

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y AMBIENTALES

**Diversidad y Conservación de Schizaeaceae (*Schizaea* Sm. y
Actinostachys Wall.) en el Ecuador**

Monografía previa a la obtención del título de Biólogo

NICOLÁS CARVAJAL TACO

Quito, 2025

CERTIFICACIÓN

Certifico que la monografía del Sr. Nicolás Carvajal Taco ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Mgtr. Álvaro Javier Pérez Castañeda
Quito, 7 de julio de 2025

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a Dios y a mi madre, cuyo amor y apoyo incondicional han sido fundamentales para alcanzar este importante paso en mi vida.

A mi hermano, por estar siempre a mi lado, sin importar las circunstancias.

A mi padre, por motivarme constantemente a seguir avanzando.

Al profesor que me introdujo en el fascinante mundo de la botánica y me inspiró a seguir este camino.

A mis amigos, por hacer más llevadera la experiencia universitaria.

Y a todas las personas que compartieron conmigo sus conocimientos y experiencias, contribuyendo a mi formación.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	RESUMEN	6
2.	ABSTRACT	7
3.	INTRODUCCIÓN.....	8
4.	OBJETIVOS	10
5.	MARCO TEÓRICO	11
5.1.	INTRODUCCION A LOS HELECHOS	11
5.1.1	ORIGEN Y EVOLUCIÓN GENERAL DE LOS HELECHOS.....	11
5.1.2	IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA DE LOS HELECHOS.....	12
5.1.3	POSICIÓN DE SCHIZAEACEAE DENTRO DE LOS HELECHOS ..	14
5.2.	GENERALIDADES DE SCHIZAEACEAE	17
5.2.1	ORIGEN EVOLUTIVO.....	17
5.2.2.	CARACTERES FISIOLÓGICOS DE SCHIZAEACEAE	18
5.2.3.	MORFOLOGÍA COMPARADA ENTRE <i>SCHIZAEA</i> Y <i>ACTINOSTACHYS</i>	18
5.3.	DIVERSIDAD GLOBAL Y REGIONAL DE SCHIZAEACEAE	20
5.3.1.	DIVERSIDAD A NIVEL MUNDIAL	20
5.3.2.	DIVERSIDAD EN AMÉRICA LATINA	21
5.3.3.	DIVERSIDAD DE SCHIZAEACEAE EN ECUADOR.....	22
5.4.	HISTORIA TAXONÓMICA DE SCHIZAEACEAE	24
5.4.1.	EVOLUCIÓN DE LA CLASIFICACIÓN	24
5.5.	ECOLOGÍA Y HÁBITAT	25

5.5.1. NICHOS ECOLÓGICOS OCUPADOS	25
5.5.2. ASOCIACIONES SIMBIÓTICAS	27
5.6. ESTADO DE CONSERVACIÓN GLOBAL Y NACIONAL DE SCHIZAEACEAE	28
5.6.1. ANÁLISIS DE AMENAZAS.....	28
5.6.2. VACÍOS EN EL CONOCIMIENTO Y LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN URGENTES.....	30
5.7. TAXONOMÍA DE SCHIZAEACEAE EN ECUADOR.....	31
6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	48
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	49

1. RESUMEN

El presente estudio aborda la diversidad, distribución y estado de conservación de la familia Schizaeaceae en el Ecuador, compuesta por los géneros *Schizaea* y *Actinostachys*, cuyas especies se encuentran adaptadas a hábitats específicos como bosques tropicales húmedos, turberas y ecosistemas de igapó. El objetivo principal fue analizar integralmente la situación actual de este grupo mediante una revisión taxonómica, ecológica y de registros de herbarios, logrando confirmar la presencia en el país de cuatro especies: *Schizaea elegans*, *S. pusilla*, *S. poeppigiana* y *Actinostachys pennula*, esta última documentada por primera vez en 2023. Se identificaron características morfológicas y adaptaciones ecológicas claves, como gametofitos subterráneos y aclorofílicos, vinculados a relaciones simbióticas micotróficas. El trabajo evidencia una distribución restringida de estas especies, así como la fragmentación de sus hábitats debido a actividades humanas como la minería, la deforestación y la introducción de especies invasoras. Además, se reconocen vacíos de conocimiento importantes sobre su ecología y genética, lo que limita su adecuada evaluación en listas de conservación. Las conclusiones destacan la necesidad urgente de desarrollar estudios moleculares, promover estrategias de conservación enfocadas en ecosistemas frágiles y fomentar el conocimiento sobre este grupo en las agendas de investigación botánica nacional. El estudio ofrece una base científica actualizada que puede ser utilizada para futuras investigaciones y acciones de conservación dirigidas a proteger esta singular familia de helechos en el contexto ecuatoriano.

Palabras clave: Biodiversidad, Conservación, Distribución, Helechos, Schizaeaceae

2. ABSTRACT

This study examines the diversity, distribution, and conservation status of the Schizaeaceae family in Ecuador, composed of the genera *Schizaea* and *Actinostachys*, whose species are adapted to specific habitats such as tropical rainforests, peat bogs, and igapó ecosystems. The main objective was to analyze the current situation of this group through a taxonomic and ecological review and herbarium records, confirming the presence of four species in the country: *Schizaea elegans*, *S. pusilla*, *S. poeppigiana*, and *Actinostachys pennula*, the latter reported for the first time in 2023. Key morphological features and ecological adaptations were identified, such as subterranean and achlorophyllous gametophytes associated with mycotrophic symbiosis. The study reveals the restricted distribution of these species and the fragmentation of their habitats due to human activities such as mining, deforestation, and invasive species. Furthermore, significant knowledge gaps were identified regarding their ecology and genetics, limiting proper assessment in conservation listings. The conclusions emphasize the urgent need for molecular studies, targeted conservation strategies for fragile ecosystems, and greater inclusion of this group in national botanical research agendas. This work provides an updated scientific foundation that can support future research and conservation efforts aimed at protecting this unique fern family within the Ecuadorian context.

Keywords: Biodiversity, Conservation, Distribution, Ferns, Schizaeaceae

3. INTRODUCCIÓN

Para el Ecuador, Jørgensen y León-Yáñez (1999) registraron un total de 1,298 especies de helechos y licófitas, una cifra notable considerando el tamaño relativamente pequeño del país. A nivel global, el Grupo de Filogenia de las Pteridofitas (PPG I, 2016) estimó la existencia de aproximadamente 12,000 especies, lo que subraya la importancia de los ecosistemas ecuatorianos en términos de diversidad y conservación para este grupo de plantas.

Este contexto resalta el valor del Ecuador como un laboratorio natural para el estudio de helechos y licófitas, entre ellos la familia Schizaeaceae sobresale por su historia biogeográfica y diversidad, aunque sigue siendo uno de los grupos menos investigados.

La familia Schizaeaceae incluye los géneros *Schizaea* Sm. y *Actinostachys* Wall., que presentan características morfológicas y ecológicas únicas. *Schizaea* es reconocido por sus esporóforos pinnatifidos, mientras que *Actinostachys* se caracteriza por esporóforos pseudodigitados (Krammer, 1990; Øllgaard, 2001). Estudios taxonómicos y moleculares han revelado diferencias claves entre estos géneros, como la presencia de gametofitos filamentosos subterráneos y sin clorofila en *Actinostachys* y gametofitos tuberosos igualmente carentes de clorofila en algunas especies de *Schizaea*. Ambas adaptaciones reflejan una estrategia micoheterotrófica, que permite a estos helechos sobrevivir en suelos arenosos, pobres en nutrientes y con poca luz, gracias a su asociación simbiótica con hongos (Bierhorst, 1968, 1975; Graham et al., 2017).

Avances recientes han abierto nuevas perspectivas de investigación sobre la genética y evolución de esta familia. Labiak y Karol (2017) han estudiado genes clorofílicos asociados con la micoheterotrofia, mientras que Ke et al. (2022) propusieron una filogenia basada en plastomas que evidencia la pérdida de genes clorofílicos y su relación con esta estrategia ecológica. Este trabajo sugiere incluso la inclusión de un tercer género, *Microschizaea*, lo que indica que aún queda mucho por descubrir sobre este grupo.

El esporofito en las Schizaeaceae es terrestre, con láminas simples que pueden ser lineales o flabeladas. Sus esporangios se ubican en los márgenes de las láminas o en las ramas, y producen de 128 a 256 esporas bilaterales, elipsoides y monoletes por esporangio (Øllgaard, 2001; Smith et al., 2006; Moran, 2022). Estas características, combinadas con su capacidad para colonizar nichos extremos, subrayan su rol fundamental en los ecosistemas.

A pesar de su importancia ecológica, las Schizaeaceae han sido poco estudiadas, posiblemente debido a su discreta apariencia, y pocos especímenes depositados en los herbarios; sin embargo, desempeñan un papel crucial en la biodiversidad y el flujo de especies en ecosistemas complejos. En este sentido, el presente trabajo busca actualizar la diversidad y distribución de esta familia de helechos para el Ecuador y analizar su estado de conservación.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Analizar la diversidad, distribución y estado de conservación de la familia Schizaeaceae en el Ecuador.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

4.2.1. Caracterizar la diversidad y distribución de las especies de *Schizaea* Sm. Y *Actinostachys* Wall. presentes en Ecuador.

4.2.2. Realizar una descripción taxonómica para las especies de *Schizaea* Sm. Y *Actinostachys* Wall. presentes en Ecuador.

4.2.3. Analizar el estado de conservación de las especies de *Schizaea* Sm. Y *Actinostachys* Wall. presentes en Ecuador.

