

## Pteridofitas: helechos y licófitos de *El mundo vegetal de los Andes peruanos* en el contexto actual

### Pteridophytes: Ferns and lycophytes of the *mundo vegetal de los Andes peruanos* in the current context

Blanca León \* 1, 2

<https://orcid.org/0000-0001-6307-8639>  
leon@austin.utexas.edu

Margoth Acuña-Tarazona <sup>3</sup>

<https://orcid.org/0000-0002-3357-5025>  
mareli.laura@gmail.com

Leopoldo Franco Mellado <sup>1</sup>

<https://orcid.org/0000-0001-8160-8509>  
mellado.n@gmail.com

#### \*Corresponding author

1 Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Museo de Historia Natural, Lima, Perú.

2 Department of Geography and the Environment, University of Texas at Austin, USA.

3 Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, Mexico

#### Citación

León B, Acuña-Tarazona M, Mellado LF. 2022. Pteridofitas: Helechos y licófitos de El mundo vegetal de los Andes peruanos en el contexto actual. *Revista peruana de biología* 29(3): eXXXXXX 001- 020 (Agosto 2022). doi: <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v29i3.XXXX>

Presentado: 27/02/2022

Aceptado: 10/07/2022

Publicado online: 30/08/2022

Editor: Leonardo Romero

#### Resumen

Los helechos y licófitos mencionados en *El mundo Vegetal de los Andes peruanos* de Weberbauer brindan una breve información de su riqueza y sustento a las observaciones ambientales para cada categoría de su esquema fitogeográfico del Perú. Este estudio actualiza tanto el concepto y características de los pteridofitos mencionados en el capítulo Unidades Sistemáticas, como la nomenclatura de los 126 nombres de los taxones mencionados en la obra. Además, se ofrece una breve historia del estudio del grupo en el Perú, para proveer el contexto de la inclusión de estas plantas por Weberbauer. Y se mencionan las colecciones que Weberbauer realizara del grupo y, en particular, las citadas como ejemplos. Se ofrece un perfil de las tareas por realizar para completar la labor biogeográfica iniciada por Weberbauer.

#### Abstract

Ferns and lycophytes were mentioned by Weberbauer in his *El mundo Vegetal de los Andes peruanos* to provide a hint of the richness of the group and to support his natural history observations for each category of his phytogeographic description of Peru. This contribution updates concepts and features of these plants as discussed in the chapter on "Systematic Units" and updates the 126 names of taxa cited in his book. To this end, we provide a brief history of the development of Peru's pteridoflora studies in the context of Weberbauer's work. We also document Weberbauer's pteridophyte collections linked to the verification of the taxa of his examples. A framework for future research is provided to complete the biogeographic endeavor that begun with his work and highlights the need to relocate his plant collections as witnesses of his legacy.

#### Palabras claves:

Historia botánica; helechos; licófitos; Perú; flora neotropical.

#### Keywords:

Botanical history; ferns; lycophytes; Peru; Neotropical flora.

## Introducción

Los helechos y licófitos son elementos importantes de la vegetación peruana. Weberbauer, agudo observador del paisaje en su conjunto, los incorporó en "Pteridofitas" como parte de las unidades sistemáticas predominantes. Las especies de este grupo presentan un ciclo de vida complejo en el que resalta la fase esporofítica con varias formas biológicas, habitan una amplia variedad de ambientes que difieren en sus condiciones biofísicas asociadas a altitud, exposición, y diferencias en humedad y precipitación. Así, los helechos y licófitos se distribuyen en ecosistemas áridos y alpinos con condiciones extremas de alta radiación, vientos fuertes y variación diaria de temperaturas. También crecen, principalmente, en los bosques montanos con condiciones de elevada humedad, alta heterogeneidad ambiental y precipitaciones continuas.

Weberbauer usó la información taxonómica y de distribución sobre estas plantas como características resalantes del paisaje, es así como en su obra (Weberbauer 1945), los términos y nombres para referirse a helechos o pteridofitos son mencionados 398 veces. Por ello, el propósito de este trabajo es presentar una actualización taxonómica de los nombres y asociarlos a las colecciones botánicas de Weberbauer, lo cual servirá como apoyo a la verificación de los taxones citados y como ejemplos de los componentes de la flora en el sistema de clasificación de la vegetación peruana. Por tanto, aquí se mencionan los helechos y licófitos citados en la obra de Weberbauer tanto en un contexto histórico como en el desarrollo del conocimiento florístico del grupo, así como las perspectivas de estudios ecológicos y sistemáticos de estas plantas relevantes a la pteridoflora del Perú. Por otro lado, el uso biogeográfico de los pteridofitos por parte de Weberbauer está vinculado con el desarrollo del conocimiento de estas plantas para la flora peruana en relación con su riqueza, diversidad y distribución, seleccionando ejemplos de cinco de las familias más diversas de la flora peruana: Dryopteridaceae, Hymenophyllaceae, Lycopodiaceae, Polypodiaceae y Pteridaceae las que destacan también en las citas y ejemplos de su libro.

## Material y métodos

Se empleó el término pteridofito en lugar de "pteridófitos" o "pteridófitas". Se compilaron los nombres indicados en el índice del libro, *El mundo vegetal de los Andes peruanos* (EMVAP), en una base de datos Excel incluyendo la paginación por cada taxón. Adicionalmente, se emplearon los registros de ejemplares recolectados por Weberbauer, los que fueron incluidos en una base de datos elaborada por B. León. Los registros de esta base de datos incluyen los números de colecta de ejemplares en diversos herbarios (B, BM, F, G, GH, MOL, y USM, siglas de acuerdo con el *Index Herbariorum*) y los incluidos en la literatura revisada; esta base de datos contiene el estatus nomenclatural, procedencia geográfica, año de recolección, rango altitudinal, herbario(s) depositado(-s) y citas vinculadas a cada ejemplar. Se examinaron, además, las notas escritas por Weberbauer depositadas en los archivos del *Field Museum Chicago* y de la Institu-

ción Smithsonian, así como las copias de algunas hojas de sus cuadernos de campo facilitadas por el Dr. Gregor Wolff del Instituto Ibero-Americano de Berlín, Alemania.

La actualización nomenclatural del grupo se realizó consultando los índices nomenclaturales disponibles, tratamientos taxonómicos recientes y las bases de datos en línea tanto de colecciones de herbario como nomenclaturales. Para los casos de los ejemplares citados por Weberbauer y disponibles para su consulta se registró el nombre correcto y no automáticamente el equivalente nomenclatural del taxón citado. También, se emplearon las categorías del sistema fitogeográfico de Weberbauer para informar sobre el taxón y el nombre aceptado a ser adoptado.

### Perspectiva histórica de las colecciones de pteridofitos

El concepto del grupo que usó Weberbauer (1945) proviene de la escuela taxonómica alemana de Friedrich Ludwig E. Diels (1902). El sistema de clasificación de Diels reconoció a los licófitos y helechos como partes de un mismo linaje evolutivo y como integrantes de una misma categoría taxonómica, la sub-División Pteridophyta (ver Tryon 1952). En este sistema la mayoría de los miembros de los helechos verdaderos quedaron agrupados en 10 familias en el Orden Leptosporangiales.

El índice del libro complementó la citación de los pteridofitos mencionados en el texto principal al proveer las familias botánicas bajo el sistema de clasificación de Diels. Este índice incluye 126 nombres específicos que representan 12 familias y 36 géneros de ese sistema.

Weberbauer probablemente recolectó cerca de 200 ejemplares de pteridofitos, los que representan menos del 2% del total de recolectados. La mayoría (68%) de las colecciones conocidas de pteridofitos de Weberbauer está depositada en herbarios fuera del Perú, con algunos ejemplares probablemente destruidos durante la Segunda Guerra Mundial; solamente 97 ejemplares se encuentran salvaguardados en dos herbarios peruanos, 40 en el MOL y 57 en el USM de San Marcos. Del total de ejemplares que recolectó, solo 15 fueron mencionados en su obra vinculados a un número de su recolecta (Tabla 1). Los ejemplares depositados en el Perú llevan etiquetas con los nombres científicos que recibiera de especialistas de Europa. Los ejemplares citados fueron recolectados entre 1902 y 1928. De acuerdo con las notas y copias de parte de los cuadernos de colecta de Weberbauer se conoce que priorizó la anotación de los géneros y rara vez señaló la familia, con la excepción de las familias Hymenophyllaceae y Cyatheaceae, tal vez por su hábito conspicuo. En cambio, para géneros de la familia Polypodiaceae en el sentido de Diels por lo general se limitó a escribir en alemán "*Farne*", es decir helecho.

La mayoría de ejemplares de pteridofitos recolectados por Weberbauer durante su primer periodo de estancia en el Perú fueron determinados por pteridólogos alemanes contemporáneos, como Georg Hieronymus (1846 – 1921) y Friedrich Ludwig E. Diels (1874 – 1945) en el herbario de Berlín. Otros pteridólogos vinculados al

**Tabla 1.** Ejemplares recolectados por A. Weberbauer y citados en *El mundo vegetal de los Andes peruanos*. Orden de acuerdo con la paginación en la obra; en letra negrilla los herbarios peruanos. Abreviaciones: Dept.: departamento; AY: Ayacucho, CA: Cajamarca, HU: Huánuco, JU: Junín, PI: Piura, PU: Puno; vel aff. (o afin); “?” =duda.

Página	Nombre citado	Número de colección	Nombre válido	Herbarios	Dept.	Localidad	Vínculo geográfico exacto
399	<i>Isoetes</i> sp.	7500	<i>Isoetes lechleri</i> Mett.	F, NY, US	AY	Huanta, Mt. Razuhuilca. In a lake.	Si
400	<i>Lycopodium</i> sp	6626	<i>Phlegmariurus crassus</i> (Willd.) B. Øllg.	F, GH, <b>MOL</b>	JU	Jauja, Hacienda Runatullu	Si
400	<i>Jamesonia</i> sp.?	6629	<i>Jamesonia goudotii</i> (Hieron.) C. Chr.	F, <b>MOL, USM</b>	JU	Jauja, encima Hacienda Runatullu	Si
475	<i>Selaginella</i> sp.	4132	<i>Selaginella microphylla</i> (Kunth) Spring, vel aff.	B	CA	Prov. Hualgayoc, Santa Cruz	Si
478	<i>Cyathea</i> sp.	4074	<i>Cyathea patens</i> hort. ex Houlston & T. Moore vel aff.	<b>USM</b>	CA	Prov. Hualgayoc, Chugur	Si
516	<i>Lycopodium</i> sp.	6145	<i>Lycopodium vestitum</i> Poir.	F, GH, US	PI	Above Huancabamba	No
535	<i>Lycopodium engleri</i> Hieron. & Herter	3359	<i>Phlegmariurus engleri</i> (Hieron. & Herter) B. Øllg.	B, <b>MOL, US</b>	HU	Huamalies, Birgi südwestlich von Monzon; Moor, welches nebst Grassteppe	Si
536	<i>Alsophila weberbaueri</i> Diels, n. nudum	3389	<i>Cyathea frigida</i> (H. Karst.) Domin	<b>MOL, USM</b>	HU	SW of Monzón	Si
545	<i>Alsophila weberbaueri</i> Diels, n. nudum	2272	<i>Cyathea frigida</i> (H. Karst.) Domin	<b>MOL</b>	JU	Huacapistana	Si
554	<i>Gymnogramma elongata</i> Hook. & Grev.	6096	<i>Jamesonia cheilanthoides</i> X <i>Jamesonia</i> sp.	B, F, GH, US	PI	E of Huancabamba	No
570	<i>Cyathea</i> sp.	667		B?	PU	Sandia	Si
573	<i>Cyathea</i> sp.	1149		B?	PU	Sandia, tambo Yuncacoya	Si
612	<i>Cyathea</i> sp.	1223		B?	PU	Sandia, Chunchusmayo	Si
612	<i>Cyathea</i> sp.	1258		B?	PU	Sandia, Chunchusmayo	Si
612	<i>Cyathea</i> sp.	1266		B?	PU	Sandia, Chunchusmayo	Si

**Tabla 2.** Ejemplares de pteridófitos empleados como material tipo. Nombres con asterisco son los basónimos del nombre reconocido. En letras negrillas el herbario peruano.

