscuros a negruzcos; **hoja** 1,3-1,6 cm long., monomorfa, simple, **pecíolo** castaño, aplanado, con tricomas similares a los del raquis, **lámina** 0,8-1,3 × 0,9-1,4 cm, membranácea, traslúcida, flabelada, obovada, margen lobado, con tricomas aciculares simples o bífidos, negros, **venación** catádrroma, furcada, venas libres hasta el margen, venas falsas ubicadas entre las venas principales; **soro** bilabiado, de margen castaño oscuro, glabro, ubicado en la zona apical de la lámina, se extiende por fuera del tejido laminar. Figura 10.

Hábitat y distribución: Se encuentra en bosques de quebrada y serrano húmedo, en zonas húmedas y a la sombra. Se la registró creciendo con hábito rupícola sobre paredones o rocas por las que escurre agua de forma semipermanente, y con hábito epífita sobre *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L.B. Sm. & Downs. asociado a *Campyloneurum nitidum* y sobre *Luehea divaricata*, cubriendo densamente el tronco y las ramas principales asociado a otras especies epífitas (ej. *Campyloneurum nitidum*, *Lepismium cruciform* y *Rumohra adiantiformis*). Se distribuye en el noreste, este y sudeste del país (Figura 11).

Material examinado: Cerro Largo: Sierra de Ríos, 21 Set 2013, *Mai et al. N° 334*. Rivera: Cuchilla de Cuñapirú, 9 Abr 2013, *Mai et al. N° 268*. Rocha: Sierra de la Blanqueada, 22 Set 2012, *Mai et al. N° 14 (MVJB 28509)*. Tacuarembó: Gruta de los Helechos, 28 Set 1928, *Herter N° 3740 (Osten 20419 - MVM s.n.)*.

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación debido a su distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (Marchesi *et al.* 2013).

Observaciones: Debido a su tamaño pequeño y a la apariencia general similar a un musgo, esta especie seguramente está sub-representada en las colecciones

nacionales (existen cuatro muestras de herbario, tres de ellas colectadas en el marco de esta tesis). Por tanto, el conocimiento actual sobre su distribución y los ambientes que habita es limitado, el cual podrá ampliarse con nuevos registros. Es una especie poiquilohídrica ya que en condiciones de escasez de humedad las láminas se resecan y vuelven a recuperar la turgencia con el contacto del agua.

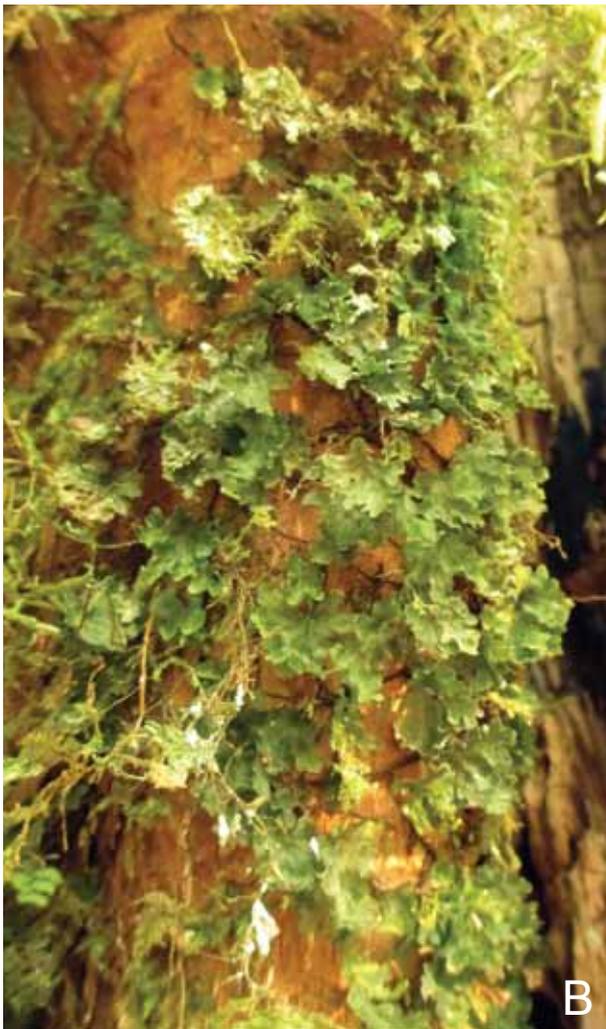


Figura 10. *Didymoglossum hymenoides* (Hedw.) Copel. **A.** Porte general, cubre amplias superficies húmedas. **B.** Rizomas oscuros, láminas membranáceas. **C.** Hojas con soros bilabiados marginales. **D.** Soro extendido por fuera de la lámina, receptáculo exerto.

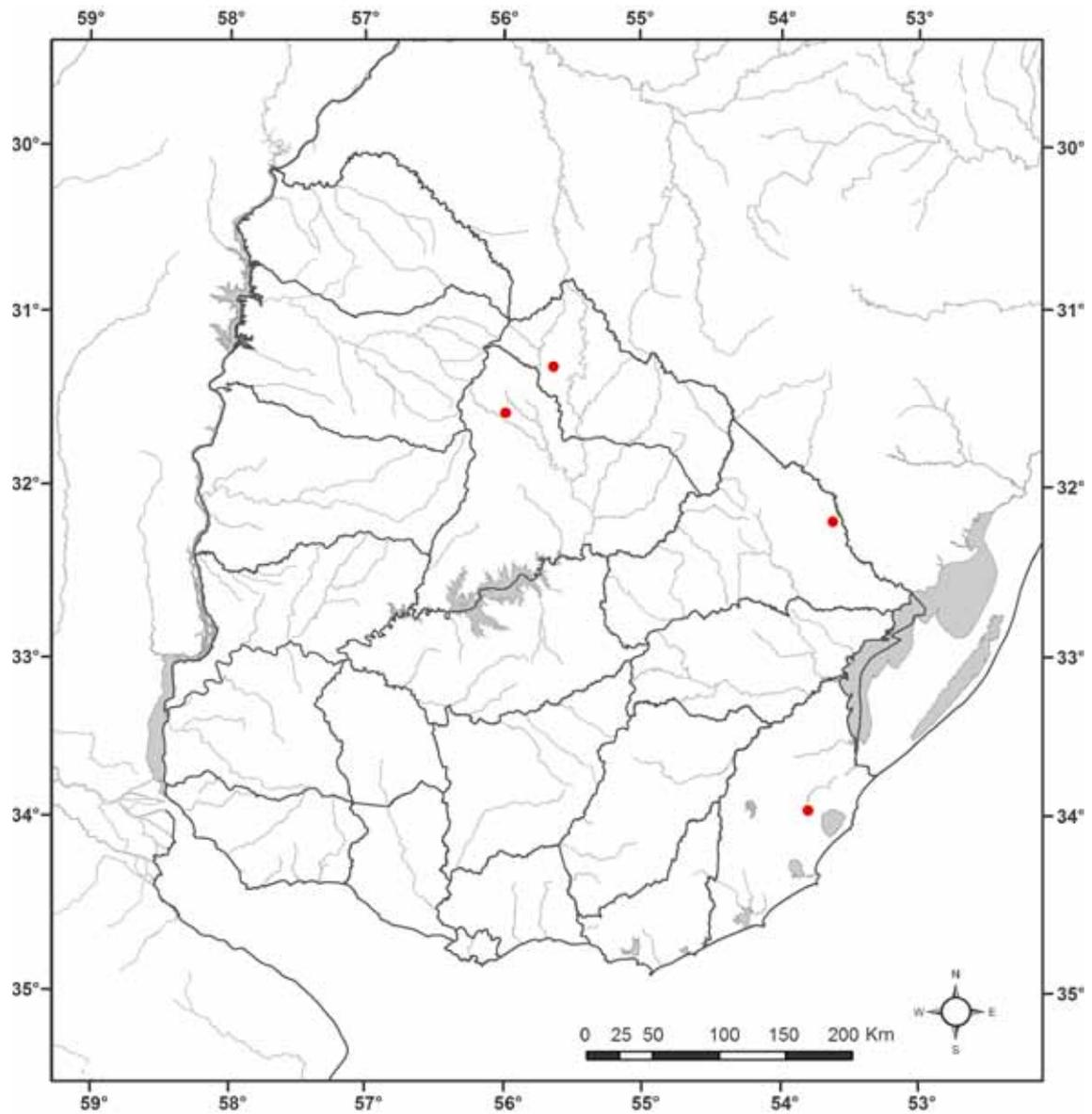


Figura 11. Mapa de distribución de registros de *Didymoglossum hymenoides* (Hedw.) Copel en Uruguay.

Polyphlebium Copel., Philipp. J. Sci. 67: 55. 1938.

Plantas rupícolas y epífitas; **raíz** presente, escasa y fina; **rizoma** largamente rastrero, filiforme, delgado, cubierto por tricomas marrón claro; **hoja** monomorfa, 1-pinnada a 4-pinnada, **pecíolo** aplanado, alado o no, **lámina** glabra o con escasos tricomas, **venación** anádroma, venas falsas ausentes; **soro** tubular, receptáculo largamente exerto.

Este género cuenta con una especie en Uruguay la cual fue identificada como epífita facultativa *Polyphlebium angustatum* (Carmich.) Ebihara & Dubuisson.

Polyphlebium angustatum (Carmich.) Ebihara & Dubuisson, Blumea 51(2): 240. 2006. *Trichomanes angustatum* Carmich. Trans. Linn. Soc. London 12: 513. 1819. Tipo: Tristan da Cunha, sin fecha, *Carmichael s.n.*, (Isotipo BM00 1044269, imagen escaneada del isotipo BM!).

Trichomanes tenerum Spreng. Syst. Veg. 4: 129. 1827. Tipo: Brasil, sin dato, anónimo (no visto).

Plantas rupícolas o epífitas, **rizoma** largamente rastrero, delgado, con tricomas castaño-oscuros; **hoja** 4,8-10,5 cm long, monomorfa, 2-pinnado pinnatisecta, **pecíolo** glabro, sin surco, estramíneo-verdoso y amarronado en la proximidad al rizoma, **lámina** 3,3-9 × 1,5-3 cm, contorno angostamente-elíptico a largamente elíptico, base 2-pinnada, ápice pinnatisecto, membranácea, traslúcida, glabrescente con tricomas clavados, dispersos por las venas, pequeños, castaños, **pinna** de forma variable, asimétrica, dividida en segmentos lineales, alternas en el raquis, base asimétrica, ápice lobado o emarginado, en la base pecioluladas y reducidas, en el ápice segmentos lineales, **raquis** estrechamente alado en el ápice; **venación** pinnada, anádroma, venas libres, **soro** con indusio tubular, en forma de copa bilobada. Figura 12.

Hábitat y distribución: Se encuentra en bosques de quebrada, bosque serrano húmedo y cerros chatos, en zonas muy húmedas y a la sombra. Las colectas son principalmente de ejemplares con hábito rupícola, sobre paredones o rocas asociadas a vertientes o goteras semipermanentes. Los ejemplares epífitos fueron registrados sobre *Dicksonia sellowiana* Hook. El uso de esta especie como árbol soporte ha sido registrado en estudios de la región subtropical de Brasil (Ruriko 2006, Buzatto *et al.*

2008) y de ambientes tropicales (Bittencourt de Matos 2009, Moran *et al.* 2003), donde crece preferencialmente con hábito epífita sobre helechos arborescentes como *Dicksonia sellowiana* Hook. Los helechos arborescentes ofrecen micro-hábitat favorables para el establecimiento de gametofitos delgados o sensibles a la desecación y para el mantenimiento del esporofito (Moran *et al.* 2003). Se distribuye en el noreste y este del país, alcanzando marginalmente el centro del territorio (Figura 13).

Material examinado: Cerro Largo: Cañada Yerba Sola. Río Tacuarí. Estancia “Alborada del Tacuarí”, 12 Abr 2003, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25623)*; Cuchilla del Yaguarón, 22 Feb 2013, *Mai et al. N° 215*; Establecimiento “Las Grutas”, Arévalo, 21 Ago 2009, *Brussa s.n. (MVJB 27186)*. Durazno: La Llorona, La Paloma, 18 Oct 2008, *Brussa et al. s.n. (MVJB 26575)*. Rivera: Camino desde Aduana (Paso Zerpa) a línea divisoria, 07 Oct 2005, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 24407)*; Ruta 5, 4 km al sur del empalme con Ruta 27, 28 Oct 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25441)*; Puntas del A° Lunarejo, 09 Oct 1984, *Scarlato & Picasso s.n. (MVJB 26475)*. Tacuarembó: Establecimiento “La Sierra” y otros, 1 Abr 2012, *Brussa & Escudero s.n. (MVJB 28152)*; Gruta de los Cuervos, s.d., *Legrand N° 3314 (MVM s.n.)*; Gruta de los Cuervos, 21 Oct 2005, *Brussa s.n. (MVJB 23739)*; Gruta de los Helechos, 1913, *Osten N° 6547 (MVM s.n.)*; Gruta de los Helechos, Set 1928, *Herter N° 3741 (MVM s.n.)*.

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación debido a su distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (Marchesi *et al.* 2013).

Observaciones: Esta especie junto con las otras de la familia Hymenophyllaceae que ocurren en Uruguay, habitan ambientes húmedos debido a que la lámina es susceptible a la deshidratación.



Figura 12. *Polyphlebium angustatum* (Carmich.) Ebihara & Dubuisson. **A.** Porte general, cubre amplias superficies húmedas. **B.** Lámina 2 pinnado pinnatisecta. **C.** Detalle de lámina, formada por una sola capa de células de espesor, venación anádroma. **D.** Lámina 2 pinnado pinnatisecta. **E.** Soros con indusio tubular. (Autoría de las imágenes: D, E: Carlos Brussa).

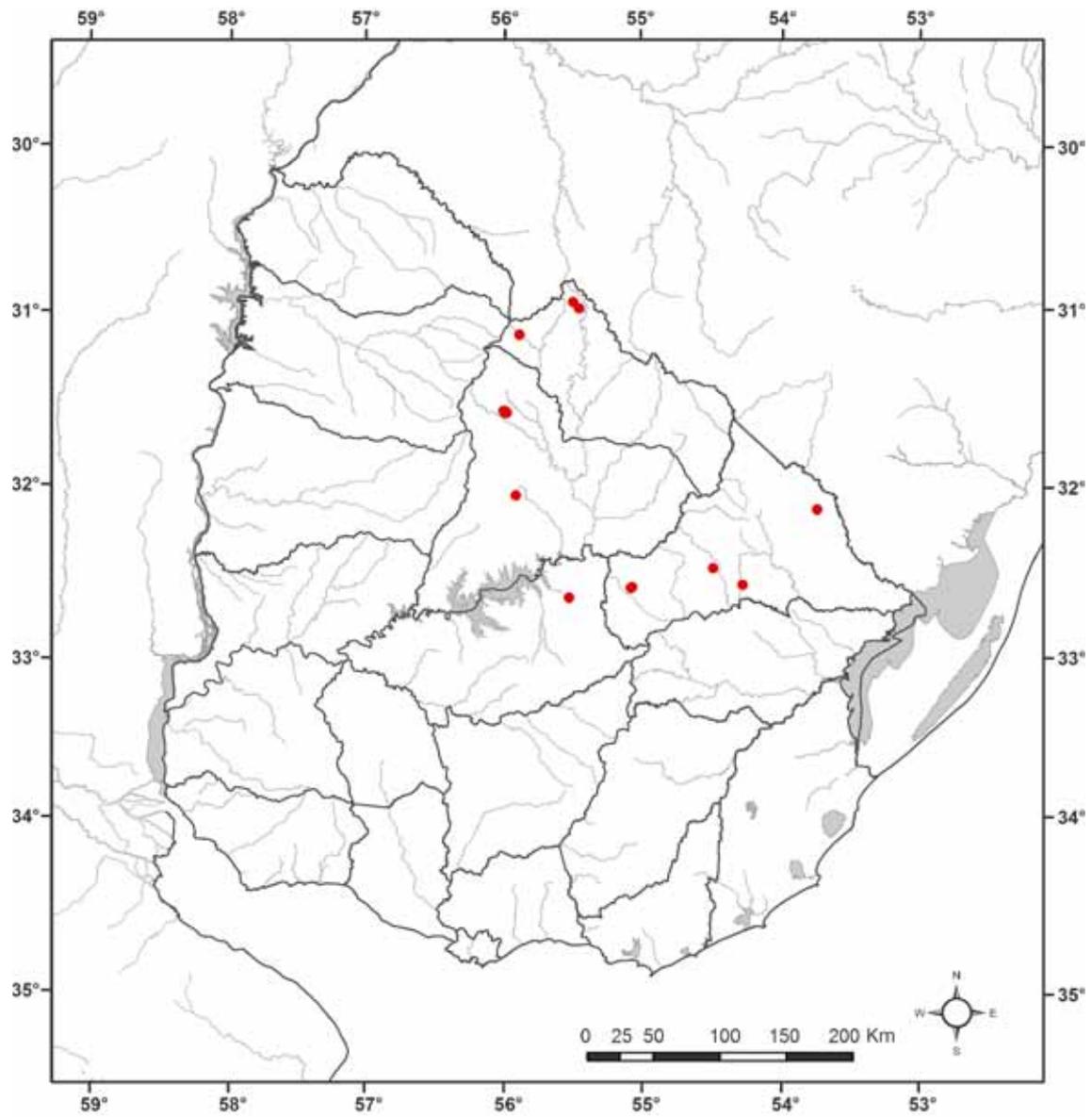


Figura 13. Mapa de distribución de registros de *Polyphlebium angustatum* (Carmich.) Ebihara & Dubuisson en Uruguay.

Pteridaceae E.D.M. Kirchn.

Plantas terrestres, rupícolas, epífitas o acuáticas; **rizoma** erecto o cortamente rastrero, escamoso o piloso; **hoja** monomorfa o dimorfa, simple a 6-pinnada, **lámina** glabra, rara vez pilosa, **venación** generalmente libre, raro anastomosada, hidátodos presentes o ausentes; **soro** abaxial, acrosticoide, linear o cenosoro, indusio ausente, falso indusio presente o no, **espora** trilete.

La familia Pteridaceae es un grupo monofilético (Pryer *et al.* 1995, Schuettpelz *et al.* 2007) y presenta tres sinapomorfías: ausencia de indusio verdadero, esporangios dispersos a lo largo de las venas y número cromosómico básico $x=29$ o 30 (Moran 2013; Schuettpelz *et al.* 2007).

Referencias: Moran (2013), Moran & Yatskievych (1995), Pryer *et al.* (2004), Schuettpelz *et al.* (2007).

Clave para la identificación de géneros de Pteridaceae epífitas en Uruguay

1. Hojas compuestas, 1 a 4 pinnadas; soros de forma variable (orbicular, cuadrangular, reniforme, rectangular u ovalado), no lineales; falsos indusios presentes, formados por el margen de la hoja curvado..... *Adiantum*

1'. Hojas simples, lineales; soros lineales; falsos indusios ausentes *Vittaria*

Adiantum L., Sp. Pl. 2: 1094–1097. 1753.

Plantas terrestres o rupícolas; **rizoma** corto o largamente rastrero, escamas basifijas, pseudo-clatradas, **hoja** monomorfa, 1-4 pinnada, **pecíolo** terete, no surcado, castaño oscuro a negro, **lámina** glabra o pilosa, **pinna** flabelada, dimidiada, subdimidiada, hastada o palmada, **raquis** terete, castaño, lustroso, recto o en zig-zag, **venación** furcada, dicotómica; **soro** marginal, falso indusio formado por el margen del segmento curvado, vascularizado, de contorno orbicular, cuadrangular, reniforme, rectangular u ovalado.

Adiantum se reconoce por presentar los esporangios en la cara interna del margen reflexo de la lámina (falso indusio) y no sobre el tejido laminar, a diferencia de los otros géneros de la familia; el pecíolo y raquis son castaño oscuro a negro y las hojas presentan tono rojizo cuando jóvenes.

Referencias: Arana (2011), Giudice (1999), Herter (1930, 1939, 1949), Legrand & Lombardo (1958), Nóbrega & Prado (2008), Osten & Herter (1925).

Este género cuenta con tres especies en Uruguay, una fue identificada como epífita accidental: *Adiantum raddianum* C. Presl.

Adiantum raddianum C. Presl., Tent. Pterid. 158. 1836. Tipo: Raddi, Pl. Bras. 1: pl. 78, fig. 2, 1825 (basado en ejemplar colectado por Raddi en Mt. Estrella, Rio de Janeiro, Brasil).

Adiantum cuneatum Langsd. & Fisch. Ic. Fil.: 23, t. 26 (1810) non Forst. (1786). Tipo: Brasil, Brasilia, 1820, G. H. von Langsdorff s.n. (Isotipo B 20 0003818, imagen escaneada del isotipo B!).

Plantas terrestres, accidentalmente epífitas; **rizoma** erecto, escamas en la zona de inserción de las hojas, triangulares a linear-triangulares, margen entero, castañas a castaño oscuras; **hoja** (9) 16-50 cm long., monomorfa, 2-3 pinnada, **pecíolo** glabro, no surcado, castaño oscuro-negrusco, **lámina** (6,2) 8,5-26 × 3-10 cm, contorno linear-triangular a angostamente triangular, base 2-3 pinnada, ápice 1-pinnado, papirácea, glabra, **pinna - pinnula** 0,8-1,8 × 0,4-1,5 cm, flabelada, base cuneada, generalmente asimétrica, ápice lobado, margen dentado en las pinnas estériles y crenado en las fértiles, pecioluladas, **peciolulo** 0,5- 2 (3) mm long., los apicales 4-7 mm long., castaño oscuro-negrusco, **raquis** recto, castaño oscuro-negrusco, **venación** furcada, venas que terminan libres entre los dientes o crenas; **soro** 2-5 (6) por pinna, marginal, ubicado entre las crenas, falso indusio orbicular con el margen escotado. Figura 14.

Hábitat y distribución: Habita bosque ribereño, de quebrada y serrano. Crece como epífita de forma accidental en sobre bifurcación de ramas, grietas o huecos de troncos en los que se acumula materia orgánica. Se distribuye en todo el país (Figura 15).

Material examinado: Artigas: Río Cuareim, May 1938, *Lombardo 2899 (MVJB 11889)*. Cerro Largo: Sierra de Ríos, 28 Mar 2008, *Brussa s.n. (MVJB 26455)*. Durazno: La

Llorona, La Paloma, 18 Oct 2008, *Brussa et al. s.n. (MVJB 26573)*. Paysandú: Río Queguay, Calzada Rincón de Perez, 29 Ago 2008, *Muñoz (MVJB 26591)*. Río Negro: *Estancia San Jorge*, 15 Set 2008, *Brussa et al. s.n. (MVJB 26451)*. Rivera: A° Laureles, 29 Ene 2008, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 26609)*; Tranqueras, 15 Dic 1945, *Lombardo 4380 (MVJB 11883)*. Soriano: A° Bequeló, 18 Dic 2012, *Mai N°149*. Tacuarembó: Estancia el Infiernillo, Gruta de los Cuervos, 8 Nov 1987, *Scarlato & Denis s.n. (MVJB 20826)*.



Figura 14. *Adiantum raddianum* C. Presl. A. Porte de un ejemplar epífita. **B.** Hoja estéril. **C.** Detalle de pinnas, raquis y peciolulos castaño oscuros. **D.** Hoja fértil, disposición de los soros marginales. **E.** Detalle pinna fértil, nótese venación y soros con falso indusio.

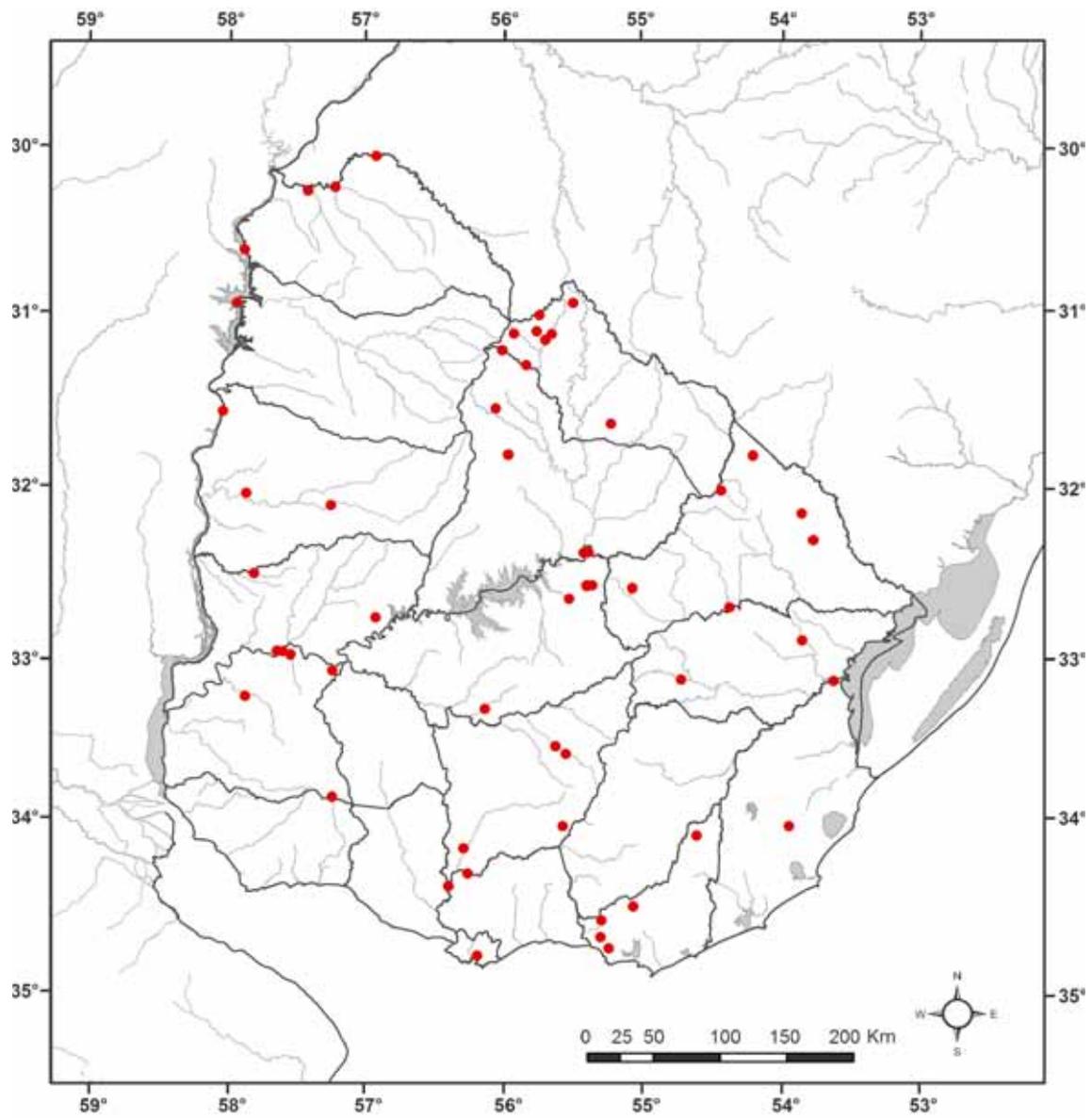


Figura 15. Mapa de distribución de registros de *Adiantum raddianum* C. Presl en Uruguay.

Vittaria Sm., Mém. Acad. Roy. Sci. (Turin) 5: 413, pl. 9, f. 5. 1793.

Plantas epífitas y rupícolas; **rizoma** cortamente rastrero, escamas clatradas; **hoja** monomorfa, simple, **pecíolo** ausente o casi, aplanado, **lámina** glabra, espículas en la epidermis presentes, **venación** anastomosada, poco visible, forma una sola serie de areolas entre el nervio medio y el margen, las venas laterales se anastomosan formando una nervadura comisural paralela al margen; **soro** linear, en una hilera sobre la vena marginal comisural, falso indusio ausente, **espora** monolete o trilete.

Este género se encuentra dentro del clado “Vittarioids” de la familia Pteridaceae (Crane *et al.* 1995). Los caracteres diagnósticos vegetativos para el grupo son ausencia de esclerénquima en el rizoma y presencia de espículas en la epidermis de la hoja (Lindsay 2003).

Referencias: Crane *et al.* (1995), Lindsay (2003), Legrand & Lombardo (1958), Meza Torres *et al.* (2008), Nonato & Windisch (2004).

Vittaria cuenta con dos especies en Uruguay, una de las cuales fue identificada como epífita facultativa: *Vittaria lineata* (L.) Sm.

Vittaria lineata (L.) Sm., Mém. Acad. Roy. Sci. (Turin) 5 (1790–1791): 421, pl. 9, f. 5. 1793. *Pteris lineata* L. Sp. Pl. 2: 1073, 1753. Tipo: Costa Rica, 1904, *Wercklé s.n.* (Isotipo BM000936743, imagen escaneada del isotipo BM!).

Plantas rupícolas y epífitas; **rizoma** cortamente rastrero, compacto, escamas filiformes, lineares o linear-trianguulares, margen dentado, castaño oscuras; **hoja** 14,5-58 (83) cm long., monomorfa, simple, **pecíolo** ausente, **lámina** 14,5-58 (83) × 0,2-0,3 cm, linear, ápice agudo o redondeado (más comúnmente cortado), coriácea, margen entero, glabra, péndula, **venación** oculta en el tejido laminar, **soro** linear, paralelo al margen, en surcos profundos delimitados por aletas. Figura 16.

Hábitat y distribución: Habita ambientes húmedos como bosque serrano húmedo, de quebradas, palmares y bosques en ladera de cerro chato. Como epífita crece sobre distintas especies arbóreas, en el sudeste del país es común encontrarla en los palmares creciendo entre los pecíolos de *Butia odorata*, en la corona de hojas. Su área de distribución abarca el sudeste, este y noreste del país (Figura 17).

Material examinado: Cerro Largo: Sierra de Ríos, 28 Nov 1909, *Berro* N° 5832 (MVFA s.n.); Establecimiento “Las Grutas”, 21 Ago 2009, *Brussa & Alvarez* (MVJB s.n.), Río Yaguarón próximo a Paso Centurión, 20 Set 2013, *Rossado et al.* N° 193. Lavalleja: C° de los Cuervos, 17 Oct 1998, *Bonifacino & Speroni* s.n. (MVFA 28776); C° Arequita, 15 Oct 1939 *Rossengurtt* N° B-3136 (MVFA s.n.). Maldonado: Gruta de Salamanca, 25 Nov 2012, *Mai & Rossado* N° 117. Rivera: Cuchilla del Cuñapirú, 9 Abr 2013, *Mai et al.* N° 271; Campos de Fyma, A° del Potrero, 31 Oct 1997, *Marchesi et al.* s.n. (MVFA 27327); Gajo del Lunarejo, 21 Jun 2004 *Alonso-Paz & Gautreau* s.n. (MVFQ 3819); Gruta de la Escondida, Rincón de Vassoura, 09 May 1997, *Grela et al.* s.n. (MVFA 26724); Valle del Lunarejo, Masoller, 12 Nov 2012, *Brussa et al.* s.n. (MVJB 28292); Valle del Lunarejo, Masoller, 12 Nov 2012, *Brussa et al.* s.n. (MVJB 28293). Rocha: C° del Águila, 24 Set 2012, *Mai et al.* N° 53 (MVJB 28481); Estancia el Palmar, 19 Mar 1977, *Marchesi* s.n. (MVFA 14008); Rincón de Molina, 08 May 1987, *Delfino* s.n. (MVJB 21090); Sierra de la Blanqueada, 22 Set 2012, *Mai et al.* N° 6 (MVJB 28457); Sierra de los Difuntos Laguna Negra, 13 May 1997, *Bonifacino & Azpiroz* s.n. (MVFA 26819). Tacuarembó: Gruta de los Helechos, 18 Ago 1984, *Brussa et al.* s.n. (MVJB 21198); A° Laureles, P° Hondo, Rincón de Bassoura, 03 Abr 1996, *Bonifacino* s.n. (MVFA 25554); Quebrada del Chorro Frío, 20 Feb 1987, *Izaguirre et al.* s.n. (MVFA 18709);

Observaciones: Esta especie presenta gran similitud con *V. graminifolia*, la cual fue considerada una variedad de *V. lineata* (*Vittaria lineata* (L.) Sm. var. *graminifolia* (Kaulf.) Rosenst.). Sin embargo, es posible diferenciar ambas especies, a través de caracteres como la disposición de los soros en surcos profundos en *V. lineata* y superficiales en *V. graminifolia*, así como presencia de esporas monoete en *V. lineata* y trilete en *V. graminifolia* (Nonato & Windisch 2004). Adicionalmente los ejemplares registrados en Uruguay difieren en el aspecto general de la planta formando *V. lineata* matas de mayor tamaño que *V. graminifolia*, con hojas péndulas colgantes.