5. MARCO TEÓRICO

5.1. INTRODUCCION A LOS HELECHOS

5.1.1 ORIGEN Y EVOLUCIÓN GENERAL DE LOS HELECHOS

Los helechos representan uno de los linajes vegetales más antiguos, con más de 400 millones de años de evolución, y se distinguen por su capacidad para adaptarse, diversificarse y persistir a lo largo del tiempo en una amplia gama de ecosistemas. Un hito fundamental en su historia evolutiva fue la aparición de los helechos leptosporangiados hace aproximadamente 350 millones de años, lo cual significó un avance clave en el desarrollo de las plantas vasculares (Pryer et al., 2004; Testo & Sundue, 2016). A diferencia de las plantas con flores, muchas de las cuales presentan rangos geográficos más limitados, los helechos han logrado una distribución global extensa, lo que se ha asociado con menores tasas de extinción a lo largo del tiempo (Smith, 1972).

Durante el Cretácico, coincidiendo con la explosiva diversificación de las angiospermas, los leptosporangiados también atravesaron una radiación adaptativa significativa, incrementando su número de especies hasta llegar a conformar actualmente más del 80 % de todos los helechos existentes (Schneider et al., 2004). Esta diversificación fue acompañada por la ocupación de nuevos nichos ecológicos, como el dosel de los bosques tropicales y los ambientes húmedos y sombreados del sotobosque, lo cual exigió el desarrollo de adaptaciones innovadoras tanto en sus fases gametofítica como esporofítica (Watkins & Cardelús, 2012). Estas adaptaciones les permitieron establecerse en hábitats donde muchas angiospermas tienen dificultades para sobrevivir, mostrando una notable eficacia ecológica incluso frente a plantas con semillas. Algunos linajes evolucionaron mecanismos especializados para prosperar en

condiciones de baja luminosidad, como los sectores más oscuros del sotobosque, aprovechando recursos limitados y espacios poco competitivos (Wu et al., 2025).

Adicionalmente, se ha propuesto que los eventos de duplicación total del genoma ocurridos durante el Cretácico pudieron desempeñar un papel crucial en su éxito evolutivo, facilitando respuestas genómicas más complejas ante presiones ambientales y contribuyendo tanto a su diversificación como a su supervivencia hasta la actualidad (Huang et al., 2020).

En conjunto, la trayectoria evolutiva de los helechos a lo largo del Eón Fanerozoico ha sido moldeada por una serie de procesos adaptativos que les han permitido originar la notable diversidad de especies que conocemos hoy. Su persistencia a través del tiempo y su capacidad para colonizar diversos ambientes los convierten en un grupo vegetal clave para comprender la historia de la evolución de las plantas en la Tierra.

5.1.2 IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA DE LOS HELECHOS

Los helechos se destacan por su notable capacidad de adaptación, lo que les ha permitido establecerse exitosamente en una amplia gama de ecosistemas a nivel global. Esta versatilidad ecológica se refleja en su rol como especies pioneras en la colonización de distintos hábitats, en sus múltiples interacciones con la fauna, y en su importante contribución al mantenimiento del equilibrio ecológico (Sharpe et al., 2010). Gracias a estas funciones, su conservación se ha convertido en una prioridad dentro de diversas evaluaciones ambientales.

Además, los helechos mantienen relaciones simbióticas con microorganismos como hongos micorrízicos y bacterias, lo que les confiere una ventaja adaptativa en

suelos pobres en nutrientes o en ambientes con condiciones extremas (Swain et al., 2025). Estas interacciones simbióticas han sido determinantes para su presencia en ecosistemas donde otras plantas tendrían dificultades para desarrollarse.

La aparición y expansión de las angiospermas también ha influido de manera significativa en la evolución de los helechos, provocando cambios en sus nichos ecológicos, así como en su morfología y genoma (Huang et al., 2020; Watkins & Cardelús, 2012). Como resultado, muchas especies de helechos han adoptado un hábito mayoritariamente epífita. No obstante, aún no se comprende completamente qué factores desencadenaron esta transición hacia la epifitía (Huang et al., 2020).

Desde una perspectiva biogeográfica, se ha determinado que la riqueza de especies de helechos está fuertemente relacionada con regiones de alta precipitación y humedad. Por ello, presentan una alta diversidad en zonas como los Andes tropicales, el sudeste asiático montañoso, Mesoamérica, el oriente de Madagascar y las islas tropicales de Oceanía (Kreft et al., 2010). Estos territorios actúan como centros clave de diversidad, y en el caso específico de los Andes, la influencia de fenómenos como las corrientes marinas, la latitud, y las elevaciones montañosas han contribuido al aumento de la humedad en ecosistemas óptimos para el crecimiento y desarrollo de los helechos.

Asimismo, su modo de reproducción mediante esporas ha sido fundamental para su capacidad de colonizar hábitats remotos, incluyendo islas oceánicas y regiones casi polares (Muñoz et al., 2004). La morfología de las esporas, su pequeño tamaño, ligereza, alta producción y mecanismos de dispersión han permitido a las pteridofitas alcanzar una distribución global notable, consolidando su papel ecológico y evolutivo en distintos biomas del planeta.

5.1.3 POSICIÓN DE SCHIZAEACEAE DENTRO DE LOS HELECHOS

Dentro de la subclase Polypodiidae, el orden Schizaeales se integra como parte del clado de los helechos (PPG I, 2016), actualmente el linaje más diverso de plantas vasculares sin semilla (Smith et al., 2006) (Figura 1). Schizaeales forma parte de los helechos leptosporangiados, un linaje caracterizado por presentar esporangios pedunculados con un anillo especializado (anillo transversal subapical) que facilita la liberación de esporas, además de mostrar una importante diversidad ecológica, morfológica y genética a lo largo de su evolución (Judd et al., 2018).

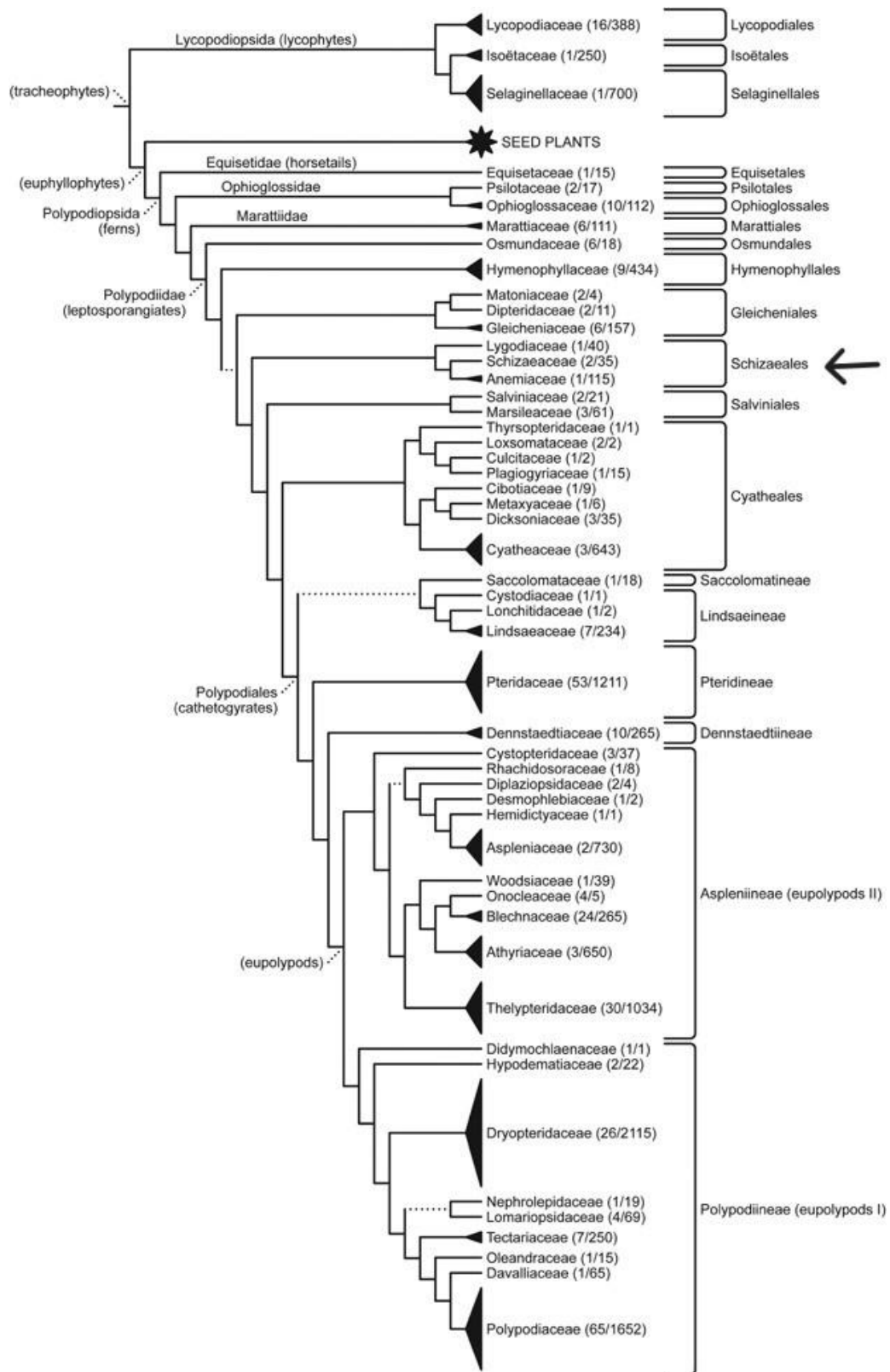


Figura 1. Árbol filogenético de las licofitas y las familias de helechos, resaltando el orden Schizaeales (PPG I, 2016).

En particular, la familia Schizaeaceae, que incluye los géneros *Schizaea* y *Actinostachys*, ocupa una posición evolutiva intermedia dentro de los leptosporangiados. Se encuentra filogenéticamente ubicada entre grupos considerados más basales, como Osmundaceae, y linajes más recientes que han experimentado una rápida diversificación (Pryer et al., 2004). Este posicionamiento la convierte en un grupo clave para entender los patrones de evolución temprana dentro de los helechos leptosporangiados.

