

Caracteres diagnósticos de frondas esporógenas y esporangios de *Blechnum* L. (*Blechnaceae*)

Carmen Prada¹, José María Gabriel y Galán¹, Paula Saiz¹, Lilian Passarelli², Mercedes Ciciarelli² & Cristina H. Roller²

1 Universidad Complutense, Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Biología Vegetal I, Madrid, España. cpm@bio.ucm.es, jmgabriel@bio.ucm.es, pau.saizdc@gmail.com.

2 Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática, Argentina. tinar.cris@gmail.com, lmpassarelli@yahoo.com.ar, mercedes.ciciarelli@gmail.com.

Recebido em 12.VIII.2014.

Aceito em 29.VI.2016

RESUMEN – En este trabajo se han estudiado caracteres de las pinnas esporógenas en 42 taxones de *Blechnum* L., con el fin de poner en evidencia su valor diagnóstico en el nivel específico o de grupos de especies afines. Se incluyeron especies palustres, herbáceas terrestres, cordatoides, arborescentes y epífitas o hemiepífitas. Se estudiaron la anatomía de las pinnas fértiles, los tipos de indusios en relación con las láminas, el receptáculo y la vena comisural, su modelo epidérmico y caracteres de esporangios. En general, los caracteres muestran una fuerte coincidencia con los grupos de afinidad previamente establecidos por otros rasgos morfológicos y moleculares, y algunos se manifiestan como diagnósticos en el nivel específico. Se hacen comentarios adicionales sobre los caracteres, a la luz de las diferentes apreciaciones filogenéticas y evolutivas propuestas para el género. Nuestros resultados sugieren que estos caracteres deben ser incluidos en cualquier propuesta taxonómica que se haga para el género.

Palabras-clave: anatomía, epidermis, evolución, indusio, taxonomía

ABSTRACT – **Diagnostic characters of sporogenous fronds and sporangia of *Blechnum* L. (*Blechnaceae*).** We focused on characters of sporogenous pinnae of 42 taxa in the genus *Blechnum* L. to highlight their diagnostic value in the genus, and whether they vary at species level or are shared by related species. This work included amphibious, herbaceous terrestrial, cordatoid, arborescent and epiphyte-hemiepiphyte taxa. We studied the anatomy of the fertile pinnae, types of indusia in relation with the lamina, the receptacle and commissural vein, the epidermal pattern and the characters of sporangia. In general, these characters correlated with the groups of species previously established by other morphological and molecular characters. Additional comments on the characters are made in the light of phylogenetic and evolutionary hypotheses proposed for *Blechnum*. Our results suggested that these characters should be considered in any future taxonomic approach of the genus.

Keywords: anatomy, epidermis, evolution, indusium, taxonomy

INTRODUCCIÓN

Los estudios detallados sobre caracteres de las frondas esporógenas de *Blechnum* y otros helechos leptosporangiados son relativamente escasos; con frecuencia se incluyen de forma descriptiva en revisiones o se aportan datos puntuales como la morfología de los indusios y las esporas, pero no existen suficientes estudios que analicen este aspecto del esporófito en relación con la posible obtención de rasgos diagnósticos.

Distintos autores (Bower 1914, 1928, Copeland 1947, Haider 1954, Wilson 1959) hicieron referencia a la ontogenia o a la estructura de los esporangios maduros, a la importancia taxonómica de algunos rasgos así como su variación en diversos géneros de helechos leptosporangiados, entre ellos *Blechnum*. Más recientemente se realizó un estudio citológico que incluyó la ontogenia del esporangio en especies del grupo *B. occidentale* (González *et al.* 2010). En trabajos y revisiones también recientes (Gabriel y Galán *et al.* 2008, Passarelli 2007, Prada *et al.* 2008, Roller & Prada 2006, Roller *et al.* 2008, 2012a, 2012b, 2013), se aportan datos específicos sobre esporas o morfología de los indusios que, si bien no incluyen detalles sobre otros aspectos de

las frondas esporógenas, sugieren que la variación de los caracteres estructurales de éstas, así como los de esporangios y esporas, tendrían en conjunto importancia taxonómica en diferentes niveles jerárquicos. Esto es de interés además, porque en *Blechnum*, las colecciones de herbario de especies dimorfas suelen incluir ejemplares representados sólo por frondas fértiles o por mezcla de frondas fértiles y estériles de especies diferentes, lo que lleva a dificultades en la determinación.