Familia	Nombre original	Publicación original	Nombre reconocido	Ejemplar tipo (herbario)
Aspleniaceae	<i>Asplenium weberbaueri</i> Hieron.	Hedwigia 60: 210–211. 1918	<i>Asplenium serratum</i> L.	AW 1198 (B)
Isoetaceae	<i>Isoetes laevis</i> U. Weber	Hedwigia 63: 252. 1922	<i>Isoetes lechleri</i> Mett.	AW 2228 (B)
Isoetaceae	<i>Isoetes peruviana</i> U. Weber	Hedwigia 63: 246. 1922	<i>Isoetes lechleri</i> Mett	AW 3111 (B)
Lycopodiaceae	* <i>Lycopodium engleri</i> Hieron. & Herter	Bot. Jahrb. Syst. 43, Biebl. 98: 45. 1909 "Englerii"	<i>Phlegmariurus engleri</i> (Hieron. & Herter) B. Øllg.	AW 3359 (B, <b>MOL, US</b> )
Lycopodiaceae	* <i>Lycopodium pruinosum</i> Hieron. & Herter ex Herter	Bot. Jahrb. Syst. 43, Beibl. 98: 52. 1909	<i>Phlegmariurus pruinosus</i> (Hieron. & Herter ex Herter) B. Øllg.	AW 4410 (B, BONN, G, <b>MOL</b> )
Lycopodiaceae	* <i>Urostachys nesselii</i> Brause ex Nessel	Revista Sudamer. Bot. 6: 161. 1940	<i>Phlegmariurus nesselii</i> (Brause ex Nessel) B. Øllg.	AW 2222 (G, <b>MOL</b> )
Lycopodiaceae	<i>Urostachys pilgerianus</i> Nessel	Revista Sudamer. Bot. 6: 161, t. 9, f. 32. 1940	<i>Phlegmariurus crassus</i> (Willd.) B. Øllg.	AW 6626 (F, GH, <b>MOL</b> )

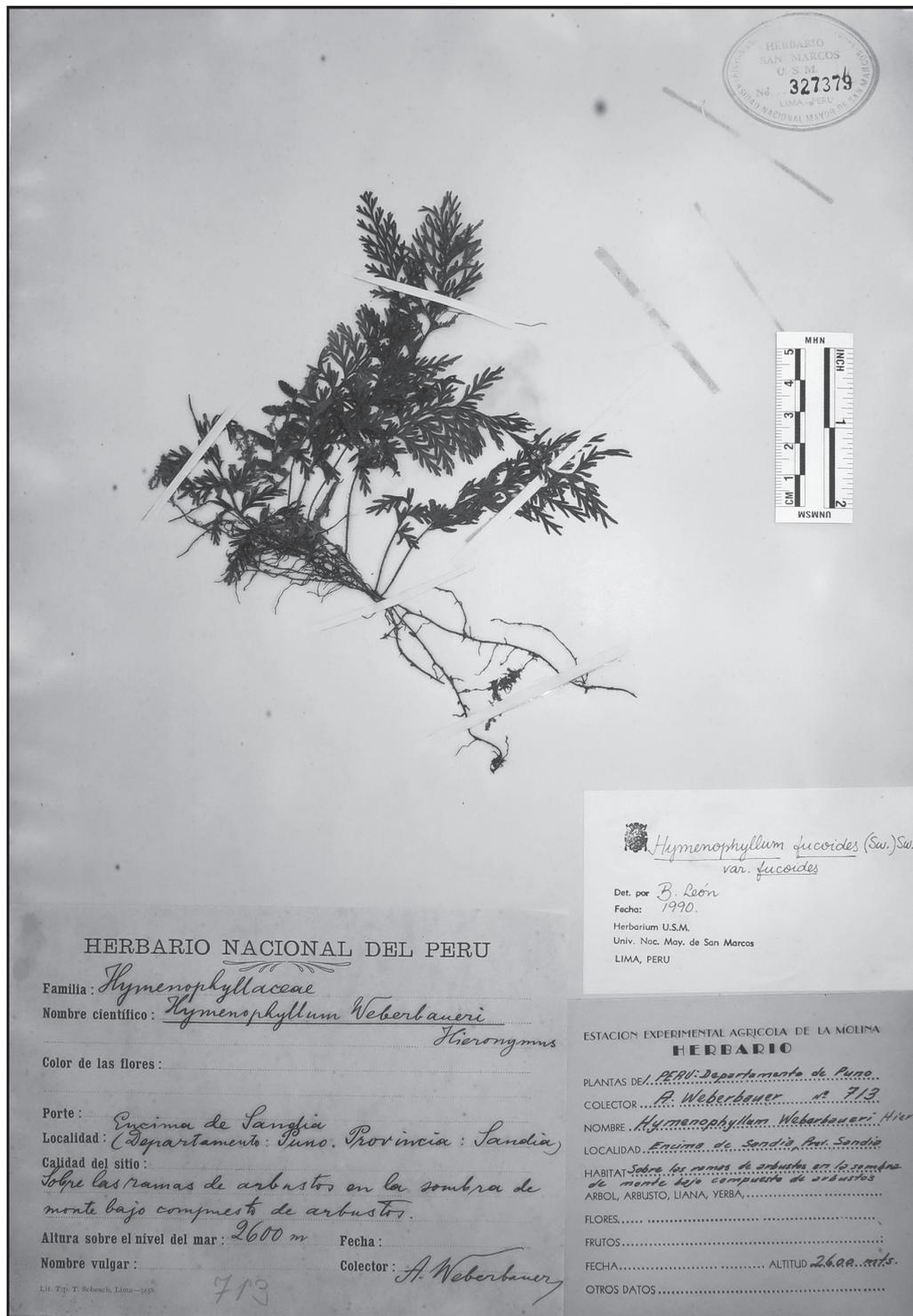
estudio taxonómico de familias y géneros emplearon ese material, como en el caso de Ulrich Weber para *Isoetes* y de Hermann Nessel (1877 – 1949) para las Lycopodiaceae. Weberbauer empleó los nombres de esas determinaciones botánicas en los ejemplos de los componentes de la vegetación, en unos pocos casos citando un par de especies no descritas, nombres que probablemente provengan de la correspondencia que mantuviera con Georg Hieronymus.

Siete ejemplares se emplearon para describir especies nuevas entre los años 1918 y 1940 (ver Tabla 2), un nombre adicional, *Selaginella weberbaueri* E.M. Knox, es

nulo de acuerdo con las reglas de nomenclatura y se la excluye de la Tabla 2. Otra exclusión es el nombre “*Hymenophyllum weberbaueri* Hieron.” que citó en la página 570 (Tabla 3), como ejemplo de los epífitos de la ceja de montaña en Puno, aunque sin referirse a alguna de sus colecciones. Sin embargo, un ejemplar en el herbario San Marcos-USM (ver Fig. 1) recolectado por él en Puno lleva ese nombre en la etiqueta, pero no hay evidencia que Hieronymus lo publicara. Por tanto, este nombre es considerado un nombre inédito, el ejemplar no tiene categoría de tipo y corresponde a una especie de amplia distribución, *Hymenophyllum fucooides* (Sw.) Sw.

**Tabla 3.** Cambios nomenclaturales a nivel de las familias y géneros en las citas de pteridófitos en *El mundo Vegetal de los Andes peruanos*. Con asterisco las ocho familias adicionales segregadas de Polyodiaceae del sistema de Diels. Con dos asteriscos, otras familias.

Género citado en Libro	Género(-s) válido(-s) en contexto de obra	Familias según PPG-I
<i>Adiantum</i>	<i>Adiantum</i>	Pteridaceae*
<i>Alsophila</i>	<i>Cyathea</i> y <i>Dicksonia</i>	Cyatheaceae y Dicksoniaceae
<i>Aneimia</i>	<i>Anemia</i>	Anemiaceae**
<i>Antrophyum</i>	<i>Polytaenium</i>	Pteridaceae
<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium</i>	Aspleniaceae*
<i>Azolla</i>	<i>Azolla</i>	Salviniaceae
<i>Blechnum</i>	<i>Blechnum</i> , <i>Lomaridium</i> , <i>Lomariocycas</i>	Blechnaceae*
<i>Ceropteris</i>	<i>Pityrogramma</i>	Pteridaceae
<i>Cyathea</i>	<i>Cyathea</i>	Cyatheaceae
<i>Cheilanthes</i>	<i>Cheilanthes</i> , <i>Gaga</i> , <i>Myriopteris</i>	Pteridaceae
<i>Dicksonia</i>	<i>Dicksonia</i>	Dicksoniaceae**
<i>Elaphoglossum</i>	<i>Elaphoglossum</i>	Dryopteridaceae*
<i>Equisetum</i>	<i>Equisetum</i>	Equisetaceae
<i>Gleichenia</i>	<i>Sticherus</i>	Gleicheniaceae
<i>Gymnogramme</i>	<i>Jamesonia</i>	Pteridaceae
<i>Histiopteris</i>	<i>Histiopteris</i>	Pteridaceae
<i>Hymenophyllum</i>	<i>Hymenophyllum</i>	Hymenophyllaceae
<i>Isoetes</i>	<i>Isoetes</i>	Isoetaceae
<i>Jamesonia</i>	<i>Jamesonia</i>	Pteridaceae
<i>Lycopodium</i>	<i>Diphasiastrum</i> , <i>Diphasium</i> , <i>Lycopodium</i> , <i>Phlegmariurus</i> , <i>Pseudolycopodiella</i>	Lycopodiaceae
<i>Nephrolepis</i>	<i>Nephrolepis</i>	Nephrolepidaceae*
<i>Nothochlaena</i>	<i>Cheilanthes</i> , <i>Notholaena</i>	Pteridaceae
<i>Ophioglossum</i>	<i>Ophioglossum</i>	Ophioglossaceae
<i>Pellaea</i>	<i>Argyrochosma</i> , <i>Pellaea</i>	Pteridaceae
<i>Polypodium</i>	<i>Alansmia</i> , <i>Campyloneurum</i> , <i>Cochlidium</i> , <i>Grammitis</i> , <i>Lellingeria</i> , <i>Melpomene</i> , <i>Microgramma</i> , <i>Niphidium</i> , <i>Pecluma</i> , <i>Pleopeltis</i> , <i>Serpocaulon</i>	Polypodiaceae
<i>Polystichum</i>	<i>Polystichum</i>	Dryopteridaceae
<i>Psilotum</i>	<i>Psilotum</i>	Psilotaceae
<i>Pteridium</i>	<i>Pteridium</i>	Dennstaedtiaceae*
<i>Saccoloma</i>	<i>Saccoloma</i>	Saccolomataceae*
<i>Schizaea</i>	<i>Actinostachys</i> , <i>Schizaea</i>	Schizaeaceae
<i>Selaginella</i>	<i>Selaginella</i>	Selaginellaceae
<i>Trichomanes</i>	<i>Abrodictyum</i> , <i>Polyphlebium</i> , <i>Trichomanes</i>	Hymenophyllaceae
<i>Trismeria</i>	<i>Pityrogramma</i>	Pteridaceae
<i>Vittaria</i>	<i>Vittaria</i>	Pteridaceae
<i>Woodsia</i>	<i>Woodsia</i>	Woodsiaceae*



**Figura 1.** Ejemplar de “*Hymenophyllum weberbaueri* Hieron.” del herbario San Marcos-USM recolectado en Puno por A. Weberbauer. No existe evidencia que Hieronymus haya publicado la descripción de la especie; por tanto, este nombre es considerado un nombre inédito, sin embargo, el ejemplar no tiene categoría de tipo y corresponde a *Hymenophyllum fucooides* (Sw.) Sw., una especie de amplia distribución.

A diferencia del alto número de tipos en sus colecciones de plantas con flores (León & Gonzáles, en prep.), el número de tipos entre sus ejemplares de pteridofitos fue reducido. Solo cinco de esos ejemplares tipo corresponden a isotipos depositados en el herbario peruano de La Molina-MOL. De ese material tipo, tres están vinculados a nombres de especies vigentes de la familia Lycopodiaceae, los otros cuatro nombres fueron llevados a sinonimia (Tabla 2).