Los análisis filogenéticos, especialmente aquellos basados en datos moleculares, han permitido reconocer a Schizaeales como un grupo monofilético, lo que justifica su separación en tres familias distintas: Lygodiaceae, Anemiaceae y Schizaeaceae (Smith et al., 2006; Wikström & Pryer, 2002). Este reconocimiento ha sido fundamental para estudiar las características que distinguen a estos linajes y comprender mejor su historia evolutiva.

En cuanto a su morfología, Schizaeales se distingue por tener una marcada diferenciación entre las láminas estériles y fértiles, carecer de soros bien definidos, y presentar un anillo esporangial subapical y continuo (Smith et al., 2006). A su vez, Schizaeaceae posee rasgos únicos que la diferencian de otras familias del orden, como hojas simples o en forma de abanico, venación dicotómica, y esporangios terminales sin disposición en soros (Smith et al., 2008). Estas características reflejan adaptaciones que han persistido desde etapas tempranas en la evolución de los helechos.

Finalmente, diversos estudios sobre la filogenia de helechos y licofitas han contribuido a clarificar la posición evolutiva de Schizaeaceae, ayudando a confirmar su validez como una familia monofilética dentro de Schizaeales. Estos avances han sido esenciales para comprender las relaciones con grupos hermanos, así como la historia

evolutiva general de los helechos a lo largo del tiempo (Schneider et al., 2004; Testo & Sundue, 2016).

5.2. GENERALIDADES DE SCHIZAEACEAE

5.2.1 ORIGEN EVOLUTIVO

La familia Schizaeaceae posee un origen evolutivo antiguo y complejo, con evidencias fósiles que sugieren una amplia distribución y diversidad durante periodos geológicos clave. Según Skog (2001), este grupo fue particularmente abundante durante el Cretácico, mientras que registros aún más antiguos indican su presencia ya desde el Jurásico (Taylor et al., 2009). Durante el Cretácico temprano, se ha documentado una dispersión casi global de la familia, sustentada por el hallazgo de esporas fósiles y megafósiles en regiones como Europa, América del Norte y del Sur, China y Japón (Wikstrom et al., 2002)

Estudios filogenéticos basados en relojes moleculares estiman que Schizaeaceae se habría divergido durante el Triásico, hace aproximadamente 212 millones de años (Pryer et al., 2004). Dentro del orden Schizaeales, se considera que Lygodiaceae representa un linaje más basal, posiblemente una familia hermana de Schizaeaceae, con una separación estimada en alrededor de 300 millones de años. Por su parte, los géneros *Schizaea* y *Anemia* habrían surgido posteriormente, hace unos 200 millones de años (Pryer et al., 2004; Testo & Sundue, 2016).

Uno de los fósiles más antiguos utilizados para calibrar los relojes moleculares en helechos es *Schizaeopsis*, atribuido tentativamente a Schizaeaceae. No obstante, este fósil ha generado cierta controversia, ya que sus características morfológicas presentan similitudes tanto con *Anemia* como con *Schizaea*, lo que ha llevado a cuestionar su adscripción definitiva a esta familia (Wikström, 2002). La ambigüedad en

su morfología ha limitado su utilidad como calibrador preciso en estudios evolutivos, aunque sigue siendo una referencia importante en el análisis de la historia temprana de los leptosporangiados.

5.2.2. CARACTERES FISIOLÓGICOS DE SCHIZAEACEAE

Uno de los primeros en estudiar la fisiología de gametofito y esporofito de *Schizaea* y *Actinostachys* fue Bierhorst (1968), mostrando que *Actinostachys* posee un gametofito subterráneo y un esporofito terrestre, el cual crece en áreas con suelos orgánicos húmedos y en sombra, mientras que *Schizaea* posee gametofitos verdes terrestres (Ke et al., 2022). En *Schizaea pusilla*, (Kiss, 1994) demostró que esta especie presenta un fototropismo negativo a la luz, lo que hace que evite la luz para poder tener un crecimiento normal.

La fisiología en Schizaeaceae ha sido poco explorada, en gran parte por la complejidad inherente a los helechos y las lagunas de conocimiento que aún persisten en la biología de las plantas. No obstante, investigaciones recientes han arrojado nueva luz sobre aspectos clave de su biología, especialmente en lo que respecta a las diferencias funcionales entre los gametofitos y esporofitos de géneros como *Schizaea* y *Actinostachys*. En Schizaeaceae se ha identificado la pérdida de genes *ndh* y *chl*, vinculada a una adaptación a ambientes sombríos, lo cual se refleja en gametofitos parcialmente verdes en *Schizaea pusilla* y subterráneos y aclorofílicos en *Actinostachys*, dependientes de asociaciones micotróficas (Ke et al., 2022).

5.2.3. MORFOLOGÍA COMPARADA ENTRE SCHIZAEA Y ACTINOSTACHYS

La familia Schizaeaceae se caracteriza por presentar una morfología distintiva, tanto en su fase esporofítica como gametofítica, con variaciones notables entre sus dos

principales géneros: *Schizaea* y *Actinostachys*. Ambos son helechos terrestres de porte erguido, con individuos que varían entre tamaños pequeños y medianos (Kramer, 1990), y se reconocen fácilmente por la presencia de pelos multicelulares de tonalidades que van desde el café claro hasta el rojizo (Øllgaard, 2002).

Uno de los rasgos más distintivos de esta familia es la forma y organización de los esporangióforos. En *Schizaea*, estos son pinnatífidos, con una sola hilera de esporangios dispuesta en un solo par por cada lado del eje. En cambio, en *Actinostachys*, los esporangióforos son subdigitados, y contienen dos o más esporangios por lado, lo que representa una clara diferenciación morfológica entre los géneros (Tryon & Tryon, 1982; Ke et al., 2002).

A diferencia de otras familias de leptosporangiados, Schizaeaceae no presenta indusio, lo que constituye un carácter taxonómico relevante (Smith et al., 2006). Los esporangios están agrupados en hileras terminales sobre los esporangióforos y producen esporas monoletes, bilaterales y de color no verde (Tryon & Tryon, 1982; Ramos Giacosa, 2024).

La morfología de las láminas también varía entre los géneros. En *Schizaea*, las hojas pueden ser flabeladas y dicotómicas, con formas que van desde lineares hasta ramificadas como un tenedor (Kramer, 1990; Øllgaard, 2001; Tryon & Tryon, 1982). En contraste, *Actinostachys* presenta láminas lineares, que en algunos casos recuerdan morfológicamente a una hoja tipo hierba. En ambos géneros, las láminas pueden ser simples o divididas, y clasificarse como monomórficas o dimórficas, dependiendo del grado de diferenciación entre hojas fértiles y estériles. La venación es variable: puede ser dicotómica o simple, según la especie.

En la fase gametofítica, *Schizaea* presenta gametofitos verdes y filamentosos, mientras que *Actinostachys* posee gametofitos subterráneos, aclorofílicos y no fotosintéticos (Moran, 2017). En ambos casos, se ha observado una dependencia de asociaciones micotróficas y una estructura sin la presencia de pelos. Los gametangios se desarrollan en ramas cortas especializadas, lo que constituye un rasgo compartido en la familia (Ke et al., 2022; Bierhorst, 1968)

5.3. DIVERSIDAD GLOBAL Y REGIONAL DE SCHIZAEACEAE

5.3.1. DIVERSIDAD A NIVEL MUNDIAL

La familia Schizaeaceae Kaulf. incluye actualmente dos géneros reconocidos: *Schizaea* Sm. y *Actinostachys* Wall., que en conjunto comprenden aproximadamente 35 especies distribuidas a nivel mundial (Smith et al., 2006; Moran, 2022; PPG I, 2016; POWO, 2025). A pesar de su relativamente bajo número de especies en comparación con otras familias de helechos, Schizaeaceae muestra una notable capacidad de dispersión y adaptación a diferentes hábitats, especialmente en regiones tropicales y subtropicales.

Su distribución geográfica abarca principalmente América Latina, el Sudeste Asiático, Oceanía y ciertas zonas del sur de África, donde se concentran varios de sus representantes. Esta amplia distribución sugiere que el grupo ha sido exitoso en colonizar una diversidad de nichos ecológicos, muchos de ellos caracterizados por altos niveles de humedad, suelos ácidos y bajos en nutrientes, así como condiciones de sombra intensa.

Un ejemplo destacado de su capacidad de adaptación es *Schizaea pusilla*, una especie de amplia distribución en la costa este de América del Norte, con registros en estados como Nueva Jersey, donde crece en depresiones húmedas con suelos

arenosos, pobres en nutrientes y recubiertos de humus ácido (Lamont, 1998). Esta especie ha sido reportada también en regiones más al sur, como Ecuador, lo que evidencia un rango de distribución considerablemente amplio.

Por otro lado, *Actinostachys pennula* ha sido registrada en el estado de Florida (EE. UU.), desarrollándose en ambientes húmedos, sombreados y con abundante materia orgánica (Woodmansee & Sadle, 2005). Estos registros refuerzan la idea de que la familia Schizaeaceae, aunque pequeña en número de especies, posee una alta capacidad ecológica de adaptación, especialmente en el continente americano.

5.3.2. DIVERSIDAD EN AMÉRICA LATINA

La diversidad de la familia Schizaeaceae en América Latina se encuentra bien documentada gracias a bases de datos especializadas como Pteridoportal (2025), que compilan registros de especímenes de helechos provenientes de herbarios a nivel mundial. En esta región, los géneros *Schizaea* y *Actinostachys* muestran una notable representación, particularmente en países tropicales y andino-amazónicos.

En el caso de *Schizaea*, los países con mayor número de registros incluyen Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela, Brasil y Bolivia, siendo *Schizaea elegans* la especie más común y ampliamente distribuida en todos estos países. Por su parte, el género *Actinostachys* está representado en Brasil, Venezuela, Guayana Francesa, Colombia y Perú, con *Actinostachys pennula* como la especie predominante y con mayor número de registros, constituyéndose en la especie más representativa del género en Sudamérica.