Nota: Esta especie fue incluida en los primeros listados de la flora del país (Herter 1939), y posteriormente fue incluida la entidad *Vittaria lineata* (L.) Sm. var. *graminifolia* (Kaulf.), nombre utilizado durante décadas en Uruguay como sinónimo de *V. lineata* (Legrand & Lombardo 1958; Brussa & Grela 2005). Incluso en trabajos regionales actuales (Zuloaga *et al.* 2008) fueron asignadas a *V. graminifolia* numerosas muestras correspondientes a *V. lineata*, asignándole una distribución en el país mayor a la real.



Figura 16. *Vittaria lineata* (L.) Sm. **A.** Porte general. **B.** Detalle de las hojas. **C.** Soros lineales. (Autoría de las imágenes: A: Liliana Delfino; B, C: Mauricio Bonifacino).

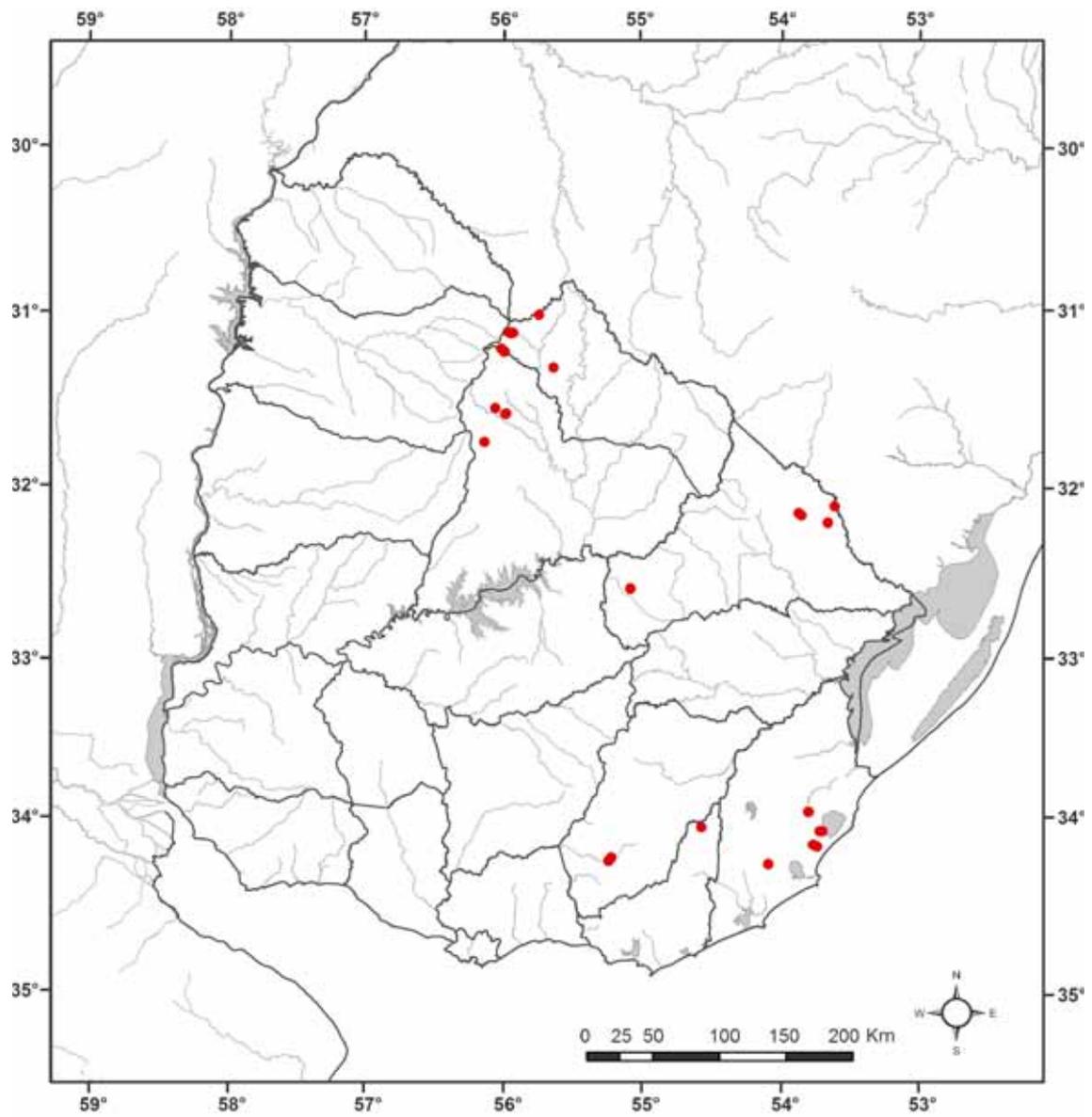


Figura 17. Mapa de distribución de registros de *Vittaria lineata* (L.) Sm. en Uruguay.

Dryopteridaceae Herter.

Plantas terrestres, rupícolas o epífitas; **rizoma** rastrero, ascendente o erecto, escamoso; **hoja** monomorfa o dimorfa, simple a 5-pinnada o pinnado-pinnatífida, **pecíolo** escamoso en la base, no articulado, **lámina** glabra, con tricomas o escamas, **venación** libre, anastomosada o furcada, hidátodos ausentes; **soro** abaxial, redondeado, oblongo, linear o acrosticoide, indusio presente o ausente; **espora** monolete.

Referencias: Herter 1928, 1939, 1949, Moran (2013), Legrand & Lombardo (1958), Osten & Herter (1925), Senna (2005), Smith *et al.* (2006).

Rumohra Raddi., Opusc. Sci. 3: 290. t. 12, f. 1. 1819.

Plantas terrestres, rupícolas o accidentalmente epífitas; **rizoma** largamente rastrero, escamas peltadas en la base; **hoja** monomorfa, 2-4 pinnado-pinnatífida, **pecíolo** aplanado, surcado, con haces vasculares dispuestos en forma de U, **lámina** glabrescente con escamas dispersas, contorno deltoide a triangular, segmentos basales de mayor tamaño, reducidos gradualmente hacia el ápice, raquis con dos surcos adaxiales separados por una zona media elevada, **venación** libre; **soro** redondeado, con indusio peltado, circular.

Rumohra se caracteriza por el indusio peltado y por presentar dos surcos en el raquis, separados por una zona media elevada.

Este género cuenta con una especie en Uruguay la cual fue identificada como epífita accidental, *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching.

Rumohra adiantiformis (G. Forst.) Ching, Sinensia 5: 70. 1934. *Polypodium adiantiforme* G. Forst. Fl. Ins. Austr. 82. 1786. *Polystichum adiantiforme* (G. Forst.) J. Sm. Hist. Fil. 220. 1875. Tipo: Nueva Zelanda, sin fecha, Anónimo (Tipo: BM001048410, imagen escaneada JSTOR!).

Aspidium capense Willd. Sp. Pl. 5: 267. 1810. (nom. illeg.).

Plantas terrestres, rupícolas, accidentalmente epífitas; **rizoma** largamente rastrero, robusto, escamas triangulares, ápice filiforme, margen irregular, concoloras, castaño claras-pelirrojas; **hoja** 26-60 (90) cm long., monomorfa, 2-3 pinnado-pinnatífida,

pecíolo con escamas dispersas linear-filiformes y similares a las del rizoma, con dos surcos adaxiales, estramíneo, **lámina** 14,5-41 × 9-33 cm, contorno deltoide, base 2-3 pinnada, ápice pinnatífido, cartácea, glabrescente, con escamas linear-filiformes y linear-deltoides dispersas por raquis, costa y costula, más abundantes en cara abaxial, **pinna** elíptica o de contorno elíptico, las basales pinnado-pinnatífidas, **pinnula** 1-3,5 × 0,4-1,7 cm, elíptica, base cuneada, ápice agudo, margen dentado-aserrado, raquis y costa con dos surcos, **venación** varias veces furcada, libre, nervio medio decurrente; **soro** redondeado, dispuesto a los lados de la costa o costula formando dos hileras paralelas, indusio caedizo, margen irregular. Figura 18.

Hábitat y distribución: Habita distintos ambientes nativos del país como bosque hidrófilo, psamófilo, de quebrada, serrano, serrano húmedo, ribereño, entre otros. Se la consideró una epífita accidental y se la encuentra comúnmente con hábito terrestre o rupícola. Como epífita se la observó sobre distintos árboles soporte, creciendo sobre la bifurcación de ramas o en huecos de troncos, donde se acumula materia orgánica. Es una especie ampliamente distribuida en el país pero escasamente colectada, por lo tanto los datos sobre hábitat y distribución pueden estar subestimando la presencia real de esta especie. El área de distribución conocida para la especie abarca una amplia superficie del país, sin incluir el norte y noroeste (Figura 19).

Material examinado: Maldonado: Gruta de Salamanca, 26 Nov 2012, *Mai & Rossado* N° 119; Sauce de Aiguá (Al S de Aiguá por R 109), 25 Marzo 2013, *Haretche* N° 569. Rocha: C° de la Lechiguana, 23 Set 2012, *Mai et al.* N° 30 (MVJB 28472); Fortín de San Miguel, 15 Mar 2013, *Mai* N° 261; Potrerillo, 28 Nov 2013, *Mai et al.* N° 357; Santa Teresa, 14 Mar 2013, *Mai* N° 258; Santa Teresa, 14 Mar 2013, *Mai* N° 259; Sierra de la Blanqueada, 22 Set 2012, *Mai et al.* N° 18 (MVJB 28465).

Observaciones: Para una misma localidad los ejemplares epífitos son generalmente de menor tamaño que los terrestres. Dado que en este trabajo los ejemplares examinados presentaban hábito epífita, los datos de longitud de hoja y longitud y ancho de lámina para la especie pueden ser mayores que los indicados.



Figura 18. *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching. A. Porte de ejemplares epífitos. **B.** Hoja. **C.** Raquis con dos surcos adaxiales paralelos. **D.** Soros inmaduros, nótese dos indusios circulares peltados en el ápice de la pinna. **E.** Soros maduros, indusio caedizo.

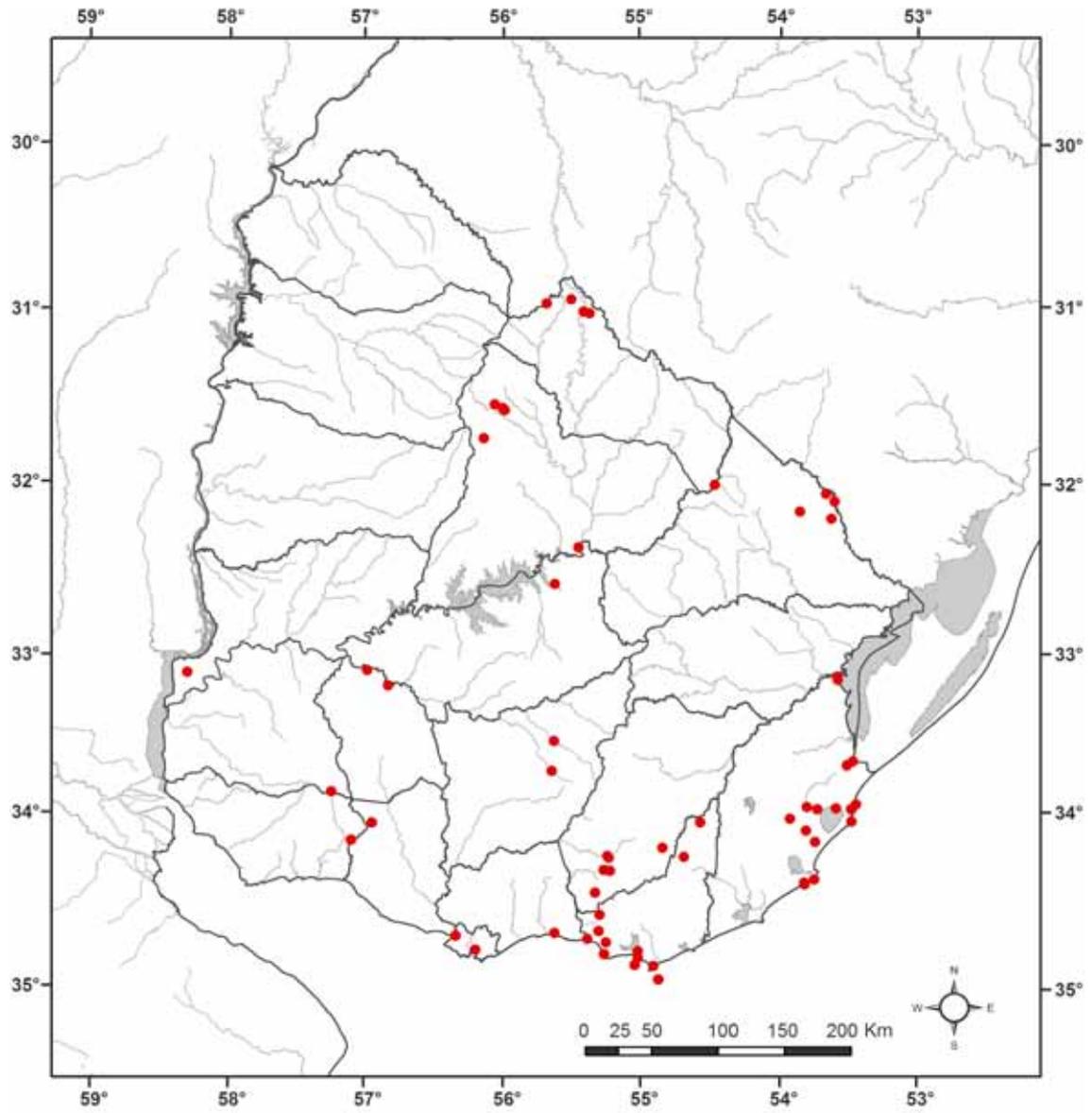


Figura 19. Mapa de distribución de registros de *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching en Uruguay.

Polypodiaceae J. Presl & C. Presl

Plantas epífitas o rupícolas, ocasionalmente terrestres; **rizoma** rastrero, dorsiventral, con 2 series de hojas en la superficie dorsal, escamoso, filopodios presentes o ausentes; **hoja** monomorfa o dimorfa, simple, pinnatífida, pinnatisecta o pinnada, **peciolo** articulado con el rizoma, **lámina** glabra, pilosa o escamosa, **venación** anastomosada, rara vez libre, hidátodos presentes o ausentes; **soro** abaxial, redondeado, ocasionalmente oblongo, alargado, linear o acrosticoide, indusio ausente, **espora** monolete (Polypodioideae) o trilete (Grammitidoideae).

La delimitación actual de Polypodiaceae incluye dos subfamilias: Polypodioideae y Grammitidoideae (Price 1983). Los géneros de esta última fueron considerados anteriormente como una familia en sí misma, Grammitidaceae. Polypodiaceae con esta inclusión es monofilética (Smith *et al.* 2006) y sus características principales son: rizoma horizontal, presencia de filopodios, soros redondeados sin indusio y esporas amarillas (Assis & Labiak 2009, Moran 2013). Los helechos Grammitoides, presentan características particulares como esporas verdes (con clorofila), presencia de setas rojizas en las hojas, gametofito con forma de cinta y varios géneros no presentan filopodio (Moran 2013).

En Uruguay, la subfamilia Grammitidoideae no ha sido registrada hasta el momento, y todos los géneros aquí estudiados se encuentran dentro de la subfamilia Polypodioideae.

Referencias: Assis & Labiak (2009), Labiak & Hirai (2013), Moran (1995a, 2013), Smith *et al.* (2006)

Clave para la identificación de géneros de Polypodiaceae presentes en Uruguay

1. Hojas simples, enteras

2. Hojas de más de 18 cm de largo; soros dispuestos en varias hileras entre el nervio medio y el margen.

3. Venación anastomosada regularmente, entre las venas laterales areola mayor dividida en dos areolas menores, con 2 venillas libres

inclusas; soros que forman 2 o más hileras (raro una) entre las venas laterales *Campyloneurum*

3'. Venación anastomosada irregularmente, entre las venas laterales venillas formando areolas, con venillas inclusas anastomosadas determinando areolas menores a su vez con o sin venillas inclusas; soros que forman una hilera entre las venas laterales..... *Niphidium*

2'. Hojas de hasta 17 cm de largo; soros dispuestos en una hilera entre el nervio medio y el margen.

4. Rizomas largamente rastreros; hojas estériles y fértiles dimorfas; venación anastomosada conspicua.....*Microgramma*

4'. Rizomas cortamente rastreros; hojas estériles y fértiles monomorfas; venación anastomosada poco visible inmersa en el tejido laminar.....

.....*Pleopeltis* (p.p.)

1'. Hojas pinnatisectas o pinnadas

5. Rizomas con escamas basifijas; hojas 1-pinnadas, pectinadas; venación libre

..... *Pecluma*

5'. Rizomas con escamas peltadas, clatradas o subclatradas; hojas pinnatisectas o 1-pinnadas; venación anastomosada

6. Rizomas corta o largamente rastreros, cuando largos, delgados y flexibles; láminas con escamas peltadas dispersas o densas; venación anastomosada, aréolas con una a tres venillas inclusas

.....*Pleopeltis* (p.p.)

6'. Rizomas largamente rastreros, robustos y rígidos; láminas glabras o con escasos tricomas sobre el nervio medio; venación anastomosada regularmente, aréolas con una sola venilla incluida *Serpocaulon*

Campyloneurum C. Presl., Tent. Pterid. 189. 1836.

Plantas rupícolas, epífitas y ocasionalmente terrestres; **rizoma** corto o largamente rastrero, escamas peltadas, filopodios presentes; **hoja** monomorfa, simple a 1-pinnada, **pecíolo** generalmente aplanado, surcado o no, **lámina** glabra o con escamas escasas; **venación** anastomosada (denominada “cyrtophleboide”), venas laterales paralelas unidas por venas transversales arqueadas formando areolas, venillas incluidas en las areolas, hidátodos presentes en el extremo de las venillas libres; **soro** redondeado, forma 2-4 hileras entre las venas laterales.

Campyloneurum se caracteriza por la venación cyrtophleboide y la disposición de 2 o más hileras de soros entre las venas laterales.

Referencias: Lellinger (1988), León (1995), Moran (2013), Rolim & Salino (2008), Vasques & Prado (2011).

Este género cuenta con una especie en Uruguay, identificada como epífita *Campyloneurum nitidum* (Kaulf.) C. Presl.

Campyloneurum nitidum (Kaulf.) C. Presl., Tent. Pterid. 190. 1836. *Polypodium nitidum* Kaulf. Enum. Filic. 92. 1824. Tipo: Brasil, sin fecha, L. K. A. von Chamisso N° 242; Brasil, sin fecha, Chamisso s.n.- N° adicionado: 321 (Sintipos, B 20 0093569, B 20 0093570, imágenes escaneadas B!).

Campyloneurum major (Hieron. ex Hicken) Lellinger. Am. Fern. J. 78: 26. 1988. *Polypodium phyllitidis* L. fo. *major* Hieron. ex Hicken. Revista Mus. La Plata 15: 272. 1908. Tipos: Argentina: Río Alto Paraná; Ruinen von Candelaria, 12 Feb1883, G. Niederlein s.n. Herb. Hieronymus. Argentina: Arroyo Nacanguazu; Puerto Tamareu. 12 Feb1883, G. Niederlein s.n. Herb. Hieronymus. Argentina: Misiones, Feb 1884, G. Niederlein 237. (Sintipos, B 20 0093581, B 20 0093580, B 20 0093582, imágenes escaneadas B!). *Polypodium phyllitidis* auct. non L.

Plantas epífitas y rupícolas, ocasionalmente terrestres; **rizoma** cortamente rastrero, escamas redondeadas u ovadas, ápice obtuso, margen irregular, castaño claras, filopodios notorios; **hoja** 20-75 cm long, simple, **pecíolo** glabro, con surco adaxial, estramíneo, **lámina** 17-70 × 1,8-6 cm, elíptica atenuada en ambos extremos, base decurrente, ápice agudo o redondeado, cartácea-coriácea, lustrosa, margen

cartilaginoso, glabra o con escamas escasas en la cara adaxial; **venación** nervio medio prominente en ambas caras, nervaduras laterales principales decurrentes en el nervio medio, notorias en ambas caras, areola mayor dividida en dos areolas menores, con 2 venillas libres inclusas, hidátodos presentes; **soros** ubicados en el tercio medio y apical de la lámina, en el ápice de las venillas inclusas, formando dos hileras entre las nervaduras laterales principales. Figura 20.

Hábitat y distribución: Habita distintos ambientes nativos del país como bosque de quebrada, ribereño y bosque serrano húmedo, en zonas húmedas y sombreadas, preferencialmente crece sobre paredones y rocas, donde forma poblaciones de gran tamaño. Con hábito epífita se la registró con categorías de abundancias *rara* y *poco común*, utilizando como árbol soporte diferentes especies arbóreas comunes en los bosques nativos. Se distribuye en el noreste, este y sudeste del país (Figura 21), siendo una especie generalmente abundante en los bosques nativos mencionados.

Material examinado: Cerro Largo: Arévalo, establecimiento "Las Grutas", 20 Ago 2005, *Brussa & Nicoli s.n. (MVJB 23819)*; A° de la Mina, 24 Feb 2013, *Mai & Rossado N° 237*; Cuchilla del Yaguarón, 22 Feb 2013, *Mai et al. N° 214*; Sierra de Ríos, 28 Mar 2008, *Brussa et al. s.n. (MVJB 26457)*. Maldonado: Gruta de Salamanca, 25 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 118*. Rivera: A° Laureles, 29 Ene 2008, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 26612)*; A° Lunarejo, 15 Nov 1983, *Picasso & Scarlato s.n. (MVJB 21420)*; A° Lunarejo, 15 Nov 1986, *Scarlato s.n. (MVJB 21422)*; A° Rubio Chico, cañada asociada al mismo, 12 Abr 2013, *Mai et al. N° 304*; Aledaño a C° Los Ministros, 26 Nov 2004, *Grela & Brussa s.n. (MVJB 22089)*; C° Alegre, 12 Nov 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25073)*; Cuchilla de Cuñapirú, 9 Abr 2013, *Mai et al. N° 267*; Nacientes del Río Tacuarembó, 11 Abr 2013, *Mai et al. N° 287*; Paso Platón. Establecimiento De Olivera. Cofusa, 04 Feb 2009, *Brussa et al. s.n. (MVJB 27990)*; Paso Vargas, Establecimiento Puesto Los Cerros, 24 Set 2004, *Grela & Brussa s.n. (MVJB 22004)*; Ruta 5, 4 km al sur del empalme con ruta 27, 28 Oct 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25432)*; Sierra de la Aurora, 22 Ago 2008, *Brussa & Malatés s.n. (MVJB 26589)*. Paso Tranqueras, 15 Mar 1945, *Lombardo N° 4316 (MVJB 11915)*. Rocha: Establecimiento Los Arachanes, 31 Jul 2009, *Brussa et al. s.n. (MVJB 27281)*; Fuerte de San Miguel, 15 Abr 1947, *Lombardo N° 3909 (MVJB 11912)*; Sierra de la Blanqueada, 22 Set 2012, *Mai et al. N° 11*. Tacuarembó: A° Quebrada Grande, 13 Set 1997, *Alonso-Paz & Bassagoda s.n. (MVFB 2587)*; Punta de 5 Sauces, 28 Oct 2010, *Brussa et al. s.n. (MVJB 27807)*;

Rincón de Vassoura, A° Laureles, 15 May 1984, *Alonso-Paz et al. s.n. (MVJB 21421)*; Rincón de Vassoura, 10 Abr 2013, *Mai et al. N° 274*; Estancia El Infiernillo, 9 Nov 1987, *Scarlato & Denis s.n. (MVJB 23316)*. Treinta y Tres: A° Yermalito, 28 Jun 2012, *Mai s.n.*; Isla Patrulla, 15 Oct 2002, *Gándara s.n. (MVJB 24889)*; Quebrada de los Cuervos, 16 Mar 2003, *Alonso-Paz & Bassagoda s.n. (MVFQ 3890)*.

Observaciones: En los ambientes en que esta especie fue registrada con hábito rupícola, epífita e incluso terrestre, los ejemplares epífitos presentaron menor longitud de lámina que los restantes. Esta especie presenta gran variabilidad en el tamaño de la lámina, identificándose individuos de lámina larga (> 50 cm long.) y otros de lámina corta (< 40 cm long.), estos últimos fueron identificados en el pasado como *C. phyllitidis*.

Nota: En Uruguay *C. nitidum* fue considerado durante mucho tiempo bajo el nombre *C. phyllitidis* (Osten & Herter 1925, Herter 1928, 1939, 1949, Legrand & Lombardo 1958). Posteriormente se agrega *C. major* (sinónimo de *C. nitidum*) para el listado de helechos del país (Brussa & Grela 2005). Lellinger (1988) plantea que ha existido confusión entre ambas especies, las cuales se pueden diferenciar principalmente por el tipo de rizoma, forma de las escamas rizomáticas y venación. *C. nitidum* presenta escamas suborbiculares u ovadas mientras que las de *C. phyllitidis* son deltoide – lanceoladas y la venación de este último es regular con 3 (y hasta 5) venas inclusas en las areolas (Assis & Labiak 2009). Asimismo, Lellinger (1988) descarta la presencia de *C. phyllitidis* para el sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina; y Vasques & Prado (2011) coinciden en la ausencia de esta especie para el sudeste de Brasil. Este hecho fue corroborado en los herbarios nacionales al examinar las muestras identificadas como *C. phyllitidis* y evidenciar que las características de los rizomas, escamas y venación eran correspondientes a *C. nitidum*. Se consultaron también exsiccatas de *C. nitidum* en ICN, coincidiendo con las características de las muestras examinadas en Uruguay.



Figura 20. *Campyloneurum nitidum* (Kaulf.) C. Presl. **A – C.** Porte general. **D.** Detalle de la lámina, cara adaxial brillante. **E.** Detalle de la venación anastomosada “cyrtophleboide”, nótese hidátodos en el extremo de las venillas libres. **F.** Disposición de soros formando dos hileras entre las venas laterales. (Autoría de las imágenes: A, B: Andrés Rossado).

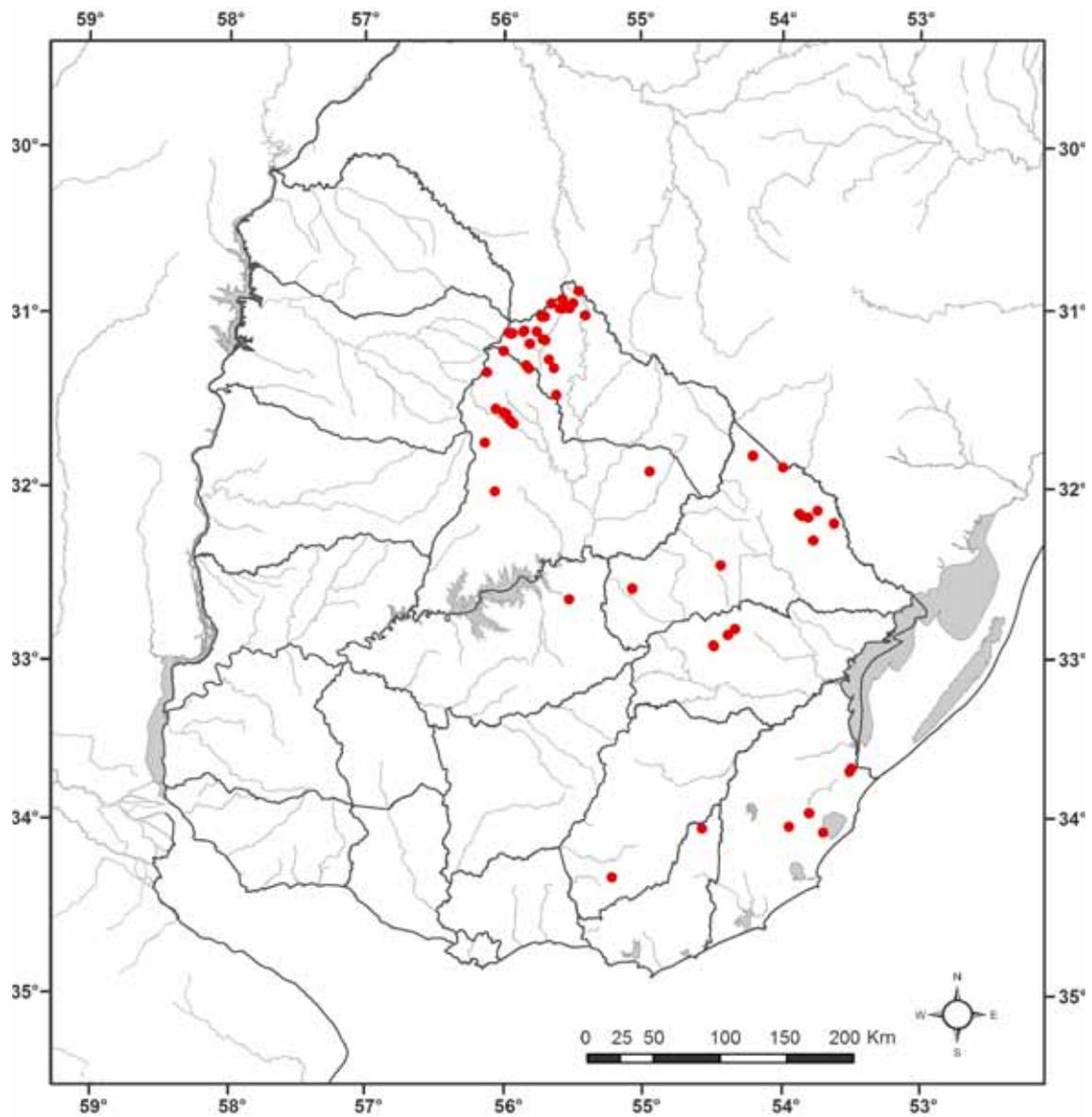


Figura 21. Mapa de distribución de registros de *Campyloneurum nitidum* (Kaulf.) C. Presl. en Uruguay.

Microgramma C. Presl., Tent. Pterid. 213. 1836.