### Helechos y licófitos

El desarrollo de la obra de Weberbauer ocurrió cuando la pteridología de inicios del siglo 20 ya había incorporado la discusión evolutiva de sus componentes y reconocía la polifilia del grupo sobre la base de la información morfológica (por ejemplo, Bower 1923). Sin embargo, la interpretación morfológica similar a la clasificación de Diels (1902), ubicada a las colas de caba-

llo (Equisetaceae) en la clase Equisetales aparte de los helechos, mientras los psilotos se asumían como afines a los licopodios en la clase Lycopodiales, suborden Psilotineae.

En las últimas dos décadas se han realizado avances destacados en la sistemática evolutiva de los licófitos y helechos, en particular, los vinculados a estudios con marcadores moleculares para probar y proponer afinidades supragenéricas (ver por ejemplo el trabajo pionero de Pryer et al. 1995, seguido por Pryer et al. 2001 y más recientemente el de Lehtonen & Cárdenas 2019). Probablemente los cambios mayores entre la clasificación de Diels y la vigente (PPG-I) sea la afinidad de las colas de caballo a los helechos, la confirmación de psilotos entre los helechos verdaderos y la redefinición de familias y géneros, en particular de la familia Polypodiaceae.

El impacto positivo de esos trabajos recientes es evidente en las propuestas de clasificación que integran morfología y datos moleculares (por ejemplo, Smith et al. 2006) y que facilitan entender la riqueza, diversidad y evolución de estos dos grandes linajes: licófitos y helechos en un marco de clasificación evolutiva (por ejemplo, PPG-I). Además, actualmente se cuenta con numerosas revisiones de familias y géneros en el neotrópico que permiten aclarar los límites taxonómicos y la riqueza de sus miembros. Por ejemplo, la revisión de los géneros neotropicales segregados de los helechos grammitidoides como *Lellingeria* (Labiak 2013) y *Melpomene* (Lehnert 2013), así como entre helechos arborescentes del género *Cyathea* (ver Lehnert 2009, 2012, 2014, 2016).

Probablemente los cambios radicales para los pteridofitos desde la publicación de la obra de Weberbauer sean el contar con un conocimiento general de los elementos de la pteridoflora peruana (ver Tryon & Stolze 1989 – 1994), los avances en la sistemática con nuevas propuestas de clasificación segregando por ejemplo las Polypodiaceae en otras familias (ver PPG-I) y varios otros estudios contribuyendo con datos ecológicos y de distribución sobre las especies de pteridofitos peruanos (por ejemplo, León et al. 2002; Acuña 2012). En la Tabla 3 se presenta el estatus y los cambios nomenclaturales a nivel de los 36 géneros de la obra, los que ahora representan 54 géneros en 20 familias, ocho familias adicionales provienen principalmente del reconocimiento de las tribus de Polypodiaceae a nivel de familia. Los cambios marcados a nivel de géneros se hallan entre los tres géneros grandes que han recibido reciente atención en su sistemática: *Blechnum* (Gasper et al. 2016); *Polypodium* (e.g. Smith 2006; Sundue et al. 2010; Labiak 2013; Lehnert 2013; Smith & Tejero-Diez 2014; Assis et al. 2016; Labiak & Moran 2018) y *Trichomanes* (Ebihara et al. 2006; Dubuisson et al. 2013; Ponce et al. 2017).

La actualización del índice completo se presenta en la Tabla 4. Este índice actualiza los 126 nombres específicos citados, indicando el nombre aceptado, complementando los nombres vinculados a un ejemplar de la Tabla 1. Los nombres citados por Weberbauer (1945) corresponden en algunos casos a una entidad distinta y con diferente nombre, por ejemplo, la especie ecua-

toriana *Lycopodium compactum* Hook. es hoy reconocida en *Phlegmariurus compactus* (Hook.) B. Øllg., pero el ejemplar citado de Weberbauer se refiere a *P. brevifolius* (Grev. & Hook.) B. Øllg. Los taxones incluidos por Weberbauer representan hoy 121 taxones aceptados y revelan el énfasis de sus observaciones en las vertientes andinas.

Composición, riqueza y diversidad de pteridofitos en el Perú

El conocimiento de la composición y riqueza de los helechos y licófitos en el Perú era incompleto y esencialmente desconocido cuando Weberbauer realizaba sus investigaciones en el Perú, sin la existencia de un herbario local, carencia de una flora, ni de especialistas en el país, Weberbauer tuvo que depender de las determinaciones enviadas desde el herbario de Berlín.

Por otro lado, durante la vida de Weberbauer en el Perú y la producción de su obra, la información de los componentes de la flora peruana estaba dispersa en los estudios de las colecciones de exploradores de los siglos precedentes y que él citara en su obra. Por ejemplo, las colecciones de Eduard Friedrich Poeppig descritas y listadas por Kunze (1834), las de Wilibald Lechler discutidas por Mettenius (1856, 1859) y las del geólogo Alphons Stübel estudiadas por Hieronymus (1906). Sorprendentemente no se refirió a los helechos de Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland descritos por Kunth (1816), aunque sí lo hizo para los musgos tratados por Hooker (1816).

Probablemente Weberbauer tuvo acceso a una bibliografía contemporánea amplia dada las referencias citadas en dos partes del Capítulo 2 de la primera parte de su obra, en particular sobre la flora neotropical americana que incluía las descripciones de helechos recolectados por su contemporáneo Ernst Ule (Christ 1905) y registros de la flora pteridofítica neotropical (por ejemplo, Maxon 1931).

La información sobre la riqueza y diversidad de los helechos en los tiempos de Weberbauer se podían encontrar en las compilaciones del *Index Filicum* (Christensen 1906, 1913). Christensen listó los nombres de los helechos, obra equivalente al *Index Kewensis* para las plantas con flores. Los trabajos de Christensen incluían además nombres en sinonimia y datos sobre distribución geográfica. El primer volumen del *Index Filicum* incluyó un total de 294 nombres directamente asociados al Perú, entre ellos por ejemplo "*Gymnogramma flexuosa* (H. B.) Desv." listado por Weberbauer, hoy un sinónimo de *Jamesonia flexuosa* (Kunth) Christenh., mientras que el suplemento (1913) cita 45 veces al Perú. Los trabajos de Christensen también incluyeron "Amer. Trop." para listar taxones de ocurrencia probable en el Perú. Al parecer, Weberbauer no tuvo acceso a estas referencias al no citarlas e incluir varios errores en las citaciones de los autores de los binomios, incluso incluyendo tres nombres inéditos, "*Blechnum sachapatense* Hieron.", "*Hymenophyllum weberbaueri* Hieron." y "*Lycopodium weberbaueri* Hieron."

Luego del fallecimiento de Weberbauer en 1948, ocurrieron dos eventos vinculados al desarrollo del co-

nocimiento de la flora pteridofítica peruana. El primer evento fue el interés por el estudio de los helechos de uno de sus discípulos, Pedro Coronado. Coronado perteneció a la última promoción de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos en la cual Weberbauer fue profesor de botánica. Coronado recolectó helechos en varios departamentos del país, incluyendo el camino de Junín a Huánuco y posteriormente dedicó sus esfuerzos por recolectar sistemáticamente helechos en los ambientes de lomas principalmente de Lima y Arequipa. Coronado logró interactuar con los Tryon en 1956 (ver foto), pero falleció prematuramente y sus recolecciones están depositadas en los herbarios de la Universidad de California, Berkeley (UC) y de la Institución Smithsonian (US). El segundo evento fueron las llegadas al Perú de Jaroslav Soukup en 1926 y de los esposos Alice F. y Rolla M. Tryon en 1956. El Sacerdote Salesiano Soukup se dedicó desde fines de 1937 a recolectar plantas. Weberbauer (1945) lo citó junto a Fortunato Herrera por sus esfuerzos en conocer la flora del sur del país. Soukup recolectó pteridofitos en 1937 en Puno y luego en la década de los 1940 en Junín y Pasco, parte de esas recolecciones están depositadas en el herbario del Colegio Salesiano de Huancayo, desafortunadamente sin una curación adecuada. A fines de la década de los 1970, Soukup fue el primero en desarrollar una primera compilación de helechos y licófitos para el Perú.

Rolla M. Tryon (1964) empleando el sistema de clasificación de Christensen (1938) indicó que la pteridoflora peruana incluía 57 géneros de la familia Polypodiaceae, con un concepto de los helechos verdaderos similar al de Diels empleado por Weberbauer. Tryon (1964) reconoció, en este primer tratamiento florístico de la pteridoflora peruana, un total de 168 especies en siete tribus de las Polypodiaceae. Por su parte, Soukup (1978a, 1978b, 1979) publicó el primer listado de la pteridoflora peruana empleando múltiples recursos desde los índices iniciales de Christensen, complementados por los de Pichi-Sermolli (1965), los nombres citados en *El mundo Vegetal de los Andes peruanos*, hasta los trabajos especializados de Tryon (1962, 1964) y diversas revisiones taxonómicas disponibles como las de Mickel (1962), Smith (1974) y de Tryon (1976) entre otros. Soukup consultó el herbario USM, así como mantuvo correspondencia con los curadores del *Field Museum Chicago* (F) y de la institución Smithsonian, en este último con el botánico y pteridólogo Conrad V. Morton. Con el trabajo compilador de Soukup, empleando el sistema de Reimers (1954), se logró cerca de 1000 taxones de la pteridoflora, y promovió el conocimiento de las colecciones realizadas tanto por Weberbauer, como las de él, Coronado, Arnaldo López, Fortunato Herrera, Julio López-Guillén, J.M. Schunke, César Vargas y otros recolectores extranjeros del siglo 20 como Christian Bües, Peter Gutte, Paul C. Hutchison, Ellsworth Killip, Feliz Woytkowski.

Sin lugar a duda, las colecciones de Weberbauer han contribuido a conocer en general la composición y distribución de taxones de los pteridofitos peruanos. Cuarenta y cinco ejemplares recolectados por Weberbauer se citaron en los tratamientos de la pteridoflora peruana

(Tryon & Stolze 1989 – 1994) en los que se registraron 1060 taxones en 118 géneros. Más tarde, con los trabajos florísticos reportando adiciones (Smith et al. 2005; Smith & van der Werff 2010; Peláez-Peláez et al. 2011; León et al. 2018, entre otros) junto a las descripciones de novedades taxonómicas (por ejemplo, León & Beltrán 2002; Mellado & León 2007, 2009; Tejedor & Calatayud 2017, 2018; Acuña & Huamán 2018) la pteridoflora ha tenido un incremento del 38% respecto de lo registrado por Tryon y Stolze (1989 – 1994).

La pteridoflora peruana incluye hoy más de 1460 taxones. El 72% de la pteridoflora peruana está representado por siete familias de helechos, en orden de importancia: Polypodiaceae, Dryopteridaceae, Pteridaceae, Cyatheaceae, Thelypteridaceae, Hymenophyllaceae y Aspleniaceae. Mientras que los 126 taxones de pteridofitos en la obra de Weberbauer (1945) reflejan mayormente las familias y géneros más diversos de la pteridoflora en los Andes, con cierta concordancia en la riqueza observada a nivel nacional, aunque en diferente orden de importancia. Así, la mayoría de los taxones mencionados por Weberbauer (Tabla 4) representan a miembros de tres familias de helechos: Pteridaceae (30 especies), Polypodiaceae (22) y Hymenophyllaceae (10), con una sola familia de licófitos, las Lycopodiaceae (12), ocupando también alta representación. Aquí se incluye a las Dryopteridaceae por la importancia de sus componentes en la fitogeografía peruana. Una nota importante es que, si bien Weberbauer recolectó algunas muestras de la familia Thelypteridaceae, no incorporó los datos de estas en su obra; las colecciones conocidas permanecen, además, aún sin esclarecer su identidad.