Diversos descubrimientos han ampliado el conocimiento sobre la presencia de Schizaeaceae en la región. Por ejemplo, *Schizaea pusilla*, especie conocida

tradicionalmente por su distribución en América del Norte, fue registrada en Perú en 1987 (León et al., 2005), lo que representa uno de los pocos reportes de esta especie en Sudamérica. Este hallazgo ha generado interrogantes sobre las relaciones filogenéticas entre las poblaciones norteamericanas y sudamericanas de *S. pusilla*, y ha resaltado la necesidad de realizar estudios moleculares y genéticos para esclarecer su historia evolutiva y biogeográfica.

En el cono sur, *Actinostachys pennula* fue reportada por primera vez en Argentina por Márquez & Keller (2018), ampliando significativamente el rango conocido de distribución de esta especie hacia latitudes más australes. Por su parte, en Brasil, múltiples registros confirman la presencia de Schizaeaceae en diversos estados, con *Schizaea elegans* como la especie más común y mejor representada, según estudios realizados por Santos-Silva et al. (2019), Santiago & Barros (2003), Ferreira et al. (2012) y Casarino et al. (2009).

5.3.3. DIVERSIDAD DE SCHIZAEACEAE EN ECUADOR

En Ecuador, la diversidad de la familia Schizaeaceae ha sido documentada principalmente en dos fuentes clave: el Catálogo de Plantas Vasculares del Ecuador (Jørgensen & León-Yáñez, 1999) y el tratamiento taxonómico de la Flora of Ecuador elaborado por Øllgaard (2001). Según estos trabajos, la familia está representada por el género *Schizaea*, con tres especies confirmadas: *Schizaea elegans* (Vahl) Sw., *S. poeppigiana* J.W. Sturm y *S. pusilla* Pursh. Para el género *Actinostachys*, se mencionaba la posible presencia de *Actinostachys pennula* (Sw.) Hook., sin registros confirmados.

No obstante, registros actuales provenientes de herbarios ecuatorianos (QCNE, LOJA, QCA, ECUAMZ) permiten precisar mejor la distribución de estas especies en el

país. *S. elegans* se encuentra tanto en la región Costa, particularmente en la provincia de Esmeraldas, como en la Amazonía, siendo especialmente común en provincias como Napo, Zamora Chinchipe y Morona Santiago. Por su parte, *S. poeppigiana* y *S. pusilla* se localizan exclusivamente en la región amazónica, con registros en la Cordillera del Cóndor, dentro de la provincia de Morona Santiago, lo cual sugiere una distribución más restringida (Figura 2).



Figura 2. Mapa de distribución de Schizaeaceae en el Ecuador.

Un avance importante en el conocimiento del género *Actinostachys* en Ecuador ocurrió a mediados de 2023, cuando se confirmó por primera vez la presencia de *A. pennula* en el país. El hallazgo se produjo en la provincia de Sucumbíos, específicamente en la zona del río Lagartococha, cerca de la frontera con Perú. El espécimen fue recolectado en un ecosistema de igapó, caracterizado por suelos cubiertos de hojarasca en descomposición, alta humedad, y baja luminosidad debido a la densa cobertura arbórea. Estas condiciones confirman la afinidad de *A. pennula* por ambientes sombríos, húmedos y con suelos ricos en materia orgánica (Bierhorst, 1968).

5.4. HISTORIA TAXONÓMICA DE SCHIZAEACEAE

5.4.1. EVOLUCIÓN DE LA CLASIFICACIÓN

La clasificación de la familia Schizaeaceae ha pasado por diversos cambios desde los inicios de la taxonomía botánica. En 1753, Carl von Linnæus incluyó numerosas especies de helechos en el género *Acrostichum* dentro de la segunda parte de su obra *Species Plantarum*. En ese entonces, la clasificación se basaba principalmente en la disposición de los soros, y muchas especies con soros acrosticoides (como *Schizaea*) fueron agrupadas bajo este género. Sin embargo, con el avance de la sistemática, muchas de estas especies fueron redistribuidas a géneros más específicos como *Elaphoglossum*, *Danaea* o *Ceratopteris* (Christenhusz & Chase, 2014).

Un paso fundamental ocurrió en 1793, cuando James Edward Smith propuso el género *Schizaea* en su publicación *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de Turin*. En esta obra, reinterpretó varias especies originalmente incluidas en *Acrostichum*, entre ellas *Acrostichum elegans*, que fue transferida formalmente a *Schizaea elegans*. Esta especie había sido previamente mencionada por Vahl en 1791, en *Symbolae Botanicae*, y su nombre constituiría el basónimo para futuras combinaciones taxonómicas. Años más tarde, en 1845, C. Presl propuso una nueva combinación, *Lophidium elegans*, dentro de su obra *Supplementum Tentaminis Pteridographiae*. No obstante, en 1971, Bierhorst abandonaría este último género y restablecería su clasificación bajo *Schizaea*.

Durante gran parte del siglo XX, la familia Schizaeaceae fue considerada como un grupo amplio que incluía cinco géneros: *Anemia*, *Lygodium*, *Schizaea*, *Actinostachys* y *Mohria* (esta última restringida a África). En 1947, C.G. Reed propuso una de las primeras revisiones taxonómicas formales de la familia, sugiriendo que cada uno de

estos géneros debía tratarse como una familia monofilética independiente, basándose en diferencias morfológicas significativas. Incluso propuso la inclusión de un nuevo género, *Microschizaea*, reflejando la necesidad de una delimitación más precisa.

Investigaciones posteriores —con énfasis en la morfología, ecología y genética— respaldaron esta visión de una separación en familias distintas (Reed, 1947; Kramer, 1990; Labiak & Karol, 2017). En la década de 1970, Bierhorst llevó a cabo estudios pioneros sobre el desarrollo de gametófitos y embriones en *Schizaea* y *Actinostachys*, lo cual permitió una mejor comprensión de sus características evolutivas, especialmente su dependencia de relaciones micorrícicas. Estas asociaciones simbióticas les permiten desarrollarse en suelos pobres en nutrientes, y en algunos casos (como *Actinostachys*) dar lugar a gametófitos subterráneos y aclorofílicos, condición poco común en helechos.

Con el inicio de la filogenia molecular, nuevas investigaciones revolucionaron la clasificación tradicional. En su estudio "Schizaeaceae: A phylogenetic approach", Wikström (2002) propuso una delimitación más estricta del grupo, respaldada por análisis genéticos. Según estos resultados, únicamente los géneros *Schizaea* y *Actinostachys* debían permanecer dentro de Schizaeaceae. Los otros géneros —*Anemia* y *Lygodium*— fueron reclasificados como familias monofiléticas independientes, debido a su linaje evolutivo distintivo. En este contexto, *Mohria* fue considerada parafilética con respecto a *Anemia*, y por tanto incluida en esta última (Skog et al., 2002; Wikström, 2002; Smith et al., 2006).

5.5. ECOLOGÍA Y HÁBITAT

5.5.1. NICHOS ECOLÓGICOS OCUPADOS

A pesar de su origen antiguo dentro de los helechos leptosporangiados, la familia Schizaeaceae ha logrado colonizar nichos ecológicos extremos y muy específicos. Su evolución ha favorecido la ocupación de hábitats donde la competencia vegetal es baja, pero donde las condiciones ambientales son desafiantes para el crecimiento y desarrollo de la mayoría de plantas.

Uno de los factores clave para su éxito en estos entornos es la formación de asociaciones micorrícicas. Estas simbiosis con hongos específicos son esenciales para la supervivencia, sobre todo en su fase gametofítica, y restringen su distribución únicamente a aquellos sitios donde estos hongos también puedan prosperar. Por ejemplo, estudios realizados por Bierhorst (1975) sobre *Actinostachys pennula* describen su gametofito como subterráneo, presente en lugares húmedos con suelos ricos en materia orgánica en descomposición.

Estas especies suelen encontrarse en hábitats sombreados, con poca disponibilidad de luz, lo que se relaciona con un fototropismo negativo en los gametofitos, es decir, una respuesta de crecimiento en dirección opuesta a la fuente de luz (Kiss, 1994). Asimismo, los suelos en los que se desarrollan son generalmente ácidos, pobres en nutrientes y con un pH bajo, lo que limita aún más su distribución, restringiéndola a ecosistemas únicos y específicos.

En el contexto ecuatoriano, información de los ecosistemas del MAATE (2025) indica que las especies de Schizaeaceae se distribuyen principalmente en la región amazónica y andina oriental, ocupando hábitats muy definidos:

- *Schizaea poeppigiana*: registrada en Morona Santiago, en ecosistemas como el Arbustal Siempreverde Ripario de la Cordillera Oriental de los Andes y el Bosque Siempreverde Montano Bajo del Sur de la Cordillera Oriental.

- *Schizaea pusilla*: también en Morona Santiago, se encuentra en el Bosque Siempreverde Montano sobre mesetas de arenisca de la Cordillera del Cóndor, un ecosistema de difícil acceso con condiciones edáficas y climáticas particulares.
- *Schizaea elegans*: ampliamente distribuida, ha sido reportada en:
 - Morona Santiago, en el Bosque Siempreverde Montano Bajo y Piemontano de las Cordilleras del Cóndor-Kutukú.
 - Zamora Chinchipe, en Bosques Siempreverdes Piemontanos sobre afloramientos de roca caliza, y en Montanos del Sur de la Cordillera Oriental.
 - Napo, dentro del Bosque Siempreverde Piemontano del Norte de la Cordillera Oriental.
- *Actinostachys pennula*: recientemente confirmada en Sucumbíos, se desarrolla en el ecosistema de Bosque Inundable de la Llanura Aluvial de los ríos de origen amazónico, caracterizado por suelos permanentemente saturados de agua, sombra abundante y hojarasca acumulada.