Plantas epífitas o rupícolas; **rizoma** largamente rastrero, escamas peltadas, filopodios presentes; **hoja** monomorfa o dimorfa, cuando dimorfa las fértiles más angostas y largas que las estériles, simple, **pecíolo** aplanado, surcado o no surcado, **lámina** glabra, pubescente o escamosa; **venación** anastomosada, formando areolas “costales” (contra el nervio medio) y marginales, con 1 o más venillas inclusas dentro de las areolas, hidátodos ausentes; **soro** redondeado, inervado por más de una vena, forman una hilera entre el nervio medio y el margen.

Este género se caracteriza por el rizoma largamente rastrero con escamas peltadas, y la lámina simple y venas anastomosadas con venillas inclusas en las areolas.

Referencias: Assis & Labiak (2009), de la Sota (1960, 1973), Herter (1930, 1939, 1949), Legrand & Lombardo (1958), Moran (2013), Osten & Herter (1925), Ruriko (2006).

Microgramma presenta tres especies en Uruguay, todas con hábito epífita: *Microgramma mortoniana* de la Sota, *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota y *Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel.

Clave para la identificación de las especies de *Microgramma* presentes en Uruguay

1. Rizomas aplanado dorsiventralmente; escamas del rizoma ciliadas; venación de las hojas estériles con areolas costales

2. Rizomas robustos (hasta 4,3 mm ancho x 2,8 mm espesor); escamas del rizoma largamente ovadas con ápice filiforme, margen levemente ciliado; venación con areolas costales frecuentemente incompletas.....

.....*Microgramma mortoniana*

2'. Rizomas delicados (hasta 3,5 mm ancho x 2 mm espesor); escamas del rizoma deltoides con ápice atenuado, margen densamente ciliado; venación con areolas costales completas.....*Microgramma squamulosa*

1'. Rizomas cilíndricos; escamas del rizoma paucidentadas; venación de las hojas estériles sin areolas costales*Microgramma vacciniifolia*

Microgramma mortoniana de la Sota, Am. Fern. J. 63: 64. 1973. Tipo: Argentina, Delta del Río Chaná, Canal nº3, Ene 1914, *Scala N°16* (Holotipo LP002644, imagen escaneada JSTOR!).

Plantas epífitas; **rizoma** 2,2-4,3 mm ancho x 0,9-2,8 mm espesor, largamente rastrero, aplanado dorsi-ventralmente, robusto, escamas imbricadas, largamente ovadas, ápice largamente filiforme recurvado, castañas en la base, blanquecinas en la mitad apical, margen levemente ciliado; **hoja** dimorfa, **pecíolo** ausente o corto, escamas en la base similares a las del rizoma, con surco adaxial, estramíneo, **hoja estéril**: 2-13 cm long, **lámina** 2-11 × 1-1,9 (2,3) cm, ovada, oblonga o elíptica, base decurrente, redondeada u obtusa en las hojas sésiles y decurrente atenuada en las pecioladas, ápice redondeado, obtuso o agudo, coriácea ocasionalmente cartácea, margen entero, sinuoso, cara abaxial con escamas ovadas, deltoides o dendríticas de margen ciliado, blanquecinas, dispersas contra el nervio medio, cara adaxial glabra o con escasas escamas asociadas al nervio medio, **venación** areolada, una hilera de areolas costales alargadas, frecuentemente incompletas, en la zona central una hilera de areolas medias estrechas y alargadas, con una venilla incluida, libre o furcada, areolas sub-marginales pequeñas, venas marginales libres; **hoja fértil**: 5-14,5 cm long, **lámina** 5-12 × 0,4-1,8 cm, linear o angostamente elíptica, base decurrente, atenuada, ápice redondeado o agudo, coriáceas ocasionalmente cartáceas, margen ondulado, escamas similares a las de la hoja estéril, **venación** areolada, una hilera de areolas costales estrechas a veces ausente, una hilera de areolas medias con dos venillas inclusas; **soro** redondeado, ubicado en las areolas medias, innervado por dos venillas inclusas, forman una hilera a cada lado del nervio medio, impresos en la cara adaxial. Figura 22.

Hábitat y distribución: Fue registrada en diferentes ambientes del oeste del país: bosque hidrófilo, bosque de escarpa, parque, palmar (de *Butia yatay*), psamófilo (asociado al Río de la Plata) y ribereño. Asimismo, puede encontrarse en árboles aislados, plazas y parques de zonas urbanas. Se la registró con categorías de abundancia desde *rara* a *muy común*. Crece sobre troncos y ramas de diferentes especies arbóreas de Uruguay, sin embargo se la identificó con mayor frecuencia sobre *Pouteria salicifolia* y *Erythrina crista-galli*. Se distribuye en el oeste del país y presenta registros en Montevideo (Figura 23). Sería esperable que esta especie se encuentre también en bosques asociados al Río de la Plata y afluentes entre Colonia y

Montevideo, dado que en la provincia de Buenos Aires es frecuente en bosques ribereños del Río de la Plata y Delta del Río Paraná (de la Sota 1973).

Material examinado: Colonia: Al sur de Carmelo, costa del Río de la Plata, 17 Nov 2012, *Mai et al. N° 84*; Al sur de Carmelo, costa del Río de la Plata, 17 Nov 2012, *Mai et al. N° 85*; A° de las Vacas, cerca Carmelo, 18 Nov 2012, *Mai et al. N° 92*; A° de las Vacas, cerca Carmelo, 18 Nov 2012, *Mai et al. N° 93*; A° de las Vacas, Paso Cadena, 18 Nov 2012, *Mai et al. N° 89*, A° del Tigre, desembocadura, 19 Nov 2012, *Mai et al. N° 103*; A° Juan González, 19 Nov 2012, *Mai et al. N° 102*; Capilla Juan de Narbona, 19 Nov 2012, *Mai et al. N° 106*; Isla Juncalito, Río de la Plata, Frente a Carmelo, 27 May 2005, *Brussa et al. s.n. (MVJB 23128)*. Río Negro: Estancia San Jorge, 12 km. Al norte de Baygorria por Ruta 4, 15 Set 2008, *Brussa et al. s.n. (MVJB 26443)*; Predio “La Granada”, 20 Dic 2012, *Mai N° 160*; Predio “La Granada”, 20 Dic 2012, *Mai N° 161*; Predio “El Matorral” prox. al Río Negro, 20 Dic 2012, *Mai N° 164*. Soriano: Cerca de Colonia Concordia, 18 Nov 2012, *Mai et al. N° 95*; Cerca de Colonia Concordia, 18 Nov 2012, *Mai et al. N° 96*; Playa de la Agraciada, 19 Nov 2012, *Mai et al. N° 98*

Observaciones: En general esta especie presenta caracteres morfológicos intermedios entre *M. squamulosa* y *M. vacciniifolia*, en este sentido de la Sota (1973) propone que *M. mortoniana* se habría originado por hibridación entre estas especies y luego habría sufrido duplicación cromosómica adquiriendo fertilidad. Es cuestionable este origen ya que *M. squamulosa* y *M. vacciniifolia* coexisten en otras zonas del país e incluso de la región, donde *M. mortoniana* no ha sido identificada. Por tanto, otro tipo de estudios deberían realizarse para corroborar el origen de esta entidad. *M. mortoniana* se distingue de las otras especies de *Microgramma* presentes en Uruguay por su rizoma más robusto y ancho, con zonas blanquecinas, dada por los ápices de las escamas rizomáticas. Adicionalmente, su venación es característica ya que a menudo las areolas costales son incompletas y presenta solamente una venilla incluida en las areolas medias.

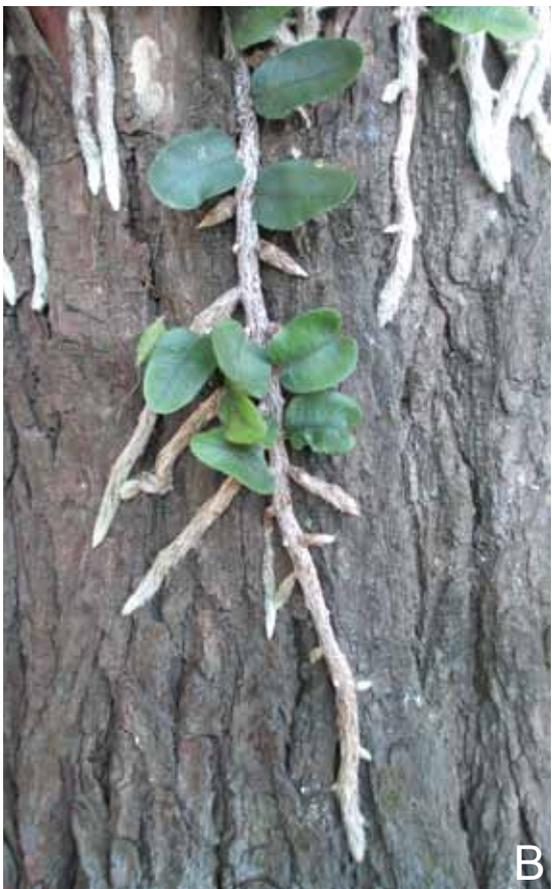


Figura 22. *Microgramma mortoniana* de la Sota. A. Porte general. B. Detalle del rizoma con hojas estériles. C. Detalle de venación de hoja estéril, nótese las areolas costales incompletas.

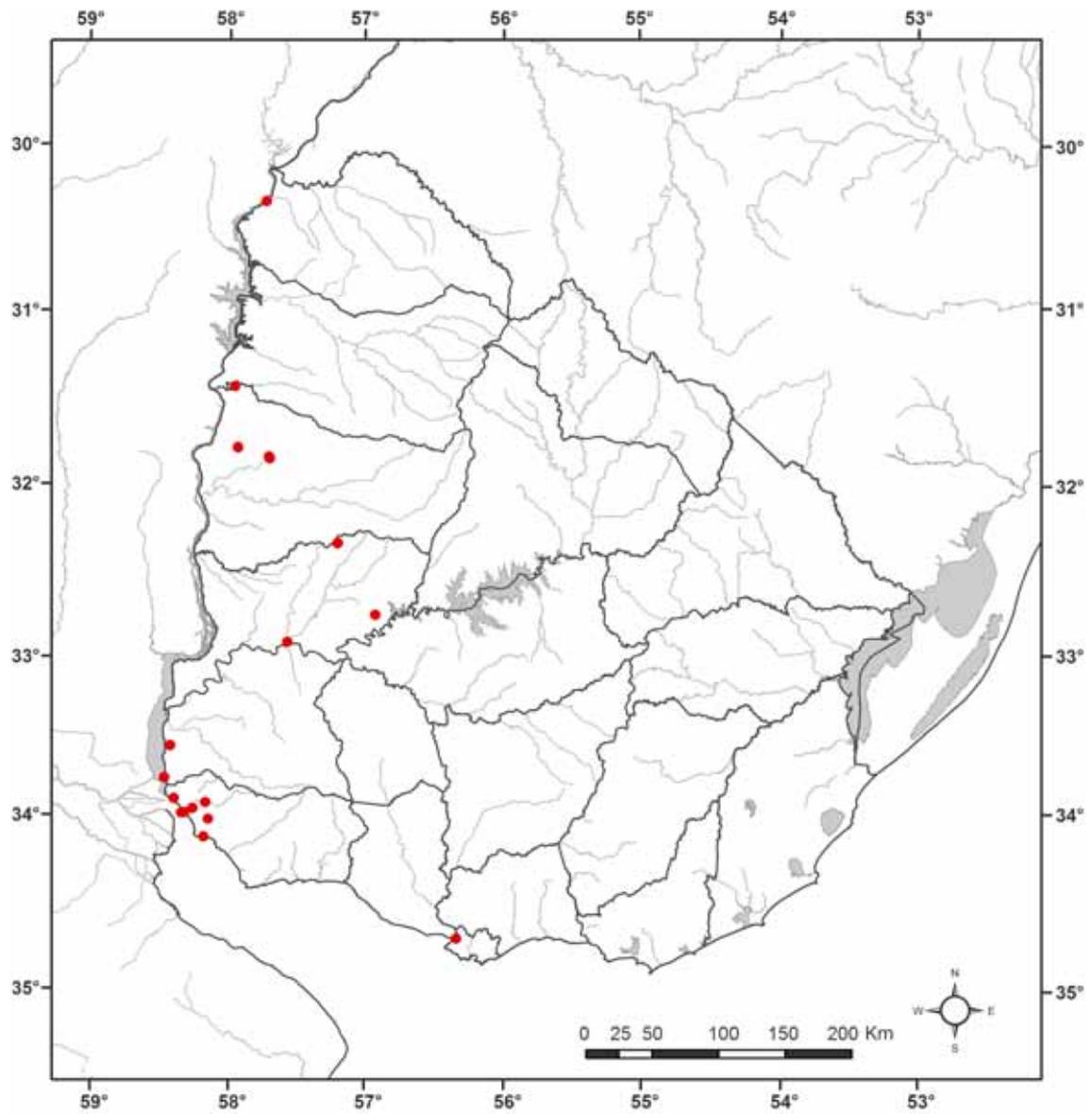


Figura 23. Mapa de distribución de registros de *Microgramma mertoniana* de la Sota en Uruguay.

Microgramma squamulosa (Kaulf.) de la Sota, Opera Lilloana 5: 59, f. 2, 3, 6, 7. 1961. *Polypodium squamulosum* Kaulf. Enum. Filic. 89. 1824., *Pleopeltis squamulosa* (Kaulf.) C. Presl. Tent. Pterid. 193. 1836. Tipo: Brasil, Ilha de Santa Catarina, Chamisso (Holotipo LE, no visto). *Polypodium lycopodioides* auct. non L.

Plantas epífitas y ocasionalmente rupícolas; **rizoma** 2,0-3,5 mm ancho x 1,0-2,0 mm espesor, largamente rastrero, aplanado dorsi-ventralmente, ramificado, escamas imbricadas, largamente ovadas a deltoides, ápice atenuado, castañas con margen y ápice blanquecino, ciliado y densamente ciliado en las zonas jóvenes del rizoma; **hojas** dimorfas, **pecíolo** escamas en la base similares a las del rizoma, con surco adaxial, estramíneo, **hoja estéril**: 4,8-14,7 cm long, **lámina** 3,6-12,5 × 0,8-2 cm, elíptica u oblonga, base decurrente, atenuada, ápice redondeado, obtuso o agudo, cartácea a coriácea, margen entero, sinuoso, cara abaxial con escamas ovadas, deltoides o dendríticas de margen ciliado, cara adaxial glabra o con escasas escamas asociadas al nervio medio, **venación** areolada, contra el nervio medio una hilera de areolas costales alargadas, en la zona central una hilera de areolas mayores cada una con una areola menor y con 1-2 (3) venillas inclusas, libres o bifurcadas, venas marginales libres; **hoja fértil**: 5,6-19 cm long, **lámina** 5-16 × 0,5-1,2 cm, angostamente elíptica, base atenuada, ápice redondeado u obtuso, cartáceas a coriáceas, margen ondulado, escamas similares a las de la hoja estéril, **venación** areolada, una hilera de areolas costales alargadas y una de areolas mayores con dos venillas libres inclusas que inervan cada soro; **soro** redondeado, ubicado en las areolas mayores, inervado por dos venillas inclusas, forman una hilera a cada lado del nervio medio, impresos en la cara adaxial. Figura 24.

Hábitat y distribución: Es una de las especies epífitas más frecuentes en el país, ocurriendo en diferentes ambientes nativos del país: bosque hidrófilo, psamófilo, de quebrada, ribereño, serrano y serrano húmedo, así como en ambientes urbanos como plazas y parques. En el interior de los ambientes nativos se la registra con categorías de abundancia *común* o *muy común*. En ambientes poco desarrollados o xerófitos se la registró como *poco común*. Crece sobre diferentes árboles, siendo indiferente la especie que utiliza como árbol soporte. Se distribuye ampliamente en todo el país (Figura 25), en el este la densidad de registros es mayor que en el oeste, donde existen áreas con ausencia de registros para la misma. Sin embargo, su presencia es

esperable en todo el país, dado que es un elemento común de los bosques ribereños, los cuales se encuentran en todo el territorio.

Material examinado: Cerro Largo: Arévalo, Establecimiento "Las Grutas", 20 Ago 2008, *Brussa & Nicoli s.n. (MVJB 26505)*; A° del Chuy, cerca Ruta 26, 21 Feb 2013, *Mai et al. N°195*; Cañada Bañado Grande, 21 Feb 2013, *Mai et al. N°197*; Cuchilla del Yaguarón, 22 Feb 2013, *Mai et al. N° 212*; Cuchilla del Yaguarón, 22 Feb 2013, *Mai et al. N° 220*; Río Yaguarón, cerca de Centurión, 22 Feb 2013, *Mai et al. N° 203*. Durazno: Camino de Balsa de San Gregorio a Blanquillo, 20 km de la balsa, 13 Dic 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 26299)*; La Llorona, La Paloma, 18 Oct 2008, *Brussa et al. s.n. (MVJB 26579)*. Florida: Río Yí, P° Polanco (Río Yí y Ruta 42), 2 Dic 2012, *Haretche N° 474*. Lavalleja: A° Gutiérrez y Ruta 8, 20 Feb 2013, *Mai et al. N° 174*; Sierra de la Lorencita, 25 Nov 2012, *Mai et al. N° 116*. Maldonado: A° Aiguá, 25 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 130*; C° de la Bola, cañada al lado del cerro, 26 Nov 2012, *Mai et al. N° 128*; Gruta de Salamanca, 26 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 124*. Rocha: A° Chafalote, 24 Set 2012, *Mai et al. N° 48*; A° de las Ceibas, 24 Set 2012, *Mai et al. N° 63*; A° del Sauce, 26 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 133*; Parque Nacional San Miguel, A° San Miguel, 14 Oct 2012, *Rossado N° 14*. Río Negro: Establecimiento "Tres Árboles", 02 May 2008, *Brussa et al. s.n. (MVJB 26387)*. Rivera: A° Laureles, 09 Nov 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25151)*; C° Alegre, 12 Nov 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25128)*. Salto: Paso Jouvin, Río Arapey, 12 Abr 2013, *Mai & Rossado N° 312*. San José: A° del Cerro, C° San José, 17 Nov 2012, *Mai et al. N° 83*. Soriano: A° Bequeló, 17 Dic 2012, *Mai N° 143*; A° Vera, 21 Dic 2012, *Mai N° 169*. Tacuarembó: Establecimiento "Los Argentinos", 14 Abr 2007, *Brussa & Boggiano s.n. (MVJB 26393)*. Treinta y Tres: A° Otazo, 24 Feb 2013, *Mai & Rossado N° 250*.

Observaciones: *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota forma rizomas abundantes y ramificados sobre los troncos y ramas donde crece, se genera una trama densa y apretada de rizomas que permite la acumulación de materia orgánica y por lo tanto el establecimiento y desarrollo de otras especies epífitas. En el material examinado ocasionalmente se observaron setas de hongos creciendo en los soros. En comparación con las otras especies del género, ésta es la que presenta venación más compleja con areolas costales completas y con areolas medias redondeadas con una areola menor inclusa o venillas inclusas; por otra parte las escamas del rizoma presentan un ápice más corto respecto a las otras dos especies y en las zonas

jóvenes del rizoma se las observa densamente ciliadas, éste carácter fue denominado por de la Sota (1960) como “ciliado-algodonosas”.

Nota: Numerosos especímenes de herbario de esta especie en Uruguay fueron determinadas en las primeras décadas de 1900 como *Polypodium lycopodioides* L. Se trata de una determinación errónea, dado que *P. lycopodioides* considerada hoy en día un sinónimo de *Microgramma lycopodioides* (L.) Copel. Esta situación no solo se dio en Uruguay, sino también en materiales colectados de *M. squamulosa* del noroeste de Argentina (de la Sota 1960).

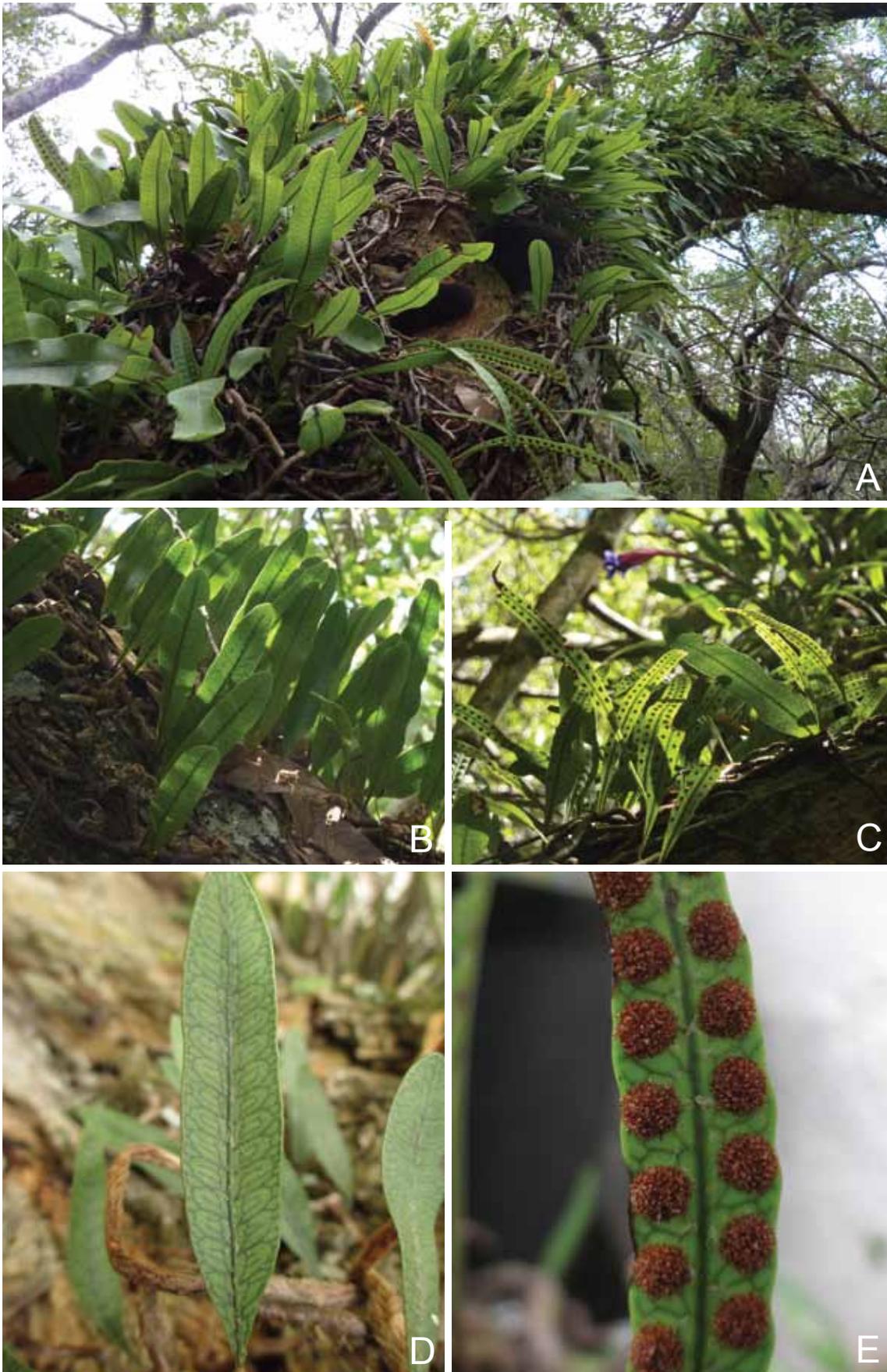


Figura 24. *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota. A. Porte general, rizomas adpresos a las ramas. **B.** Hojas estériles. **C.** Hojas fértiles. **D.** Detalle de venación de hoja estéril, nótese las areolas costales completas. **E.** Detalle de los soros.

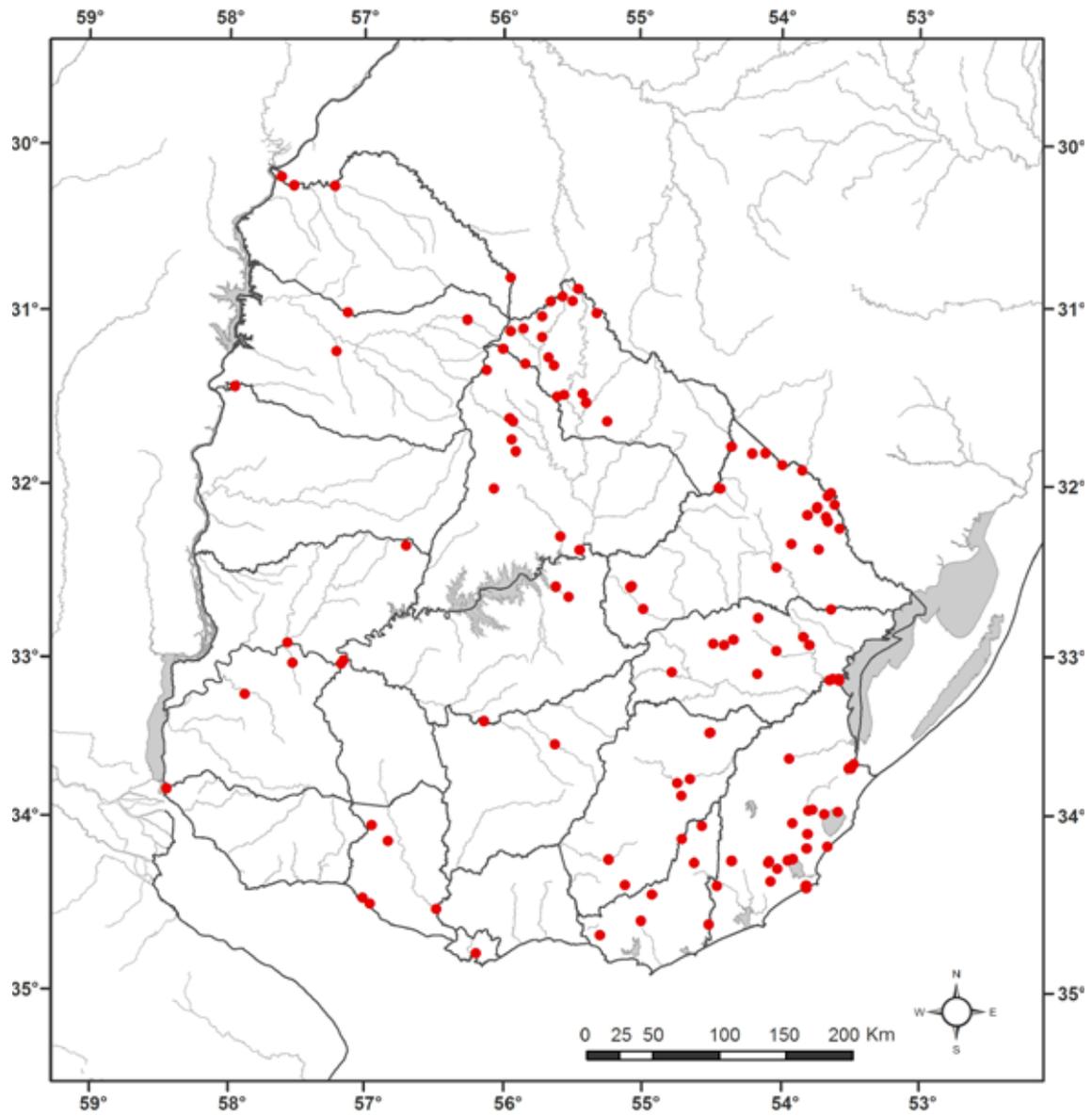


Figura 25. Mapa de distribución de registros de *Microgramma squamulosa* (Kauf.) de la Sota en Uruguay.

Microgramma vacciniifolia (Langsd. & Fisch.) Copel., Gen. Fil. 185. 1947. *Polypodium vacciniifolium* Langsd. & Fisch. Pl. Voy. Russes Monde. 8, t. 7. 1810. Tipo: Brasil, Santa Catarina, sin fecha, *Langsdorff & Fischer s.n.* (Isotipo BM000937392, imagen escaneada BM!).

Plantas epífitas, raramente rupícolas; **rizoma** 0,9-2 mm ancho x 0,6-1,5 mm espesor, largamente rastrero, cilíndrico y delgado, poco ramificado, escamas imbricadas, largamente ovadas, base redondeada, ápice largamente filiforme, margen paucidentado, castaño - cobrizas de borde blanquecino, completamente blanquecinas en las zonas jóvenes del rizoma; **hojas** dimorfas, **pecíolo** ausente o corto, escamas en la base similares a las del rizoma, no surcada, estramíneo, **hoja estéril**: 1,4-3,5 cm long, **lámina** 1,4-3,3 × 0,9-1,5 cm, ovada, oblonga o elíptica, base redondeada o cordiforme, ápice obtuso o redondeado, papirácea, margen entero, sinuoso, cara abaxial con escamas filiformes u largamente ovadas dispersas por las venas, cara adaxial glabra o con escasas escamas, **venación** areolada, una serie de areolas alargadas con una venilla libre incluida a veces bifurcada, venas marginales libres; **hoja fértil**: 3,5-8,8 cm long, **lámina** 3,4-8,3 × 0,3-0,5 cm, linear, base decurrente, atenuada a cuneada, ápice redondeado, papirácea, margen entero, levemente sinuoso, escamas similares a la hoja estéril, **venación** areolada, una serie de areolas con una venilla libre incluida, venas marginales libres; **soro** redondeado, ubicado en las areolas, inervado por la venilla incluida, forman una hilera a cada lado del nervio medio, ocupan la mayor parte de la superficie entre el nervio medio y el margen, levemente impresos en la cara adaxial. Figura 26.

Hábitat y distribución: Habita diferentes ambientes nativos como bosque de escarpa, palmar, psamófilo, de quebrada, ribereño y serrano. Se la observa como una epífita *rara*, *poco común* o *común*, presentando mayores abundancias en los ambientes más xerófilos. Crece sobre troncos y ramas de diferentes especies arbóreas de Uruguay (ej. *Lithraea molleoides* Marchand, *Pouteria salicifolia*, *Sebastiania commersoniana*, *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg., entre otras). Se distribuye en todo el país, pero presenta zonas con ausencias reales y otras con ausencia de registros (Figura 27). De la Sota (1960), plantea que en Argentina esta especie se trata de un elemento de migración fluvial, ya que su área de distribución se asocia principalmente a los bosques ribereños y bosques chaqueños húmedos, avanzando por los ríos de los

afluentes del Río de la Plata, sin embargo en Uruguay aunque puede encontrarse en bosques ribereños, es más común en ambientes más xerófilos.

Material examinado: Artigas: Desembocadura del A° Tigre, 15 May 1938, *Lombardo N° 3042 (MVJB 11779)*, En campo de Silva & Rosas, Mandiyú, 30 Abr 2003, *Brussa s.n. (MVJB 26007)*. Cerro Largo: Cañada Bañado Grande, 21 Feb 2013, *Mai et al. N° 196*; Cuchilla del Yaguarón, 22 Feb 2013, *Mai et al. N° 219*. Florida: Parque Robaina, costa del Santa Lucía Chico, 11 Nov 2012, *Haretche 450*. Río Negro: Establecimiento "La Granada", 20 Dic 2012, *Mai N° 156*; "El Matorral" Entre el A° don Esteban y el Río Negro, 20 Dic 2012, *Mai N° 163*. Rivera: Cuchilla de Cuñapirú, 9 Abr 2013, *Mai et al. N° 264*. Rocha: Balneario Saglia, Laguna Merín, 17 Mar 2007, *Brussa s.n. (MVJB 26415)*; Parque Nacional San Miguel, 14 Oct 2012, *Rossado N° 13*. San José: Sierra de Mahoma, 17 Nov 2012, *Mai et al. N° 81*.