#### Familia Lycopodiaceae y *El mundo vegetal de los Andes peruanos*

Esta es la familia más especiosa de los licófitos en la flora peruana. La obra de Weberbauer incluye un total de 12 especies reconocidas en un solo género, *Lycopodium*. Este género ha recibido atención filogenética (e.g. Wikström 2000, Wikström & Kenrick 2001) la que se ha expresado en el reconocimiento de nueve géneros para el Neotrópico (Øllgaard 2012). Las especies citadas por Weberbauer se incluyen hoy en seis géneros (Tabla 3 y 4), los que representan plantas terrestres, escandentes, epífitas y palustres. De esos géneros, *Phlegmariurus* es el mejor representado tanto en la pteridoflora peruana como en el esquema fitogeográfico, con tres especies de la ceja de la montaña (Capítulo 14), dos de los Valles interandinos de las vertientes occidentales del extremo Norte (Capítulo 13) y una de la Puna del centro (Capítulo 7).

Weberbauer en los comentarios al grupo señaló como ejemplo a "*Lycopodium crassum*" (= *P. crassum* (Willd.) B. Øllg.) como una hierba rupícola de ambientes por encima de los 4400 m. Esta especie presenta ejes generalmente rojizos y ocurre tanto en ambientes terrestre como suelos saturados en márgenes de lagunas por encima de los 3600 m. Estudios recientes confirman que las especies de *Phlegmariurus* en el neotrópico tienen una historia evolutiva en común y con una diversificación asociada a la orogenia andina (Testo et al. 2018, 2019). Para la flora

peruana *Phlegmariurus* es el quinto género más diverso y con 14% de sus especies restringidas al país. Weberbauer incluyó un endemismo, *P. pruinosus* (Herter) B. Øllg., el cual fue descrito de un ejemplar recolectado por él (Tabla 2) en Amazonas, e incorporado en el Capítulo 13 sobre los valles interandinos del extremo Norte.

#### Familia Hymenophyllaceae y *El mundo vegetal de los Andes peruanos*

En la obra de Weberbauer, “las delicadas Himenofiláceas” son reconocidas como elementos resaltantes en la flora de las Vertientes Orientales. Weberbauer señaló 11 taxones en dos géneros, *Hymenophyllum* y *Trichomanes*. Hoy estas especies son 10 y se reconocen en cuatro géneros (ver Tabla 4), dos de ellos segregados de *Trichomanes* como resultado de los avances en la sistemática del grupo (Dubuisson et al. 2003, Ebihara et al. 2007). Cinco especies son componentes en el territorio de la ceja de montaña (Capítulo 14) y cinco lo son del territorio de montaña (Capítulo 15), con una especie, *Trichomanes crispum*, compartida entre ambos territorios. Todas las citas para esta familia están restringidas a localidades de Puno, en Sandía e Inambari, las cuales corresponden a sus exploraciones durante 1902.

El comentario de Weberbauer sobre la delicadeza de estos helechos se basa en sus observaciones de las especies en los bosques montanos y premontanos con alta humedad atmosférica, es decir observó especies hígrófilas. Para una gran mayoría de taxones en la familia, los caracteres de las láminas foliares son el tener una sola célula de grosor, sin cutícula, sin epidermis diferenciada y sin estomas. Las diez especies citadas por Weberbauer (Tabla 4) son epífitas y pueden ocurrir entre musgos en sitios rocosos o sobre troncos caídos en el interior del bosque. Ninguna de las especies citadas de la familia está vinculada expresamente a una de sus colecciones. De las siete especies de *Hymenophyllum* en el libro, cuatro continúan con nombres vigentes (Tabla 4), las otras corresponden a sinónimos. *Hymenophyllum crispum* y *H. hirsutum* son especies tropicales, mientras que *H. polyanthos* ocurre tanto en el trópico como en zonas templadas. Las dos especies vigentes de *Trichomanes* habitan bosques por debajo de los 1000 m, mientras que tanto *Abrodictyum rigidum*, de lámina pinnada simple y péndulas, como *Polyphlebium capillaceum*, de láminas con segmentos angostos, ocupan sitios bien protegidos entre musgos del territorio de montaña (Capítulo 15).

#### Familia Dryopteridaceae y *El mundo vegetal de los Andes peruanos*

Las Dryopteridaceae constituyen para la flora peruana elementos importantes en todo el territorio, pero en particular en los ambientes andinos. Esta es la segunda familia de helechos más especiosa de la flora. Weberbauer incorporó solo seis especies en dos géneros (Tabla 4), *Elaphoglossum* y *Polystichum*. Estas seis especies sirvieron como ejemplos en cuatro capítulos referidos a dos regiones: vertientes occidentales (Capítulo 13) y vertiente orientales (Capítulo 14 y 15), y los territorios cuenca del Titicaca (Capítulo 5), Puna del centro y sudes-

te (Capítulo 7), ceja de montaña (Capítulo 14).

*Elaphoglossum* es el género más rico en la pteridoflora peruana con cerca de 150 especies e incluye varios endemismos. Sorprende que siendo este género el más rico de la flora, Weberbauer solo haya citado unos pocos ejemplos, tal vez debido a las escasas colecciones que realizara. *Elaphoglossum* en EMVAP está representado por cuatro especies (Tabla 4) en un solo Capítulo (14), la ceja de montaña, justamente la región con mayor riqueza del género en el Perú (Mellado et al. 2009). Diez colecciones de Weberbauer corresponden a seis especies, entre ellas a las cuatro que empleó en su obra. Interesante es que todos estos ejemplares provenían de las exploraciones realizadas entre 1902 y 1903 principalmente en Junín y Puno tal como las menciona para los territorios y secciones de su obra. Por ejemplo, *Elaphoglossum piloselloides* es citada tanto para la ceja del Perené (colección AW 1982) como para la de Sandía-Inambari (colección AW 526), entre los 2000 y 3000 m de altitud, creciendo en “montes en sitios húmedos y sombreados” o en “vegetación de las rocas”. Estas observaciones representan lo que se conoce de esta especie de amplia distribución en el neotrópico.

En el caso de *Polystichum*, un género que requiere urgente evaluación taxonómica y florística para la flora peruana, la obra incluye dos especies (Tabla 4). Si bien Weberbauer no cita sus colecciones, sabemos que al igual que para *Elaphoglossum*, sus observaciones provienen de ejemplares que él recolectara en el límite de Lima-Junín, en Cajamarca y en Puno entre 1902 y 1904. Por ejemplo, *P. orbiculatum*, una especie compleja de amplia distribución neotropical, la cita para referirse a la “vegetación de laderas pedregosas” o “vegetación de rocas” tanto de la Puna (Capítulo 7) de Junín (colección AW 314), así como de la cuenca del Titicaca (Capítulo 5) vinculada a sus observaciones en Azángaro (colección AW 482). Mientras que *P. pycnolepis* (colección AW 4011 fue recolectada cerca a Hualgayoc) es ejemplo de la flora del Piso Superior de los Valles del Marañón y río Llaucán del territorio de las Serranías interandinas (Capítulo 13).

#### Familia Pteridaceae y *El mundo vegetal de los Andes peruanos*

Esta familia constituye la tercera más especiosa de la pteridoflora peruana de presencia predominante en los Andes. En la obra de Weberbauer están incluidos 31 taxones que hacen a esta familia de helechos la más citada (Tabla 4). Los taxones de la obra están reconocidos en nueve géneros, los cuales no todos están vigentes (Tabla 3). Las Pteridaceae se reconocen para el Perú en cinco subfamilias, tres de ellas, Cheilantheoideae, Pteridoideae y Vittarioideae, con una riqueza alta en las vertientes, con adaptaciones que incluyen a condiciones extremas

de aridez y con rangos amplios de distribución.

**Tabla 4.** Actualización de la nomenclatura botánica del índice para los términos de pteridófitos de *El mundo vegetal de los Andes peruanos* (EMVAP). Con asterisco los nombres asociados a colecciones.

Género en EMVAP	Epíteto específico	Autor(es)	Familia en EMVAP	Página	Familia PPG-I	Actualización
Adiantum		L.	Polypodiaceae	215, 266, 269	Pteridaceae	
	concinnum	Kth.		225, 229, 238, 250, 257, 260, 261, 262		prob. <i>Adiantum subvolubile</i> Mett. ex Kuhn
	macrophyllum	Sw.		612		<i>Adiantum macrophyllum</i> Sw.
	Poiretii	Wickstr.		343		<i>Adiantum poiretii</i> Wickstr.
	scabrum	Kaulf.		351		<i>Adiantum</i> sp.
Alsophila		R. Br.	Cyatheaceae	141, 545	Cyatheaceae	
	Lechleri	Mett.		612		<i>Cyathea ulei</i> (Christ) Domin
	phegopteroides	Hook.		586		<i>Cyathea phegopteroides</i> (Hook.) Domin
	plagiopteris	Mart.		592		<i>Cyathea poeppigii</i> (Hook.) Domin
	pubescens	Bak.		612		<i>Cyathea bipinnatifida</i> (Baker) Domin
	quadripinnata	Gmel.		573	Dicksoniaceae	<i>Lophosoria quadripinnata</i> (Gmel.) C. Chr.
	Weberbaurei	Hieron.		536, 545	Cyatheaceae	<i>Cyathea patens</i> hort. ex Houlston & T. Moore, vel aff.
Aneimia	flexuosa	Sw.	Schizaeaceae	543, 569	Anemiaceae	<i>Anemia flexuosa</i> (Sav.) Sw.
Antrophyum	subsessile	Kunze	Polypodiaceae	595	Pteridaceae	<i>Polytaenium</i> spp.
Asplenium		L.	Polypodiaceae	393	Aspleniaceae	
	auritum	Sw.		599		<i>Asplenium auritum</i> Sw.
	foeniculaceum	Kth.		545, 570		<i>Asplenium fragrans</i> Sw.
	Gilliesianum	Hook. et Grev		343		<i>Asplenium gilliesii</i> Hook.
	monanthes	L.		419		<i>Asplenium monanthes</i> L.
	myriophyllum	(Sw.) Presl		612		<i>Asplenium myriophyllum</i> (Sw.) C. Presl
	rhizophyllum	L.		612		<i>Asplenium</i> sp.
	serratum	L.		599		<i>Asplenium serratum</i> L.
	triphyllum	Presl		142, 402		<i>Asplenium triphyllum</i> C. Presl
	Weberbaurei	Hieron.		612		<i>Asplenium serratum</i> L., vel aff.
Azolla		Lam.	Salviniaceae	418, 589	Salviniaceae	
	filiculoides	Lam.		230, 251		<i>Azolla filiculoides</i> Lam.