5.5.2. ASOCIACIONES SIMBIÓTICAS

Las especies de la familia Schizaeaceae han desarrollado una notable dependencia simbiótica con hongos micorrízicos, particularmente en su fase gametofítica. Esta relación fue documentada por primera vez en 1968 por Bierhorst, quien aportó evidencia de asociaciones micorriza-gametofito en esta familia. Su hallazgo permitió entender cómo Schizaeaceae logra establecerse en ambientes con suelos empobrecidos, altos niveles de hojarasca en descomposición y escasa disponibilidad de nutrientes.

Posteriormente, Bierhorst (1971, 1975) profundizó en sus investigaciones, describiendo nuevas especies de gametófitos y confirmando este tipo de asociación simbiótica en géneros como *Schizaea* y *Actinostachys*. Estas relaciones micotróficas permiten a los gametófitos sobrevivir en condiciones que serían extremadamente limitantes para otras plantas vasculares.

Uno de los estudios más relevantes fue el de Swartzell et al. (1996), quienes demostraron que *Schizaea pusilla* presenta una dependencia obligada de hongos micorrízicos para completar su desarrollo. Esta especie habita en suelos con bajos niveles de nutrientes, donde la micorriza cumple una función esencial al facilitar la absorción de compuestos minerales y otras sustancias necesarias para el crecimiento.

Más recientemente, Ke et al. (2002) vincularon esta dependencia simbiótica con la pérdida de genes del complejo *ndh* en gametófitos de Schizaeaceae. Dicha pérdida podría estar relacionada con una adaptación a ambientes sombríos y nutricionalmente pobres, lo cual habría promovido el desarrollo de un modo de vida micotrófico, en el que los gametófitos se benefician directamente de los hongos simbioses.

5.6. ESTADO DE CONSERVACIÓN GLOBAL Y NACIONAL DE SCHIZAEACEAE

5.6.1. ANÁLISIS DE AMENAZAS

Los helechos, como parte fundamental de muchos ecosistemas, enfrentan actualmente una serie de amenazas ambientales que comprometen tanto su fase esporofítica como su persistencia ecológica a largo plazo. Según Anderson (2018), las principales presiones que afectan la fase esporofítica de estas plantas incluyen el aumento en las concentraciones de dióxido de carbono (CO₂), los cambios en los patrones de precipitación y el incremento progresivo de la temperatura global. Estos

factores, derivados del cambio climático, han llevado a implementar estrategias de conservación dirigidas a un amplio espectro de especies, incluidos los helechos.

En el caso particular de Schizaeaceae en Ecuador, los ecosistemas que albergan a esta familia, principalmente en la región sur del país, han sufrido una profunda fragmentación y degradación. De acuerdo con datos del MAATE (2025), las principales causas de esta alteración son la expansión de la minería, la tala de árboles y otras actividades humanas intensivas. Estas presiones han sido señaladas en diversos estudios sobre la flora ecuatoriana como amenazas recurrentes (Molino et al., 2025; Neill & Asanza, 2012; Huamantupa & Neill, 2018). No obstante, aún son escasos los esfuerzos de investigación y conservación específicos dirigidos a Schizaeaceae y otras familias vulnerables, lo que incrementa el riesgo de pérdida de especies endémicas o poco comunes en el país.

Otra amenaza creciente es la presencia de especies invasoras, como *Pteridium caudatum*. Esta especie, caracterizada por su alta resistencia a la alteración del suelo y su capacidad de colonización rápida, representa un competidor agresivo (Curatola Fernández et al., 2015). Su expansión puede desplazar a especies nativas de helechos, incluidas aquellas de Schizaeaceae, al modificar la estructura del hábitat y limitar los recursos disponibles.

La combinación de estos factores, como el cambio climático, la destrucción de hábitats y la presencia de especies invasoras, representa un escenario complejo y preocupante para la conservación de Schizaeaceae en Ecuador. Dada su dependencia de nichos específicos y su limitada capacidad de adaptación rápida, resulta urgente promover estudios que evalúen su vulnerabilidad y desarrollen estrategias concretas de protección.

5.6.2. VACÍOS EN EL CONOCIMIENTO Y LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN URGENTES

A nivel global, el conocimiento sobre la conservación de la familia Schizaeaceae sigue siendo limitado. Aunque se han llevado a cabo diversos estudios con enfoque taxonómico y morfológico, aún son escasas las investigaciones que aborden de manera directa la evaluación del estado de conservación o la implementación de estrategias específicas de protección para las especies de esta familia.

Una excepción destacable es *Schizaea pusilla*, que ha sido evaluada por la Lista Roja de la UICN y clasificada como especie de Preocupación Menor (LC) debido a sus poblaciones relativamente estables en Estados Unidos (Smith, 2016). Sin embargo, este caso representa más una excepción que una norma dentro del grupo.

En países como Brasil, donde las amenazas de origen antrópico como la deforestación, los incendios y la expansión agrícola son frecuentes y crecientes (Noguera et al., 2024), se prevé que diversas especies de helechos, incluidas las de Schizaeaceae, puedan estar en riesgo de extinción, especialmente aquellas con distribuciones restringidas o poco documentadas.

En el caso de Ecuador, existen especies de Schizaeaceae con registros únicos o muy escasos, lo cual eleva su vulnerabilidad. No obstante, aún no se han desarrollado programas de conservación ni evaluaciones sistemáticas sobre su estado en el país. En particular, la región de la Cordillera del Cóndor, considerada un área de alta biodiversidad y endemismo, permanece poco explorada. A pesar de que esta zona ha sido afectada por actividades extractivas como la minería, los estudios sobre su impacto ecológico en la flora local son escasos, y en lo que respecta específicamente a Schizaeaceae, prácticamente inexistentes.

Este panorama evidencia la necesidad urgente de establecer líneas de investigación centradas en la ecología, distribución, genética y conservación de las especies de esta familia, especialmente en regiones donde su hábitat está siendo alterado rápidamente.

5.7. TAXONOMÍA DE SCHIZAEACEAE EN ECUADOR

Schizaea elegans (Vahl) Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 103 (1801).

TIPO *Acrostichum elegans* Vahl., Symb. Bot. 2. 104 t. 50. 1791 (1791)

Lophidium flabellum (Mart.) C.Presl; Suppl. Tent. Pterid. 77 (1845)



Figura 3. Hábitat de *Schizaea elegans*. Á.J. Pérez et al. 10293 (QCA) (Foto: Á.J. Pérez).

Esta especie posee abundantes pelos a lo largo del rizoma, pecíolos sulcados de 4 a 55 cm de largo y 1 a 3 mm de grosor con densos pelos en la base, y láminas fasciculadas, erectas, subcoriáceas y glabras de 10 a 20 cm, que se dividen dicotómicamente en segmentos oblongos, obovados u obdeltados de 1 a 5 cm de ancho por 4 a 15 cm de largo, con márgenes enteros y múltiples venas dicotómicas; los esporangióforos, ubicados en las zonas distales, miden 5 a 9 mm, tienen 5 a 10 pares de segmentos, son conduplicados, curvados al madurar y de color marrón claro a dorado, con pelos flexibles entre los esporangios.

Distribución, hábitat y ecología: *Schizaea elegans* es una especie ampliamente distribuida en la región amazónica y en los Andes orientales del Ecuador, con registros confirmados en las provincias de Napo, Zamora Chinchipe y Morona Santiago. En la provincia de Napo, se encuentra dentro del Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras, mientras que en el sur del país crece en sectores de la Cordillera del Cóndor-Kutukú (Figura 4). Esta especie habita preferentemente en suelos pobres en nutrientes, como los arenosos (León et al., 2005) o aquellos con abundante hojarasca (Øllgaard, 2002), lo que refleja su notable capacidad de adaptación a condiciones edáficas exigentes. Se han observado variaciones morfológicas significativas en cuanto a la longitud de las láminas y el número de dicotomías, lo que indica una alta plasticidad fenotípica dentro de sus poblaciones (Øllgaard, 2002).

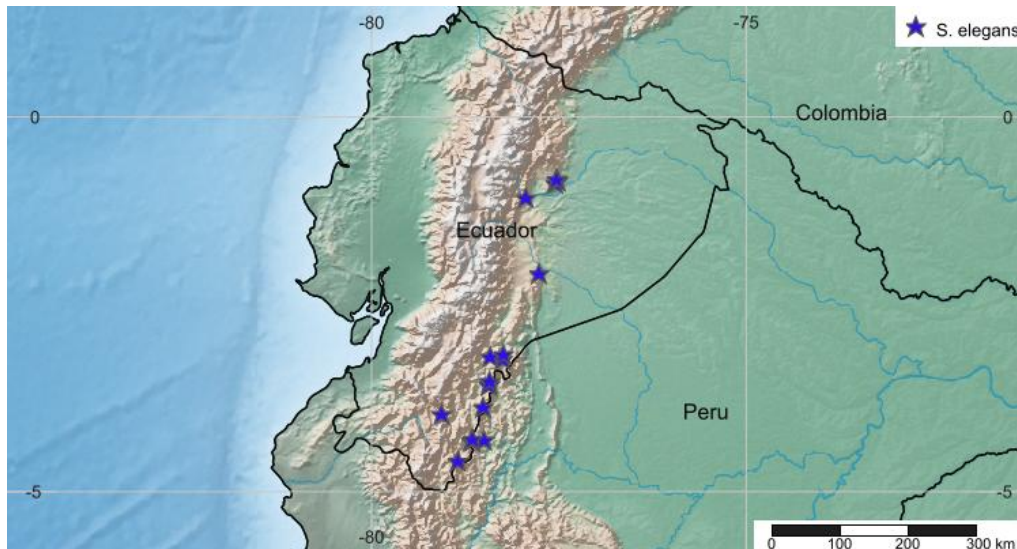


Figura 4. Distribución de *Schizaea elegans* en el Ecuador.