Observaciones: Su rizoma tiene un crecimiento apoyante sobre troncos y ramas de los árboles soporte, usualmente se observan largos tramos de rizoma no ramificados y colgantes, esta característica es notoriamente distinta a *Microgramma squamulosa* que forma una trama densa de rizomas sobre la corteza de la forófito.



Figura 26. *Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel **A.** Porte general, con rizomas colgantes. **B.** Detalle del rizoma con hojas estériles. **C.** Rizoma con hojas fértiles **D.** Detalle de venación de hoja estéril. **E.** Disposición de los soros.

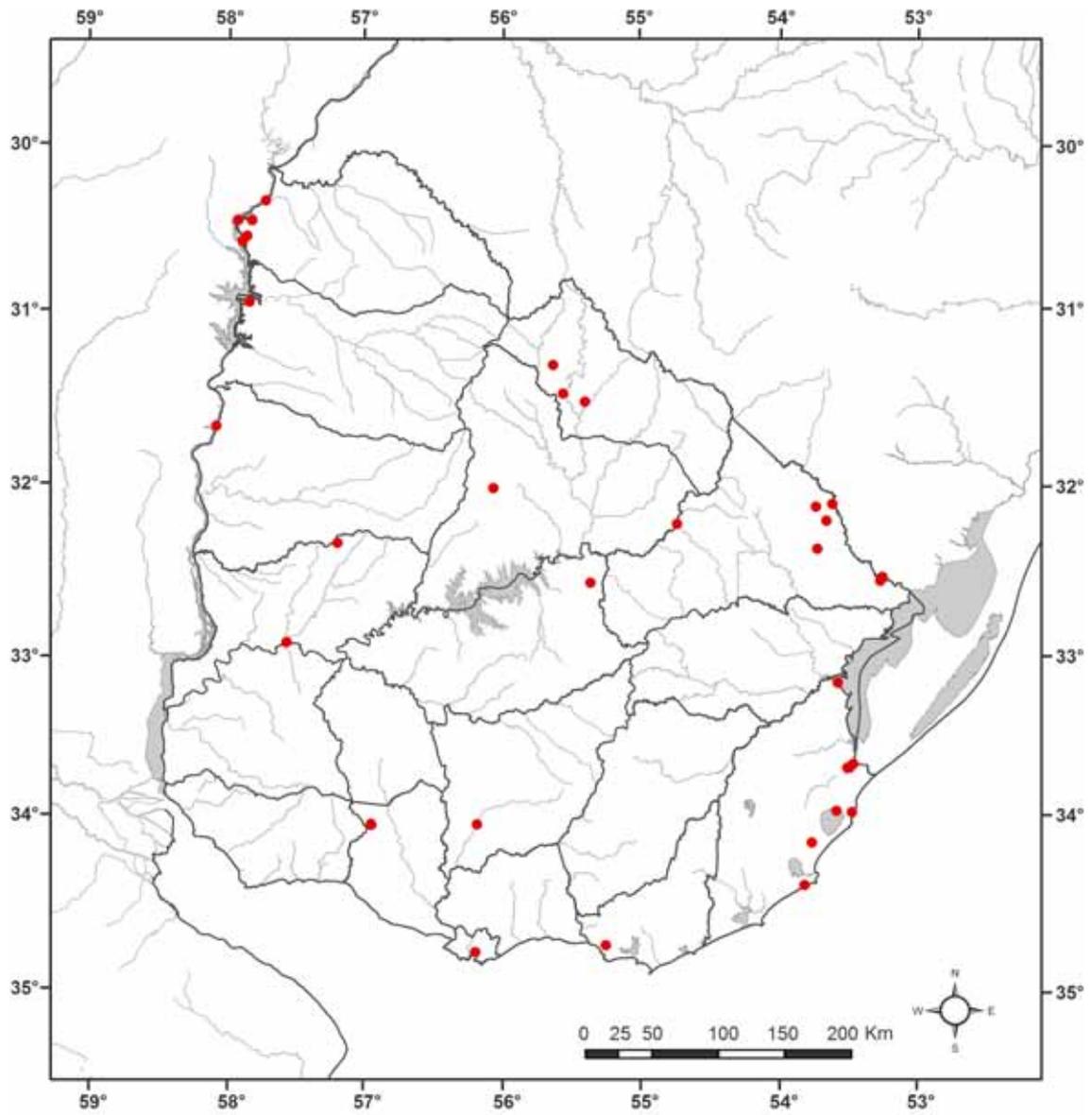


Figura 27. Mapa de distribución de registros de *Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel en Uruguay.

Niphidium J. Sm., Hist. Fil. 99. 1875.

Plantas rupícolas y epífitas; **rizoma** corto o largamente rastrero, escamas peltadas, de centro clatrado, filopodios presentes; **hoja** monomorfa, simple, **pecíolo** generalmente aplanado, surcado, **lámina** glabra o con escamas escasas; **venación** anastomosada, nervio medio prominente en ambas caras, nervaduras laterales rectas, paralelas entre sí, venillas formando areolas irregulares entre las venas laterales, hidátodos presentes; **soro** redondeado, forman una hilera entre las nervaduras laterales.

Referencias: de la Sota (1960), Lellinger (1972), Prado (2005).

Este género cuenta con una especie en Uruguay *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger.

Niphidium crassifolium (L.) Lellinger, Amer. Fern J. 62: 106 - 107. 1972. *Polypodium crassifolium* L. Sp. Pl. 2: 1083. 1753. *Pessopteris crassifolia* (L.) Underw. & Maxon. Contr. U.S. Natl. Herb. 10: 485. 1908. Tipo: Petiver, "Pterigaphia Americana", 1972, t. 6, f.1.

Plantas epífitas y rupícolas; **rizoma** rastrero, robusto, escamas deltoides a triangulares, ápice atenuado a acuminado, margen entero en el ápice algo irregular, castaño claras con la zona de inserción castaño oscura, filopodios rodeados de escamas; **hoja** 70-100 cm largo, erecta, **pecíolo** glabro, alado en la cara abaxial, verde en vivo, castaño cuando seco, **lámina** 65-95 × 7-9 cm, largamente elíptica, atenuada hacia los extremos, base largamente decurrente, ápice acuminado, coriácea, lustrosa, margen entero levemente ondulado, glabra, **venación** anastomosada, nervio medio prominente en ambas caras, venas laterales paralelas entre sí, notorias en la cara adaxial y algo prominentes en la cara abaxial, conectadas por venillas anastomosadas formando areolas de patrón irregular, hidátodos visibles en cara adaxial; **soro** en el tercio medio y apical de la lámina, en la unión de dos o más venas fértiles. Figura 28.

Material examinado: Cerro Largo: Sierra de Ríos, 21 Set 2013, *Mai et al.* N° 331.

Hábitat y distribución: Se localiza solamente en bosques de quebrada de Sierra de Ríos, en el este del país. Crece preferencialmente sobre paredones y como epífita se la observó en un árbol de gran tamaño de *Luehea divaricata*, sobre ramas grandes

formando una mata circular de gran tamaño. Su distribución es restringida al este del país en Sierra de Ríos (Figura 29).

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación debido a su distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (Marchesi *et al.* 2013).

Observaciones: En su base acumula materia orgánica a partir de una densa trama de restos de raíces y rizomas. Por esta condición se ha categorizado a las especies de este género como nidiepífito (de la Sota 1960) ya que la acumulación de humus tiene la apariencia de “nidos” y con esto asegura su nutrición (Kersten 2010).

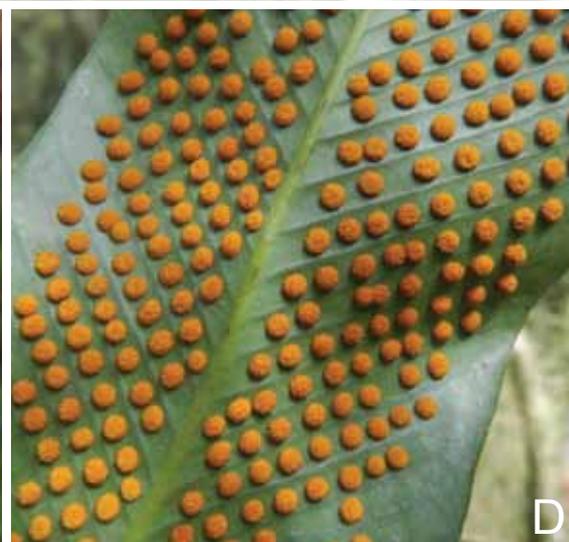


Figura 28. *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger **A.** Porte general. **B.** Venas laterales paralelas entre sí. **C.** Nervio medio prominente e hidátodos en cara adaxial. **D.** Disposición de soros en una hilera entre las venas laterales. (Autoría de las imágenes: A, B, D: Andrés Rossado).

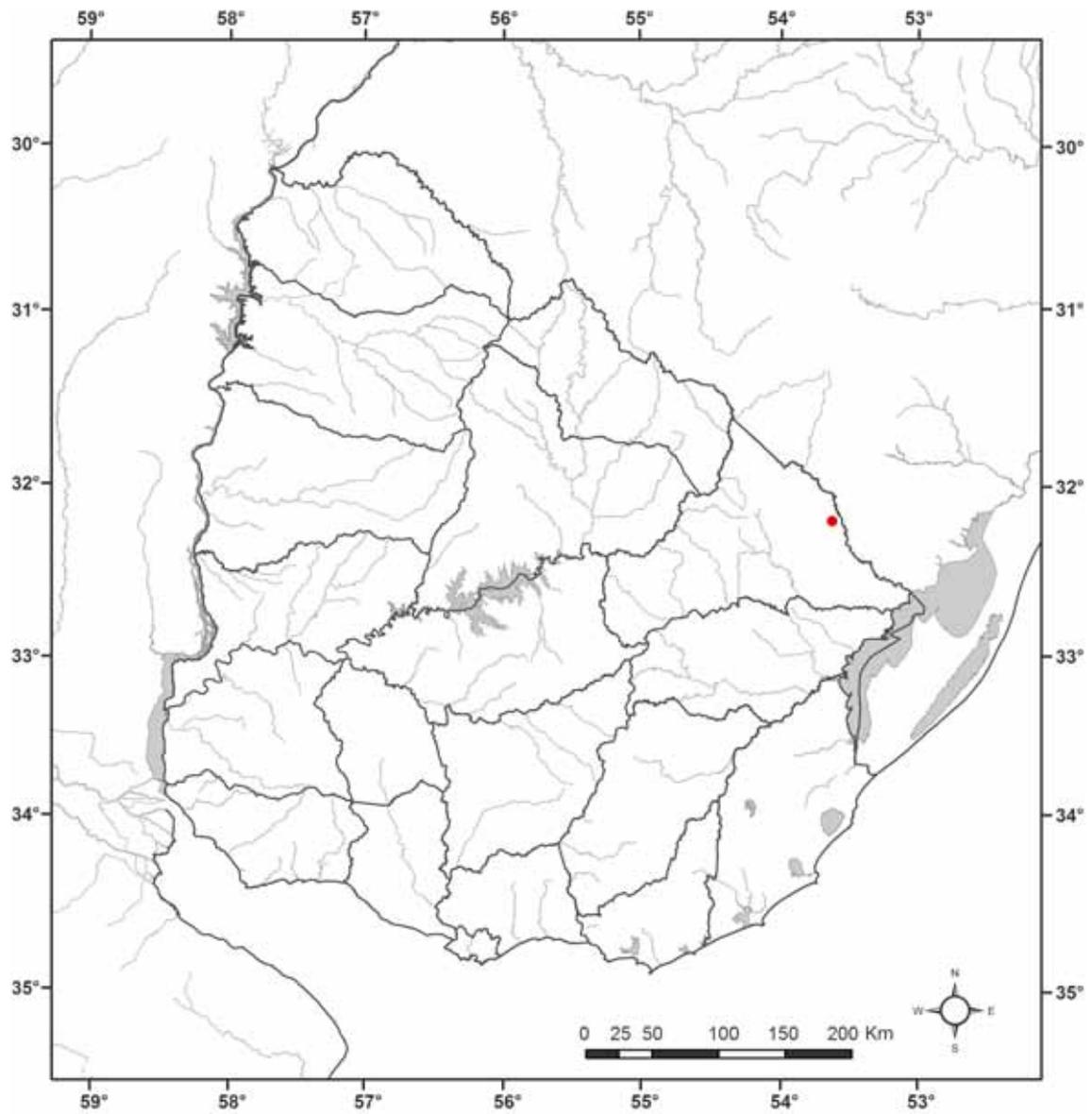


Figura 29. Mapa de distribución de registros de *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger en Uruguay.

Pecluma M.G. Price., Am. Fern. J. 73(4): 109. 1983

Plantas epífitas, rupícolas o terrestres; **rizoma** breve, rastrero o subrecto, escamas basifijas, a menudo comosas, filopodios notorios; **hoja** monomorfa, 1-pinnada pectinada; **peciolo** terete, no surcado, **lámina** glabra, escamosa y/o pubescente, contorno angostamente elíptico, pares de segmentos 30 o más, adnados, los basales generalmente reducidos, **venación** libre, simple o furcada, ocasionalmente anastomosada, hidátodos ausentes; **soro** redondeado, forman una hilera entre la costa y el margen.

El género se reconoce por las escamas basifijas del rizoma y por la lámina pectinada.

Históricamente estas especies fueron incluidas dentro de *Polypodium*, pero fueron tratadas como un complejo de especies denominado Grupo "*Polypodium pectinatum*" (de la Sota 1960) y "*Polypodium pectinatum-plumula*" (Evans 1969). Estas especies presentan caracteres intermedios entre Polypodiaceae y Grammitidaceae (subfamilias Polypodioideae y Grammitidoideae) (Moran 1995). A su vez, debido a que presentan caracteres diferentes a *Polypodium*, Copeland (1956) las incluyó dentro de *Ctenopteris* (Grammitidoideae). Posteriormente, Price (1983) en base a caracteres propios de estas especies y exponiendo las diferencias con *Polypodium sensu stricto* y con *Ctenopteris* propone el nuevo género y la denominación *Pecluma* por la unión de los epítetos pectinatum y plumula. El género *Pecluma* está relacionado con el grupo *Polypodium dulce* Poir. (Moran 1995c), compartiendo con las especies de este grupo características de las escamas rizomáticas, raquis puberulento adaxialmente, venación libre y cápsulas de los esporangios setosas (Moran 2013).

Referencias: Assis & Labiak (2009), Athayde Filho & Windisch (2003), de la Sota (1960), Evans (1969), Herter (1930, 1939), Legrand & Lombardo (1958), Marchesi (1964), Moran (1995b, 2013), Osten & Herter (1925), Price (1983), Ruriko (2006).

Aquí se utiliza la terminología de tricomas mencionada en Evans (1969), para las especies que luego fueron incluidas en *Pecluma*. Este autor distingue tres tipos de tricomas (Figura 30): 1. *clavados* - pequeños, simples, compuestos por dos o tres células, la terminal engrosada; 2. *ctenoides* -pequeños, compuestos por un corte eje

horizontal con proyecciones laterales y 3. *aciculares* largos, simples, multicelulares (también denominados setiformes en la bibliografía regional; de la Sota 1960).

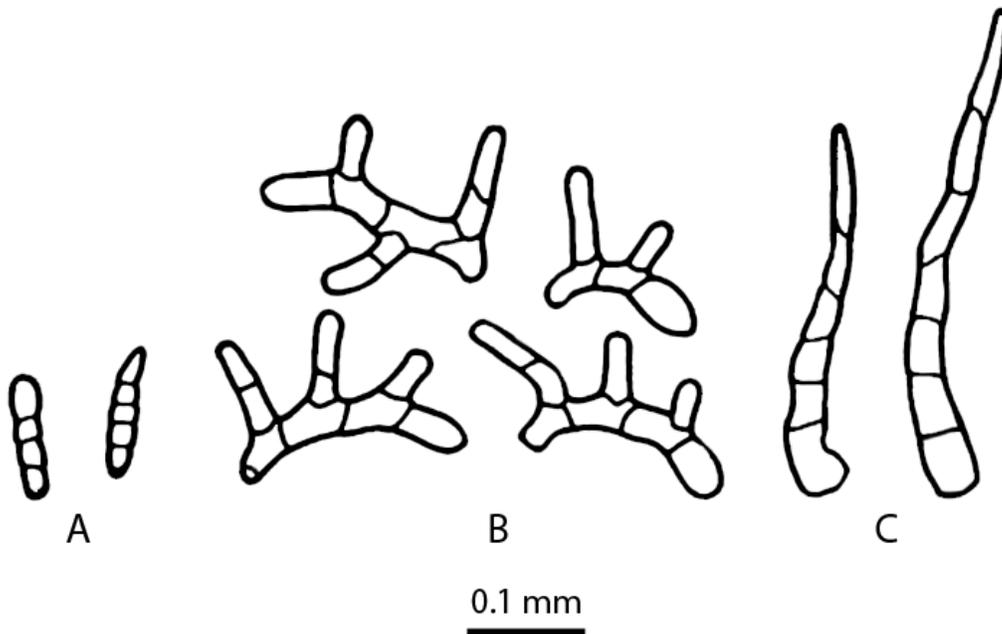


Figura 30. Tricomas presentes en el género *Pecluma*: **A.** clavados, **B.** ctenoides, **C.** aciculares. Tomado de Evans (1969).

En este género se reconocen cuatro especies epífitas para Uruguay: *Pecluma filicula* (Kaulf.) M.G. Price, *Pecluma paradiseae* (Langsd. & Fisch.) M.G. Price, *Pecluma pectinatiformis* (Lindm.) M.G. Price y *Pecluma sicca* (Lindm.) M.G. Price.

Clave para la identificación de las especies de *Pecluma* presentes en Uruguay

1. Láminas menores a 12 cm long.; escamas presentes en el raquis *Pecluma filicula*

1'. Láminas mayores a 12,5 cm long.; escamas ausentes en el raquis

2. Rizomas breves; lámina menor a 38 cm long.; segmentos lineares; tricomas ctenoides ausentes; venas simples *Pecluma sicca*

2'. Rizomas rastreros; lámina mayor a 40 cm long.; segmentos linear-deltoides; tricomas ctenoides presentes; venas bifurcadas

3. Láminas 48-76 cm long.; pinnas basales abruptamente reducidas hasta aurículas; soros sub-marginales a mediales (en el tercio medio de la lámina).....*Pecluma pectinatiformis*

3'. Láminas 90-164 cm long.; pinnas basales gradualmente reducidas hasta aurículas; soros marginales (en el tercio exterior de la lámina).....

.....*Pecluma paradiseae*

Pecluma filicula (Kaulf.) M.G. Price, Am. Fern. J. 73(4): 114. 1983. *Polypodium filiculum* Kaulf. Enum. Filic. 275. 1824. Tipo: Brasil, *Chamisso s.n.*, no visto, en LE(?) según Evans (1969)).

Rizoma breve, escamas ovadas a deltoides, margen entero, marrones-castañas, filopodios presentes; **hoja** 9,5-12 cm long., pectinada, **pecíolo** tricomas *aciculares*, escamas dispersas similares a las del rizoma, terete, castaño oscuro, **lámina** 8-10 × 1,5-3 cm, contorno elíptico - obovado, base cuneada, ápice atenuado, cartácea, tricomas *aciculares* en margen, costa y raquis en cara abaxial y en raquis en cara adaxial, raquis con escamas cordadas y ovado-deltoides, castañas, notorias, **pinna** linear, estrecha, perpendicular al raquis, base extendida, simétrica, ápice obtuso, margen ondulado, las basales reducidas a lobos, las mediales 1,2-1,5 × 0,1-0,15 cm, **venación** simple, venas secundarias no visibles, costa decurrente en el raquis; **soros** mediales (ocupan la mayor parte del tejido laminar entre la costa y el margen). Figura 31.

Hábitat y distribución: No se dispone de información para Uruguay.

Material examinado: *Arechavaleta s.n.* (MVM 4195).

Material adicional examinado: **BRASIL:** Goiás: Serra dos Pirineus, 15 May 1973, *Anderson N°10342 (NY 00921456, INCT Herbario Virtual)*; Pico dos Pirineus, 28 Ene 1968, *Irwin N°19391 (NY 921454, INCT Herbario Virtual)*. Rio Grande do Sul: Parque Estadual do Turvo, Jun 1982, *Bueno s.n.* (ICN 67495).

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación bajo el criterio de distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (Marchesi *et al.* 2013).

Observaciones: Los caracteres observados e incluidos en la descripción fueron tomadas a partir del material de Uruguay y de Brasil, sin embargo las medidas de hojas, lámina y pinna corresponden solamente a los de la exsiccata de Uruguay.

Nota: Solo se dispone de una muestra de herbario en el país (MVM 4195), la cual carece de datos de colecta (fecha, ambiente y localidad). Se incluyó dentro del grupo de epífitas vasculares de Uruguay, sin embargo es una especie dudosa, con información insuficiente. Se requieren nuevos registros de esta especie en el país para confirmar definitivamente su presencia en el país. Este criterio también fue considerado por Osten & Herter (1925) quienes plantean que seguramente se encuentra en Uruguay en el límite meridional de distribución.

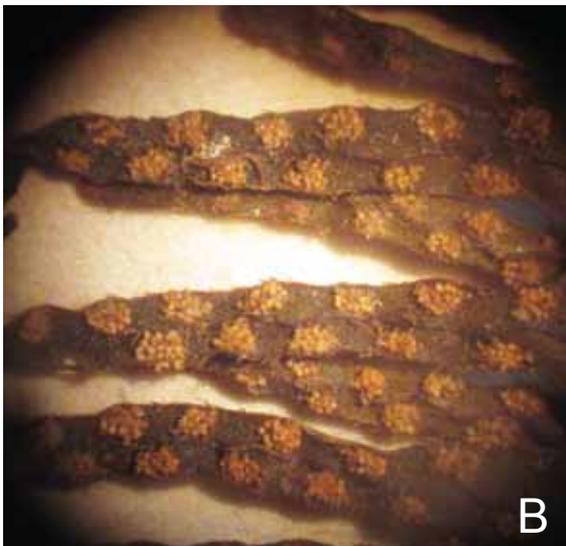
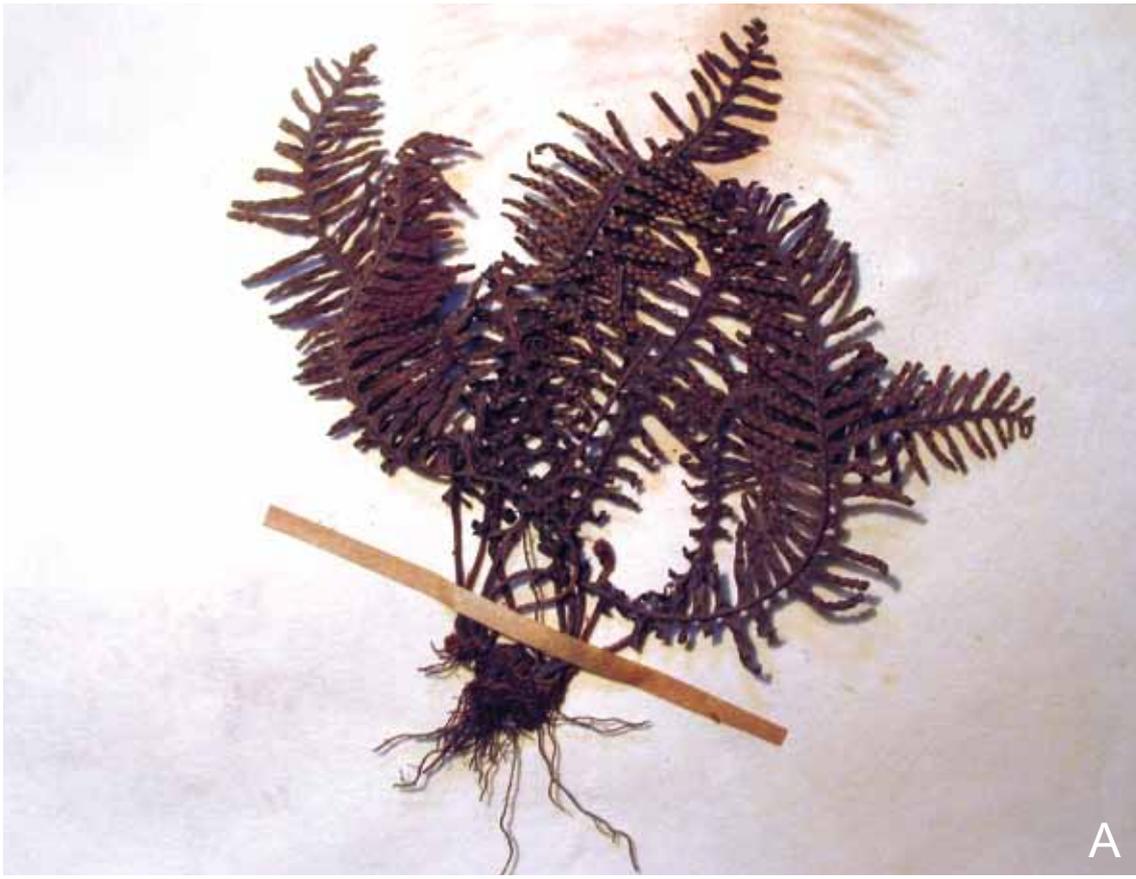


Figura 31. *Pecluma filicula* (Kaulf.) M.G. Price. A. Porte general. B. Disposición de los soros. C. Detalle de las escamas sobre el raquis. (Fotos tomadas de Arechavaleta s.n. (MVM 4195)).

Pecluma paradiseae (Langsd. & Fisch.) M.G. Price, Am. Fern. J. 73(4): 115. 1983. *Polypodium paradiseae* Langsd. & Fisch. Pl. Voy. Russes Monde 11, t. 11. 1810. Tipo: Brasil, Santa Catarina, sin fecha, *Langsdorf s.n.* (Isotipo B-W 19654 -01 0, imagen escaneada B!).

Planta epífita; **rizoma** rastrero, escamas linear-triangules a lineares, margen entero a levemente dentado, castaño oscuras, comosas entorno a los filopodios, filopodios notorios; **hojas** 90-164 cm long., pectinadas, **peciolo** con escamas dispersas similares a las del rizoma, tricomas aciculares y ctenoides, terete, castaño, **lámina** 79-152 × 12-13 cm, contorno angostamente elíptico, base gradualmente cuneada, ápice atenuado, papirácea, cara adaxial y abaxial con tricomas *aciculares* en raquis, costas y márgenes y dispersos en el tejido fotosintético, *ctenoides* en raquis y costas, *clavados* escasos en el tejido fotosintético, **pinna** linear-triangular, levemente falcada, perpendicular y adnada al raquis, base asimétrica con el lado acroscópico extendido, ápice agudo, margen ondulado o crenado, las basales reflexas, reducidas gradualmente a aurículas, las mediales 4-8 × 0,4-0,5 cm; **venación** bifurcada, venas en horqueta, la interior inerva el soro, la exterior se cierra hacia el margen; **soros** submarginales a marginales (en el tercio exterior del segmento). Figura 32.

Hábitat y distribución: Se encuentra exclusivamente en los bosques de quebrada del noreste del país (Figura 33). Se la observó como una epífita *rara*. En la bibliografía esta especie se menciona con hábito principalmente terrestre y ocasionalmente epífita (Evans 1969; Athayde Filho & Windisch 2003), sin embargo en nuestro país todos los registros son epífitos y con hojas péndulas. Se la registró sobre diferentes especies arbóreas que alcanzan gran tamaño como *Lithraea molleoides* y *Luehea divaricata*.

Material examinado: Rivera: Valle del Lunarejo, Masoller, 13 Nov 2012, *Brussa et al. s.n.* (MVJB 28382); Valle del Lunarejo, Masoller, 13 Nov 2012, *Brussa et al. s.n.* (MVJB 28383). Tacuarembó: Rincón de Vassoura, 10 Abr 2013, *Mai et al. N° 279*.

Comentario: Esta especie fue recientemente identificada en el país, y está en preparación la publicación del primer registro para Uruguay (*Brussa et al. en prep.*). Dado que uno de los criterios utilizados para la selección de especies prioritarias para la conservación es la distribución restringida en el país (Marchesi *et al.* 2013), esta especie debería ser incluida dentro de ese conjunto. Asimismo comparte los criterios utilizados para la identificación de especies amenazadas (Marchesi *et al.* 2013).

Observaciones: *Pecluma paradiseae* y *Pecluma pectinatiformis* presentan gran similitud, lo cual hace difícil la identificación de las especies. En este trabajo se siguió principalmente el criterio de Evans (1969) para distinguir ambos taxones, este autor plantea que los elementos principales para diferenciarlas son: el tamaño de la hoja (mayor en *P. paradiseae*), el margen de los segmentos, la forma de reducción de los segmentos basales (gradual en *P. paradiseae*), la venación (puede ser trifurcada en *P. paradiseae*) y la disposición de los soros. En las muestras de Uruguay, la venación no presentó diferencias entre los ejemplares identificados para las dos especies, siendo bifurcada en ambas.



Figura 32. *Pecluma paradiseae* (Langsd. & Fisch.) M.G. Price. **A.** Porte general, hojas colgantes y péndulas. **B.** Detalle de las pinnas. **C.** Soros marginales.

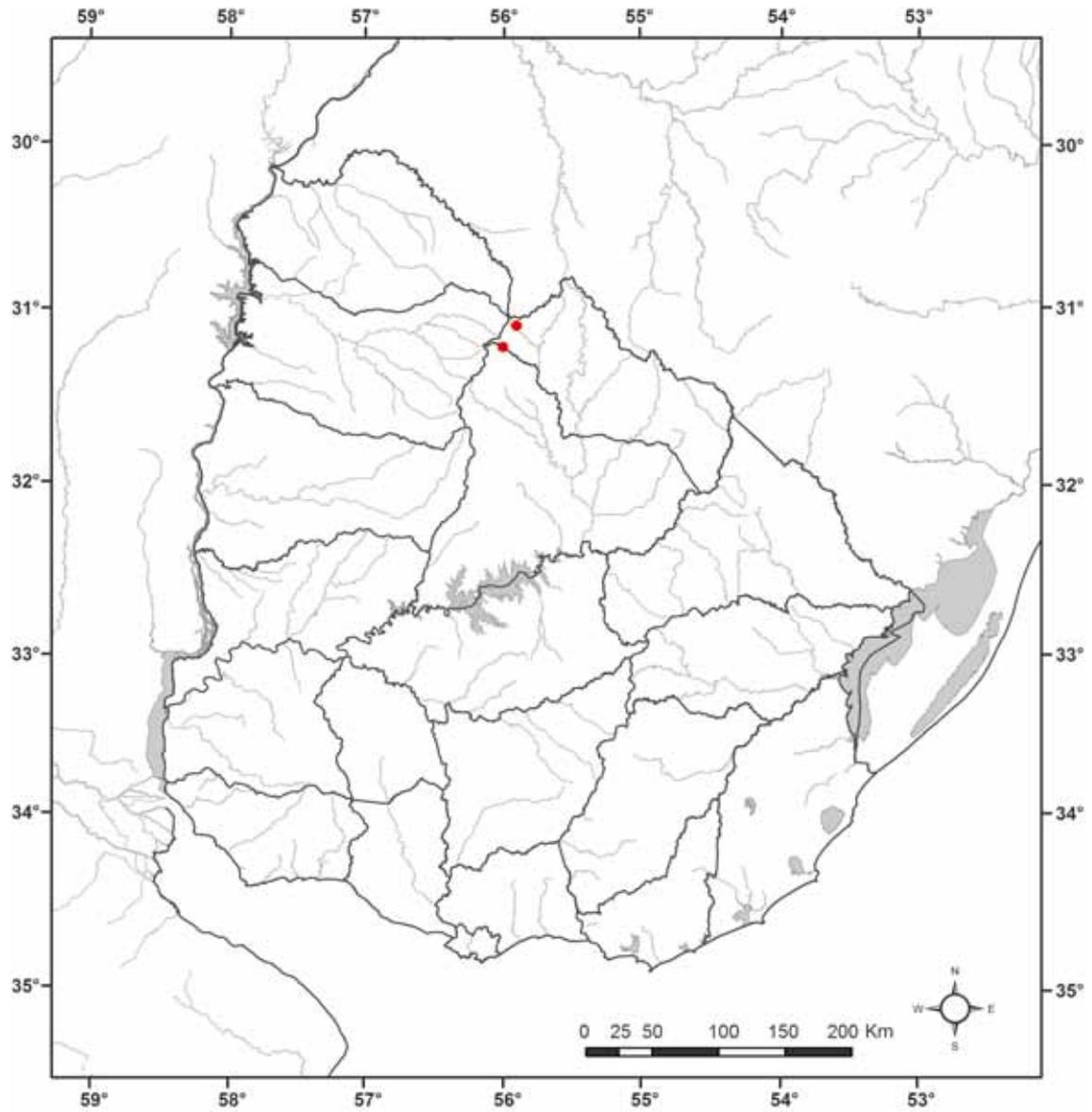


Figura 33. Mapa de distribución de registros de *Pecluma paradiseae* (Langsd. & Fisch.) M.G. Price en Uruguay.