Género en EMVAP	Epíteto específico	Autor(es)	Familia en EMVAP	Página	Familia PPG-I	Actualización
Blechnum		L.	Polypodiaceae	141	Blechnaceae	
	angustifolium	(Kth.) Hieron.		570		<i>Lomaridium acutum</i> (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich*
	glandulosum	Lk.		569		<i>Blechnum appendiculatum</i> Willd.*
	Moritzianum	(Kl.) Hieron.		573		<i>Lomariocycas</i> sp.
	sachapatense	Hieron.		141, 547, 550, 561		Inédito. Refiere a: <i>Lomariocycas aurata</i> (Fée) Gasper & A.R. Sm.* & <i>L. columbiensis</i> (Hieron.) Gasper & A.R. Sm.*
Ceropteris	adiantoides	(Karst.) Hieron.	Polypodiaceae	543, 610	Pteridaceae	<i>Pityrogramma ochracea</i> (C. Presl) Domin
	chrysophylla	(Sw.) Lk.		610		prob. <i>Pityrogramma austroamericana</i> Domin
Ciateáceas				209	Cyatheaceae	
Cyathea		Sm.	Cyatheaceae	141, 478, 570, 573, 612	Cyatheaceae	
Cheilanthes		Sw.	Polypodiaceae	332	Pteridaceae	
	lentigera	Sw.		427, 543		<i>Myriopteris</i> sp.
	marginata	Kth.		343, 569		<i>Gaga marginata</i> (Kunth) Fay-Wei Li & Windham
	myriophylla	Desv.		142, 343, 475, 569		<i>Myriopteris myriophylla</i> (Desv.) J. Sm.
	pilosa	Goldm.		353, 565, 569		<i>Cheilanthes pilosa</i> Goldm.
	pruinata	Kaulf.		142, 327, 343, 344, 351, 352, 353		<i>Cheilanthes pruinata</i> Kaulf.
	scariosa	Kze.		142, 326, 343, 357, 428		<i>Cheilanthes scariosa</i> (Sw.) C. Presl
Dennstaedtia	Lambertiana	(Rémy) Hieron.	Polypodiaceae	566	Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia glauca</i> (Cav.) C. Chr. ex Looser
Dicksonia		L'Hérit	Cyatheaceae	141	Dicksoniaceae	
	Stuebelii	Hieron.		505		<i>Dicksonia stuebelii</i> Hieron.
Elaphoglossum	accedens	(Mett.) Christ	Polypodiaceae	569	Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum orbignyanum</i> (Fée) T. Moore vel aff.
	Jamesonii	(Hook. et Grev.) Moore		543, 569		<i>Elaphoglossum piloselloides</i> (C. Presl) T. Moore
	Mathewsii	(Fée) Moore		565		<i>Elaphoglossum mathewsii</i> (Fée) T. Moore
	tectum	(H. et B.) Moore		543		<i>Elaphoglossum tectum</i> (Willd.) T. Moore
Equisetum		L.	Equisetaceae	230, 251, 252, 263, 320, 337, 503, 577, 595	Equisetaceae	
	xylochaetum	Milde		294		<i>Equisetum xylochaetum</i> Mett.
Filices				54, 57		
Gleichenia		Sm.	Gleicheniaceae	141, 540, 561, 572, 610	Gleicheniaceae	<i>Sticherus</i> C. Presl

Género en EMVAP	Epíteto específico	Autor(es)	Familia en EMVAP	Página	Familia PPG-I	Actualización
	affinis	Mett.		573		<i>Sticherus revolutus</i> (Kunth) Ching
	simplex	Hook.		499		<i>Sticherus simplex</i> (Desv.) Ching
Gymnogramme	aureo-nitens	Hook.	Polypodiaceae	546, 573	Pteridaceae	<i>Jamesonia aureonitens</i> (Hook.) Christenh.
	elongata	Hook. et Grev.		554		<i>Jamesonia cheilanthoides</i> (Sw.) Christenh.
	Flexuosa	(H. B.) Desv.		141, 570, 573		<i>Jamesonia flexuosa</i> (Kunth) Christenh.
	Insignis	Mett.		570		<i>Jamesonia</i> sp.
	Orbignyana	Mett.		537		<i>Jamesonia orbignyana</i> (Kuhn) Christenh.
Helechos				8, 11, 72, 141, 207, 209, 210, 214, 216, 250, 266, 279, 327, 344, 347, 351, 353, 361, 364, 393, 402, 415, 446, 452, 454, 456, 460, 461, 467, 470, 476, 477, 479, 488, 491, 493, 496, 497, 504, 515, 520, 521, 522, 523, 529, 532, 533, 534, 538, 541, 543, 545, 550, 557, 561, 565, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 575, 577, 580, 585, 593, 598, 599, 605, 608, 612		
Himenofiláceas				141, 522, 573, 577		
Histiopteris	incisa	(Thunb.) I. Sm.	Polypodiaceae	141, 545, 570.	Dennstaedtiaceae	<i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J. Sm.
Hymenophyllum	ciliatum	Sw.	Hymenophyllaceae	612	Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.
	crispum	Kth.		570		<i>Hymenophyllum crispum</i> Kunth
	interruptum	Kunze		612		<i>Hymenophyllum interruptum</i> Kunze
	polyanthes	Sw.		612		<i>Hymenophyllum polyanthes</i> (Sw.) Sw.
	tomentosum	Kunze		570		<i>Hymenophyllum tomentosum</i> Kunze
	trapezoidale	Liebm.		570		<i>Hymenophyllum ruizianum</i> (Klotzsch) Kunze, vel aff.
	Weberbaueri	Hieron. inédito		570		<i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw.
Isoetes		L.	Isoetaceae	142, 399	Isoetaceae	
	Lechleri	Mett.		399, 547		<i>Isoetes lechleri</i> Mett.
	Socium	Al. Br.		142, 407		<i>Isoetes lechleri</i> Mett.*
Jamesonia		Hook. Et Grev.	Polypodiaceae	142, 400	Pteridaceae	
	ciliata	(Karst.) Hieron.		570, 571		<i>Jamesonia accrescens</i> (A.F. Tryon) Christenh. *
	scalaris	Kze.		547		<i>Jamesonia scalaris</i> Kunze*
	sp.			400		<i>Jamesonia goudotii</i> (Hieron.) C. Chr.
Licopodios				141		

Género en EMVAP	Epíteto específico	Autor(es)	Familia en EMVAP	Página	Familia PPG-I	Actualización
Lycopodium		L.	Lycopodiaceae	400, 413, 516, 522, 535, 540, 550, 568, 605	Lycopodiaceae	
	clavatum	L.		610		<i>Lycopodium clavatum</i> L.
	compactum	Hook.		547		<i>Phlegmariurus brevifolius</i> (Grev. & Hook.) B. Øllg.
	complanatum	L.		610		prob. <i>Diphasiastrum thyooides</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Holub
	crassum	Willd.		142, 404		<i>Phlegmariurus crassus</i> (Humb. & Bonpl.) B. Øllg.
	Eichleri	Glaz.		573, 592		<i>Palinhaea pendulina</i> (Hook.) Holub
	Jussieui	Desv.		573		<i>Diphasium jussieui</i> (Desv. ex Poir.) Rothm.
	paradoxum	Mart.		588		<i>Pseudolycopodiella</i> sp
	pruinatum	Hieron		504		<i>Phlegmariurus pruinatum</i> (Herter) B. Øllg.
	reflexum	Lam.		541		<i>Phlegmariurus reflexum</i> (Lam.) B. Øllg.
	saururus	Lam.		547		<i>Phlegmariurus saururus</i> (Lam.) B. Øllg.
	vestitum	Desv.		505		<i>Lycopodium vestitum</i> Desv. ex Poir.
	Weberbaueri	Hieron.		505		Inédito. Prob. <i>Phlegmariurus weberbaueri</i> (Nessel) B. Øllg.**
Nephrolepis	pectinata	(Willd.) Schott	Polypodiaceae	573, 599	Nephrolepidaceae	<i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott
Notochlaena		doradilla	Colla	238	Pteridaceae	<i>Cheilanthes mollis</i> (Kunze) C. Presl
		Fraseri	(Mett.) Bak.	142, 357, 475		<i>Cheilanthes fraseri</i> Kuhn
		squamosa	(Gill.) Bak.	238, 257		<i>Cheilanthes scariosa</i> (Sw.) C. Presl
		sulphurea	(Cav.) J. Sm.	142, 357		<i>Notholaena sulphurea</i> (Cav.) J. Sm.
		tomentosa	Desv.	142, 343, 427, 543, 569		prob. <i>Cheilanthes fraseri</i> Kuhn
Ophioglossum		L.	Ophioglossaceae	260	Ophioglossaceae	
	crotalophoroides	Walt.		326		<i>Ophioglossum crotalophoroides</i> Walt.
	macrorrhizum	Kze.		257		<i>Ophioglossum nudicaule</i> L.f.
Pellaea		Link	Polypodiaceae	332	Pteridaceae	
	flexuosa	(Kaulf.) Link		141, 541, 567		<i>Pellaea ovata</i> (Desv.) Weather.
	nivea	(Lam.) Prantl.		142, 343, 355, 357, 427		<i>Argyroschisma nivea</i> (Poir.) Windham
	ternifolia	(Cav.) Link		142, 327, 343, 357, 427, 543, 569		<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link

Género en EMVAP	Epíteto específico	Autor(es)	Familia en EMVAP	Página	Familia PPG-I	Actualización
Polypodium		L.	Polypodiaceae	244, 245, 250, 393	Polypodiaceae	
	angustifolium	Sw.		142, 344, 407, 567, 599		<i>Campyloneurum aglaolepis</i> (Alston) Sota, <i>C. angustifolium</i> (Sw.) C. Presl
	areolatum	H. B. K.		569		<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) J. Sm.
	brasiliense	Poir.		543		<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R. Sm.
	camptocarpum	(Fée) Hieron.		569		<i>Microgramma nana</i> (Liebm.) T. Almeida
	crassifolium	L.		352, 543, 599		<i>Niphidium carinatum</i> Lellinger, <i>N. crassifolium</i> (L.) Lellinger
	cultratum	Willd.		570		<i>Alansmia smithii</i> (A. Rojas) Moguel & M. Kessler
	lachniferum	Hieron.		569		<i>Pecluma camptophyllaria</i> (Fée) M.G. Price
	lasiopus	Kl.		570		<i>Serpocaulon lasiopus</i> (Klotzsch) A.R. Sm.
	laxum	Presl		545		<i>Alansmia laxa</i> (C. Presl) Moguel & M. Kessler
	macrocarpum	Presl		569		<i>Pleopeltis buchtienii</i> (Christ & Rosenst.) A. R. Sm.; <i>P. pycnocarpa</i> (C. Chr.) A.R. Sm.
	marginellum	Sw.		612		Grammitis sp.
	melanostictum	Kunze		612		<i>Melpomene melanosticta</i> (Kunze) A.R. Sm. & R.C. Moran
	pilosissimum	Mart. et Gal.		545		<i>Melpomene pilosissima</i> (Mart. & Gal.) A.R. Sm. & R.C. Moran
	punctulatum	Hook.		257		<i>Serpocaulon</i> sp.
	serrulatum	(Kaulf.) Mett.		612		<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E. Bishop
	sporadolepis	Kunze		257, 361		<i>Pleopeltis</i> aff. <i>pycnocarpa</i> (C. Chr.) A.R. Sm.
	stipitatum	Hook. Et Grev.		142, 397		<i>Melpomene peruviana</i> (Desv.) A.R. Sm. & R.C. Moran
	subsessile	Bak,		570		<i>Lellingeria subsessilis</i> (Baker) A.R. Sm. & R.C. Moran
	thyssanolepis	A. Br.		543		<i>Pleopeltis thyssanolepis</i> (A. Braun ex Klotzsch) Andrews & Windham
	vulgare	L.		244, 245		prob. <i>Serpocaulon lasiopus</i> (Klotzsch) A.R. Sm.
Polystichum		Roth	Polypodiaceae	393	Dryopteridaceae	
	orbiculatum	(Desv.) Gray		142, 327, 402, 565		<i>Polystichum orbiculatum</i> (Desv.) J. Rémy & Fée
	pycnolepis	(Kunze) Hieron.		499		<i>Polystichum pycnolepis</i> (Kunze ex Klotzsch) T. Moore
Psilotum	triquetrum	Sw.	Psilotaceae	515	Psilotaceae	<i>Psilotum nudum</i> (L.) P. Beauv.
Pteridium	aquilinum	(L.) Kuhn	Polypodiaceae	142, 501, 512, 552, 578, 586, 588, 589, 590, 602, 604	Dennstaedtiaceae	<i>Pteridium esculentum</i> (G. Forst.) Cockayne subsp. <i>arachnoideum</i> (Kaulf.) J.A. Thomson