Estado de conservación: Actualmente, *S. elegans* no ha sido incluida en ninguna categoría oficial de amenaza a nivel nacional o global. No obstante, considerando que existen numerosas colecciones y registros de individuos, podría considerarse tentativamente como una especie de Preocupación Menor (LC). En el caso de las poblaciones ubicadas dentro del Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras, su hábitat se encuentra formalmente protegido. Sin embargo, las poblaciones del sur, aunque presentes en algunas reservas privadas, enfrentan un riesgo creciente debido a la expansión de actividades antrópicas como la minería, la ganadería y los cultivos agrícolas. Estas presiones pueden derivar en la pérdida o degradación de hábitats clave, lo que podría afectar la estabilidad a largo plazo de sus poblaciones locales.

Especímenes examinados: **Zamora Chinchipe:** Cantón Paquisha; barrio Río Blanco, entrando por Los Encuentros. Cordillera del Cóndor; colecciones en remanentes de vegetación en la base de la Meseta de Machinaza, 3°52'25''S 78°30'43''W, 1500-1650 m, 25 Jun 2014, *Á.J. Pérez et al.* 7280 (QCA). Cantón Nangaritza. Parroquia: Nuevo Paraíso. Reserva Biológica Cerro Plateado. Bosque siempreverde montano bajo sobre mesetas de arenisca de las Cordilleras del Cóndor-Kutukú.,

4°35'28''S 78°50'55''W, 1800-2000 m, 26 Sep 2016, *Á.J. Pérez et al. 10293* (QCA). Pachicutza. Sendero hacia el hito., 900–1200 m, 17 Oct 1991, *J. Jaramillo 13924* (QCA). Campamento Shaime (Shaimi) along Río Nangaritza. Trail to the oil bird cave (“cueva de los tayos”), 04°19'S 78°40'W, 950-1050 m, 6 Nov 2004, *M. Lehnert 1512* (QCA). Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro, along trail “Mirador”, MATRIX plot U1, 9545001 725696, 1075 m, 21 Nov 2011, *M. Lehnert 2108* (QCA). Area of Estación Científica San Francisco, road Loja-Zamora, ca. 35 km from Loja. above the village of Sabanilla; close to 1st yellow EERSSA metal bar that marks the E border of their power-plant's catchment forest., S 03°58', W 79°04', 1950 m, 30 Nov 2005., *F. Werner 1846* (QCA, QCNE). Cantón Nangaritza, hill E of Shaime, on opposite side of Río Nangaritza., 04°19'08''S 78°38'57''W, 910 m, 21 Sep 2000, *J.P. Janovec 1462* (LOJA). Canton Nangaritza, Pueblo Shaime on Río Nangaritza, hill W of Shaime., 04°18'47''S 78°29'59''W, 900 m, 20 Sep 2000, *J.P. Janovec 1381* (LOJA). El Pangui. Cordillera del Cóndor, Parroquia Tundayme. Valle del Wawaime, afluente del Río Quimi., 03°34'14''S 78°25'40''W, 1210 m, 9 Oct 2006, *C. Morales 1995* (LOJA) El Pangui. Cordillera del Cóndor. Ridge in upper Río Wawaime watershed; tributary of Río Quimi., 03°34'40''S 78°26'08''W, 1300-1600 m, 25 Oct 2006, *H. van der Werff 21683* (LOJA). Cantón: Nangaritza; Along Río Nangaritza; between Las Orchideas and Miasi., 04°18'09"S 78°39'11"W, 867 m, 17 Sep 2007, *T. B Croat 98767* (QCNE). **Morona Santiago:** Entrance of the Quimi Valley, more or less 1 km from mining camp., 03°31'41''S 78°25'33''W, 950 m, 2 Nov 2004, *H. van der Werff 19172* (LOJA, QCNE). Taisha; Centro Shuar Wisui; Summit area of Cerro Wisui; East of Río Macuma., 02°05'25"S 77°45'57"W, 1360 m, 24 Jun 2007, *D. Neill 15673* (QCNE). Cantón: Limón-Indanza; Cordillera del Condor; Trail from the Comunidad Warints to camp #1 towards crest of Cordillera del Condor., 03°13'58"S 78°15'11" W, 830-1200 m, 11 Dic 2002, *J.L. Clark 6911* (QCNE). Cantón San Carlos; Cuenca del río Coangos; a una hora del centro shuar Banderas; Margen del río Tsuirin., 03°12'S 78°25'W, 1000 m, 19 Oct 1999, *J.C. Ronquillo 974* (QCNE). Cordillera del Condor; Cumbre del Cerro Chikichiki Naint a 4 km

al sur este del Centro Shuar Warints., 03°10'13"S 78°14'33"W, 1220 m, 9 Oct 2002, G. Toasa 8948 (QCNE). **Napo:** Cantón: Tena; Parroquia: Talag; Comunidad Cando; North of Río Jatunyacu., 01°04'45``S 77°56'29``W, 540 m, 21 Dec 2000, J.L. Clark 5673 (QCA, QCNE). Archidona; Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras, Cordillera de Galeras., 00°53' S 77°33'W, 1450 m, 25 Abr 1996, D. Neill 10595 (QCNE). 00°51' S 77°31'W, 1600 m, 6 Abr 1996, D. Neill 10566 (QCNE) Cantón Archidona; Parroquia: Catundo; Parque Nacional Sumaco Galeras., 00°49'56" S 77°31'41" W, 1500-1700 m, 26 Feb 2003, J.L. Clark 7269 (QCNE). Cantón: Archidona; Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras; Cordillera de Galeras., 00°51'S 77°31``W, 1400 m, 5 Mar 2003, H. Vargas 4175 (QCNE). Cantón: Archidona; Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras; Cumbre de la Cordillera de Galeras., 00°50'09"S 77°31'58"W, 1690 m, 5 Marz 2003, H. Huaylla 844 (QCNE). Cantón: Archidona; Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras; Cumbre de la Cordillera de Galeras., 00°53'S 77°33'W, 1400 m, 24 Abr 1996, E. Freire 520 (QCNE).

Notas: *S. elegans* ha sido objeto de debate debido a su notable variabilidad morfológica, especialmente en cuanto al tamaño de la lámina, el número de divisiones dicotómicas y el patrón de venación, así como en la cantidad de esporangióforos presentes en los individuos (León et al., 2005; Øllgaard, 2001). Estas diferencias morfológicas observadas entre ejemplares han planteado interrogantes sobre si tales variaciones corresponden a diferencias genéticas significativas dentro de la especie o si son simplemente respuestas fenotípicas al entorno.

Dado este contexto, resulta urgente la realización de estudios moleculares que permitan evaluar la diversidad genética entre poblaciones y determinar si existen suficientes evidencias para reconocer subespecies, variedades, o incluso proponer una nueva especie. Alternativamente, estos análisis podrían confirmar que la variabilidad se debe únicamente a la plasticidad fenotípica en respuesta a factores ambientales como

el tipo de suelo, la humedad o la disponibilidad de luz. Este enfoque contribuiría a una mejor comprensión de la evolución y delimitación taxonómica de esta especie.

Schizaea pusilla Pursh, Fl. Am. sept. 2: 657 (1814).

TIPO: *Microschizaea pusilla* (Pursh) C.F. Reed, Bol. Soc. Brot. , sér. 2, 21: 135 (1947).



Figura 5. Espécimen de *Schizaea pusilla* (Foto: Missouri Botanical Garden).

Desde un rizoma delgado emergen pecíolos muy estrechos, aplanados y subteretes en la base, que sostienen hojas estériles simples, lineares y filiformes de 1 a 5 cm de largo, erectas y de color verde muy tenue, mientras que las hojas fértiles culminan en un esporangio pinatífido terminal sostenido por un esporangióforo ligeramente foliáceo, plegado longitudinalmente, de 0,3 a 0,6 cm de largo, con 6 a 8 pares de segmentos lineares, rectos en la madurez, de color anaranjado oscuro a marrón rojizo, cubiertos por numerosos pelos flexibles en los márgenes y entre esporangios, dispuestos en grupos de 5 a 7 a cada lado de la vena central.

Distribución, hábitat y ecología: En Ecuador, *Schizaea pusilla* ha sido registrada una sola vez, es una colección realizada por Alwyn Gentry en 1993. El ejemplar fue recolectado en la provincia de Morona Santiago, específicamente en la región fronteriza con Perú, en la Cordillera del Cóndor. Esta área se caracteriza por la presencia de suelos ácidos, rocosos y arenosos, condiciones edáficas que coinciden con el hábitat típico de esta especie en otras partes de su rango de distribución. La particularidad ecológica de esta zona, unida a la limitada cantidad de registros, resalta la necesidad de una mayor atención científica y conservación en este ecosistema.



Figura 6. Distribución de *Schizaea pusilla* en el Ecuador.

Estado de conservación: A nivel global, *S. pusilla* ha sido clasificada por la UICN como especie de Preocupación Menor (LC), principalmente debido a las poblaciones estables registradas en América del Norte (Smith, 2016). Sin embargo, esta categoría no refleja adecuadamente la situación en Sudamérica, donde los registros son extremadamente escasos: hasta el momento, solo se ha documentado un espécimen en Ecuador y otro en Perú. En este contexto, se hace urgente reevaluar el estado de conservación de la especie en la región andino-amazónica, especialmente considerando que las amenazas actuales, como el cambio climático y la expansión de la minería ilegal, están alterando aceleradamente los suelos frágiles de la Cordillera del Cóndor. La falta de información y la singularidad del registro ecuatoriano evidencian la necesidad de realizar más estudios de campo y monitoreos sistemáticos, que permitan determinar la presencia real de poblaciones viables y definir estrategias efectivas de conservación.

Especímenes examinados: **Morona Santiago:** Campamento Achupalla, Cordillera del Condor, 15 km east of Gualaquiza, tepui-like bromeliad sward with scattered trees. 03°27`S 78°22`W, 2100 m, 22 Jul 1993, A. Gentry 80329 (MO, QCNE).

Notas: El único ejemplar de *Schizaea pusilla* registrado en Ecuador fue identificado por el botánico R. Moran en 1995, basándose en una recolección previa realizada por A. Gentry en la Cordillera del Cóndor, Morona Santiago. Esta determinación concuerda en gran medida con la descripción morfológica presentada por León et al. (2005); sin embargo, se observan algunas diferencias notables, principalmente en el tamaño y grosor de las estructuras, en comparación con las poblaciones conocidas de Estados Unidos.