Pecluma pectinatiformis (Lindm.) M.G. Price, Am. Fern. J. 73 (4):115. 1983. *Polypodium pectinatiforme* Lindm. Hedwigia 43:309. 1904. Tipo: Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 30 Set 1892, *Lindman A N° 381*, (Lectotipo designado por Evans (1968) S-R-5108, imagen escaneada S!).

Planta epífita, **rizoma** rastrero, escamas estrechamente triangulares, margen entero o con dientes escasos, castañas a castaño oscuras, filopodios notorios; **hojas** (26,8) 48-76 cm long, monomorfas, 1-pinnada, **pecíolo** con tricomas *ctenoides* y *aciculares* y escamas similares a las del rizoma dispersas, terete, castaño, **lámina** (23) 40-69 × 7,8-11 cm, contorno elíptico atenuada hacia la base y ápice, papirácea, cara adaxial y abaxial con tricomas *aciculares* en raquis, costas y márgenes y dispersos en el tejido fotosintético, *ctenoides* en raquis y costas, *clavados* escasos en el tejido fotosintético, **pinna** linear-triangular, perpendiculares y adnados al raquis, base asimétrica con el lado acroscópico extendido, ápice redondeado – agudo, margen integro a ondulado, las basales abruptamente reducidas y reflexas hasta aurículas, las mediales 3,2-5,2 × 0,3-0,5 cm, **venación** bifurcada, venas en horqueta, la interior inerva el soro, la exterior se cierra hacia el margen; **soros** sub-marginales a mediales (en el tercio medio del segmento). Figura 34.

Hábitat y distribución: Se encuentra exclusivamente en los bosques de quebrada del noreste del país (Figura 35). Es una especie epífita, de hojas péndulas, que utiliza como árbol soporte diferentes especies que alcanzan gran tamaño como *Lithraea molleoides* y *Ocotea acutifolia* (Nees) Mez.

Material examinado: Rivera: A° Lunarejo, 15 Nov 1986, *Brussa et al. s.n. (MVJB 21403)*; Nacientes del A° Lunarejo, 14 May 1984, *Picasso & Scarlato s.n. (MVJB 21404)*; Valle del Lunarejo, Masoller, 13 Nov 2012, *Brussa et al. s.n. (MVJB 28279)*; Valle del Lunarejo, Masoller, 13 Nov 2012, *Brussa et al. s.n. (MVJB 28280)*; Valle del Lunarejo, Masoller, 13 Nov 2012, *Brussa et al. s.n. (MVJB 28291)*.

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación debido a su distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (Marchesi *et al.* 2013).

Observaciones: Esta especie es afín a *Pecluma paradiseae*, con la cual ya se mencionó anteriormente las principales diferencias morfológicas.

Nota: Evans (1968), se refiere al ejemplar tipo como “Regnell I A381”, sin embargo en la imagen escaneada es posible diferenciar que el colector es Lindman, del herbario de Regnell.



Figura 34. *Pecluma pectinatiformis* (Lindm.) M.G. Price. A. Porte general. B. Detalle de la hoja. C. Detalle de las pinnas y disposición de los soros. D. Soros mediales. (Autoría de las imágenes: A. B. C. D: Carlos Brussa).



Figura 35. Mapa de distribución de registros de *Pecluma pectinatiformis* (Lindm.) M.G. Price en Uruguay.

Pecluma sicca (Lindm.) M.G. Price, Am. Fern. J. 73(4): 115. 1983. *Polypodium siccum* Lindm. Arkiv för Botanik utgivet av K. Svenska Vetenskapsakademien 1: 234, t. 11, f. 4. 1903. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro, sin fecha, *Glaziou* 3339 (Lectotipo designado por Evans (1968) S-R-5156, imagen escaneada S!).

Planta epífita ocasionalmente rupícola, **rizoma** breve, escamas linear-triangules a lineares, margen entero, castaño claras-ferrugíneas; **hojas** (13) 16-42 cm long., monomorfas, 1-pinnada, **pecíolo** con escamas similares a las del rizoma dispersas, tricomas *aciculares* y *clavados*, terete, castaño, **lámina** (11,5) 12,5-38 × 2,9-4 cm, contorno linear – elíptico, base cuneada, ápice atenuado, papirácea, tricomas *aciculares* en margen, costa y raquis y *clavados* dispersos en el tejido laminar, **pinna** linear, estrecha, perpendicular al raquis, costa decurrente en el raquis, base asimétrica con el lado acroscópico extendido, ápice redondeado a agudo, margen ondulado levemente dentado, las basales gradualmente reducidas, las mediales 1,2-2 × 0,1-0,2 cm, **venación** libre, **soros** mediales a sub-marginales (ocupan la mayor parte del tejido laminar entre la costa y el margen). Figura 36.

Hábitat y distribución: Se encuentra en bosques de quebrada y serrano húmedo. Se la observó como una epífita *rara* o *poco común*, y presenta algunos registros de hábito rupícola creciendo sobre rocas con alta humedad. Utiliza como árbol soporte especies que alcanzan gran tamaño como *Lithraea molleoides* y *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez. Se distribuye en el noreste, este y parte del sudeste del país (Figura 37), en el este y sudeste los registros son escasos y localizados en serranías húmedas.

Material examinado: Cerro Largo: Sierra Aceguá, Estancia Don Vico de Uriarte, 16 Nov 1987, *Marchesi et al. s.n. (MVFA 19094)*. Maldonado: C° del Águila, 25 Oct 2001, *Brussa & Muñoz s.n. (MVFA 29883)*; Ruta 13 km 185, C° del Águila, 25 May 2002, *Brussa et al. s.n. (MVJB 20878)*. Rivera: A° Laureles, 22 Abr 1962, *Marchesi N° 1072 (MVFA s.n.)*; A° Lunarejo, zona del aserradero, 23 Ene 1996, *Bonifacino s.n. (MVFA 25462)*; Camino desde Aduana (Paso Zerpa) a línea divisoria, 4,5 km. 2 km al este, 07 Oct 2005, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 24408)*; Campos de FYMSA, quebrada al SW del puesto de frontera, 30 Oct 1997, *Marchesi et al. s.n. (MVFA 27307)*; Paso Ataques, A° del Potrero, 06 Ene 1998, *Bonifacino et al. s.n. (MVFA 27663)*; Puntas del A° Lunarejo, 14 May 1984, *Scarlato & Picasso s.n. (MVJB 27049)*; Puntas del A° Lunarejo, 14 May 1984, *Scarlato & Picasso s.n. (MVJB 27050)*; Valle del Lunarejo,

Masoller, 13 Nov 2012, *Brussa et al. s.n. (MVJB 28281)*. Tacuarembó: A° Laureles, 01 Abr 1962, *Marchesi N° 4840 (MVJB s.n.)*; A° Lunarejo, 15 Feb 1996, *Grela & Romero s.n. (MVFA 26327)*; A° Laureles, 17 Set 1995, *Bonifacino s.n. (MVFA 25057)*; Cañada del Sauce, Rincón de Vassoura, 03 Abr 1996, *Bonifacino s.n. (MVFA 25548)*; Rincón de Vassoura, 10 Abr 2013, *Mai et al. N° 273*.

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación debido a su distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (*Marchesi et al. 2013*).

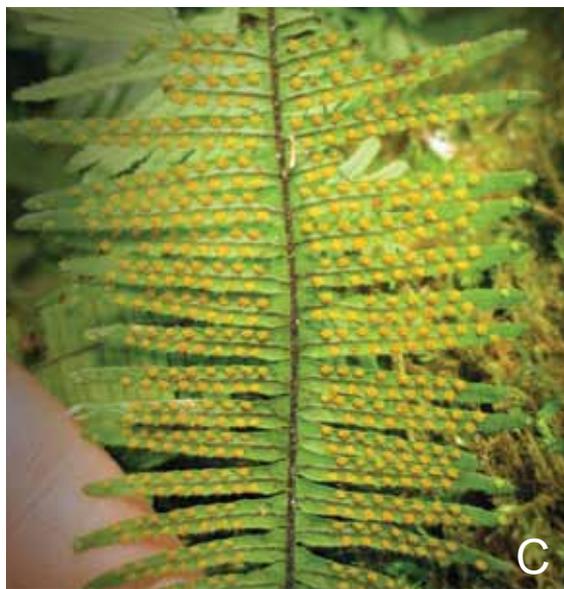


Figura 36. *Pecluma sicca* (Lindm.) M.G. Price **A.** Porte general. **B.** Detalle de la hoja pectinada. **C.** Disposición de los soros. **D.** Detalle de los soros.

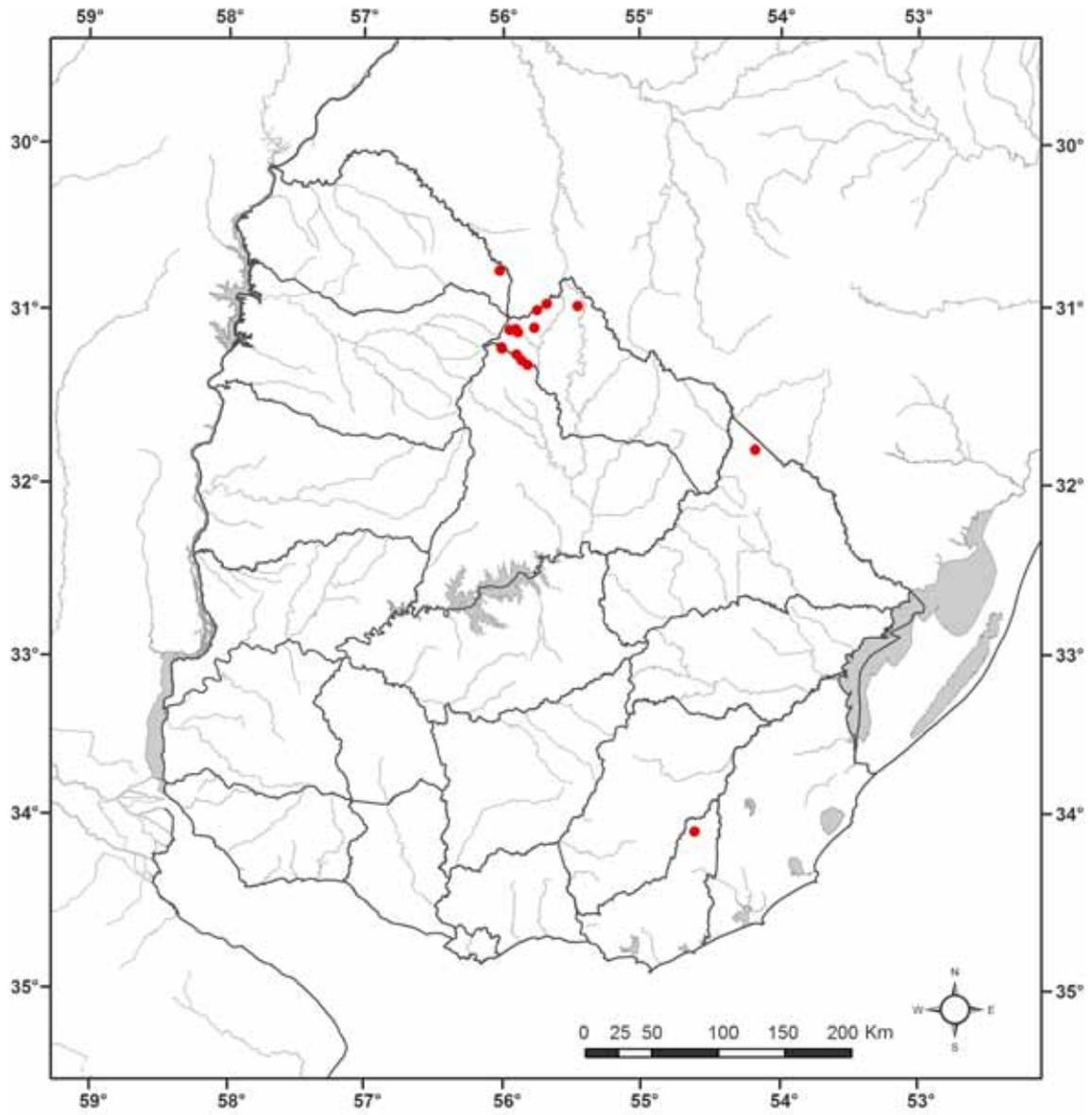


Figura 37. Mapa de distribución de registros de *Pecluma sicca* (Lindm.) M.G. Price en Uruguay

Pleopeltis Humb. & Bonpl. ex Willd., Sp. Pl. 4 (5): 211. 1810.

Plantas epífitas o rupícolas; **rizoma** corto o largamente rastrero, escamas de centro clatrado, peltadas, filopodios presentes; **hoja** monomorfa o dimorfa, simple, pinnatisecta o 1-pinnada, **peciolo** terete o aplanado, no surcado, **lámina** escamosa, escamas peltadas, circulares, deltoides o gonfoides^{III}, nectarios en la base de la lámina o segmentos, **venación** anastomosada, areolas con 1 a 3 venillas libres inclusas, hidátodos ausentes; **soro** redondeado o alargado, ubicado en la unión de varias venillas, cuando jóvenes protegidos por escamas solapadas, circulares, peltadas (consideradas un falso indusio).

El género *Pleopeltis* fue delimitado inicialmente incluyendo especies con soros redondeados y falso indusio con escamas peltadas (Sp. Pl. 4:211, 1810). Sin embargo, la hibridación entre *Pleopeltis* y *Polypodium* (Mickel & Beitel 1987) llevó a cuestionamientos sobre las delimitaciones de estos géneros (Windham 1993), lo cual se acentúa con la marcada polifilia de *Polypodium*. A partir de datos morfológicos y moleculares (Windham 1993; Andrews & Windham 1993) se propone una reestructuración del género *Polypodium* L. y se redefine *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. incluyendo a las especies escamosas de *Polypodium* (Windham 1993). Éstas presentan escamas foliares principalmente en la cara abaxial y corresponden a diferentes complejos de *Polypodium* s.l.: *Polypodium lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) Kunze, *Polypodium squamatum* L., *Polypodium polypodioides* (L.) Watt. y *Polypodium tweedianum* Hook. (de la Sota 2003).

Los caracteres diagnósticos para este género son la presencia de numerosas escamas peltadas en las láminas (*pleos* = lleno, *pelte* = escudo) (Moran 2013); soros jóvenes con escamas superpuestas entre sí formando un falso indusio; nectarios cerca de la base de la lámina o de los segmentos (de la Sota 2003).

^{III} *Gonfoide*- escama con la base redondeada, fuertemente dentada, terminada bruscamente en una porción apical a menudo larga y filiforme.

Referencias: Assis & Labiak (2009), de la Sota (1960; 2003), Herter (1928, 1939, 1949), Legrand & Lombardo (1958), Lorea-Hernández (1995), Moran (2013), Osten & Herter (1925), Rolim & Salino (2008), Weatherby (1947).

Este género cuenta con cinco especies para Uruguay todas ellas pueden crecer con hábito epífita: *Pleopeltis hirsutissima* (Raddi) de la Sota, *Pleopeltis lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) de la Sota., *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf., *Pleopeltis minima* (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai y *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston.

Clave para la identificación de las especies de *Pleopeltis* presentes en Uruguay

1. Hojas simples, enteras..... *Pleopeltis macrocarpa*

1'. Hojas pinnadas o pinnatisectas

2. Láminas menores a 20 cm long.; nº de pares de segmentos menor a 15; cara abaxial con escamas ovales o largamente ovales; nectarios ausentes en la base de pinna o segmento

3. Rizomas cortamente rastreros; láminas pinnatisectas; cara abaxial con escamas dispersas, largamente ovales..... *Pleopeltis pleopeltifolia*

3'. Rizomas largamente rastreros; láminas pinnadas; cara abaxial densamente cubierta de escamas, ovales..... *Pleopeltis minima*

2'. Láminas mayores a 20 cm long.; nº de pares de segmentos mayor a 20; cara abaxial con escamas gonfoides; nectarios presentes en la base de la pinna

4. Ápice de la lámina formado por una pinna similar a las laterales; pinnas linear-triangular; margen no cartilaginoso; soros rodeados por un anillo de escamas ovadas, notorio

..... *Pleopeltis hirsutissima*

4'. Ápice de la lámina pinnatífido o formado por una pinna menor a las laterales; pinnas oblongas a linear-oblongas; margen cartilaginoso; soros rodeados por un anillo de escamas poco notorio..... *Pleopeltis lepidopteris*

Es interesante la observación de estructuras de secreción en la aurícula acroscópica de la base de las pinnas en especies de este género, lo cual es considerado un carácter diagnóstico para *Pleopeltis* (de la Sota 2003). La presencia de estas estructuras fue mencionada por de la Sota (1960, 1966) para el grupo "*Polypodium squamatum*" y por Koptur *et. al.* (1982) para algunas especies de *Polypodium* (actualmente ubicados en *Pleopeltis*). Estas estructuras han sido consideradas aeróforos (Weatherby 1947, de la Sota 1960, 1966) y posteriormente nectarios a través de los cuales se secretan elementos azucarados (Koptur *et. al.* 1982). A esta secreción se le dio distintas interpretaciones: permitiría la atracción de hormigas dispersando las esporas o se podría tratar de un tipo particular de hidátodo secretor a través de los cuales estas especies (en general xerófitas y epífitas) logran la secreción de sustancias concentradas con la menor pérdida de agua (Koptur *et. al.* 1982). De las especies presentes en Uruguay *Pleopeltis hirsutissima* y *P. lepidopteris* poseen este tipo de estructuras.

Pleopeltis hirsutissima (Raddi) de la Sota, Darwiniana 45 (2): 239. 2007. *Polypodium hirsutissimum* Raddi. Opusc. Sci. 3: 286. 1819. Tipo: sin loc, sin fecha, *Raddi s.n.* (Isotipo FI005074, imagen escaneada FI!). *Polypodium rufulum* C. Presl. Delic. Prag. 1: 164. 1822.

Plantas epífitas, ocasionalmente rupícolas; **rizoma** cortamente rastrero, escamas deltoides, ápice acuminado, margen dentado, concoloras, castaño claras; **hoja** 15-50 cm long, monomorfa, 1-pinnada, **pecíolo** cubierto de escamas similares a las del rizoma, con una zona media elevada y dos surcos laterales poco profundos adaxialmente, castaño claro a estramíneo, **lámina** 14,7-42,5 × 2,4-6 cm, contorno largamente linear- elíptico, ápice formado por una pinna apical de longitud similar a las laterales, cartácea, cara adaxial con escamas gonfoides dispersas en tejido laminar y abundantes en el margen, blanquecinas con el punto de inserción oscuro, cara abaxial completamente cubierta por escamas gonfoides, castaño claras, **pinna** linear-triangular, base asimétrica, lado acroscópico con aurícula y nectario, ápice redondeado a agudo, margen no cartilaginoso, entero, las basales reducidas progresivamente hasta auriculadas, las mediales (0,9) 1,1-2,7 × 0,3-0,6 cm, raquis con escamas linear-triangules de margen dentado, entre pinnas margen cartilaginoso, **venación** oculta en el tejido laminar, nervio medio levemente hundido en cara adaxial;

soro redondo, rodeado por un anillo de escamas ovadas, notorias, forman una hilera entre el margen y la costa, impresos en la cara adaxial. Figura 38.

Hábitat y distribución: Crece en bosque de escarpa, de quebrada, serrano y serrano húmedo, principalmente como epífita. Se la registró con rangos de abundancia *rara* y *poco común* en los ambientes relevados. Como árbol soporte utiliza distintas especies, en los que crece principalmente sobre ramas gruesas horizontales. Esta especie presenta la mayoría de sus hojas péndulas y otras semi erectas (las más viejas), las pinnas se cierran lateralmente en momentos de sequía. Se distribuye en el noreste, este y sudeste del país, y existe un registro en el oeste del país sobre el Río Negro (Figura 39).

Material examinado: Artigas: A° de la Invernada, 22 Ene 2003, *Brussa et al. s.n.* (MVJB 20326); A° Sepulturas, 22 Feb 1954, *García Zorrón N°701* (MVHC s.n., MVJB); Catalán, 27 Feb 1927, *Herter s.n.* (MVM 995). Maldonado: Gruta de Salamanca, 26 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 121*. Cerro Largo: Cañada Bañado Grande, 21 Feb 2013, *Mai et al. N° 198*; Sierra de Aceguá, Ene 1926, *Herter s.n.* (Osten N° 18595). Río Negro: El Matorral- prox al Río Negro, 20 Dic 2012, *Mai N° 166*. Rivera: Cuchilla de Cuñapirú, 9 Abr 2013, *Mai et al. N° 262*; Establecimiento “El Sauzal Tranqueras”, 11 Nov 2012, *Brussa et al. s.n.* (MVJB 28267); Río Tacuarembó, nacientes, 11 Abr 2013, *Mai et al. N° 283*. Tacuarembó: Gruta de los Helechos, 28 Set 1928, *Herter N° 3746* (MVM 1238).

Observaciones: Esta especie ha sido considerada una variedad de *Pleopeltis lepidopteris* (*Polypodium lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) Kunze var. *rufulum* (C. Presl) Baker), existiendo similitud entre ambas especies y confusión en las determinaciones. Existen caracteres que permiten diferenciar ambas especies: el margen cartilaginoso de las pinnas en *P. lepidopteris* que le da un aspecto ondulado, mientras que el margen de *P. hirsutissima* no lo es y las pinnas son planas (en algunas muestras la base de la pinna puede tener una pequeña porción con margen cartilaginoso); soros impresos en la lámina, dejando una marca en la cara adaxial, rodeados de escamas ovadas en *P. hirsutissima*, mientras que *P. lepidopteris* no presenta los soros impresos y la envoltura de escamas es poco notoria. Aunque la presencia de estos caracteres permite diferenciar bien ambas especies, existen algunos individuos intermedios que resultan confusos. Respecto a la presencia de individuos intermedios, Hassler (1928 en de la Sota 1960) propone la forma *Polypodium lepidopteris* forma *intermedium*,

exponiendo su parecido con *P. hirsutissimum*, esta propuesta es considerada por de la Sota (1960), quien considera que pueden darse formas intermedias en cuanto a la forma, tamaño y margen de las pinnas, y las características de las escamas.

Nota: Gibert (1873) incluye *Polypodium hirsutissimum* como sinónimo de *P. lepidopteris*. Posteriormente Osten & Herter (1925), mencionan para Uruguay *Polypodium rufulum* de la cuál reconocen dos formas *major* y *minor* las que se diferencian por el tamaño de hojas y pinnas, y exponen que es una entidad diferente a *P. lepidopteris*.

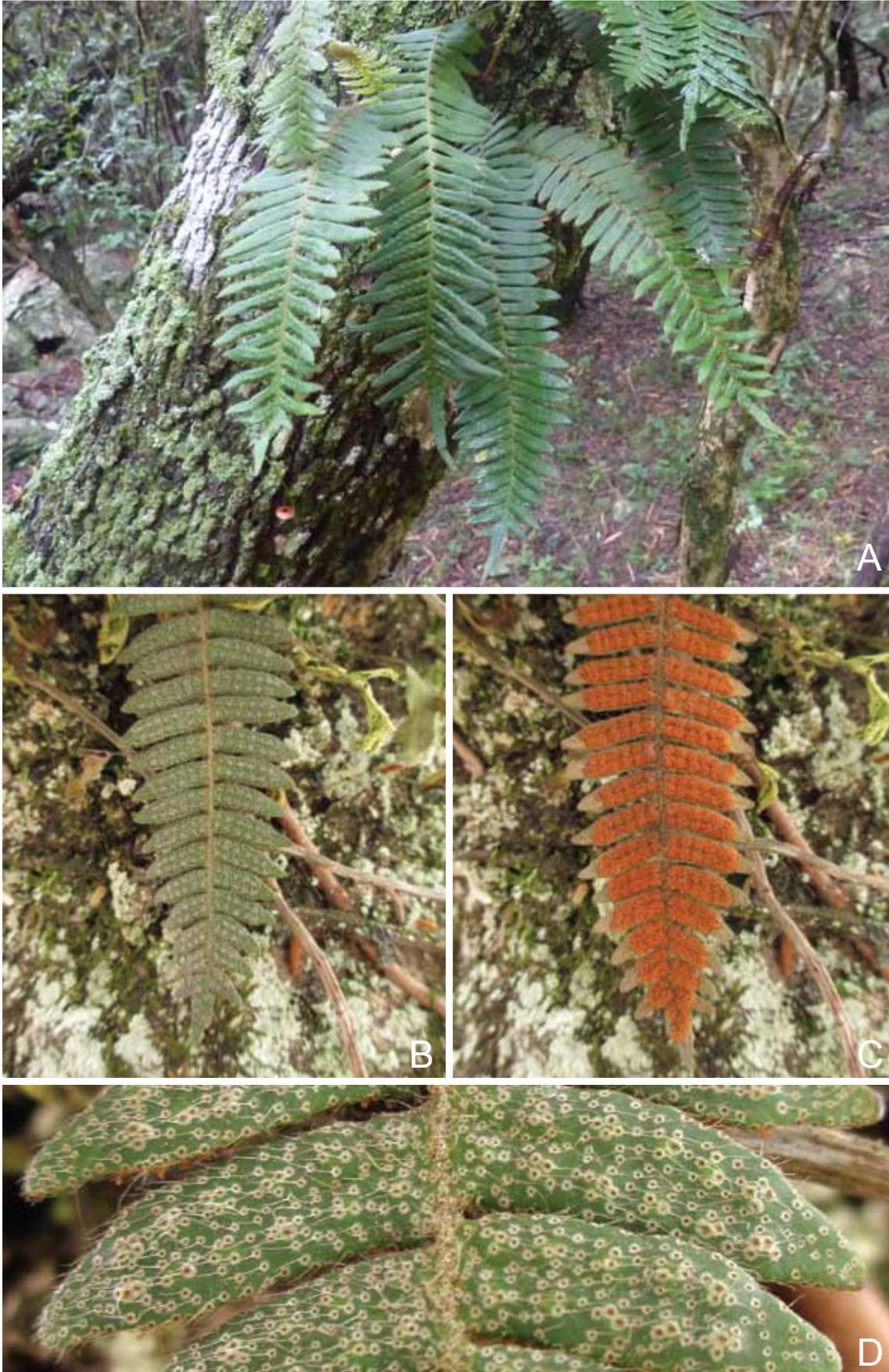


Figura 38. *Pleopeltis hirsutissima* (Raddi) de la Sota. A. Porte general. **B.** Detalle de lámina, cara adaxial, ápice formado por una pinna apical similar a las laterales. **C.** Detalle de lámina, cara abaxial, disposición de los soros. **D.** Cara adaxial de pinnas, escamas gonfoides.

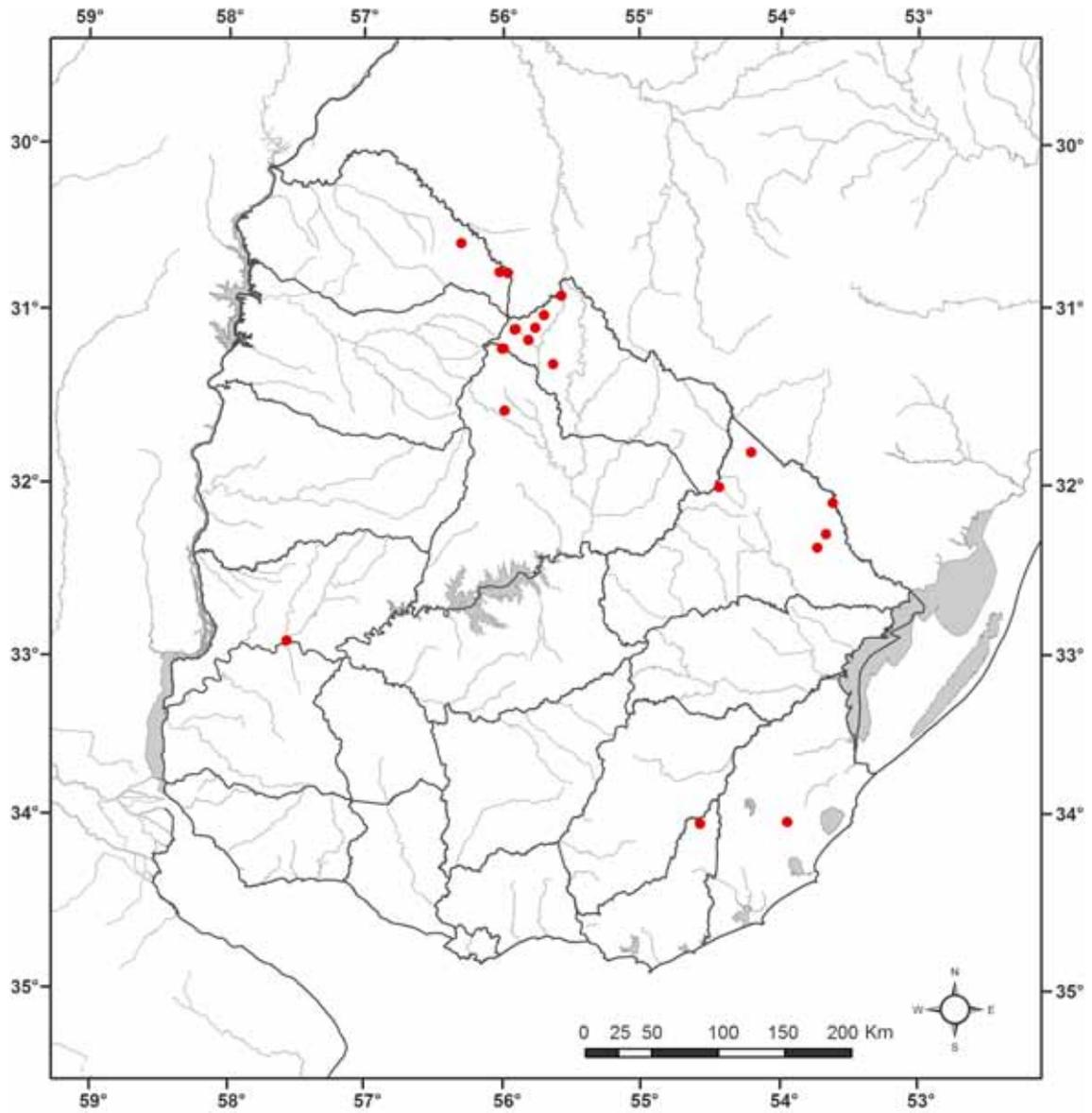


Figura 39. Mapa de distribución de registros de *Pleopeltis hirsutissima* (Raddi) de la Sota en Uruguay.