Género en EMVAP	Epíteto específico	Autor(es)	Familia en EMVAP	Página	Familia PPG-I	Actualización
Pteridofitas				141, 238, 244, 252, 257, 260, 261, 332, 337, 343, 352, 357, 364, 427, 452, 475, 478, 499, 504, 505, 522, 536, 541, 547, 550, 593, 610, 612		
Pteridophyta				55		
Saccoloma	nigrescens	(Kunze) Mett.	Polypodiaceae	612	Saccolomataceae	<i>Saccoloma nigrescens</i> (Mett.) A. Rojas
Schizaea	elegans	Sw.	Schizaeaceae	586, 592	Schizaeaceae	<i>Schizaea elegans</i> Sw.
	pennula	Sw.		586		<i>Actinostachys pennula</i> (Sw.) Hook.
Selaginella		Spring	Selaginellaceae	141, 142, 452, 475, 476, 477, 478, 522, 550, 568, 575, 585, 593, 598	Selaginellaceae	
	asperula	(Mart.) Spreng.		586		<i>Selaginella asperula</i> Spring
	haematodes	(Kunze) Spreng.		593		<i>Selaginella haematodes</i> (Kunze) Spring
	Mildei	Hieron.		433, 497, 513		<i>Selaginella sellowii</i> Hieron.
	peruviana	(Milde) Hieron.		142, 332, 343, 352, 357, 364, 416, 420, 427, 475		<i>Selaginella peruviana</i> (Milde) Hieron.
	radiata	(Aubl.) Bak.		461		<i>Selaginella novae-hollandiae</i> (Sw.) Spring
	tarapotensis	Bak.		612		<i>Selaginella flexuosa</i> Spring
	Weberbaueri	Hieron.		612		<i>Selaginella truncata</i> A. Braun
Trichomanes	crispum	L.	Hymenophyllaceae	573, 612	Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes crispum</i> L.
	lucens	Sw.		536		<i>Trichomanes lucens</i> Sw.
	rigidum	Sw.		612		<i>Abrodictyum rigidum</i> (Sw.) Ebihara & Dubuisson
	trichioides	Sw.		612		<i>Polyphlebium capillaceum</i> (L.) Ebihara & Dubuisson
Trismeria	trifoliata	(L.) Fée	Polypodiaceae	252	Pteridaceae	<i>Pityrogramma trifoliata</i> (L.) R.M. Tryon
Vittaria	lancea	Desv.	Polypodiaceae	545	Pteridaceae	desconocido
	lineata	Sw.		599		<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sw.
Woodsia	crenata	(Kze.) Hieron.	Polypodiaceae	250, 257	Woodsiaceae	<i>Woodsia montevidensis</i> (Spreng.) Hieron.

En la obra de Weberbauer, esta familia y en particular los helechos cheilantoides incluyen taxones en seis géneros (Tabla 3), tres de los cuales *Cheilanthes*, *Myriopteris* y *Pellaea* dominan los componentes de los ambientes del territorio costanero, cuenca del Titicaca y de las vertientes occidentales. *Cheilanthes* con cinco especies actualmente reconocidas (Tabla 4) es el más especioso de la subfamilia, ocupando todos los territorios excepto el de montaña. En el caso de *C. scariosa* es la especie que es citada para el mayor número de territorios: Costanero (Capítulo 1), Cuenca del Titicaca (Capítulo 5), Vertientes occidentales Andes centrales (Capítulo 6), y Valles interandinos (Capítulo 8). Esta especie, conocida de Perú y Bolivia, tiene efectivamente una distribución geográfica amplia en el Perú que va de Cajamarca y Áncash a Apurímac y Puno a altitudes por encima de los 2000 m. Otro ejemplo de interés es *Gaga marginata*, la cual forma parte de los ambientes tanto en las vertientes andinas cerca a Lima como en la Vertiente oriental en el territorio de la ceja de montaña (Capítulo 14) de Sandia e Inambari.

Para la subfamilia Pteridoideae, la obra de Weberbauer citó a 11 especies en dos géneros modernos, *Jamesonia* y *Pityrogramma*. Sin duda, *Jamesonia* es el género más citado con ocho especies, todas con la excepción de una, como elementos de la flora de la ceja de montaña (Capítulo 14). *Jamesonia goudotii* fue la única distribuida en la Puna (Capítulo 7), y citando su recolección de 1913 en el Nevado Runatullu (AW 6629 como *Jamesonia* sp.) Un ejemplar adicional, AW 6096, está vinculado a *Jamesonia cheilanthoides* (Capítulo 14) recolectado en Piura en 1912 (como *Gymnogramme elongata*, ver Tablas 3 y 4). *Jamesonia* es un género que se le asocia con lugares abiertos y rocosos, la filogenia de este género neotropical (Sánchez Baracaldo 2004) indica lo reciente de su radiación y diversificación en los Andes.

En el caso de la subfamilia Vittarioideae, tres son los géneros actuales, *Adiantum*, *Polytaenium* y *Vittaria* que Weberbauer citó principalmente para el territorio de la Montaña (Capítulo 15). Nuevamente ningún ejemplar suyo está vinculado a las especies citadas en el libro, si bien las recolectas conocidas para esta subfamilia provienen de las realizadas entre 1902 y noviembre de 1903. Los ejemplos en la obra corresponden a plantas terrestres en *Adiantum* y epífitos en *Polytaenium* y *Vittaria*. Una de las tres especies de *Adiantum* es elemento del territorio costanero de Lima (Capítulo 1), otra es elemento de la flora en las Vertientes occidentales en Lima y Áncash (Capítulo 6) y una tercera de la Montaña (capítulo 15). *Adiantum* cuenta con una filogenia (Huiet et al. 2018), gracias a la cual sabemos que cinco linajes comprenden a los taxones peruanos, y de los cuales Weberbauer citó representantes de dos de ellos, *Formosum* (*A. poiretii* y *A. subvolubile*) y *Tetraphyllum* (*A. macrophyllum*).

#### Familia Polypodiaceae s. str. y *El mundo vegetal de los Andes peruanos*

Para la pteridoflora peruana, la familia Polypodiaceae ocupa el primer lugar en riqueza de taxones con más de 240. En la obra de Weberbauer, los 20 ejemplos de esta

familia, en sentido moderno, fue la segunda más numerosa. Todos esos taxones fueron citados en un solo género, *Polypodium*. Actualmente, debido a los estudios filogenéticos y biogeográficos (por ejemplo, Schneider et al. 2004, Sundue et al. 2015), esos 20 taxones representan 18 especies en 10 géneros (Tablas 3 y 4), los que se agrupan en dos de las tres subfamilias en la flora peruana, Grammitidoideae y Polypodioideae.

En el Perú, la subfamilia Grammitidoideae incluye el mayor número de géneros (14) en la familia y constituye un grupo muy interesante por la amplitud ambiental que ocupa. En la obra de Weberbauer, ocho especies en cinco géneros son ejemplos para los territorios de Puna (Capítulo 7), la Ceja de Montaña (Capítulo 14) y Montaña (Capítulo 15). Destaca el género *Melpomene*, el más especioso en el país y con estudios filogenéticos y monográficos recientes (Lehnert 2009, 2013), por estar representado por tres especies en esos tres territorios, las cuales se conocen de un rango geográfico y altitudinal amplio. Dos especies representan al género *Alansmia*, una de las cuales citada como *Polypodium cultratum* si bien no está vinculada a un ejemplar, está mencionada para la Ceja de Montaña de Sandia-Alto Inambari, donde Weberbauer recolectó en 1902 un ejemplar (AW 732) reconocido hoy como *A. smithii* (A. Rojas) Moguel & M. Kessler (Tabla 4). Por tanto, su *P. cultratum* no corresponde a *A. cultrata*, una especie, además, ausente de la pteridoflora peruana.

La subfamilia Polypodioideae es la más especiosa en el país, pero con un menor número de géneros (9) que en la subfam. Grammitidoideae; aunque también presente en un amplio rango ambiental y geográfico. Weberbauer citó doce especies que se reconocen en siete géneros (Tablas 3 y 4), para mostrar componentes de la flora de los territorios costanero (Capítulo 1), vertiente occidental (capítulo 6), puna (Capítulo 7), ceja de montaña (Capítulo 14) y montaña (Capítulo 15). Solamente *Pleopeltis* y *Serpocaulon* incluyen tres especies cada uno provenientes de los territorios antes mencionados. El territorio Costanero incluye a *Pleopeltis pycnocarpa* y *Serpocaulon lasiopus* (ver Tabla 4) conocidas de la vegetación de lomas, pero estos nombres no están asociados a los que Weberbauer usara, *Polypodium vulgare* (páginas 244 y 245) y *P. sporadolepis* (página 257). El nombre ilegítimo "Polypodium macrocarpum C. Presl" fue citado como ejemplo del territorio de ceja de montaña y aquí se interpreta como *Pleopeltis buchtienii* o *P. pycnocarpa* sobre la base de lo que se conoce del rango geográfico y altitudinal de ambas especies en el Perú. El género *Campyloneurum* es diverso en la flora peruana y en la obra de Weberbauer está mencionado en los comentarios del grupo (página 142) por la variabilidad observada en "*Polypodium angustifolium*", probablemente para referirse a elementos del complejo de *Campyloneurum angustifolium* (Tabla 4). Sin duda, las especies de *Campyloneurum* de ese complejo ocupan un rango ambiental vasto al ser citadas para los territorios de la puna, ceja de la montaña y montaña. Weberbauer no vinculó este nombre a una de sus colecciones, pero una de ellas (AW 894 en USM) representa *C. aglaolepis*.

Esquema fitogeográfico y la información de los pteridofitos

La inclusión de los pteridofitos como ejemplos importantes en el esquema fitogeográfico de Weberbauer (1911, 1945) reflejan lo valioso del grupo en informar sobre las características ambientales generales, dado que estas plantas vasculares con amplia distribución crecen en varios ecosistemas, desde zonas desérticas hasta regiones húmedas. Weberbauer, indicó que los pteridofitos se distribuyen en un amplio rango de elevación desde los 200 m hasta los 4000 m, ocupando hábitats agrestes como desiertos, acantilados, zonas alpinas hasta hábitats húmedos como los bosques montanos y amazónicos.

Los pteridofitos concentran su mayor diversidad especialmente en los bosques húmedos montanos (Young & León 1999, 2001; Kessler et al 2011). En el Perú, los bosques húmedos montanos se ubican y vinculan al flanco atlántico de los Andes, y albergan una alta riqueza de helechos y licófitos (Young & León 1999). Weberbauer denominó estos bosques como montes, él logro identificarlos como una zona de alta diversidad de pteridofitos, como lo menciona en la siguiente frase “Es conocido que la mayoría las Pteridofitas necesitan abundancia de precipitaciones...los helechos, licopodios y las *Selaginella* se acumulan en el flanco atlántico de los Andes”. Sin duda, los Andes, en particular las laderas húmedas albergan una alta riqueza biológica, la que se enlaza a la orogenia y diversificación como temas de creciente interés de estudio (Young et al. 2002; Antonelli et al. 2009).

Weberbauer propuso su esquema biogeográfico a manera de un recorrido a través de regiones, territorios, sectores y valles empleando diversos ejemplos claves. Los ejemplos citados por Weberbauer ofrecen las primeras descripciones de las variaciones morfológicas asociadas a la riqueza y distribución de los pteridofitos. Para el flanco oriental andino que denominó territorio de la ceja de montaña, (ver Capítulo 14) y que abarca de los 3600 a los 1800 m, los ejemplos provienen mayormente de las cuencas del Marañón, Perené y del Alto Inambari. Para este territorio señala la presencia de diferentes formas biológicas como las escandentes *Histiopteris incisa* y *Jamesonia flexuosa*, ambas con frondas de crecimiento indeterminado láminas bipinnadas o más divididas y ya sea extensiones laminares sobre el raquis o ejes flexuosos que sostienen o “anclan” estas a la vegetación circundante. Otra forma que mencionó para la vegetación boscosa es la de los arborescentes citando tres géneros, uno de ellos *Cyathea* (ver Tablas 3 y 4) es hoy el segundo más rico de la pteridoflora peruana. Weberbauer describió además varios otros tipos de vegetación en este territorio, y comentó sobre la complejidad espacial de la cobertura de arbustos, árboles dispersos y otras formas de vida. Dos ejemplos de helechos están vinculados a sitios abiertos o como en su ejemplo a montes bajo de arbustos esclerófilos, *Gleichenia*, hoy *Sticherus revolutus* (ver Tabla 4), es una planta escandente y asociada a áreas perturbadas del bosque o en el límite de este. Esta especie presenta frondas de crecimiento indeterminado y segmentos de consistencia cartáceo-coriácea. El segundo ejemplo

es un miembro de la familia Blechnaceae, el “*Blechnum sachapatense*”, hoy reconocido como *Lomariocycas* y que de acuerdo con las localidades asociadas tiene ejemplares que corresponden a *L. aurata* (AW 1332 en USM) y *L. columbiensis* (AW 2204), ambas produciendo troncos cortos en zonas pantanosas colindantes al bosque, con “semejanza fisionómica ...con ciertas *Cycas*”.