Por lo que antecede, se propone aquí un estudio de la morfología de las pinnas fértiles, indusios y esporangios en 42 taxones del género *Blechnum*, la mayoría de ellos neotropicales, con la excepción de la especie paleotropical *Blechnum ivohibense* C. Chr. Tales especies fueron analizadas previamente por los autores en relación con otros caracteres del esporófito y están representados también todos los grupos de afinidad propuestos recientemente sobre la base de análisis moleculares (Gabriel y Galán *et al.* 2013), así como en los establecidos a partir de caracteres morfológicos de los esporófitos (Tryon & Tryon 1982, Dittrich 2005). Se incluyen *B. serrulatum* Richard, las especies monomorfas y dimorfas arborescentes, las herbáceas terrestres dimorfas del grupo *B. penna-marina*

(Rolleri & Prada 2006), las monomorfas-subdimorfas del grupo *B. occidentale*, especies relacionadas con *B. cordatum* (Desv.) Hieron., designadas genéricamente como cordatoides, especies terrestres con pinnas adnatas, y epífitas o hemiepífitas, tratadas también en un análisis esporal reciente y en una prospección sobre biometría de estomas. *Blechnum ivohibense* se ha introducido en las comparaciones porque sus caracteres sugieren afinidad con el grupo *B. divergens*.

En los taxones y grupos seleccionados se han analizado los caracteres de las pinnas fértiles, indusios y esporangios. El estudio incluye la anatomía de las pinnas fértiles, los tipos de indusios en relación con su posición en las láminas, el receptáculo y la vena comisural, su anatomía y modelo epidérmico, así como caracteres de los esporangios, tales como la forma de la cápsula, el número de células del anillo, el número y morfología de las células del área estomial, incluyendo el de células epistomiales, del estomio propiamente dicho o *labios*, el de células hipostomiales (Haider 1954, Wilson 1959), la presencia o ausencia de una zona de células cortas presente en la base de la cápsula, designada como roseta, el número de hileras de células, longitud y anchura del pedicelo. El principal objetivo es comprobar el valor diagnóstico de esos caracteres en el género y destacar tanto los que puedan ser compartidos por grupos de especies afines, como los que puedan ser útiles en el nivel específico.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se ha realizado con material seco. Los taxones estudiados y sus grupos correspondientes de acuerdo con Gabriel y Galán *et al.* (2013) se muestran en el Cuadro 1.

Para los procedimientos de microscopía, se atendió en general a las técnicas descritas en Gurr (1966) y Ruzin (1999). Las muestras se trataron con una solución de hidróxido de sodio al 6% durante 10-20 minutos para ablandar los tejidos. Se lavaron con agua y se efectuaron secciones transversales a mano alzada en la parte media de las pinnas; los cortes se sumergieron en una solución al 50% de hipoclorito sódico comercial y agua destilada para blanquearlos (aproximadamente 2-5 minutos), seguido de varios lavados con agua. Los cortes se colorearon con azul de toluidina (TBO) al 0,1% acuoso. Este colorante tiñe de color rosa a púrpura las paredes primarias de naturaleza péctica y de color verde, azul verdoso o azul brillante las paredes secundarias lignificadas. Para el estudio de la morfología epidérmica de los indusios, éstos se arrancaron con pinzas de punta fina y se colorearon de la misma forma que las secciones de pinnas.

El análisis de los esporangios se llevó a cabo raspando los soros de las pinnas, previamente ablandadas y aclaradas, sobre una gota de colorante para analizar la forma de la cápsula, el número y forma de células del anillo y del área estomial, incluyendo epistomio e hipostomio, las células de los labios que forman el estomio propiamente dicho, el pedicelo y las características de las células de la

roseta. Todas las observaciones se hicieron utilizando un microscopio óptico Nikon Eclipse Ci equipado con cámara digital DS-Fi2. La terminología se ha tomado de obras básicas, especialmente la relacionada con el esporangio en general y con el área estomial (Font Quer 1975, Haider 1954, Wilson 1959). Para otros términos se ha recurrido a Lellinger (2002).