Dada la escasez de información y los pocos registros disponibles en América del Sur, se vuelve imprescindible realizar estudios moleculares comparativos entre las

poblaciones norteamericanas y sudamericanas. Solo a través de estas investigaciones genéticas será posible determinar si las variaciones observadas corresponden a diferencias intraespecíficas, que justificarían la designación de subespecies, o si, por el contrario, se trata de especies distintas no descritas formalmente hasta ahora.

***Schizaea poeppigiana* J.W.Sturm**, Fl. Bras. 1(2): 181 (1859)

TIPO *Lophidium poeppigianum* Underw., N. Amer. Fl. 16(1): 38 (1909)

Schizaea occidentalis Gris., Cat. Pl. Cub. : 273 (1866).

Schizaea dichotoma Kunze, Linnaea 9: 19 (1834)



Figura 7. Habitat de *Schizaea poeppigiana*. Izquierda: fronda fértil. Derecha: Fronda vegetativa. *Á.J. Pérez et al. 7756 (QCA)*. Foto por *Á.J. Pérez*.

Rizomas compactos con tricomas café rojizos de 5–7 cm, pecíolos de 8–40 cm de largo y 0,5–1,5 mm de ancho, láminas de 13–50 cm dimórficas, con frondas estériles en forma de abanico, angostas (0,5–2 mm), dicotómicamente bifurcadas 5–6 veces y con pelos rígidos en la parte distal, mientras que las frondas fértiles, mayores, se bifurcan 3–4 veces en segmentos lineares que terminan en esporangióforos de 1–2 cm, con 12–25 pares de segmentos curvados, de color marrón claro a opaco, que contienen esporangios dispuestos en 15–25 por lado y pelos flexibles entre ellos.

Distribución, hábitat y ecología: *Schizaea poeppigiana* ha sido registrada en la provincia de Morona Santiago, específicamente dentro del Parque Nacional Sangay, una de las áreas protegidas más extensas del Ecuador (Figura 8). El ejemplar fue recolectado en el sector de las lagunas de Sardinayacu, en un sendero que bordea el río Upano. Esta especie crece en turberas inundadas dominadas por *Sphagnum*, lo que sugiere una preferencia por ambientes altamente húmedos, ácidos y con suelos orgánicos pobres en nutrientes (León, 2005). Las condiciones particulares de este ecosistema, como la constante saturación de agua y la acumulación de materia orgánica, favorecen el desarrollo de especies especializadas como *S. poeppigiana*.



Figura 8. Distribución de *Schizaea poeppigiana* en el Ecuador.

Estado de conservación: Actualmente, *S. poeppigiana* no ha sido evaluada en ninguna categoría oficial de conservación a nivel nacional ni internacional. Dado que únicamente se ha registrado un espécimen en Ecuador, se recomienda llevar a cabo investigaciones adicionales para determinar el tamaño poblacional, la estructura y la distribución real de la especie, lo cual permitirá una mejor estimación de su estado de amenaza. No obstante, el hecho de que el único registro provenga de una zona

protegida como el Parque Nacional Sangay proporciona, por ahora, cierta garantía sobre la estabilidad de su hábitat en esa localidad.

Especímenes examinados: **Morona Santiago:** Parque Nacional Sangay, Lagunas de Sardinayacu. Sendero del Río Upano hasta el refugio 1, 02°05'54``S 78°09'19``W, 1250 - 1350 m, 15 Ene 2015, *Á.J. Pérez et al.* 7756 (QCA).

Notas: La identificación de *S. poeppigiana* puede realizarse con relativa facilidad debido a su fronda dimórfica, donde la lámina fértil es claramente más corta que la lámina estéril, un rasgo distintivo dentro del género *Schizaea*. En la Flora del Ecuador (Ollgard, 2001), se había reportado inicialmente un espécimen recolectado por Bohlin et al.; sin embargo, durante la presente revisión no se encontró dicho ejemplar en el herbario QCA. Por lo tanto, se utilizó el espécimen recolectado por Á. J. Pérez en 2015 como referencia para esta revisión taxonómica y ecológica.

***Actinostachys pennula*. (Sw.) Hook.**

TIPO: *Schizaea pennula* Sw. Synopsis. Filicum 150, 379 (1806). Syn. Fil. : 150, 379 (1806).

Actinostachys germanii Fée, Mém. Foug., 11. Hist. Foug. Antil. 123 (tab. 29, fig. 3) (1866).

Schizaea germanii (Fée) Prantl, Unters. Morph. Gefasskrypt. 2: 132. (1881).



Figura 9. Espécimen de *Actinostachys pennula* (Foto: QCA).

Presenta un tallo corto y tuberoso cubierto de tricomas marrón rojizos, con frondas agrupadas, erectas y dimorfas de 5 a 35 cm de largo; su pecíolo triangular mide alrededor de 1 cm de largo por 0,1 cm de ancho, y sostiene una lámina simple, entera, lineal, de superficie lisa y sección transversal triangular que termina en un ápice agudo, mientras que los esporangióforos, formados por 6 a 10 (hasta 14) segmentos lineales de bordes lisos y entre 1 y 4 cm de largo, presentan tricomas marrón claro ligeramente curvados en su parte inferior, entre esporangios dispuestos en 2 a 4 filas a cada lado de la vena central.

Distribución, hábitat y ecología: *Actinostachys pennula* fue mencionada por primera vez para Ecuador en el tratamiento de la Flora of Ecuador (Øllgaard, 2001), bajo la suposición de que podría hallarse en el país debido a su presencia en países vecinos. Sin embargo, hasta esa fecha no existían colecciones que confirmaran su existencia en territorio ecuatoriano. Esta situación cambió en julio de 2023, cuando Á.J. Pérez documentó por primera vez la especie en Ecuador, durante una expedición al río Lagartococha, en la zona de igapó de la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, muy cerca de la frontera con Perú (Figura 10).



Figura 10. Distribución de *Actinostachys pennula* en el Ecuador.

El ejemplar fue hallado en un hábitat caracterizado por una densa capa de hojarasca y materia orgánica en descomposición, bajo un dosel cerrado que proporciona una sombra constante y alta humedad. Este ambiente coincide con la descripción realizada por Bierhorst (1968) sobre el nicho ecológico de los gametofitos de *Actinostachys*, los cuales se desarrollan en suelos pobres y sombreados, generalmente en asociación micotrófica. En ecosistemas amazónicos como este, donde la vegetación herbácea se desarrolla en el estrato más bajo, es común que las especies dependan de relaciones micoheterotróficas en su fase gametofítica, lo que facilita su establecimiento en condiciones de escasa luz y disponibilidad limitada de nutrientes.

Este nuevo registro en Ecuador amplía la distribución conocida de *A. pennula* en América Latina, sumándose a las colecciones documentadas en Venezuela, Colombia, Perú, Brasil, Bolivia y, más recientemente, Argentina.

Estado de conservación: Según NatureServe, *A. pennula* se encuentra clasificada bajo la categoría G5 (segura a nivel global), debido a su amplia distribución en varios países. No obstante, su situación en Ecuador es distinta, ya que hasta el momento solo se ha documentado un único registro, lo que subraya su rareza local. El hallazgo se realizó en una isla flotante de hojarasca dentro del ecosistema de igapó, un tipo de hábitat muy específico y sensible a las perturbaciones, lo que sugiere una posible vulnerabilidad local frente a amenazas ambientales.

Especímenes examinados: **Sucumbíos:** Río Lagartococha, entre la comunidad de Puerto Estrella y la Laguna de Garzacochoa, 00°31'21``S 75°14'29"W, 170 190 m, 25 Jul 2023, *Á.J. Pérez et al.* 12120 (QCA).

Notas: La colección ecuatoriana muestra diferencias notables con respecto a ejemplares de Brasil y Estados Unidos. Los individuos encontrados son más pequeños

y delgados, con rizomas menos compactos. Esta variación morfológica podría estar influenciada por las condiciones ambientales locales o podría indicar una diferenciación poblacional que amerita ser evaluada mediante estudios morfométricos y genéticos.



Figura 11. Hábitat de *Actynostachys pennula*. Arriba: Hábitat. Abajo: Cayado y esporangioforo. *Á.J. Pérez et al. 12120 (QCA)*. Foto de *Á.J. Pérez*.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El análisis de la diversidad y conservación de la familia Schizaeaceae, representada en Ecuador por los géneros *Schizaea* y *Actinostachys*, destaca su relevancia ecológica y el papel crucial que desempeñan en los ecosistemas donde habitan. *Schizaea* registra tres especies (*S. elegans*, *S. pusilla* y *S. poeppigiana*), mientras que se confirma la presencia de *Actinostachys pennula* para el país.

Estas especies, aunque poco conocidas, poseen adaptaciones morfológicas y ecológicas únicas que les permiten prosperar en hábitats específicos como bosques húmedos y lluviosos tropicales. Sin embargo, enfrentan amenazas significativas debido a la pérdida de hábitat, el cambio climático y la falta de estudios detallados. La reciente identificación de nuevas poblaciones subraya el potencial de descubrir más riqueza biológica en áreas inexploradas del país, reafirmando la importancia de proteger estas especies como parte integral de la biodiversidad ecuatoriana y de los servicios ecosistémicos que sostienen.