Weberbauer reconoció a los “helechares” como una formación vegetal subxerófila dominada por *Pteridium aquilinum*, una especie hoy reconocida como *P. esculentum* subsp. *arachnoideum*. Este tipo de formación la asocia a sitios con impacto antrópico, tal como señala “en terrenos donde se ha rozado el monte” y la reconoce tanto en el territorio de la Ceja de Montaña (Capítulo 14) como en el de Montaña (Capítulo 15), para este último territorio sus observaciones fueron en San Martín, La Libertad, Apurímac y Cusco. *Pteridium* en el Perú está representado por tres taxones incluyendo el antes mencionado y ha sido registrado en casi todas las regiones reconocidas por Weberbauer, incluyendo la Costa (ver León et al. 2002), Vertiente occidental y los de la Vertiente oriental. Este género requiere en el país un estudio sobre el dinamismo de su distribución que examine las interacciones entre taxones diploides y el taxón tetraploide, y el grado de variabilidad morfológica descrita y analizada en otros estudios (por ejemplo, Schwartsburd et al. 2014; Wolf et al. 2016). Los helechares están representados en primer plano en la lámina XXX, una foto que Weberbauer tomara en la cuenca del río Mayo, alrededores de Moyobamba, esta formación la asocia también a laderas peñascosas (ver pág. 588) y si bien no cita ejemplar alguno, una colección suya (AW 4567 en USM) de 1904 proviene justamente de San Martín.

Tal como observó Weberbauer, la riqueza de pteridofitos es menor en las laderas andinas con matorrales y sitios abiertos tanto del territorio de la Vertiente occidental como de los valles interandinos, pero en ellos la composición es distinta, en particular por la mayor riqueza de especies de Pteridaceae sobre las de Polypodiaceae y Dryopteridaceae, así como la predominancia de especies terrestres y rupícolas. Adaptaciones a las condiciones de menor humedad atmosférica y exposición a mayor radiación solar incluyen diversos tipos de indumento sobre las láminas que Weberbauer cita para varias especies en las Pteridaceae que se conocen de matorrales y peñascos. Para estas condiciones de marcadas diferencias climáticas, una especie de licófito, *Selaginella peruviana*, representa la capacidad de tolerar desecamiento que incluye epidermis con cera epicuticular (Adame-González et al. 2019), además de un complejo mecanismo de curvarse al interior para luego “resucitar”. Esta especie isófila es miembro del subgénero *Rupestreae* (as *Tetragonostachys* Arrigo et al. 2013) con una historia evolutiva vinculada a la expansión de aridez y tiene amplia distribución en las Américas, mientras que en el Perú crece sobre rocas entre los 1750 y 4400 m de altitud. En el caso del territorio de la puna por encima de los 3500 m incluye cuerpos de agua con una vegetación acuática que presenta especies del licófito *Isoetes*, las dos especies citadas por Weberbauer se reconocen hoy en *I. lechleri*, la cual tiene pobla-

ciones en el Perú dispersas desde Cajamarca y Áncash hasta Cusco y Puno con un rango geográfico de Perú a Argentina. Otras especies en este género son palustres y ocupan altitudes correspondientes al territorio de puna, en donde hoy se conoce como un endemismo peruano (*I. arvola* Hickey).

## Conclusión

Los helechos y licófitos representan elementos importantes no solamente de la flora sino también como descriptores de los ambientes en los Andes peruanos. Weberbauer supo reconocer la importancia del grupo y sus observaciones siguen siendo válidas en cuanto a las adaptaciones de estas plantas y sus hábitats, resaltando el reconocimiento que hizo de un tipo de vegetación de origen antrópico compuesto por un helecho (helecharres). Los ejemplos de los taxones que citó, aunque en número reducido, representan a los más resaltantes de las familias dominantes ya sea como componentes de la vegetación o para mostrar la variabilidad de hábito, rangos altitudinales y ocupación de nichos ecológicos extremos.

La obra de Weberbauer referida a los helechos y licófitos debe enmarcarse en las propuestas biogeográficas continentales en el marco de la heterogeneidad ambiental para seguir un proceso de desarrollo y formulación de ideas para la pteridoflora y la evaluación general de diversidad y endemismos. Alentador es contar con el trabajo pionero de Tryon (1972) reconociendo a los Andes tropicales como uno de los centros de riqueza y de endemismos, ideas recientemente reevaluadas por Suissa & Sundue (2020) apoyando el rol de los Andes. La pteridoflora peruana incluye numerosos géneros que diversificaron en los Andes, sin embargo, quedan numerosas tareas por delante que faciliten responder el origen de esta riqueza en el Perú referida a los linajes y posición filogenética de sus componentes. Además, la escala temporal de la diversificación en el territorio en relación con las diferencias temporales en el desarrollo del paisaje andino, algunas de estas ideas discutidas por otros en relación con el desarrollo de ecosistemas novedosos para el norte de los altos Andes (por ejem. Madriñán et al. 2013, Sánchez-Baracaldo & Thomas 2014).

El esquema fitogeográfico es un inicio para enmarcar la evaluación del estado de conocimiento botánico de cada unidad propuesta, adicionando información actualizada de la orogenia andina y su geología. Se requiere por tanto completar la herborización detallada de cada una de las unidades que faciliten la comparación de sus componentes y una descripción útil de los paisajes del territorio peruano. Se necesita, también, relocalizar las recolectas que hiciera de estas plantas, pues ellas informan de las localidades que visitara y de los tipos de ambientes que sirvieron para proponer su esquema fitogeográfico. Probablemente, la lectura de los trabajos sobre patrones biogeográficos de helechos y licófitos publicados después de *El mundo vegetal de los Andes peruanos* hubieran sido para Weberbauer un material valioso para reinterpretar los orígenes de la flora peruana.

## Literatura citada

- Acuña Tarazona ME. 2012. Flora epífita vascular representativa de bosque montano y de llanura amazónica del Parque Nacional Yanachaga Chemillén (Oxapampa, Pasco) [Tesis Biólogo con mención en Botánica]. Lima: Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Facultad de Ciencias Biológicas. <https://hdl.handle.net/20.500.12672/1425>
- Acuña-Tarazona M, Huamán-Melo E, Toledo-Aceves T, Mehlreter K. 2018. *Cyathea leoniae* (Cyatheaaceae), a new pinnate-pinnatifid tree fern species from northern Peru. *Phytotaxa* 344: 191-197. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.344.2.8>
- Adame-González AB, Muñiz-DL ME, Valencia S. 2019. Comparative leaf morphology and anatomy of six *Selaginella* species (Selaginellaceae, subgen. *Rupestrea*) with notes on xerophytic adaptations. *Flora* 151482. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151482>
- Antonelli A, Nylander JAA, Persson, C, Sanmartín I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.* 106: 9749-9754. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>
- Arrigo N, Therrien J, Anderson CL, Windham MD, Haufler CH, Barker MS. 2013. A total evidence approach to understanding phylogenetic relationships and ecological diversity in *Selaginella* subgen. *Tetragonostachys*. *American Journal of Botany* 100: 1672-1682. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200426>
- Assis FC, Almeida TE, Russell SJ, Schneider H, Salino A. 2016. Molecular phylogeny and circumscription of the fern genus *Pecluma* (Polypodiaceae-Polypodiopsida). *Phytotaxa* 247(4): 235-246. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.247.4.1>
- Ball J. 1885 Contribution to the flora of the Peruvian Andes with remarks on the history and origin of the Andean flora. *Journal of the Linnean society* 22:1-65. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1865.tb00460.x>
- Bower FO. 1923. *The Ferns (Filicales) Volume I. Analytical examination of the criteria of comparison.* Cambridge University Press.
- Christ H. 1905. *Filices Uleanae Amazonicae.* *Hedwigia* 44: 359-370.
- Christensen CFA. 1906. *Index filicum, sive, Enumeratio omnium generum specierumque Filicum et Hydropteridum, ab Anno 1753 ad finem anni 1905.* Hafniae: H. Hagerup. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.402>
- Christensen CFA. 1913. *Index Filicum. Supplementum 1906-1912.* Hafniae: Apud H. Hagerup (Typis Trieris Bogtrykkeri).
- Christensen CFA. 1938. Filicineae. En: F. Verdoorn (Ed.), *Manual of Pteridology.* 522-550. Nijhoff. The Hague. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-6111-6\\_20](https://doi.org/10.1007/978-94-017-6111-6_20)
- Diels L. 1902. EN: Engler A, Prantl K. 1902. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* 1, 4. Leipzig: Engelmann
- Dubuisson J-Y, Hennequin S, Douzery EJP, Cranfill RC, Smith AR, Pryer KM. 2003 rbcL Phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae), with special reference to Neotropical taxa. *International Journal of Plant Sciences* 164:753-761. <https://doi.org/10.1086/377059>