RESULTADOS

Las pinnas fértiles (Figs. 1, 2, Cuadro 1) tienen un desarrollo variable de la porción expandida fotosintética. Hay pinnas fértiles con láminas planas, fotosintéticas, bien desarrolladas (especies monomorfas) y otras con láminas parcialmente a totalmente contraídas (especies dimorfas), de modo que en relación con esto, la posición del tejido de protección de los esporangios (indusio) varía desde una posición hipofílica más o menos próxima a la costa, hasta una posición submarginal o marginal.

En cuanto a los receptáculos, algunas especies los tienen claramente definidos, con los esporangios situados en la axila del indusio, mientras que en otras los esporangios se producen, además, sobre la superficie del indusio cubriendo una extensión variable de la misma. Se han observado también variaciones en la anatomía y modelo epidérmico de los indusios.

Las pinnas fértiles con láminas fotosintéticas desarrolladas, expandidas, verdes, se vinculan con indusios localizados en el hipofilo (Fig. 1 A-D). Estos indusios son láminas membranáceas cortas o largas, rectas o recurvadas sobre los esporangios, situadas a lo largo de una vena comisural definida. La distancia entre los indusios y la costa es algo variable y se encuentran en la zona medial como en *B. australe* subsp. *australe* (Fig. 1 D), supramedial, como en *B. australe* subsp. *hastatum*, o subcostal, como en *B. occidentale* (Fig. 1 C y 2 A), *B. brasiliense* (Fig. 1 B) y *B. serrulatum* (Fig. 1 A). Estructuralmente son delgadas membranas de 2-5 capas celulares de espesor basal, con el mayor espesor observado en *B. brasiliense*. La vena comisural se distingue con claridad en corte o en superficie y puede presentar una endodermis completa provista de bandas de Caspary bien desarrolladas. Los esporangios se originan en un receptáculo más o menos prominente, definido, localizado en la axila del indusio o incluso sobre el indusio mismo (especies del grupo *B. occidentale*).

En sección transversal estas pinnas difieren en las características del área de la costa y en el número y tipo de haces vasculares. En *B. serrulatum* las costas son adaxialmente surcadas, con un surco en V flanqueado por un borde engrosado papiloso y abaxialmente curvas, muy sobresalientes (Fig. 1 A); son adaxialmente algo planas y abaxialmente prominentes en *B. brasiliense* (Fig. 1 B), y adaxialmente planas o con un surco en V de profundidad variable, a veces flanqueado por 1-2 hileras de papilas y abaxialmente curvas en especies terrestres del grupo *B. occidentale* (Fig. 1 C-D). Los haces vasculares de *B. serrulatum* y *B. brasiliense*, vistos en sección transversal,

Cuadro 1. Caracteres de las pinnas fértiles en especies de *Blechnum*. Los números corresponden a los grupos de afinidad propuestos por Gabriel y Galán *et al.* (2013).

| Grupo | Pinnas | Indusio | Receptáculo | Taxones | Margen y modelo epidérmico del indusio |
|--|--|-----------------|----------------------|--|---|
| 1. <i>B. serrulatum</i> | Planas | Delgado, típico | Definido | <i>B. serrulatum</i> | Eroso Poligonal |
| 2. <i>B. spicant</i> | Contraídas, reducidas en anchura | Complejo | Definido | <i>B. spicant</i> | Entero Poligonal |
| 3. Especies arborecentes y subarborescentes | | | | | |
| 3.1. Especies arborecentes, grupo <i>B. tabulare</i> | Contraídas reducida en anchura | Complejo | Definido | <i>B. cycadifolium</i> <i>B. magellanicum</i> <i>B. moritzianum</i> <i>B. schomburgkii</i> <i>B. tabulare</i> <i>B. werkeanum</i> | Lacerado, con glándulas Subpoligonal, células con paredes engrosadas Lacerado, irregular Poligonal Lacerado a laciniado Poligonal Lacerado a laciniado Poligonal Lacerado a laciniado Poligonal Lacerado a laciniado Poligonal Lacerado Poligonal |
| 3.2. Especies cordatoideas, grupo <i>B. cordatum</i> | Contraídas reducida en anchura | Complejo | Definido o extendido | <i>B. cordatum</i> <i>B. loxense</i> <i>B. proliferum</i> <i>B. sprucei</i> | Eroso-lacerado, papiloso Subpoligonal Lacerado, papiloso Subpoligonal a subsinuoso Repando a ondulado Poligonal Repando a ondulado Poligonal |
| 3.3. <i>B. brasiliense</i> | Planas | Delgado, típico | Definido | <i>B. brasiliense</i> | Repando a denticulado irregular Subsinuoso a sinuoso |
| 4. Especies epífitas, grupo <i>B. fragile</i> | Contraídas, reducidas en anchura Hidatodos conspicuos | Complejo | Definido o extendido | <i>B. acutum</i> <i>B. ensiforme</i> <i>B. fuscocosquamosum</i> <i>B. fragile</i> <i>B. jamaicense</i> | Entero a repando Poligonal Repando a crosso Subpoligonal Repando a crosso Subpoligonal Repando a crosso Subpoligonal a subsinuoso Repando Subpoligonal a subsinuoso |