Para garantizar la conservación de las especies de Schizaeaceae en Ecuador, es crucial implementar estrategias integrales que incluyan la investigación científica detallada sobre su taxonomía, distribución y ecología. Se recomienda fortalecer las áreas protegidas existentes, crear corredores biológicos y monitorear continuamente las poblaciones en sus hábitats naturales. Asimismo, es fundamental promover la educación ambiental y la participación activa de las comunidades locales para fomentar la valoración y protección de estas especies. Finalmente, integrar a *Schizaea* y *Actinostachys* en los planes de conservación nacionales permitirá priorizar su protección y asegurar su supervivencia frente a las crecientes amenazas ambientales.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, O. R. (2018). Ecophysiology and adaptability of terrestrial ferns: perspectives in a changing global climate. *Ferns: ecology, importance to humans and threats*, 1-55.
- Bierhorst, D. W. (1968). Observations on *Schizaea* and *Actinostachys* spp., including *A. oligostachys*, *sp. nov.* *Am. J. Bot.* 55, 87–108. doi: 10.2307/2440497
- Bierhorst, D.W. 1975. Gametophytes and embryos of *Actinostachys pennula*, *A. wagneri*, and *Schizaea elegans*, with notes on other species. *Am. J. Bot.* 62: 319–335. doi:10.2307/2442086.
- Casarino, J. E., Mynssen, C. M., & Messias, M. C. T. B. (2009). Schizaeales no Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, 32, 737-748.
- Curatola Fernández, G. F., Obermeier, W. A., Gerique, A., López Sandoval, M. F., Lehnert, L. W., Thies, B., & Bendix, J. (2015). Land Cover Change in the Andes of Southern Ecuador—Patterns and Drivers. *Remote Sensing*, 7(3), 2509-2542. <https://doi.org/10.3390/rs70302509>
- Ferreira, J. L., Melo, E. D., & Nonato, F. R. (2012). Schizaeales da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Rodriguésia*, 63, 451-461.
- Giacosa, J. R. (2024). Spore morphology of *Schizaea* species (Schizaeaceae) from America. *Review Of Palaeobotany And Palynology*, 326, 105127. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2024.105127>
- Graham, S. W., Lam, V. K. Y., y Merckx, V. S. F. T. (2017). Plastomes on the edge: the evolutionary breakdown of mycoheterotroph plastid genomes. *New Phytol.* 214, 48–55. doi: 10.1111/nph.14398
- Huamantupa, I., H. & Neill, D. A. (2018). *Vochysia condorensis* (Vochysiaceae), a new species from the Cordillera del Cóndor, Ecuador. *Phytotaxa*, 340(1), 79–79. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.340.1.6>

- Huang, C. H., Qi, X., Chen, D., Qi, J., & Ma, H. (2020). Recurrent genome duplication events likely contributed to both the ancient and recent rise of ferns. *Journal of integrative plant biology*, 62(4), 433–455. <https://doi.org/10.1111/jipb.12877>
- Jørgensen, P. M., & León-Yáñez, S. (1999). Catalogue of the vascular plants of Ecuador (Vol. 75). <http://ci.nii.ac.jp/ncid/BA55372642>
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. (2015). *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Sunderland, Massachusetts USA: Sinauer Associates.
- Ke, B., Wang, G., Labiak, P. H., Rouhan, G., Chen, C., Shepherd, L. D., Ohlsen, D. J., Renner, M. A. M., Karol, K. G., Li, F., & Kuo, L. (2022). Systematics and Plastome Evolution in Schizaeaceae. *Frontiers In Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.885501>
- Kiss, J. Z. (1994). Negative phototropism in young gametophytes of the fern *Schizaea pusilla*. *Plant, Cell & Environment*, 17(12), 1339-1343. doi: 10.1111/j.1365-3040.1994.tb00536.x
- Kramer, K.U., 1990. Schizaeaceae. In: Kramer, K.U., Green, P.S. (Eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants vol. I. Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer, Berlin, pp. 258-263.
- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J., & Barthlott, W. (2010). Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography*, 33(2), 408–419. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06434.x>
- Lamont, E. E. (1998). Status of *Schizaea pusilla* in New York, with Notes on Some Early Collections. *American Fern Journal*, 88(4), 158. <https://doi.org/10.2307/1547768>
- León, B., Beltrán, H., & Fine, P. (2025). Sobre el género *Schizaea* (Schizaeaceae) en el Perú. *Revista Peruana de Biología*, 12(1), 97–102. http://www.scielo.org.pe/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1727-99332005000100008

- Maarten J. M. Christenhusz, & Chase, M. W. (2014). Trends and concepts in fern classification. *Annals of Botany*, 113(4), 571–594. <https://doi.org/10.1093/aob/mct299>
- Marquez, G. J., & Keller, H. A. (2018). Primer registro del género *Actinostachys* (Schizaeaceae) para Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 53(3), 1-10.
- Molino, S., Zapata, J. N., Heal, D., & Testo, W. L. (2025). *Parablechnum shuariorum* (Blechnaceae), a new fern species from the Cordillera del Cóndor. *Brittonia*, 77(1), 33–39. <https://doi.org/10.1007/s12228-024-09823-w>
- Moran, R. C. (2022). *American Genera of Ferns and Lycophytes: A Guide for Students*. Robbin C. Moran.
- Muñoz, J., Felicísimo A. M., Cabezas, F., Burgaz, A. R., & Martínez I. (2004). Wind as a Long-Distance Dispersal Vehicle in the Southern Hemisphere. *Science*, 304(5674), 1144–1147. <https://doi.org/10.1126/science.1095210>
- Noguera, N. H., Lima, C., Paula, A., Reguengo, L. M., & Roberto. (2024). Emerging berries from the Brazilian Amazon and Atlantic Forest biomes: new sources of bioactive compounds with potential health benefits. *Food & Function*, 15(11), 5752–5784. <https://doi.org/10.1039/d4fo00182f>
- Neill, D. A., & Asanza, M. (2012). *Lozania nunkui* (Lacistemataceae), a New Species from the Sandstone Plateaus of the Cordillera del Cóndor in Ecuador and Peru. *Novon a Journal for Botanical Nomenclature*, 22(2), 207–211. <https://doi.org/10.3417/2009021>
- Øllgaard, B. (2001). Schizaeaceae. 66: 83–104. In G.W. Harling & L. Andersson (eds.) *Fl. Ecuador*. University of Göteborg, Göteborg.
- POWO. (2019). *Schizaea* Sm. | Plants of the World Online | Kew Science. Plants of the World Online. <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:331115-2>

- PPG I (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54, 563–603. doi: 10.1111/jse.12229
- 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(10), 1582-1598. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1582>
- PteridoPortal. 2025. <https://pteridoportal.org/portal/index.php>. Accessed on June 22.
- Ramos Giacosa, J. P. (2024). Spore morphology of *Schizaea* species (Schizaeaceae) from America. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 326, 105127–105127. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2024.105127>
- Santiago, A. C. P., & Barros, I. C. L. (2003). Pteridoflora do Refúgio Ecológico Charles Darwin (Igarassu, Pernambuco, Brasil). *Acta Botanica Brasilica*, 17, 597-604.
- Santos-Silva, D. D., Gomes, G. D. S., Silva, G. D., Oliveira, R. F., Martins, P. R. P., Sousa, D. D., Araújo, M. F., & Conceição, G. M. (2019). New occurrences of Schizaeaceae for the Maranhão and Brazilian Cerrado. *International Journal of Development Research*, 9(4), 26857-26862.
- Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K. M., Cranfill, R., Magallón, S., & Lupia, R. (2004). Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*, 428(6982), 553-557. <https://doi.org/10.1038/nature02361>
- Sharpe, J. M., Mehlreter, K., & Walker, L. R. (2010). Ecological importance of ferns. En Cambridge University Press eBooks (pp. 1-21). <https://doi.org/10.1017/cbo9780511844898.002>
- Skog, J. E., Zimmer, E. A., & Mickel, J. T. (2002). Additional Support for Two Subgenera of *Anemia* (Schizaeaceae) from Data for the Chloroplast Intergenic Spacer Region trnL-F and Morphology. *American Fern Journal*, 92(2), 119. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2002\)092](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2002)092)
- Smith, A. R. (1972). Comparison of Fern and Flowering Plant Distributions with Some Evolutionary Interpretations for Ferns. *Biotropica*, 4(1), 4. doi:10.2307/2989639

- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., and Wolf, P. G. (2006). A classification for extant ferns. *Taxon* 55, 705–731. doi: 10.2307/25065646
- Smith, K. (2016). *Schizaea pusilla*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T64324421A66909833.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T64324421A66909833.en>
- Swain, S. S., Nayak, S., Mishra, S., Madhusmita Ghana, & Dash, D. (2025). Exploring the plant growth promoting attributes of pteridophyte-associated microbiome for agricultural sustainability. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 31(2), 211–232. <https://doi.org/10.1007/s12298-025-01553-x>
- Swatzell, L. J., Powell, M. J., & Kiss, J. Z. (1996). The Relationship of Endophytic Fungi to the Gametophyte of the Fern *Schizaea pusilla*. *International Journal of Plant Sciences*, 157(1), 53–62. <https://doi.org/10.1086/297320>
- Testo, W., & Sundue, M. (2016). A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Molecular Phylogenetics And Evolution*, 105, 200-211. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.09.003>
- Tryon, R. M., & Tryon, A. F. (1982). *Schizaeaceae. Ferns and Allied Plants*. New York, NY: Springer, 58–83. doi:10.1007/978-1-4613-8162-4_5
- Watkins, J. E., & Cardelús, C. L. (2012). Ferns in an Angiosperm World: Cretaceous Radiation into the Epiphytic Niche and Diversification on the Forest Floor. *International Journal of Plant Sciences*, 173(6), 695–710. <https://doi.org/10.1086/665974>
- Wikström, N., Kenrick, P., y Vogel, J. C. (2002). *Schizaeaceae: a phylogenetic approach*. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 119, 35–50. doi: 10.1016/S0034-6667(01)00128-2
- Woodmansee, S. W., & Sadle, J. L. (2005). New occurrences of *Schizaea pennula* Sw. in Florida. *American Fern Journal*, 95(2), 84-85.

Wu, G., Ye, Q., Liu, H., Schneider, H., Sundue, M., Song, J., Wang, H., & Qiu, Z. (2025).

Shaded habitats drive higher rates of fern diversification. *Journal of Ecology*.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.70026>