- Dubuisson J-Y, Bary S, Ebihara A, Carnero-Diaz E, Boucheiron-Dubuisson E, Hennequin S. 2013. Epiphytism, anatomy and regressive evolution in trichomanoid filmy ferns (Hymenophyllaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 173: 573-593. <https://doi.org/10.1111/boj.12106>
- Ebihara A, Dubuisson J-Y, Iwatsuki K, Hennequin S, Ito M. 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221-280. <https://doi.org/10.3767/000651906X622210>
- Gaspar AL De, Dittrich VAO, Smith AR, Salino A. 2016. A classification for Blechnaceae (Polypodiales: Polypodiopsida): New genera, resurrected names, and combinations. *Phytotaxa* 275(3): 191-227. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.275.3.1>
- Hieronymus G. 1906. *Plantae Stuebelinae novae. Pteridophyta. Hedwigia* 45:215-238, t. 12-15.
- Hooker WJ. 1816. *Plantae cryptogamicae, quas in plaga orbis novi aequinoctiali collegerunt Alexander de Humboldt et Amat Bonpland*, London.
- Index Herbariorum. A worldwide index of 3100 herbaria. New York Botanical Garden. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Kessler M, Kluge J, Hemp A, Ohlemüller R. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20: 868-880. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00653.x>
- Kunze G. 1834. *Synopsis plantarum cryptogamaricum ab Eduardo Poeppig in Cuba insula et in America meridionale collectarum. Berlin und Halle.* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.51054>
- Kunth CS. 1816. *EN: A. von Humboldt, A. Bonpland Nova Genera et Species Plantarum. (Quart. Ed.)* 1: 1-44.
- Labiak PH. 2013. Grammitid ferns (Polypodiaceae) I. *Lellingeria. Flora Neotropica* 111: 1-130.
- Labiak PH, Moran RC. 2018. Phylogeny of *Campyloneurum* (Polypodiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 179: 36-49. <https://doi.org/10.1086/694764>
- Lehnert M. 2009. Resolving the *Cyathea caracasana* complex (Polypodiopsida: Cyatheaceae). *Stuttgarter Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie, 2*: 409-445.
- Lehnert M. 2012. A synopsis of the species of *Cyathea* (Cyatheaceae-Polypodiopsida) with pinnate to pinnate-pinnatifid fronds. *Phytotaxa* 61: 17-36. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.61.1.2>
- Lehnert M. 2013. Grammitid ferns (Polypodiaceae) I. *Melpomene. Flora Neotropica* 112: 1-120.
- Lehnert M. 2014. Do you know *Cyathea divergens* (Cyatheaceae - Polypodiopsida)? *Phytotaxa* 161: 001-042. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.161.1.1>
- Lehnert M. 2016. A synopsis of the exindusiate species of *Cyathea* (Cyatheaceae-Polypodiopsida) with bipinnate-pinnatifid or more complex fronds, with a revision of the *C. lasiosora* complex. *Phytotaxa* 243: 1-53. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.243.1.1>
- Lehtonen S, Cárdenas G. 2019. Dynamism in plastome structure observed across the phylogenetic tree of ferns. *Botanical Journal of the Linnean Society* 190: 229-241. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz020>
- León B, Beltrán H. 2002. A new *Microgramma* Subgenus *Solanopteris* (Polypodiaceae) from Peru and a new combination in the subgenus. *Novon* 12: 481-485. <https://doi.org/10.2307/3393125>
- León B, Cano A, Young KR. 2002. Los helechos de las lomas costeras del Perú. *Arnaldoa* 9: 7-42.
- León B, Beltrán H, Carrasco-Badajoz C, Portal-Quicaña E, Huaycha-Allca M. 2018. First record of *Pilularia americana* A. Braun (Polypodiidae, Salviniaceae) from Peru. *Check List* 14: 319-322. <https://doi.org/10.15560/14.2.319>
- Madriñán S, Cortés AJ, Richardson JE. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics* 4: Art. 192. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Maxon WM. 1931. *Studies of tropical American ferns. No. 7. Contributions of the U.S. National Herbarium* 24: 33-63.
- Mellado LF, León B. 2007. Nuevos registros y observaciones de algunas especies de *Elaphoglossum* (Elaphoglossaceae) del Perú. *Rev. Peru. Biol. Número especial* 14(1): 021-023. <https://doi.org/10.15381/rpb.v14i1.1750>
- Mellado LF, Alban J, León B. 2009. Cuatro nuevos registros de especies del género *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae) para el Perú. *Rev. Peru. Biol. Número especial* 15(2): 093-095. <https://doi.org/10.15381/rpb.v15i2.1729>
- Mettenius GH. 1856. *Filices Lechlerianae chilenses ac peruanae. Fasc. 1*: 1-33. Leipzig: RF. Hohenackeri (ed).
- Mettenius GH. 1859. *Filices Lechlerianae chilenses ac peruanae. Fasc. 2*: 1-38. Leipzig: RF. Hohenackeri (ed).
- Mickel JT. 1962. A monographic study of the fern genus *Anemia*, subgenus *Coptophyllum*. *Iowa State Coll. J. Sci.* 36: 349-482.
- Øllgaard B. 2012. New combinations in Neotropical Lycopodiaceae. *Phytotaxa* 57: 10-22. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.57.1.3>
- Peláez-Peláez F, Alarcón-Rojas N, Vergara-Medrano S, Torres-Delgado J. [2010] 2011. Nuevos registros de Pteridophyta en la región San Martín-Perú. *Sciéndo* 13: 28-34.
- Pichi-Sermolli REG. 1965. *Index Filicum, Supplementum Quartum, pro Annis 1934-1960*
- Ponce MM, Del Río C, Ebihara A, Dubuisson J-Y. 2017. Discussion on taxonomy of the fern genera *Crepidomanes* and *Polyphlebium* (Hymenophyllaceae) in Argentina and south-eastern South America, and description of a new local variety for *Crepidomanes pyxidiferum*. *Botany Letters* 164: 5-18. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1263581>
- Pryer KM, Smith AR, Skog JE. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and rbcL sequences. *American Fern Journal* 85: 205-282. <https://doi.org/10.2307/1547810>
- Pryer KM, Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Wolf PG, Hunt JS, Sipes SD. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622. <https://doi.org/10.1038/35054555>
- PPG-I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54 (6): 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>

- Reimers H. 1954. XV. Abteilung: Pteridophyta. Farnpflanzen. En: H. Melchior & E. Werdermann (Eds.) A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin-Nikolassee: Borntraeger 269-311.
- Sánchez-Baracaldo P. 2004. Phylogenetics and biogeography of the Neotropical fern genera *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). *American Journal of Botany* 91: 274-284. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.2.274>
- Sánchez-Baracaldo P, Thomas GH. 2014. Adaptation and convergent evolution within the *Jamesonia-Eriosorus* complex in high-elevation biodiverse Andean hotspots. *PLoSOne* 9(10) : e110618. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110618>
- Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Hildebrand TJ, Haufler CH, Ranker TA. 2004. Unraveling the phylogeny of polypodioid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 1041-1063. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.09.018>
- Smith AR. 1974. A revised classification of *Thelypteris* subgenus *Amauropelta*. *American Fern Journal* 64: 83-95. <https://doi.org/10.2307/1547004>
- Smith AR. 2006. *Serpocaulon* (Polypodiaceae), a new genus segregated from *Polypodium*. *Taxon* 55: 919-930. <https://doi.org/10.2307/25065686>
- Smith AR, van der Werff H. 2010. Pteridophyta. En: Flora del río Cenepa, Amazonas, Perú, Volumen I. Monographs of the Missouri Botanical Garden 114
- Smith AR, León B, Tuomisto H, van der Werff H, Moran RC, Lehnert M, Kessler M. 2005. New records of pteridophytes for the flora of Peru. *Sida* 21: 2321-2342.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731. <https://doi.org/10.2307/25065646>
- Smith AR, Tejero-Diez JD. 2014. *Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties. *Botanical Sciences* 92: 43-58. <https://doi.org/10.17129/botsci.29>
- Soukup J. 1978a. Pteridophyta del Perú I. Lycopsida, Sphenopsida y Psilotopsida, una lista provisoria de especies. *Biota* 11, no. 90: 212-220.
- Soukup J. 1978b. Pteridophyta del Perú. II. Filicopsida, lista provisoria de especies. *Biota* 11, no. 90: 223-268.
- Soukup J. 1979. Pteridophyta del Perú II, continuación. *Biota* 11, no. 91: 271-323.
- Sundue M, Islam MB, Ranker TA. 2010. Systematics of Grammitid ferns (Polypodiaceae): Using morphology and plastid sequence data to resolve the circumscriptions of *Melpomene* and the polyphyletic genera *Lellingeria* and *Terpsichore*. *Systematic Botany* 35: 701-715. <https://doi.org/10.1600/036364410X539790>
- Sundue MA, Testo WL, Ranker TA. 2015. Morphological innovation, ecological opportunity, and the radiation of a major vascular epiphyte lineage. *Evolution* 69: 2482-2495. <https://doi.org/10.1111/evo.12749>
- Suissa JS, Sundue MA. 2020. Diversity patterns of Neotropical ferns: revisiting Tryon's centers of richness and endemism. *American Fern Journal* 110: 211-232. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-110.4.211>
- Tejedor A, Calatayud G. 2017. Eleven new scaly tree ferns (*Cyathea*: *Cyatheaceae*) from Peru. *American Fern Journal* 107: 156-191. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-107.3.156>
- Tejedor A, Calatayud G. 2018. Six newly scaly tree ferns (*Cyathea*: *Cyatheaceae*) from northern Peru. *American Fern Journal* 108: 117-138. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-108.4.117>
- Testo W, Øllgaard B, Field A, Almeida T, Kessler M, Barrington D. 2018. Phylogenetic systematics, morphological evolution, and natural groups in neotropical *Phlegmariurus* (*Lycopodiaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 125: 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.016>
- Testo W, Sessa E, Barrington D. 2019. The rise of the Andes promoted rapid diversification in Neotropical *Phlegmariurus* (*Lycopodiaceae*). *New Phytologist* 222: 604-613. <https://doi.org/10.1111/nph.15544>
- Tryon AF. 1970. A monograph of the fern genus *Eriosorus*. *Contributions from the Gray Herbarium* 200: 54-174. <https://doi.org/10.5962/p.336423>
- Tryon RM. 1952. A sketch of the history of fern classification. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 39: 255-262. <https://doi.org/10.2307/2399092>
- Tryon RM. 1962. Taxonomic fern notes II. *Pityrogramma* (including *Trismeria*) and *Anogramma*. *Contributions from the Gray Herbarium* 189: 52-76. <https://doi.org/10.5962/p.336400>
- Tryon RM. 1964. The ferns of Peru. *Polypodiaceae* (*Dennstaedtiaceae* to *Oleandreae*). *Contributions from the Gray Herbarium* 194: 3-253. <https://doi.org/10.5962/p.336411>
- Tryon RM. 1972. Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns. *Biotropica* 4: 121-131. <https://doi.org/10.2307/2989774>
- Tryon RM. 1976. A revision of the genus *Cyathea*. *Contributions from the Gray Herbarium* 206: 19-98. <https://doi.org/10.5962/p.336441>
- Tryon RM, Stolze RG. 1988. Pteridophyta of Peru. Part I. 1. *Ophioglossaceae*- 12. *Cyatheaceae*. *Fieldiana Botany, new series* 20: 1-144.
- Tryon RM, Stolze RG. 1989. Pteridophyta of Peru. Part II. 13. *Pteridaceae* - 15. *Dennstaedtiaceae*. *Fieldiana Botany, new series* 22: 1-128. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2659>
- Tryon RM, Stolze RG. 1991. Pteridophyta of Peru. Part IV. 17. *Dryopteridaceae*, Colab. de J. T. Mickel & R. C. Moran. *Fieldiana Botany, new series* 27: 1-176.
- Tryon RM, Stolze RG. 1992. Pteridophyta of Peru. Part III. 16. *Thelypteridaceae*, Colab. de A. R. Smith. *Fieldiana Botany, new series* 29: 1-80.
- Tryon RM, Stolze RG. 1993. Pteridophyta of Peru. Part V. 18. *Aspleniaceae*-21. *Polypodiaceae*, Colab. de B. León. *Fieldiana Botany, new series* 32: 1-190.
- Tryon RM, Stolze RG. 1994. Pteridophyta of Peru. Part VI. 22. *Marsileaceae* - 28. *Isoetaceae*, Colab. de B. Øllgaard. *Fieldiana Botany, new series* 34: 1-123.
- Weberbauer A. 1911. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden in ihren Grundzügen dargestellt. Pages 1-35. En: Engler A, Drude O. *Die Vegetation der Erde XII*. Leipzig. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.45308>
- Weberbauer A. 1945. *El mundo Vegetal de los Andes peruanos*. Lima: Ministerio de Agricultura, 776 p.
- Wikström N. 2000. Diversification and relationships of extant homosporous lycopods. *American Fern Journal* 91: 150-165. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2001\)091\[0150:DAROEH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2001)091[0150:DAROEH]2.0.CO;2)

- Wikström N, Kenrick P. 2001. Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsida): Estimating divergence times from *rbcl* gene sequences by use of Nonparametric Rate Smoothing. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 177-186. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0936>
- Young KR, León, B. 1999. Peru's humid eastern montane forests: An overview of their physical settings, biological diversity, human use and settlement, and conservation needs. *DIVA Technical Report* 5:1-97.
- Young KR, León, B. 2001. Perú. Pages 549-580. EN: Kapelle, M., Brown, AD. *Bosques nublados del neotropico*. InBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Young KR, Ulloa-Ulloa C, Luteyn JL, Knapp S. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: An introduction. *The Botanical Review* 68: 4-21. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0004:PEAEI A\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0004:PEAEI A]2.0.CO;2)

#### Agradecimientos / Acknowledgments:

Este manuscrito refleja el incentivo que la comunidad botánica peruana recibió y heredó del legado académico de Augusto Weberbauer. Nuestro reconocimiento a la memoria de la Dra. Enma Cerrate por inspirar el estudio de los helechos peruanos. Al Dr. Manuel Burga, ex Rector de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos por impulsar el conocimiento del aporte de Weberbauer en la universidad. Al Dr. Gregor Wolff del Instituto Ibero-Americano de Berlín, Alemania. A la Biol. Soledad Rivera por su incansable apoyo con los ejemplares del herbario San Marcos..

#### Conflicto de intereses / Competing interests:

Los autores no incurrir en conflictos de intereses.

#### Rol de los autores / Authors Roles:

BL: Conceptualización, Escritura-Preparación del borrador original, Redacción-revisión y edición.

MA-T: Investigación, Redacción-revisión y edición.

FLM: Investigación, Redacción-revisión y edición.

#### Fuentes de financiamiento / Funding:

Esta investigación no recibió ninguna subvención específica de ninguna agencia de financiación, sector comercial o sin fines de lucro.

#### Aspectos éticos / legales; Ethics / legals:

Los autores declaran que no violaron ni omitieron normas éticas o legales en esta investigación.