Pleopeltis lepidopteris (Langsd. & Fisch.) de la Sota, Darwiniana 45(2): 239. 2007. *Polypodium lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) Kunze. Linnaea 13: 132. 1839. *Acrostichum lepidopteris* Langsd. & Fisch. Pl. Voy. Russes Monde 5, pl 2. 1810. Tipo: Brasil, Santa Catarina, Isla de Santa Catarina, *Langsdorff s.n.* (probablemente en LE según Weatherby (1947) y de la Sota *et al.* (2007), no visto).

Plantas rupícolas, terrestres y accidentalmente epífitas; **rizoma** cortamente rastrero, escamas angostamente triangulares, ápice filiforme, margen dentado, concoloras, castaño claras; **hoja** 14,8-52 cm long, monomorfa, 1-pinnada, **peciolo** cubierto de escamas similares a las del rizoma y con escamas linear-angostamente triangulares de margen dentado, con una zona media elevada y dos surcos laterales poco profundos adaxialmente, castaño claro a estramíneo, **lámina** 11,2-43 × 1,4-4,5 (7,5) cm, contorno linear- elíptico a angostamente elíptico, ápice reducido gradualmente hasta una pinna apical menor que las laterales, coriácea a cartácea, cara adaxial con escamas gonfoides dispersas en tejido laminar y abundantes en el margen, blanquecinas con el punto de inserción oscuro, cara abaxial completamente cubierta por escamas gonfoides, castaño claras, **pinna** oblonga a linear-oblonga, base asimétrica, lado acroscópico con aurícula y nectario, ápice redondeado u obtuso, margen cartilaginoso, ondulado, las basales levemente reducidas, las mediales 0,7-1,7 × 0,4-0,8 cm, raquis escamas linear-angostamente triangulares de margen dentado, entre pinnas margen cartilaginoso, **venación** oculta en el tejido laminar, nervio medio levemente hundido en cara adaxial; **soro** redondo, rodeado por un anillo de escamas ovado-deltoides poco notorio, forman una hilera entre el margen y la costa, no impresos en la cara adaxial. Figura 40.

Hábitat y distribución: Esta especie habita bosque de quebrada, psamófilo, ribereño, serrano y serrano húmedo, donde crece principalmente con hábito rupícola y accidentalmente de forma epífita. También se asocia a la vegetación psamófila de la franja costera con hábito terrestre. Varía de tamaño y porte según el hábito, adquiere mayor porte en ejemplares de hábito rupícola con hojas mayoritariamente erectas, mientras que los de hábito epífita son plantas más chicas y generalmente con hojas péndulas. Cuando presenta hábito epífita utiliza como árbol soporte especies comunes de los mencionados ambientes como *Lithraea brasiliensis* Marchand, *Sebastiania brasiliensis* Spreng. y *Styrax leprosus* Hook. & Arn., entre otras. Se distribuye en el noreste, este, sudeste y alcanza marginalmente parte del centro del país (Figura 41).

Material examinado: Cerro Largo: Arévalo, Establecimiento "Las Grutas", 20 Ago 2005, *Brussa & Nicoli s.n. (MVJB 23829)*; Arévalo, Establecimiento "El Espinillo", 18 Dic 2012, *Brussa & Escudero s.n. (MVJB 28425)*. Durazno: Camino a Cuchilla Pereira. 15 km al noroeste de La Paloma, 02 Nov 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25788)*. Lavalleja: Aguas Blancas, 24 Nov 2012, *Mai et al. N° 108*; C° Verdún- Minas, 14 Abr 1906, *Osten N° 4461 (MVM s.n.)*; Punta Ballena-Lussich, 18 Abr 1944, *Rossengurt N° B-4687 (MVM 10699)*; Sierra de la Lorencita, 25 Nov 2012, *Mai et al. N° 115*. Maldonado: Cañadón de las Palmas, 27 Nov 2012, *Mai et al. N° 136*; C° de las Animas, 11 Jun 1945, *Legrand N° 4035 (MVM 4035)*; Gruta de Salamanca, 26 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 120*; Sierra de Carapé, Predio Forestal "Daniel Barrios", 27 Set 2012, *Mai N° 75*; Sierra de la Ballena, Abra de Perdomo, 4 Ago 1940, *Legrand N° 2230 (MVM 2280)*. Rivera: A° Lunarejo, 15 Nov 1983, *Picasso & Scarlato s.n. (MVJB 21401)*; Tranqueras, 15 Dic. 1945, *Lombardo N° 4668 (MVJB 11918)*. Rocha: A° del Sauce, 26 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 131*. Tacuarembó: Arbolito, 1 Abr 2012, *Brussa & Escudero s.n. (MVJB 28145)*; Gruta de los Helechos, 15 Oct 1986, *Brussa et al. s.n. (MVJB 21387)*.

Observaciones: en el material examinado se observaron dos tipos de ejemplares de esta especie: i. ejemplares que presentan pinnas oblongas, cortas y de ápice redondeado con margen cartilaginoso; ii. ejemplares que presentan pinnas linear oblongas con ápice obtuso, onduladas con margen cartilaginoso. Estas últimas son de aspecto general relativamente semejante a *P. hirsutissima*, de la cual se puede diferenciar por los caracteres mencionados anteriormente para dicha especie.



Figura 40. *Pleopeltis lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) de la Sota. **A.** Porte general de ejemplares rupícolas, hojas erectas. **B.** Ejemplar epífita. **C.** Lámina, ápice reducido gradualmente hasta una pinna apical pequeña. **D.** Detalle de lámina, cara adaxial con escamas gonfoides, nótese margen de pinna cartilaginosa, ondulado. **E.** Detalle de los soros.

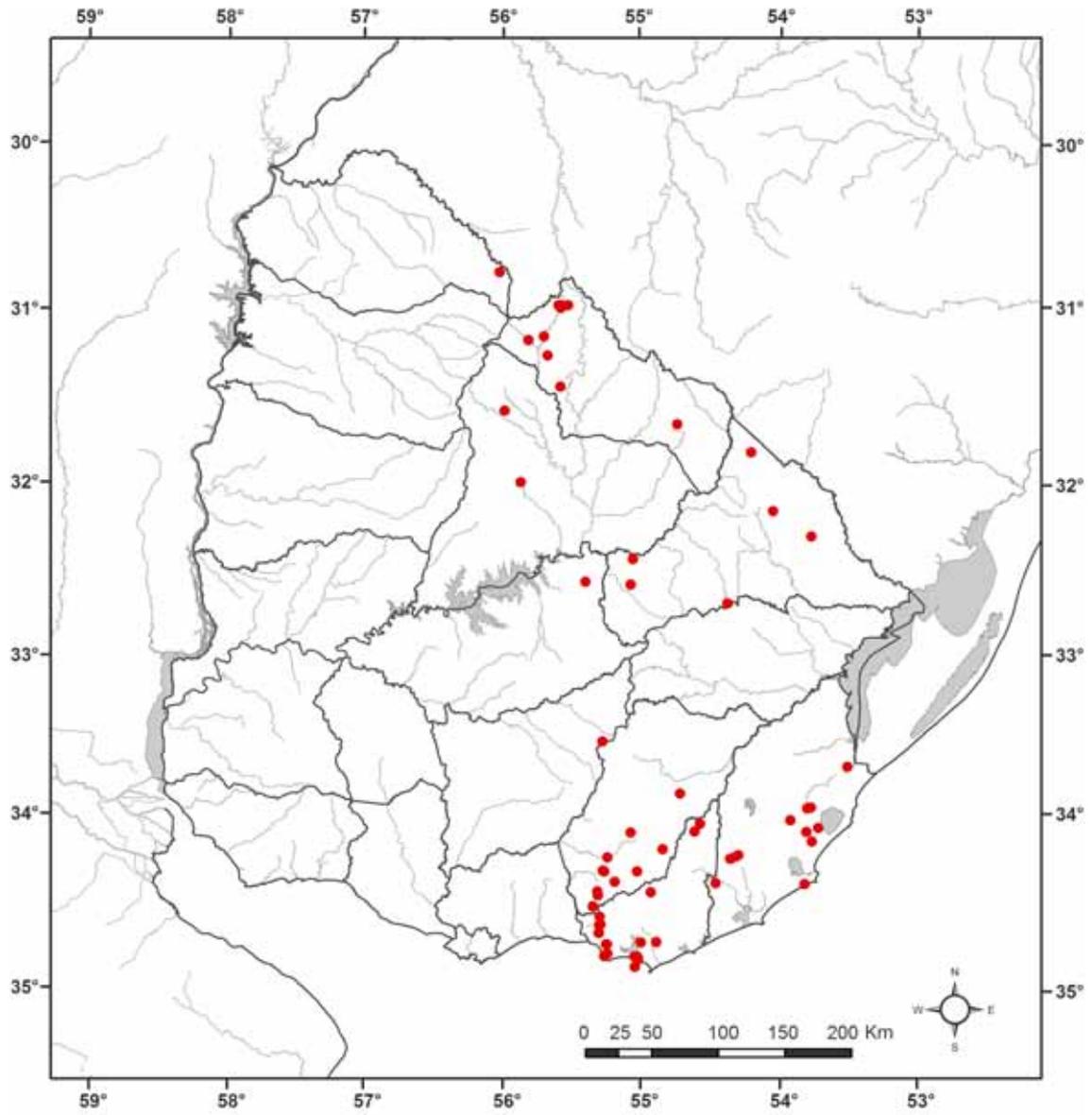


Figura 41. Mapa de distribución de registros de *Pleopeltis lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) de la Sota en Uruguay.

Pleopeltis macrocarpa (Bory ex Willd.) Kaulf., Berlin. Jahrb. Pharm. Verbundenen Wiss. 21: 41. 1820. *Polypodium macrocarpum* Bory ex Willd. Sp. Pl. 5(1): 147. 1810. Tipo: In insula Borboniae, *Bory N° 92*, Réunion Collection, Willdenow, (Holotipo B-W 19629-010, imagen escaneada B!).

Polypodium lanceolatum L. Sp. Pl. 2: 1082. 1753. Tipo: Petiver, Pterigr. Amer. fil. 8, t. 6, f. 2 "*Habitat in America meridionali*" (designado en Sp. Pl. 1753); *Pleopeltis lanceolata* (L.) C. Presl. Tent. Pterid. 193. 1836 (nom illeg.); *Pleopeltis lanceolata* Kaulf. Enum. Filic. 245. 1824. Tipo: Sudáfrica, sin fecha, *Bergius s.n. "96"* (Holotipo HAL 0081859, imagen escaneada HAL!)

Plantas epífitas, ocasionalmente rupícolas; **rizoma** largamente rastrero, delgado, escamas triangulares, ápice atenuado, centro clatrado castaño oscuro y margen fimbriado castaño claro a blanquecino; **hoja** 5,3-17 (23,5) cm long, monomorfa, simple, **pecíolo** con escamas dispersas (similares a las del rizoma), terete, castaño, **lámina** 5,3-17 (19,5) × 0,7-2,1 cm, angostamente elíptica, base cuneada, ápice atenuado o agudo, coriácea, margen cartilaginoso, ondulado, escamas de dos tipos ovadas y ovado-lanceoladas con ápice acuminado, bicolores castaño oscuras en el centro, numerosas en la cara abaxial y escasas en la cara adaxial; **venación** nervio medio prominente en ambas caras, venas laterales anastomosadas, ocultas en el tejido laminar; **soro** redondeado a elíptico, falso indusio de escamas ausente, impreso en la cara adaxial, forman una hilera entre el nervio medio y el margen. Figura 42.

Hábitat y distribución: Se encuentra en diferentes ambientes húmedos como bosque hidrófilo, de quebrada, serrano, serrano húmedo y ribereño, dentro de su área de distribución que se restringe al sudeste de Uruguay (Figura 43). En estos ambientes es una especie *común* o *muy común* como epífita o rupícola. Los principales árboles soporte sobre los que crece son árboles o arbustos comunes en los mencionados ambientes como: *Styrax leprosus* Hook. & Arn., *Sebastiania commersoniana*, *Erythrina crista-galli*, *Pouteria salicifolia* o troncos muertos. Todas estas especies presentan características de corteza surcada o rugosa y generalmente tienen ramas inclinadas u horizontales, siendo características propicias para el establecimiento y desarrollo de esta especie.

Material examinado: Maldonado: Cañadón de las Palmas, 27 Nov 2012, *Mai et al. N° 135*; C° de la Bola, 26 Nov 2012, *Mai et al. N° 126*; C° Pan de Azúcar, 27 Jun 1965,

Marchesi N° 1378 (MVFA s.n.); Gruta de Salamanca, 26 Nov 2012, Mai & Rossado N° 122; Sierra de Ánimas, 23 Nov 1986, Davies s.n. (MVFA 18981); Sierra de Ánimas, 15 Set 1963, Marchesi N° 1097 (MVFA s.n.); Sierra de Carapé, Predio Forestal "Daniel Barrios", 27 Set 2012, Mai N° 74; Valle del Cordillera, camino a C° Cordillera a 4-6 km de R 109, 13 Ago 1998, Izaguirre et al. s.n. (MVFA 28475). Rocha: A° Chafalote, 24 Set 2012, Mai et al. N° 46 (MVJB 28479); A° de las Ceibas, 24 Set 2012, Mai & Rossado N° 61 (MVJB 28485); A° del Sauce, 26 Nov 2012, Mai & Rossado N° 132; C° del Águila, 24 Set 2012, Mai et al. N° 55 (MVJB 28483); C° de la Lechiguana, 23 Set 2012, Mai et al. N° 32 (MVJB 28474); Laguna de Castillos, 24 Set 2012, Mai et al. N° 35 (MVJB 28475); Sierra de la Blanqueada, 22 Set 2012, Mai et al. N° 17 (MVJB 28464); Sierra de la Blanqueada, 22 Set 2012, Mai et al. N° 19 (MVJB 28466).

Comentario: Es considerada prioritaria para la conservación debido a su distribución restringida en el país y se encuentra en el listado de especies amenazadas (Marchesi et al. 2013).



Figura 42. *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. A. Porte general. **B.** Detalle de cara adaxial soros impresos. **C.** Detalle de cara abaxial, disposición de los soros. (Autoría de las imágenes: C: Victoria Valtierra).

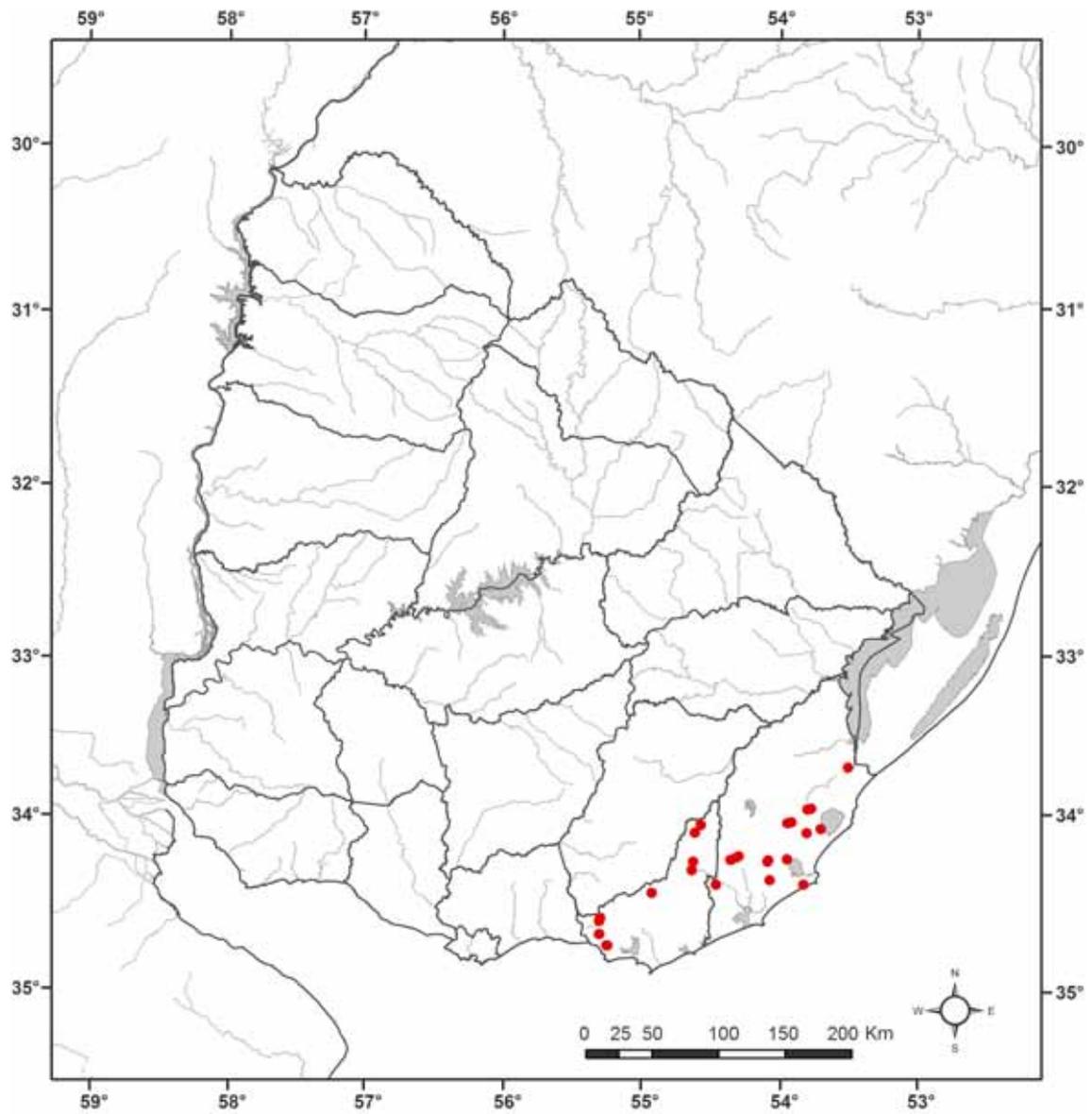


Figura 43. Mapa de distribución de registros de *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. en Uruguay.

Pleopeltis minima (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai, Am. Fern. J. 100 (4): 191. 2010. *Marginaria minima* Bory, Dict. Class. Hist. Nat. 10: 177. 1826. *Polypodium minimum* (Bory) Herter, Anales Mus. Nac. Montevideo, ser. 2, 1: 368, tab. 28. 1925. (nom. illeg.). *Polypodium polypodioides* (L.) Watt var. *minus* (Fée) Weath, Contr. Gray Herb. 124 (31): 1938. Tipo: Brasil, Santa Catarina, 1847, *Crypt. Voy. de la Coquille N° 61*, P00632926, (Lectotipo designado por Prado & Hirai (2010), imagen en Prado & Hirai (2010)).

Pleopeltis squalida (Vell.) de la Sota, Hickenia 3 (46): 196. 2003. *Polypodium squalidum* Vell., Fl. Flumin. Icon. 11: t. 76. 1827. (Ilustración) Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro 5: 449. 1881 (Descripción) (nom. Nudum). *Polypodium incanum* Sw. var. *squalidum* (Vell.) Baker, Flora Brasiliensis 1(2): 526. 1870. Tipo: Fl. Flumin. Icon. 11: tab. 76. 1827. (Lectotipo designado por Burkart (1963)).

Plantas epífitas; **rizoma** largamente rastrero, escamas angostamente triangulares, ápice atenuado hasta filiforme, margen irregular, hialino, castañas; **hoja** 2,3-10,8 cm long, monomorfa, 1-pinnada, **pecíolo** con escamas deltoide a deltoide-lanceoladas, castaño claras con punto de inserción más oscuro, terete, castaño, **lámina** 1,4-5,8 × 0,7-1,9 cm, contorno deltoide, deltoide-linear, ápice formado por una pinna apical, cartácea a coriácea, cara adaxial glabra o glabrescente con escamas dispersas, ovales y margen dentado, cara abaxial cubierta por escamas ovales, imbricadas, **pinna** linear-oblonga, base del ancho de la pinna, ápice redondeado o sub-agudo, margen entero o levemente ondulado, las mediales 0,8-1,5 × 0,1-0,2 cm, raquis con dos surcos paralelos, cubierto de escamas deltoide-lanceoladas abaxialmente, entre pinnas margen cartilaginoso, **venación** oculta en el tejido laminar, ocasionalmente nervio medio levemente hundido en cara adaxial; **soro** redondo, rodeado por un anillo de escamas ovales de ápice acuminado, forman una hilera entre el margen y la costa, impresos en la cara adaxial. Figura 44.

Hábitat y distribución: Se encuentra en bosque de escarpa, de quebrada, bosque en ladera de cerro chato, parque, serrano húmedo y ribereño. En estos ambientes se la registró con una abundancia desde *rara* a *muy común*. Utiliza diferentes especies de árboles como soporte: *Vachellia caven*, *Acanthosyris spinescens* (Mart. & Eichler) Griseb., *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg, *Casearia sylvestris* Sw., *Luehea divaricata*, *Ocotea acutifolia*, *Pouteria salicifolia*, *Schinus longifolia* (Lindl.) Speg. En los bosques ribereños y asociados a cursos de agua, se la registró principalmente sobre

P. salicifolia, cubriendo troncos y ramas. Se distribuye ampliamente en el país, en el norte, oeste, noreste, centro y este (Figura 45), sin embargo no fue registrada en el sudeste en la zona de la sierra del este.

Material examinado: Artigas: Desembocadura del A° Tigre, 15 May 1938, *Lombardo N° 3043 (MVJB 11906)*; En campo de Silva & Rosas. Mandiyú, 30 Abr 2003, *Brussa s.n. (MVJB 26006)*; Montes del Cuaró, 15 May 1969, *Lombardo N° 5901 (MVJB 11914)*. Cerro Largo: Río Tacuarí y Ruta 8, 24 Feb 2013, *Mai et al. N° 246*; Río Yaguarón, cerca de Centurión, 22 Feb 2013, *Mai et al. N° 202*. Colonia: A° de las Vacas, cerca Carmelo, 18 Nov 2012, *Mai et al. N° 91*; A° de las Vacas, Paso Cadena, 18 Nov 2012, *Mai et al. N° 87*; Capilla Narbona, 19 Nov 2012, *Mai et al. N° 104*. Durazno: Camino de la balsa de San Gregorio a Blanquillo, 20 km del Río Negro, 14 Dic 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 26379)*. Florida: Parque Robaina, costa del Santa Lucía Chico, 11 Nov 2012, *Haretche N° 447*. Paysandú: A° Capilla Vieja, cerca Paso de las Cotorras (Estancia Don Tomás), 19 Feb 2013, *Haretche N°536*; Nacientes del Queguay Grande, 26 Set 2009, *Brussa et al. s.n. (MVJB 27182)*. Río Negro: Establecimiento “El Matorral”, próximo al Río Negro, 20 Dic 2012, *Mai N° 165*. Rivera: A° Lunarejo, 1 Nov 1986, *Picasso & Scarlato s.n. (MVJB 21412)*; Establecimiento Batoví. Reserva A° Batoví, 10 Jun 2005, *Brussa et al. s.n. (MVJB 22516)*; Nacientes del Cuñapirú, 19 Oct 2005, *Delfino & Antunez s.n. (MVJB 26404)*. Soriano: Playa de la Agraciada, 19 Nov 2012, *Mai et al. N° 97*; A° Bequeló, 17 Dic 2012, *Mai N° 148*; A° Vera, 21 Dic 2012, *Mai N° 171*. Tacuarembó: Estancia El Infiernillo, Gruta de los Cuervos, 08 Nov 1987, *Scarlato & Denis s.n. (MVJB 20821)*.

Observaciones: es una especie poiquilohídrica ya que en los períodos de sequía las hojas se enrollan, retardando la pérdida de humedad. Cuando llueve, las hojas se desenrollan y comienzan la fotosíntesis, aparentemente sin ningún daño por el período de secas.



Figura 44. *Pleopeltis minima* (Bory) J. Prado & R. Y. Hirai. A-B. Porte general. C. Impresión de los soros en cara adaxial. D. Hojas enrolladas en período de sequía, estrategia poikilohídrica. E. Soros rodeados por anillos de escamas.

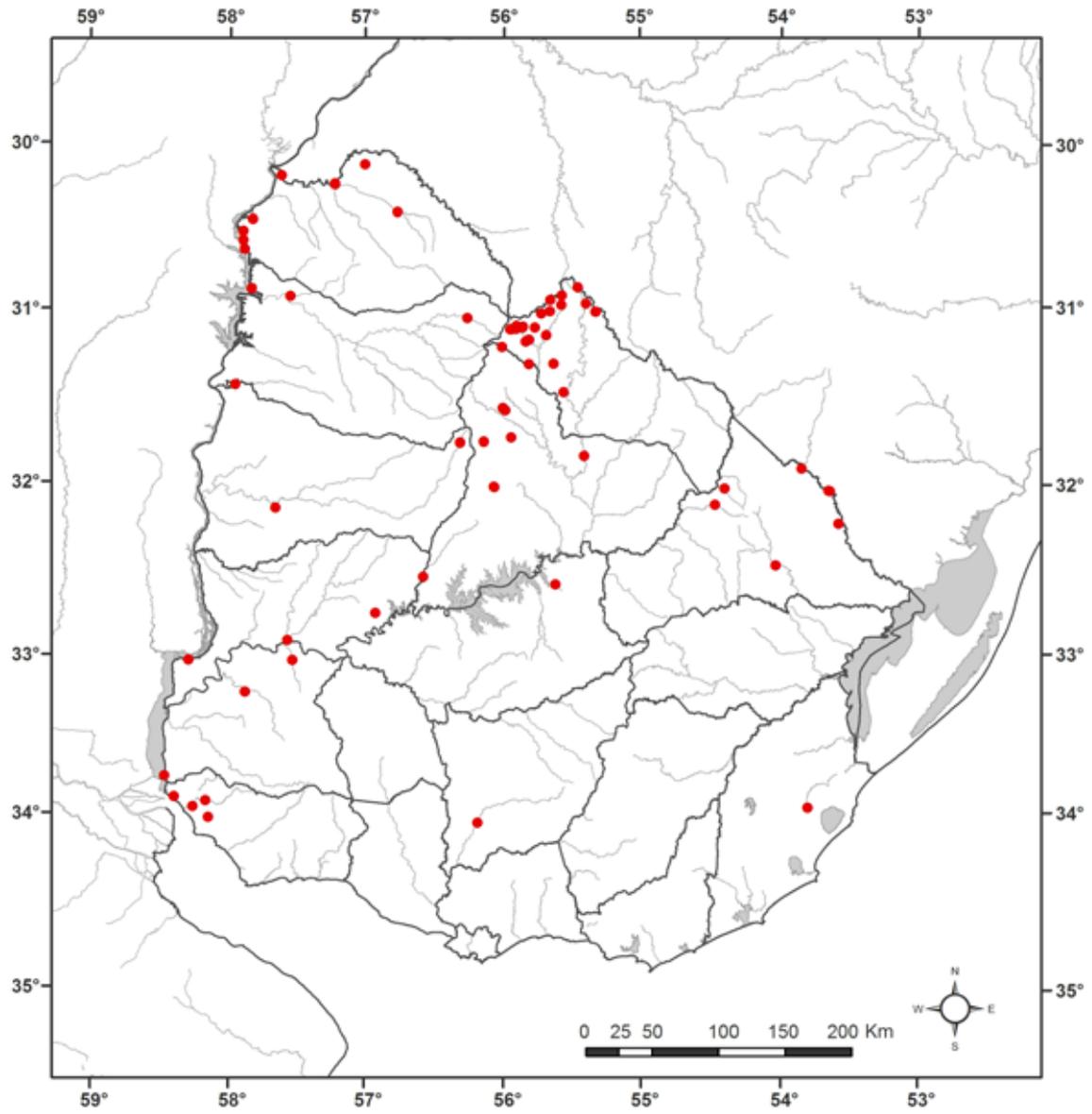


Figura 45. Mapa de distribución de registros de *Pleopeltis minima* (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai en Uruguay.

Pleopeltis pleopeltifolia (Raddi) Alston, Bol. Soc. Brot. sér. 2 30: 21. 1956. *Polypodium pleopeltifolium* Raddi, Opusc. Sci. Bol. 3: 286. 1819. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro, sin fecha, *Raddi s.n.* (Isotipo FI005072, imagen escaneada FI!).

Polypodium angustum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Liebm. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturvidensk. Math. Afd. 1: 186. 1849. *Pleopeltis angusta* Humb. & Bonpl. ex Willd. Sp. Pl. 5(1): 211. 1810. Tipo: Mexico, sin fecha, *Humboldt et. Bonpland s.n.* (Isotipo P00625106, imagen escaneada P!).

Plantas epífitas; **rizoma** cortamente rastrero, escamas angostamente triangulares, ápice largamente atenuado, centro clatrado castaño oscuro y margen dentado castaño claro a hialino; **hoja** 6,6-22 (25,5) cm long, monomorfa, pinnatisecta, **pecíolo** con escamas dispersas (similares a las del rizoma), surcado adaxialmente, castaño, **lámina** 4,5-17 × 3-11,2 cm, contorno elíptico a ovado, ápice formado por un segmento similar a los laterales, papirácea, escamas ovales y largamente ovales, centro castaño y margen dentado hialino, dispersas, más numerosas en la cara abaxial que en la adaxial, **segmento** 2,5-8 × 0,3-0,8 cm, linear-triangular, base asimétrica, adnada al raquis, ápice agudo a redondeado, margen cartilaginoso, ondulado-crenado, raquis con escamas dispersas similares a las del pecíolo, **venación** nervio medio prominente en ambas caras, nervaduras laterales anastomosadas ocultas en el tejido laminar; **soro** redondeado, falso indusio de escamas ausente, impresos en la cara adaxial, forman una hilera entre el margen y la costa. Figura 46.

Hábitat y distribución: Es una de las especies epífitas más frecuentes en el país, ocurriendo en la mayoría de los ambientes nativos así como en árboles aislados y ambientes urbanos como plazas y parques. Entre los bosques nativos se registró en bosque de escarpa, hidrófilo, quebrada, ribereño, serrano y serrano húmedo. Utiliza como árbol soporte diferentes especies nativas, siendo *Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl., *Erythrina crista-galli*, *Pouteria salicifolia*, *Scutia buxifolia* Reissek, *Sebastiania brasiliensis* y *Sebastiania commersoniana* las más comúnmente utilizadas. Se distribuye ampliamente por el país (Figura 47).

Material examinado: Artigas: Cuaró, 30 Set 1894, *Osten N° 3100 (MVM s.n.)*. Cerro Largo: Camino de Isidoro Noblía a Sierra de Aceguá A° Pantanoso, 16 Nov 1987, *Brescia et al. s.n. (MVFA 19070)*; A° del Lavadero, Puntas de A° Fraile Muerto, 8 May 1985, *Del Puerto & Davies s.n. (MVFA 17797)*; Río Yaguarón, 22 Feb 2013, *Mai et al.*

Nº 201. Florida: Parque Robaina, costa del Santa Lucía Chico, *Haretche Nº 448*. Lavalleja: Aguas Blancas, 24 Nov 2012, *Mai et al. Nº 107*; Río Cebollatí, cerca Ruta 8, 24 Nov 2012, *Mai et al. Nº 109*; Sierra de la Lorencita, 25 Nov 2012, *Mai et al. Nº 114*. Maldonado: Aº Aiguá, 25 Nov 2012, *Mai & Rossado Nº 129*; Aº Mataojo, 27 Nov 2012, *Mai & Rossado Nº 141*; Cº de la Bola (cañada al lado del cerro), 26 Nov 2012, *Mai et al. Nº 127*. Paysandú: Aº Rodríguez y Ruta 3, 31 Ago 2013, *Rossado Nº 185*. Río Negro: Estación Tres Árboles, 17 Feb 2013, *Haretche Nº 533*. Tacuarembó: Paso de Aguiar sobre el Río Negro, 2 Abr 1920, *Montoro Nº 1025 (MVFA s.n.)*. Treinta y Tres: Ruta 8. Puente sobre Río Tacuarí, 9 Nov 1965, *Izaguirre et al. s.n. (MVFA 2296)*. Rocha: Parque San Miguel, 11 May 1986, *Marchesi s.n. (MVFA 18341)*. Río Negro: Laguna del Chileno, "El Matorral", 19 Dic 2012, *Mai Nº 155*. Salto: Aº Valentín Grande y Ruta 31, 21 Set 1970, *Del Puerto et al. s.n. (MVFA 9356)*.



Figura 46. *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston **A.** Porte general. **B.** Hoja pinnatisecta cara adaxial, margen cartilaginoso ondulado-crenado. **C.** Detalle de lámina, cara abaxial, disposición de los soros. (Autoría de las imágenes: C: Victoria Valtierra).

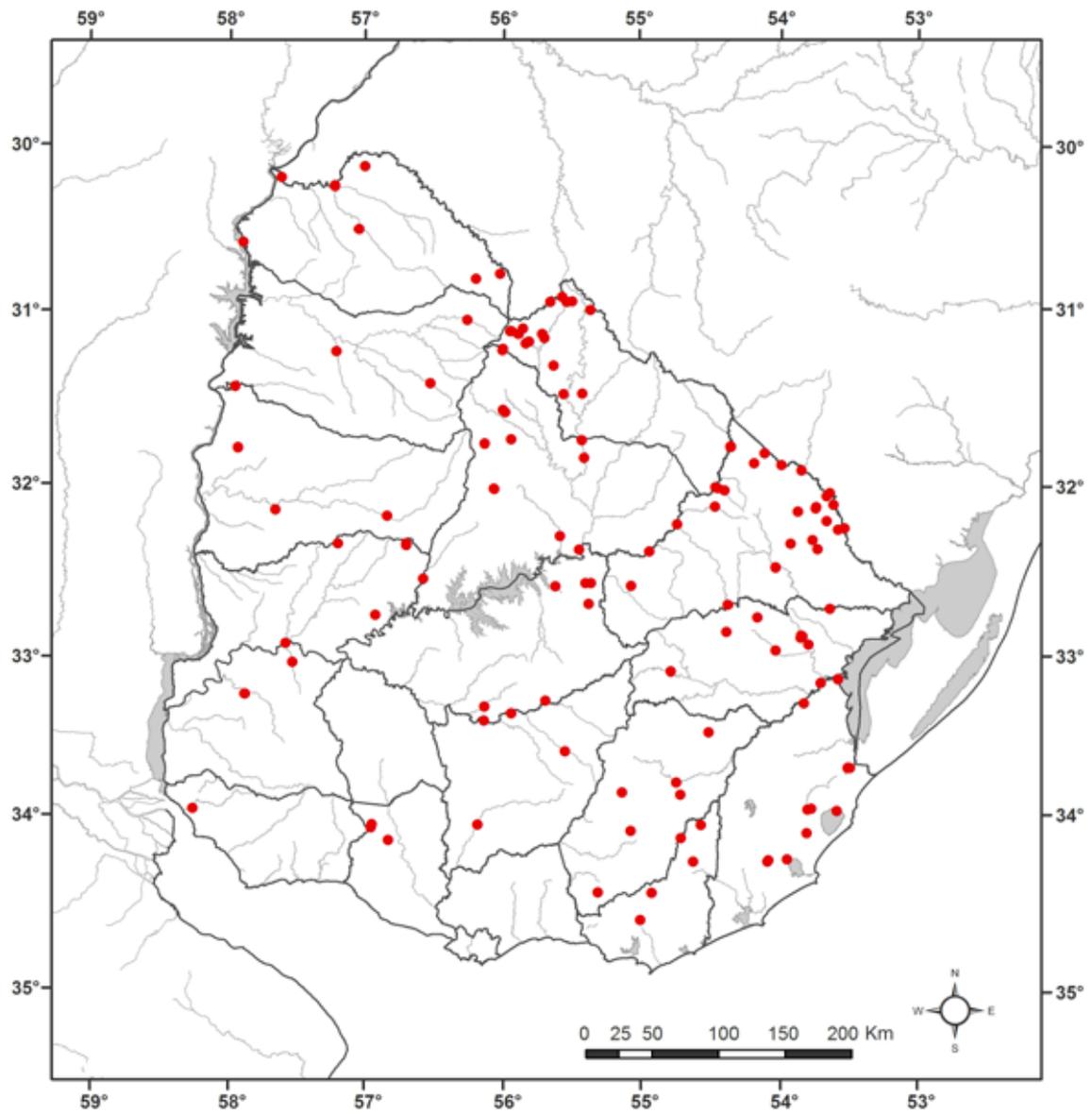


Figura 47. Mapa de distribución de registros de *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston en Uruguay.

Serpocaulon A.R. Sm., Taxon 55(4): 924, f. 3–4. 2006.

Plantas epífitas o rupícolas; **rizoma** largamente rastrero, escamas clatradas, peltadas, filopodios presentes; **hoja** monomorfa, pinnatífida o pinnada, rara vez simple, **pecíolo** terete en la porción proximal y surcado o alado distalmente, **lámina** glabra, pilosa o con escamas, cuando presentes sobre el raquis y costa, **venación** anastomosada regularmente (gonofleboide), aréolas con una sola venilla incluida, hidátodos ausentes; **soro** redondeado, forman de 1 a 10 hileras entre la costa y el margen.

Los caracteres diagnósticos de *Serpocaulon* son el rizoma largamente rastrero con forma de serpiente; la venación anastomosada regularmente denominada “gonofleboide” y la presencia de escamas clatradas en el rizoma (Smith *et al.* 2006b). El nombre del género deriva del latín *serpens* = serpiente, *caulis* = tallo, refiriéndose al rizoma largamente rastrero (Moran 2013).

Referencias: Assis & Labiak (2009), Labiak & Prado (2008), Legrand & Lombardo (1958), Moran (2013), Meza Torres *et al.* (2010), Rolim & Salino (2008), Smith *et al.* (2006b).

Serpocaulon cuenta con una especie epífita en Uruguay: *Serpocaulon catharinae* (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.

Serpocaulon catharinae (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm., Taxon 55 (4): 928. 2006. *Polypodium catharinae* Langsd. & Fisch. Pl. Voy. Russes Monde 1, t. 9. 1810. Tipo: Brasil, Insulae catharinae (Lectotipo designado por Hensen (1990), no visto (LE)).

Plantas epífitas y rupícolas; **rizoma** largamente rastrero, surcado, con depósitos cerosos blanquecinos, escamas deltoides y ovadas, ápice largamente acuminado, margen irregular, castaño oscuras con el margen hialino, caedizas, filopodios notorios; **hoja** (10) 14-35 cm long, monomorfa, pinnatisecta, **pecíolo** glabro, surcado o alado adaxialmente, estramíneo, **lámina** (7) 11-22,4 × 5,7-12,6 cm, contorno deltoide, ápice formado por un segmento apical, cartácea, glabra o con escasos tricomas filiformes sobre el nervio medio, **segmento** 2,5-6,8 × 0,5-1,1 cm, linear-oblongo, base asimétrica, ápice redondeado u obtuso, raramente agudo, margen brevemente cartilaginoso, entero, los apicales y mediales orientados hacia el ápice, los basales orientados hacia la base, **venación** costa notoria en ambas caras, entre la costa y el margen dos hileras de areolas, venas libres en el margen; **soro** redondeados, en el

ápice de la venilla inclusa de la areola costal, forman una hilera entre la costa y el margen. Figura 48.

Hábitat y distribución: Se encuentra en diferentes ambientes como bosque hidrófilo, palmares, bosque de quebrada, serrano, serrano húmedo y ribereño. Dentro de su área de distribución en el sudeste del país (Figura 49), es una epífita común, que crece sobre diferentes especies de árboles nativos y puede presentar también hábito rupícola. Se la registró con una abundancia de *poco común* a *muy común*. Las especies arbóreas que utiliza más comúnmente como soporte son *Blepharocalyx salicifolius*, *Butia odorata*, *Erythrina crista-galli* y troncos muertos.

Material examinado: Canelones: Toledo, 14 Abr 1942, *Rosengurttt N° B-3973 (MVFA s.n.)*. Maldonado: A° de la Cruz, 5 Jun 2009, *Brussa s.n. (MVJB 26768)*; A° Garzón, 5 Jun 2009, *Brussa s.n. (MVJB 26767)*; A° José Ignacio, 5 Jun 2009, *Brussa s.n. (MVJB 26766)*. Rocha: A° Chafalote, 24 Set 2012, *Mai et al. N° 45 (MVJB 28478)*; A° de las Ceibas, 24 Set 2012, *Mai et al. N° 62 (MVJB 28486)*; C° de la Lechiguana, 23 Set 2012, *Mai et al. N° 29 (MVJB 28471)*; Estancia el Palmar cerca de Castillos, 20 Mar 1977, *Marchesi s.n. (MVFA 14053)*; Laguna Negra, 23 Set 2012, *Mai et al. N° 25 (MVJB 28469)*; Parque San Miguel, 10 May 1985, *Marchesi s.n. (MVFA 18327)*; Parque Nacional San Miguel, 13 Oct 2012, *Rossado N° 3*; Ruta 9, 5 Jun 2009, *Brussa s.n. (MVJB 26769)*; Ruta 9, Santa Teresa, 24 Mar 1966, *Del Puerto & Marchesi s.n. (MVFA 6107)*; Ruta 16, Km 41,500, al N del empalme con ruta 13, 10 Dic 1986, *Armand-Ugon et al. s.n. (MVFA 18837)*; Santa Teresa, 14 Mar 2013, *Mai N° 257*; Sierra de la Blanqueada, 22 Set 2012, *Mai et al. N° 10 (MVJB 28459)*. San José: Isla del Tigre, Río Santa Lucía desembocadura, 29 Jul 2005, *Brussa et al. s.n. (MVJB 22791)*.

Observaciones: Entre las muestras examinadas, dos de ellas (MVJB 22791 y Rosengurttt N° B-3973 (MVFA s.n.)) corresponden a localidades de colecta que se encuentran a más de 100 km en línea recta al oeste del área de distribución de la mayor parte de los registros de esta especie en ambientes naturales (Figura 49). Además, existe una colecta procedente de Treinta y Tres de un ejemplar creciendo entre los pecíolos de palmeras *Phoenix canariensis* Chabaud en la ruta N° 8 (Mai et al. N°320). Estos registros señalan que la especie podría haber sido introducida en nuevas localidades, ubicándose en localidades fuera de su área de distribución principal en el país o que naturalmente la dispersión de propágulos podría estar

extendiendo su área de distribución (Figura 49). Meza Torres *et al.* (2010), sugieren que la distribución de la especie podría abarcar también parte del departamento de Cerro Largo asociada a palmares de *Butia* (Becc.) Becc.



Figura 48. *Serpocaulon catharinae* (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm. A. Porte general. **B.** Hoja pinnatisecta, rizoma notorio. **C.** Detalle de rizoma, nótese filopodios y disposición de hojas en dos hileras dorsiventrales (características distintivas de Polypodiaceae). **D.** Disposición de los soros.

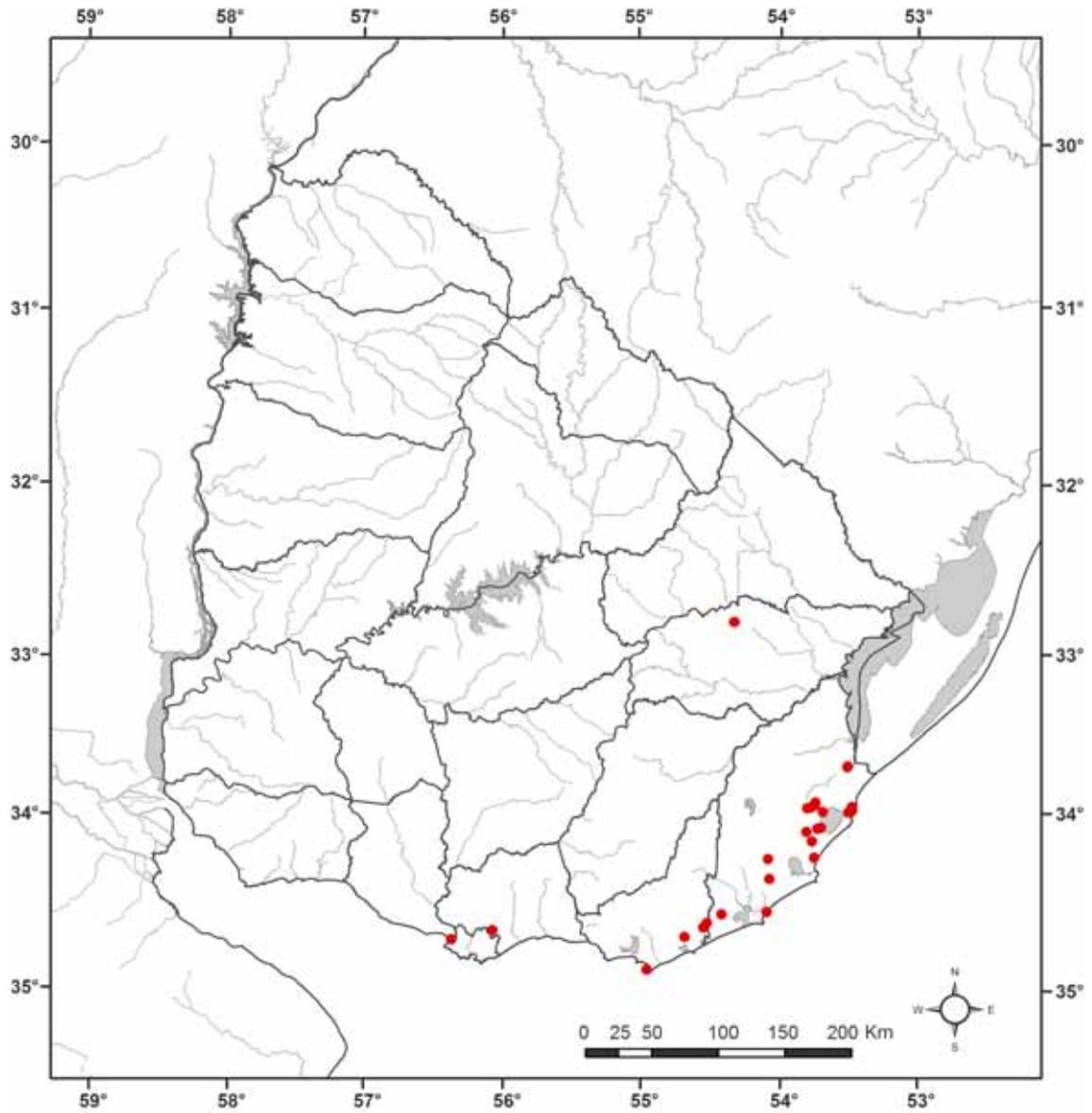


Figura 49. Mapa de distribución de registros de *Serpocaulon catharinae* (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm. en Uruguay.

Aspleniaceae Newman.

Plantas terrestres, epífitas o rupícolas; **rizoma** erecto, decumbente o rastrero, con escamas; **hoja** monomorfa, raramente sub-dimorfa con hojas fértiles más altas y más erectas que las estériles, simple a 4-pinnada, **pecíolo** en corte transversal dos haces vasculares con perfil de “C” abiertos hacia el exterior en la base y con perfil de “X” en la región distal, **lámina** con pelos glandulares y pocas escamas lineares, **venación** libre a anastomosada, hidátodos presentes o ausentes; **soro** abaxial, elongado sobre las venas, indusio presente, linear, unido lateralmente al soro con apertura hacia el nervio medio o costa; **espora** monolete, reniforme.

Referencias: Akirov (2011), Arantes *et al.* (2008), Legrand & Lombardo (1958), Márquez *et al.* (2006), Osten & Herter (1925), Stauffer (2010), Sylvestre (2010).

Asplenium L., Sp. Pl. 2: 1078, 1753.

Plantas terrestres, epífitas o rupícolas; **rizoma** rastrero, ascendente o erecto, escamas clatradas; **hoja** monomorfa, dimorfa o polimorfa, simple o pinnada, **lámina** glabra o glabrescente, yemas prolíficas ausentes o presentes en la axila de las pinnas terminales, **venación** simple o furcada, libre, hidátodos presentes o ausentes; **soro** elíptico a linear, decurrente en las nervaduras secundarias; indusio soldado a la nervadura, con una abertura unilateral.

Los elementos característicos del género son las escamas del rizoma clatradas y el indusio elongado soldado lateralmente.

En Uruguay hay ocho especies en el género *Asplenium* de las cuales dos fueron identificadas como epífitas: *Asplenium gastonis* Fée y *Asplenium ulbrichtii* Rosenst.

Clave para la identificación de las especies de *Asplenium* presentes en Uruguay.

1. Láminas 1- pinnadas; glabras*Asplenium ulbrichtii*
- 1'. Láminas 2- pinnadas; escamas en el raquis, costa y costula*Asplenium gastonis*

Asplenium gastonis Fée., Crypt. Vasc. Brésil 1. 70 t. 19 f. 2. 1869. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, 28 Abr 1868, *Glaziou N° 1773*. (Lectotipo designado por Viane & Cremers, Syst. & Geogr. Pl. 78(2): 221. 2008, P00219968, imagen escaneada P!).

Asplenium divergens Mett. ex Baker, Fl. Bras. 1(2): 445, 1870. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, May 1865, *W.J. Burchell N° 2374* (lectotipo designado por Sylvestre 2010, B 20 0013620, imagen escaneada B!).

Plantas rupícolas y epífitas; **rizoma** erecto, escamas triangulares, castaño oscuras a negruzcas; **hoja** 18-49,5 cm long., subdimorfos (más angostas las fértiles), 2 pinnado-pinnatífida a 3 pinnada en la base, **pecíolo** glabro o con escasas escamas clatradas en la base, lineales, surcado adaxialmente, castaño a castaño oscuro, **lámina** 12-32,5 × 6-12,5 (22) cm, contorno deltoide y triangular, ápice largamente pinnatífido, papirácea, cara adaxial glabra, cara abaxial con escamas lineares dispersas en raquis, costa y costula, **pinna** de contorno deltoide o deltoide elíptico, dividida de forma variable, con pinnulas en la parte basal y pinatífida en la parte apical, **pinnula** elíptica, base cuneada-atenuada, asimétrica, ápice dentado irregular, margen entero, peciolulada, raquis surcado adaxialmente, **venación** furcada, libre, hidátodos ausentes; **soro** elíptico, indusio linear, blanquecino. Figura 50.

Hábitat y distribución: Se encuentra en bosque de quebrada, bosque en ladera de cerro chato y en bosque ribereño del noreste del país (Figura 51). Se trata de una epífita facultativa, por tanto en estos ambientes se le asignó la categoría *poco común* como epífita y *muy común* como rupícola formando poblaciones de gran desarrollo sobre paredones. Utiliza como árbol soporte especies de gran porte como *Luehea divaricata* y especies del género *Ocotea* Aubl., donde se la registró creciendo en huecos de los troncos.

Material examinado: Cerro Largo: Sierra de Ríos, 28 Mar 2008, *Brussa et al. s.n.* (MVJB 26464). Durazno: La Llorona, La Paloma, 18 Oct 2008, *Brussa et al. s.n.* (MVJB 26580). Rivera: A° Lunarejo, 20 Abr 2011, *Mai & Rossado s.n.* (MVJB 28050); Cañada de la Aurora, 11 Abr 2013, *Mai & Rossado N° 295*; Cuchilla de Cuñapirú, 9 Abr 2013, *Mai et al. N° 265*; Cuchilla de Cuñapirú, 9 Abr 2013, *Mai et al. N° 266*; Paso Platón. Establecimiento De Olivera. Cofusa, 4 Feb 2009, *Brussa et al. s.n.* (MVJB 27986); Puntas del A° Lunarejo, 14 May 1984, *Scarlato & Picasso s.n.* (MVJB 21875); Ruta 5,

4 km al sur del empalme con ruta 27, 28 Oct 2006, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 25431)*.
Tacuarembó: Estancia El Infiernillo, 9 Nov 1987, *Scarlato & Denis s.n. (MVJB 23315)*;
Gruta de los Helechos, 8 Oct 2005, *Brussa & Grela s.n. (MVJB 23760)*; Rincón de
Vassoura, 10 Abr 2013, *Mai et al. N° 275*.

Observaciones: En los ambientes en que fue registrada con hábito rupícola y epífita, los ejemplares epífitos presentaron menor porte y desarrollo. En cuanto a las observaciones del material herborizado las escamas del rizoma son poco visibles debido al tipo de rizoma erecto, y a la proximidad de los pecíolos.



Figura 50. *Asplenium gastonis* Fée. A. Porte general de ejemplares rupícolas. B. Ejemplar epífito. C. Hoja 2 pinnado-pinnatífida. D. Soros elípticos abiertos hacia la costa, indusios no visibles cubiertos por los esporangios. (Autoría de las imágenes: A, D: Andrés Rossado)

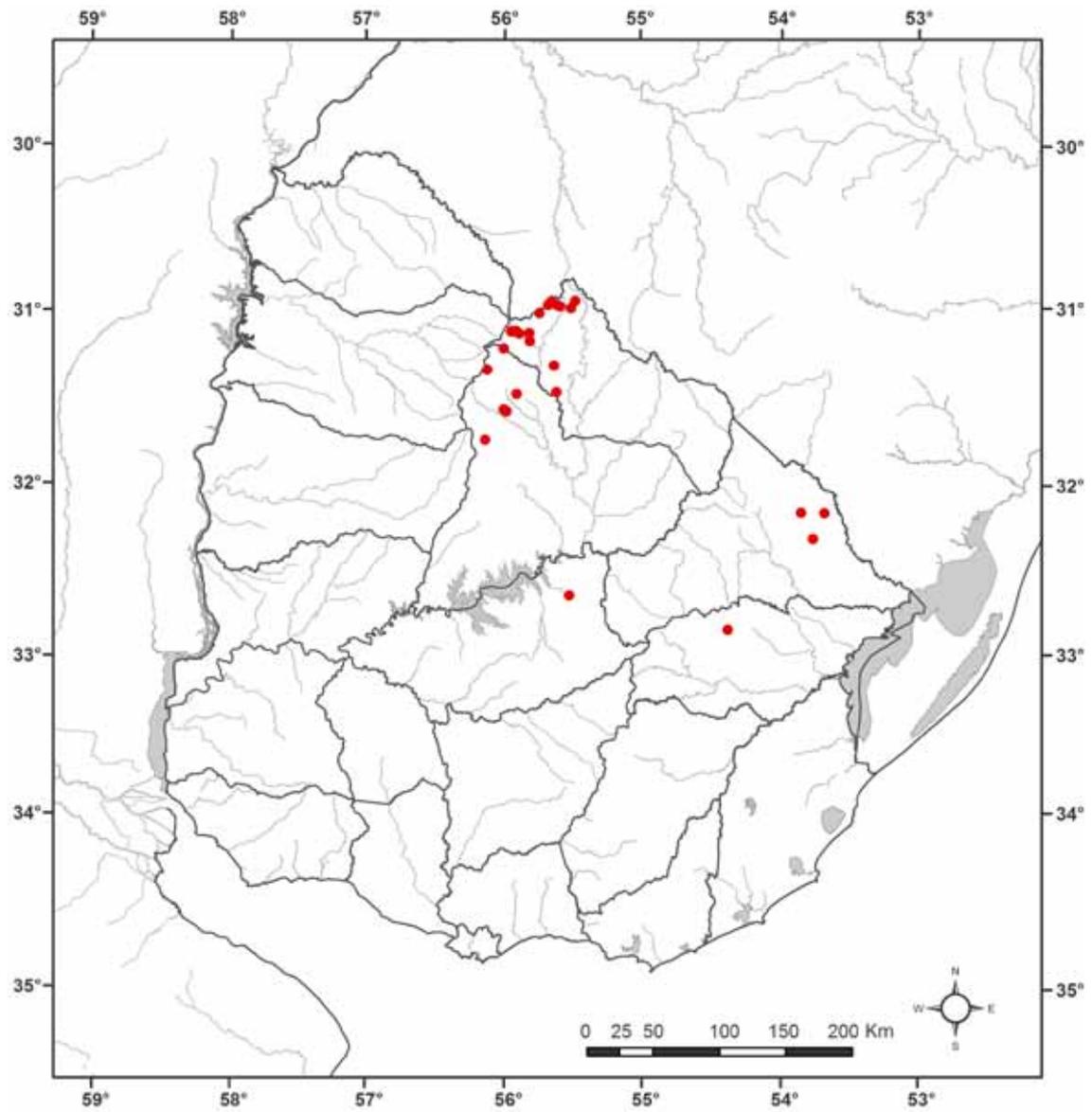


Figura 51. Mapa de distribución de registros de *Asplenium gastonis* Fée. en Uruguay.

Asplenium ulbrichtii Rosenst., Hedwigia 43: 220. 1904. *Asplenium ulbrichtii* var. *major* Rosenst. Tipo: Brasil, S. Paulo, Toledo, sin fecha, *Ulbricht N° 8* (Holotipo S03-2110, imagen escaneada en SI!).

Plantas terrestres accidentalmente epífitas; **rizoma** erecto, escamas linear-trianguulares, margen paucidentado, castaño oscuras; **hoja** 11-18,7 cm long, monomorfa, 1-pinnada, **pecíolo** glabro, alado adaxialmente, castaño oscuro, **lámina** 7,5-16 × 1-1,9 cm, contorno linear atenuada hacia los extremos, ápice con yema de crecimiento, papirácea, glabra, **pinna** trapezoidal y flabelada, base cuneada, borde acroscópico y ápice dentado de forma irregular, pecioluladas, pinnas basales y apicales reducidas, raquis alado adaxialmente, yemas prolíficas presentes, **venación** furcada sucesivamente, libre, hidátodos elongados; **soro** elíptico, indusio semicircular, blanquecino. Figura 52.

Hábitat y distribución: Es un elemento muy común en los bosques ribereños de todo el país, creciendo principalmente en el tapiz herbáceo. Ha sido identificada como epífita accidental creciendo en sitios en los que se acumula materia orgánica como huecos, grietas o bifurcaciones de troncos de especies arbóreas comunes en los ambientes ribereños como *Pouteria salicifolia*. Como epífita se la registró con categorías de abundancia *rara* o *poco común*, y *muy común* en el tapiz herbáceo. Se distribuye en todo el país (Figura 53).

Material examinado: Artigas: Hab. Cuareim, 27 Ago 1901, *Berro N° 5214 (MVFA s.n.)*. Cerro Largo: Río Negro, Ene 1926, *Herter s.n. (Osten N° 18577 – MVM s.n.)*. Florida: Rincón de Yi, 30 Set 1926, *Herter s.n. (Osten-19194 - MVM s.n.)*. Maldonado: Abra Perdomo, 12 Oct 1929, *Herter N° 5282 (MVM s.n.)*; A° Mataojo, 27 Nov 2012, *Mai & Rossado N° 140*. Rivera: Establecimiento Paso Vargas. Camino de Rivera a Curticeiras, al sur del río Tacuarembó. 19 Set 2003, *Grela s.n. (MVJB N° 21966)*. Salto: Paso Jouvin, Río Arapey, 12 Abr 2013, *Mai & Rossado N° 310*. Soriano: A° Bequeló, 17 Dic 2012, *Mai N° 147*. Treinta y Tres: Río Tacuarí y ruta 18, 20 Feb 2013, *Mai et al. N° 178*.

Observaciones: Se han sugerido diferentes variedades para este taxón, Sylvestre (2010) plantea que aquellas que se basan en la morfología del margen de la pinna (ej. *A. ulbrichtii* var. *major*, o *A. ulbrichtii* var. *serrato – dentatum*) no justifican ser consideradas, dado que la especie presenta gran variabilidad en dicho carácter.



Figura 52. *Asplenium ulbrichtii* Rosenst. **A.** Ejemplares epífitos en grietas de árboles. **B.** Porte general. **C.** Yemas prolíficas en la axila de las pinnas terminales. **D.** Raquis alado adaxialmente, pinnas trapezoidales. **E.** Indusios semicirculares. **F.** Soros elípticos, abiertos hacia la costa.

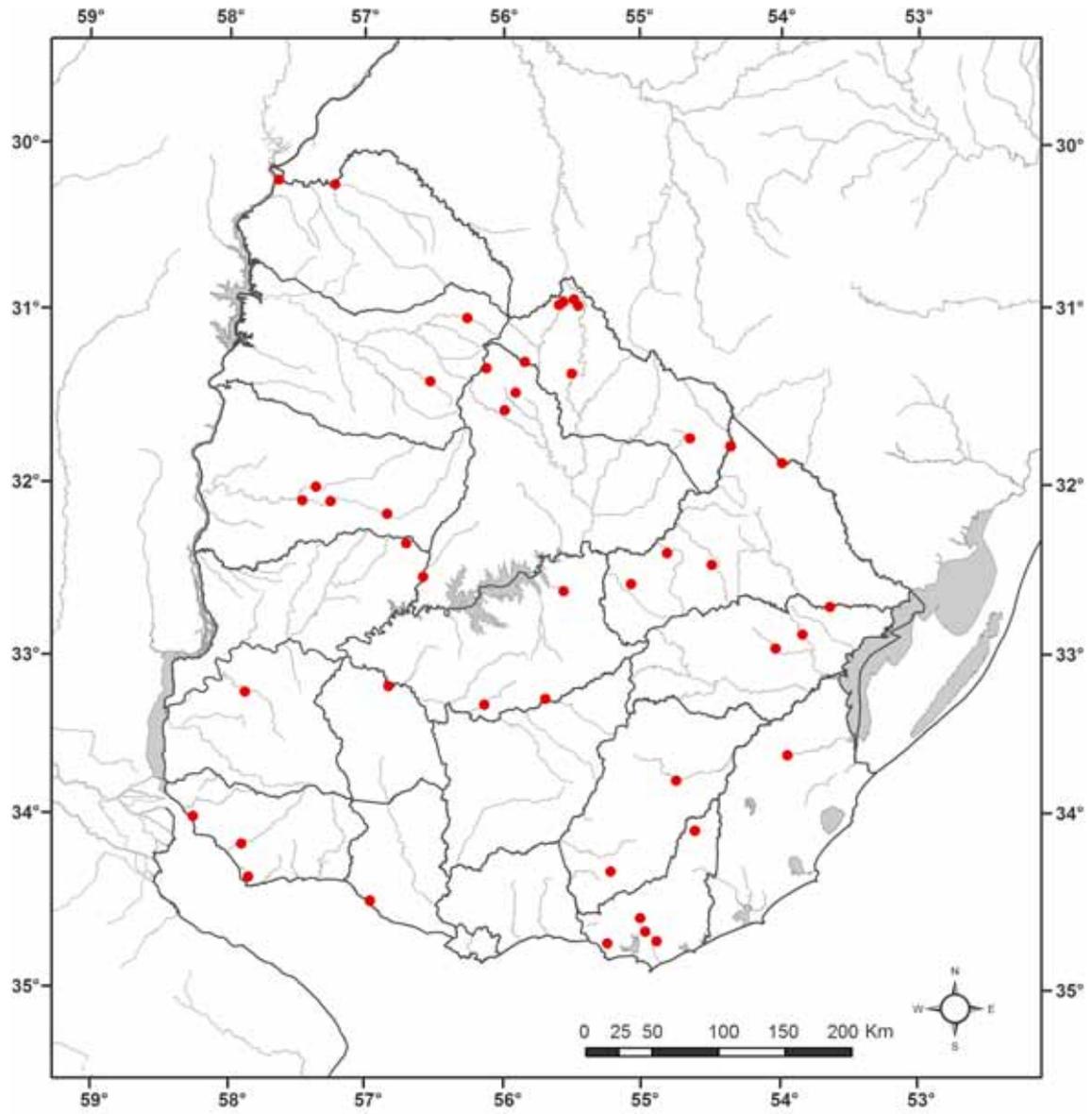


Figura 53. Mapa de distribución de registros de *Asplenium ulbrichtii* Rosenst. en Uruguay.

REFERENCIAS

- Akirov I. (2011) Las Aspleniaceae de la selva de neblina de Monte Zerpa, Mérida, Venezuela. *Pitteria*, **35**, 109–132.
- Alonso - Paz E. & Bassagoda M.J. (1999) Los bosques y los matorrales psamófilos en el litoral platense y atlántico del Uruguay. *Comunicaciones botánicas del museo de historia natural de Montevideo*, **VI**, 1–8.
- Alonso - Paz E. & Bassagoda M.J. (2002) Aspectos fitogeográficos y biodiversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciência & Ambiente*, **24**, 35-50.
- Arana P.M., Bianco C., Martínez Carretero E., & Oggero A. (2011) Licofitas y Helechos de Mendoza. Lycopodiidae, Equisetidae, Ophioglossidae y Polypodiidae. *Multequina*, **20**, 1–73.
- Arantes A.A., Prado J., & Ranal M.A. (2008) Samambaias da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil: Anemiaceae, Aspleniaceae, Cyatheaceae e Lygodiaceae. *Rodriguésia*, **59**, 845–858.
- Assis E.L.M. & Labiak P.H. (2009) Polypodiaceae da borda oeste do Pantanal sul-matogrossense, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **32**, 233–247.
- Athayde Filho F. de P. & Windisch P.G. (2003) O gênero *Pecluma* M.G. Price (Polypodiaceae, Pteridophyta) no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas, Botânica*, **53**, 65–77.
- Barthlott W., Schmith-Neuerburg V., Nieder J. & Engwald S. (2001) Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of a secondary vegetation and primary montane rainforest in the Venezuelan Andes. Netherlands. *Plant Ecology* **152**:145-156.
- Bennet B.C. (1986) Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes, *Selbyana* **9**: 70-75.
- Benzing D.H. (1987) Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **74**, 183–204.
- Benzing D.H. (1989) The evolution of epiphytism. En: *Vascular Plants as Epiphytes* Lüttge, Ulrich (Ed.), *Ecological Studies*, **76**, 15-41.
- Benzing D.H. (1990) Vascular epiphytes General biology and related biota. Cambridge University Press, 354p.
- Berazategui P., Duarte W., García M. & Villagrán E. (2010) *Lepismium aculeatum* (F.A.C. Weber) Barthlott (Cactaceae): Primer registro para la flora de Uruguay. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural*. **IV** (140):1-8.
- Bidegain M., Caffera R. M., Blixen F., Pshennikov V., Lagomarsino J. J., Forbes E. A. y Nagy G. J. (2005) Tendencias Climáticas, Hidrológicas y Oceanográficas en el Río de la Plata y Costa Uruguaya. In: El Cambio Climático en el Río de la Plata (eds. V. Barros, A. Menéndez y G. J. Nagy) pp. 137-143. CIMA, Buenos Aires, Argentina.
- Bidegain M., Blixen F., Caffera R. M., Lagomarsino J. J., & Nagy G. J. (2005) Análisis de la estadística climática y desarrollo y evaluación de escenarios climáticos e hidrológicos de las principales cuencas hidrográficas del Uruguay y de su Zona Costera (Río Uruguay, Río Negro,

Laguna Merín, Río de la Plata y Océano Atlántico). Unidad de Cambio Climático. DINAMA-MVOTMA, GEF, PNUD.

Breier Böer T. (2005) *O epifitismo vascular em Floresta do Sudeste do Brasil*. Tesis de Doctor en Biología Vegetal. Instituto de Biologia Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Sao Pablo, Brasil. 139 p.

Brazeiro A., Panario D., Soutullo A., Gutierrez O., Segura A., & Mai P. (2012) Clasificación y delimitación de las Eco-Regiones de Uruguay. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 40p.

Brito A. H. & Llano L. (2008) Bromelias del Uruguay. Ed. Linardi y Risso. Montevideo.

Brussa C.A. & Grela I. (2005) Los helechos como integrantes del bosque indígena: revisión taxonomica de pteridophyta de la flora uruguaya. En: *Seminario Compartiendo conocimientos sobre el monte indígena*. Montevideo, Movimiento Mundial por los Bosques Tropicales: 1-7.

Brussa C.A. & Grela I. (2007) Flora arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó. Cofusa. 544p.

Brussa C.A., Delfino L., Haretche F., Mai P., Piñeiro V. & García A. (en prep) New records of Monilophyta and Lycophyta from Uruguay.

Buzatto C.R., Maria B., Severo A., & Waechter J.L. (2008) Composição florística e distribuição ecológica de epífitos vasculares na Floresta Nacional de Passo Fundo, Rio Grande do Sul. *Iheringia*, **63**, 231–239.

Cabrera A. & Willink A. (1973) Biogeografía de América Latina. Segunda Edición. Secretaria General de la O.E.A. Washington DC. Monografía N° 13. 117p.

Chebataroff J. (1942) La Vegetación del Uruguay y sus Relaciones Fitogeográficas con la del Resto de la América del Sur. *Revista Geografica.*, 49–93.

Chebataroff J. (1951a) Regiones naturales de Uruguay y Rio Grande do Sul. *Revista Uruguaya de Geografía*, **4**, 5-40.

Chebataroff J. (1951b) Rasgos geomorfológicos del territorio Uruguayo. *Revista Uruguaya de Geografía*, **5**, 5-28.

Chebataroff J. (1960) Tierra Uruguaya (Introducción a la geografía física, biológica y humana del Uruguay. Talleres Don Bosco, Montevideo. 450 p.

Checklist of CITES Species. <http://checklist.cites.org/>. Acceso Enero 2014

Christenhusz M.J.M., Zhang X., & Schneider H. (2011) A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa*, **19**, 7–54.

Crane E.H., Farrar D.R., & Wendel J.F. (1995) Phylogeny of the Vittariaceae: convergent simplification leads to a polyphyletic Vittaria. *American Fern Journal*, **85**, 283–305.

Crisci J. (2006) Espejos de nuestra época: biodiversidad, sistemática y educación. *Gayana Botánica* **63**, 1, 106-114.

- Cruz-Angón A., Baena M.L., & Greenberg R. (2009) The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. *Journal of Tropical Ecology*, **25**, 453.
- de la Sota E.R. (1960) Polypodiaceae y Grammitidaceae argentinas. *Opera Lilloana* **5**: 1-229.
- de la Sota E.R. (1973) A New Species of *Microgramma* from Argentina. *American Fern Journal*, **63**, 61–64.
- de la Sota E.R., Martínez O.G., Ponce M., Giudice G.E., & Michelena G.I. (2001) Flora del Valle de Lerma. Pteridaceae Rchb. *Aportes Botánicos de Salta - Ser. Flora*, **6**, 1–59.
- de la Sota E.R. (2003) Nueva combinación en *Pleopeltis* (Polypodiaceae). *Hickenia* **3**, **47**, 195–197.
- de la Sota E.R., Salino A., & Costa Assis F. (2007) Nuevas combinaciones en Polypodiaceae. En Zuloaga F.O., Morrone O. & M.J. Belgrano (eds.). Novedades taxonómicas y nomenclaturales para la flora vascular del cono sur de sudamérica. *Darwiniana*, **45** (2), 236–241.
- Dejean, A., Olmsted, I. & Snelling, R.R. (1995) Tree-Epiphyte-Ant relationship in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* **27**: 57-70.
- Delfino L., Piñeiro V., Mai P., Mourelle D., Garay A., & Guido A. (2011) Florística y fitosociología del bosque psamófilo en tres sectores de la costa de Uruguay, a lo largo del gradiente fluvio-marino. *Iheringia*, **66**, 175–188.
- Ebihara A., Dubuisson J.-Y., Iwatsuki K., Hennequin S., & Ito M. (2006) A Taxonomic Revision of Hymenophyllaceae. *Blumea*, **51**, 221–280.
- Eggl U., Marchesi E., Bonifacino J.M., & Nyffeler R. (2008) Taxonomy and distribution of epiphytic cacti in Uruguay - notes towards a Checklist of Cactaceae of Uruguay, Part 3. *Haseltonia*, **14**, 141–169.
- Evans M. (1969) Interspecific Relationships in the *Polypodium Pectinatum*-*Plumula* Complex. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **55**, 193–293.
- Figueiredo A.M.G., Alcalá A.L., Ticianelli R.B., Domingos M., Saiki M. (2001) The use of *Tillandsia usneoides* L. as bioindicator of air pollution in Sao Pablo, Brasil. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, **259** (1), 59-63.
- Gautreau P. & Lezama F. (2009) Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral*, **19**, 81–92.
- Gentry A.H. & Dodson C. H. (1987) Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **74**, 205–233.
- Giudice, G.E. (1999) Sinopsis de las especies argentinas del género *Adiantum* (Pteridaceae, Pteridophyta). *Darwiniana*, **37**, 279–300.
- Giongo C. & Waechter J.L. (2004) Composição florística e estrutura comunitária de epífitos vasculares em uma floresta de galeria na Depressão Central do Rio Grande do Sul. *Revista Brasil. Bot.*, **27**, 563–572.

- Gonçalves C.N. & Waechter J.L. (2003) Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande Do Sul. *Acta Botanica Brasilica*, **17**, 89–100.
- Gradstein R., Nadkarni N., Krömer T., Holz I & Nöske N. (2003) A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana*, **24**, 1, 105–111.
- Grela I. & Brussa C.A. (2003) Relevamiento florístico y análisis comparativo de comunidades arbóreas de Sierra de Ríos (Cerro Largo - Uruguay). *Agrociencia*, **VII**, 11–26.
- Grela I. (2004) Geografía Florística de las especies arbóreas de Uruguay: Propuesta para la delimitación de dendrofloras. *Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Botánica, PEDECIBA*. Montevideo Uruguay. 97p.
- Grela I. & Brussa C.A. (2005) Novedades para la flora del Uruguay: nuevo registro de Agarista (Ericaceae). *Acta Botanica Brasilica*, **19**, 511–514.
- Haretche F., Mai P. & Brazeiro A. (2012) Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasilica*, **26**, 537–552.
- Herter, G. (1928) Las Plantas Uruguayas de Ernesto Gibert. Nomenclator Gibertianus. Estudios Botánicos en la Región Uruguaya. V. Imprenta Nacional, Montevideo. 60 p.
- Herter, G. (1930) Flora Uruguayensis, Plantae Vasculares. Estudios Botánicos en la Región Uruguaya. IV. Imprenta Nacional, Montevideo.
- Herter, G. (1939) Flora Ilustrada del Uruguay. Imprenta Nacional, Montevideo, Berlín, Cracovia.
- Herter, G. (1949) Flora del Uruguay. 1. Pteridophyta. Los Helechos. Estudios Botánicos en la Región Uruguaya. XXIV. Mimeografiado. Montevideo.
- Hietz P. (1999) Diversity and Conservation of Epiphytes in a Changing Environment. Invited lecture presented at the International Conference on Biodiversity and Bioresources: Conservation and Utilization, 23-27 November 1997, Phuket, Thailand.
- Holmgren, P.K. & Holmgren N.H. (1998) [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Izaguirre P. (1972) El género *Capanemia* (Orchidaceae) en el Uruguay. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. **XIV** (3): 225-231.
- Izaguirre P. (1985) Las orquídeas silvestres del Uruguay. *Alm. Bco. Seg. Est.* **68**:159-164.
- Izaguirre P. (2013) Novedades en orquídeas para Uruguay: segunda contribución. Plantas epífitas. *Agrociencia*, **17**, 22–35.
- Kersten R.D.A. (2010) Epífitas vasculares – Histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. *Hoehnea*, **37**, 9–38.
- Kottke M., Grieser J., Beck C., Rudolf B. & Rubel F. (2006) World map of the Köppen- Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, **15**, 259–263.

- Kress W.J. (1989) The systematic occurrence of vascular epiphytes. In: Luttge U, ed. *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Ecological Studies. Heidelberg: Springer Verlag, 234–261.
- Krömer T., Kessler M., Gradstein S.R., & Acebey A. (2005) Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, **32**, 1799–1809.
- Labiak, P.H. & Prado J. (2008) New Combinations in Serpocaulon and a Provisional Key for the Atlantic Rain Forest Species. *American Fern Journal*. **98**, 139-159.
- Labiak, P.H. & Hirai R.Y. (2013) Polypodiaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. *Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>)
- Legrand, D & Lombardo A. (1958) Flora del Uruguay I. Pteridophyta. Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay. 67 p.
- Lellinger D.B. (1972) A Revision of the Fern Genus Niphidium. *American Journal of Botany*, **62**, 101–120.
- Lellinger, D.B. (1988) Some new species of Campyloneurum and a provisional key to the genus. *American Fern Journal* **78**, 14-34.
- León, B. (1995) Campyloneurum. In: Moran, R. C. & Riba, R. (Eds.). Psilotaceae a Salviniaceae. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana*, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Lindsay S. (2003) Considerations for a revision of the fern family Vittariaceae for Flora Malesiana. *Telopea*, **10**, 99–112.
- Lorea-Hernández F. (1995). Pleopeltis. In: Moran R. C. & Riba R. (Eds.). Psilotaceae a Salviniaceae. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana*, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 1: 346-349.
- Madison, M. (1977) Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13.
- Marchesi E. (1964) Dos helechos nuevos para la flora Uruguaya. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* **4** (41):1-3.
- Marchesi E. (1965a) Plantas nuevas o poco conocidas de la flora Uruguaya I. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* **4** (44):1-3.
- Marchesi E. (1965b) Notas sobre helechos de la flora Uruguaya. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* **4** (42):1-4.
- Marchesi E. (1968) Las Piperáceas del Uruguay. *Boletín de la Facultad de Agronomía*, Universidad de la República 104: 1-13.
- Marchesi E. (1979) Acerca de la presencia de *Psilotum nudum* en el Uruguay. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* **4** (61): 1-2.
- Marchesi E., Alonso - Paz E., Delfino L., García M., Haretche F. & Brussa C. (2013) *Plantas Vasculares*: 27-71. En Soutullo A., Clavijo C., & Martínez-Lanfranco J.A. (Eds) *Especies*

prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo. 222 p.

Márquez G., Giudice G.E., & Ponce M. (2006) Pteridofitas de la Reserva "Valle del Arroyo Cuñá Pirú" (Misiones, Argentina). *Darwiniana*, **44**, 108–126.

Meza Torres E.I., Marquez G.J., De la Sota E.R., & Ferrucci M.S. (2008) Nuevas citas en *Argyrochosma* y *Vittaria* (Pteridophyta) del NE Argentino. *Darwiniana*, **46**, 360–366.

Meza Torres E.I., Keller H.A., & Brussa C.A. (2010). New records of Ferns from Northeastern Argentina and Uruguay. *American Fern Journal* **100**, 183–187.

Mirbel CF Brisseau de. (1815) *Éléments de physiologie végétale et de botanique*, 2nd edn. Magimel, Paris.

Moffett M.W. (2000) What's "Up"? A Critical Look at the Basic Terms of Canopy Biology. *Biotropica*, **32**, 569–596.

Moran. R. C. (1995a) *Polypodiaceae*. In: Moran, R. C. & Riba, R. (Eds.). *Psilotaceae a Salviniaceae*. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, v. 1.

Moran. R. C. (1995b) *Pecluma*. In: Moran, R. C. & Riba, R. (Eds.). *Psilotaceae a Salviniaceae*. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, v. 1.

Moran R.C. (1995c) Grupo *Polypodium dulce*. In: Moran, R. C. & Riba, R. (Eds.). *Psilotaceae a Salviniaceae*. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, v. 1.

Moran R.C. (2013) Neotropical Genera of Ferns and Lycophytes. A Guide for Students. *Organization for Tropical Studies*. Costa Rica. 407 p.

Moran R.C., Klimas S., & Carlsen M. (2003) Low-Trunk Epiphytic Ferns on Tree Ferns Versus Angiosperms in Costa Rica. *Biotropica*, **35**, 48–56.

Moran R. C. & Riba R. (Eds.). (1995). *Psilotaceae a Salviniaceae*. In: Davidse G., Sousa M & Knapp S. (Eds.). *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, **1**, 470 p.

Moran R.C. & Yatskievych G. (1995) *Pteridaceae*. In: Moran, R. C. & Riba, R. (Eds.). *Psilotaceae a Salviniaceae*. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, **1**: 1–470.

Morrone J.J. (2001) Biogeografía de América Latina y el Caribe. *M&T - Manuales & Tesis SEA*, **3**, 148 p.

Nóbrega G.A. & Prado J. (2008) Pteridófitas da vegetação nativa do Jardim Botânico Municipal de Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea*, **35**, 7–55.

Nonato F.R. & Windisch P.G. (2004) *Vittariaceae* (Pteridophyta) do Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **27**, 149–161.

- Osten C. & Herter G. (1925) *Plantae Uruguayenses I. Pteridophyta. Los helechos de la República Oriental del Uruguay. Anales del Museo Nacional de Montevideo* (Museo de Historia Natural). Ser II- Tomo I. Montevideo. Uruguay. 327-407.
- Pacheco L. (1995) *Hymenophyllaceae*. In: Moran, R. C. & Riba, R. (Eds.). *Psilotaceae a Salviniaceae*. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana, Universidad Nacional Autónoma de México*, Ciudad de México.
- Palacios – Rios M. (1995) *Psilotaceae*. In: Moran, R. C. & Riba, R. (Eds.). *Psilotaceae a Salviniaceae*. In: Davidse, G., Sousa, M & Knapp, S. (Eds.). *Flora Mesoamericana, Universidad Nacional Autónoma de México*, Ciudad de México.
- Pérez-Quesada A. & Brazeiro A. (2013) Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness in biogeographic transitions regions: Woody plants of Uruguay. *Austral Ecology*, **38**, 639–645.
- Pincheira-Ulbrich J. (2011) Patrones de diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en el bosque lluvioso Valdiviano de Sudamérica : una síntesis entre los años 2000 y 2010. *PHYTON*, **80**, 9–18.
- Ponce M. M., Prado. J., & Giúdice G. E. (2007) Pteridaceae. In: Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. (Zuloaga F.O., Morrone O. & Belgrano M.J. eds). *Missouri Botanical Garden Press*, St. Louis, Missouri, EEUU. 115–136.
- Prado J. (2005) Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta - Polypodiaceae. *Rodriguésia*, **56**, 76–84.
- Price M.G. (1983) Pecluma, a new tropical American fern genus. *American Fern Journal*, **73**, 109–116.
- Pryer K.M., Schuettpelz E., Wolf P.G., Schneider H., Smith A.R., & Cranfill R. (2004) Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early Leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*, **91**, 1582– 1598.
- Ríos M., Bartesaghi M.L., Piñeiro V., Garay A., Mai P., Delfino L., Masciadri S., Alonso - Paz E., Bassagoda M.J., & Soutullo A. (2010) *Caracterización y distribución espacial del bosque y matorral psamófilo*. SNAP, EcoPlata, Montevideo. 72p.
- Rolim L.B. & Salino A. (2008) Polypodiaceae Bercht & J. Presl (Polypodiopsida) no Parque Estadual do Itacolomi, MG, Brasil. *Lundiana*, **9**, 83–106.
- Rogalski J.M. & Zanin E. (2003) Composição florística de epífitos vasculares no estreito de Augusto César, Floresta Estacional Decidual do Rio Uruguai, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **26**, 551–556.
- Ruriko C. (2006) *Pteridófitas do Parque Ecológico da Klabin, Telémaco Borba, Paraná, Brasil*. Tese Mestre em Botânica. Pós-graduação em Botânica do Setor de Ciências Biológicas, Universidad Federal do Paraná, Curitiba. 200p.
- San Martín J., Espinosa A., Zanetti S., Hauenstein E., Ojeda N., & Arriagada C. (2008) Composición y estructura de la vegetación epífita vascular en un bosque primario de Olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et P.) en el sur de Chile. *Ecología Austral*, **18**, 1–11.

- Sayagués L., Graf E., & Delfino L. (2000) Análisis de la información publicada sobre composición florística de montes naturales del Uruguay. *Agrociencia*, **IV**, 96–110.
- Schnak J.A. & López H.L. (2003) Biodiversidad, iniciativa global y elaboración de Inventarios Sistemáticos. ProBiota, Serie Técnica y Dicáctica **3**, 1-14, Buenos Aires, Argentina.
- Schuettpelz E., Schneider H., Huiet L., Windham M.D., & Pryer K.M. (2007) A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae : Assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molecular phylogenetics and evolution*, **44**, 1172–1185.
- Schimper, A.F.W. (1888). Die epiphytische Vegetation Amerikas. Gustav Fischer, Jena.
- Senna R.M. (2005) Uma nova espécie de Rumohra Raddi (Dryopteridaceae – Pteridophyta) do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, **60**, 253–258.
- Sehnm A. (1979) *Psilotáceas. Flora ilustrada Catarinense*. Itajai, Santa Catarina. Brasil. 7p.
- Smith L.B. (1933). Notas on the Bromeliaceae of Uruguay. *Ostenia*, 359-362.
- Smith L.B. (1972). Flora del Uruguay IV. Bromeliaceae. *Museo Nacional de Historia Natural*. 1-31.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., & Wolf P.G. (2006) A classification for extant ferns. *Taxon*, **55**, 705–731.
- Smith A.R., Kreier H., Haufler C.H., & Ranker T.A. (2006)b Serpocaulon (Polypodiaceae), a new genus segregated from Polypodium. *Taxon*, **55**, 919–930.
- Staudt M.G., Lippert A.P.U., Cunha S., Becker D.F.P., Marchioretto M.S., & Schmitt J.L. (2012) Composição florística de epífitos vasculares do Parque Natural Municipal Tupancy, Arroio do Sal, RS – Brasil. *Pesquisas, Botânica*, **63**, 177–188.
- Stauffer R. (2010) Pteridófitas da Serra do Caraça, Minas Gerais, Brasil. *Tese Mestre em Biologia Vegetal*. Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais. 253 p.
- Sylvestre L.S. (2010) Notas nomenclaturais em Aspleniaceae (Polypodiopsida) ocorrentes no Brasil. *Rodriguésia*, **61**, 109–114.
- Thiers, B. [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet <http://www.theplantlist.org/> (Acceso 2012-2014).
- Trelease W. [1939] (1941) Piperaceae Uruguayenses. *Revista Sudamericana de Botánica*, **6**: 65–69.
- Trelease W. & Herter W.G. (1952) Piperaceae Uruguayenses curae posteriors. *Revista Sudamericana de Botánica*, **10** (2): 43-47.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. (2013). Tropicos.org. Electronic Database. <http://www.tropicos.org>. (Acceso 2012-2014).

- Vasques D.T. & Prado J. (2011) *Campyloneurum* C. Presl (Polypodiaceae) no Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea*, **38**, 147–163.
- Waechter, J. L. (1992) O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Waechter, J. L. (1998)b. Epiphytic orchids in eastern subtropical South America. 15th World orchid conference, Rio de Janeiro, Brasil. 332-341.
- Weatherby, C. A. (1947) *Polypodium lepidopteris* and its relatives in Brazil. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 76 – 82.
- Winter S.L. de S., Sylvestre L.S., & Prado J. (2011) O gênero *Adiantum* (Pteridaceae) no estado de Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, **62**, 663–681.
- Wolf, J.H.D. (2005) The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* **212**: 376-393.
- Zotz G. & Hietz P. (2001) The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of experimental botany*, **52**, 2067–78.
- Zotz G. (2005) Vascular epiphytes in the temperate zones: A Review. *Plant Ecology*, **176**, 173–183.
- Zotz G. (2013) The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **171**, 453–481.

ANEXO

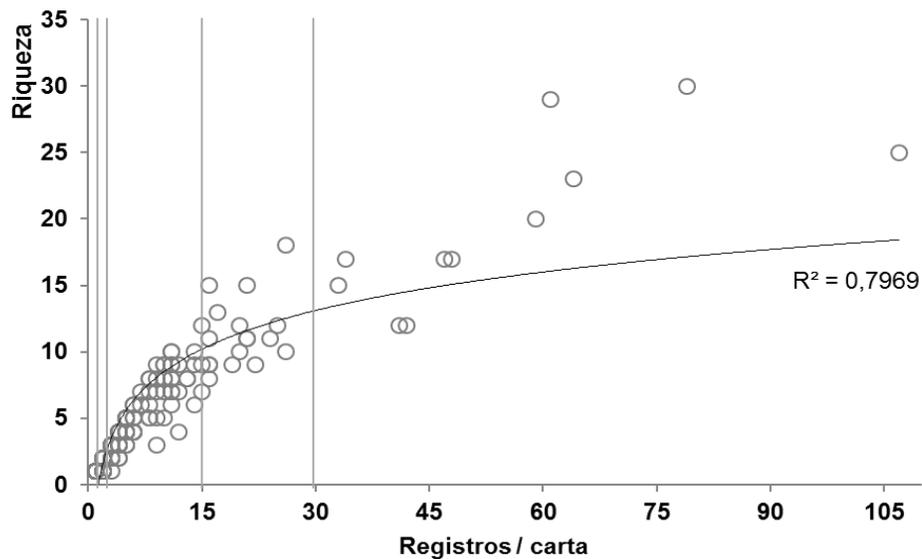


Figura 1. Relación entre la riqueza de especies por carta y el número de registros por carta. Se ajusta la función logaritmo, y las líneas representan los límites establecidos entre las categorías de registros.

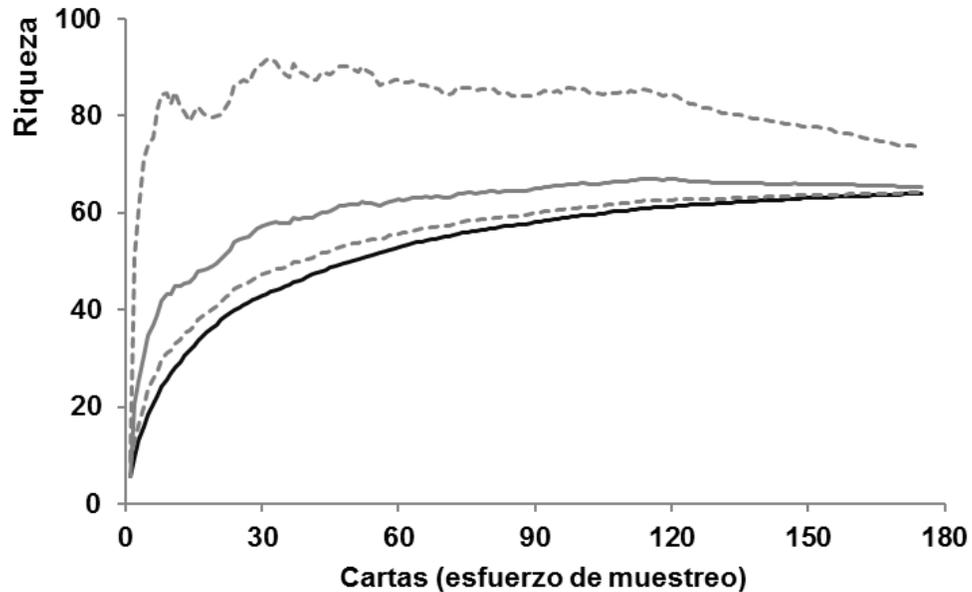


Figura 2. Curva de estimación de la riqueza de especies epífitas según Chao 2. Referencias: L — Riqueza media observada; — Riqueza media estimada Chao 2; - - Intervalo de Confianza (95%) para el modelo Chao 2.

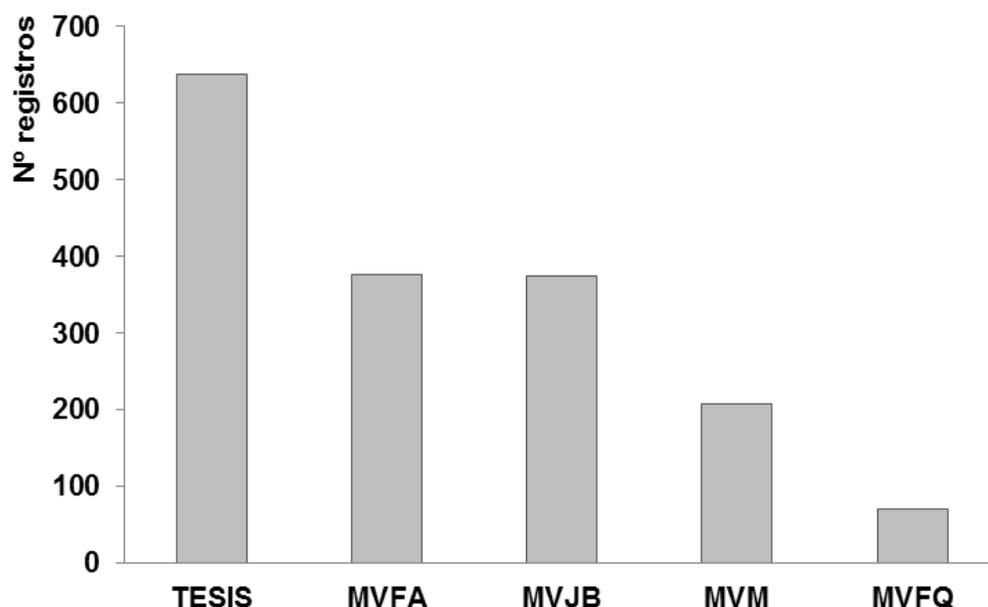


Figura 3. Número de muestras (registros) de epífitas vasculares depositados en los principales herbarios de Uruguay y colectados en el marco de esta tesis.

Tabla I. Cartas con alto número de registros, indicando los sitios más representativos con desarrollo de bosque nativo dentro de cada carta y el número de registros de especies epífitas. (Referencias: Cu-Cuchilla, Gta- Gruta)

Carta	Sitios	Registros
B23	San Miguel	47
C14	Paso Centurión - Sierra de Ríos	79
C15	Sierra de Ríos	59
C24	Sierra de la Blanqueada	33
C25	Don Bosco, Palmares de Castillos	48
D13	Aceguá	34
G26	Minas, C° Arequita, Laguna de los Cuervos	41
G28	Sierra de las Ánimas	42
H8	Cu. Negra, Cu. Cuñapirú, Río Tacuarembó, Paso Ataques, Platón, etc.	64
J11	Gta. de los Helechos, Gta. de los Cuervos, Lambaré, Castrillón, etc.	59
J9	A° Laureles, A° Lunarejo, Cu. Haedo, Subida de Pena, etc.	107