Cuadro 1. Cont.

| Grupo | Pinnas | Indusio | Receptáculo | Taxones | Margen y modelo epidérmico del indusio |
|---|--------|-----------------|-------------|---|--|
| 5. Especies herbáceas terrestres 5.1. Especies monomorfas o subdimorfas grupo <i>B. occidentale</i> | Planas | Delgado, típico | Definido | <i>B. kunthianum</i> | Entero a repando Subpoligonal a subsinuoso |
| | | | | <i>B. schottii</i> | Entero a repando Subpoligonal |
| | | | | <i>B. arcuatum</i> | Repando, papiloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. australe subsp. australe</i> | Eroso a denticulado profundo, papilas o denticulos 1-celulares; piloso Subsinuoso |
| | | | | <i>B. australe subsp. hastatum</i> | Eroso a denticulado irregular, interrumpido; piloso Subsinuoso |
| | | | | <i>B. glandulosum subsp. glandulosum</i> | Repando a denticulado irregular, piloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. glandulosum subsp. austrobrasiltianum</i> | Repando a denticulado irregular, piloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. gracile</i> | Repando a denticulado irregular Sinuoso |
| | | | | <i>B. lanceola</i> | Entero a repando Sinuoso |
| | | | | <i>B. levigatum</i> | Ondulado irregular, piloso Sinuoso |
| 5.1. Especies monomorfas o subdimorfas grupo <i>B. occidentale</i> | Planas | Delgado, típico | Definido | <i>B. occidentale</i> | Eroso a denticulado irregular, papiloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. polyptoides</i> | Repando a eroso, papiloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. arcuatum</i> | Repando, papiloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. australe subsp. australe</i> | Eroso a denticulado profundo, papilas o denticulos 1-celulares; piloso Subsinuoso |
| | | | | <i>B. australe subsp. hastatum</i> | Eroso a denticulado irregular, interrumpido; piloso Subsinuoso |
| | | | | <i>B. glandulosum subsp. glandulosum</i> | Repando a denticulado irregular, piloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. glandulosum subsp. austrobrasiltianum</i> | Repando a denticulado irregular, piloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. gracile</i> | Repando a denticulado irregular Sinuoso |

Cuadro 1. Cont.

| Grupo | Pinnas | Indusio | Receptáculo | Taxones | Margen y modelo epidérmico del indusio |
|---|--|-------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|---|
| 5.2. Especies dimorfas grupo <i>B. divergens</i> | | | | <i>B. lanceola</i> | Entero a repando Sinuoso |
| | | | | <i>B. levigatum</i> | Ondulado irregular, piloso Sinuoso |
| | | | | <i>B. occidentale</i> | Eroso a denticulado irregular, papiloso Sinuoso |
| | Contraídas, curvadas, margen marcadamente desplazado hacia la cara abaxial | Reducido, incluso inexistente | Definido o extendido | <i>B. polypteroideus</i> | Repando a eroso, papiloso Sinuoso |
| 5.3. Especies dimorfas grupo <i>B. penna-marina</i> | | | | <i>B. divergens</i> | Eroso Sinuoso |
| | | | | <i>B. ivohibense</i> | Repando Subpoligonal a subsinuoso |
| | | | | <i>B. lherminieri</i> | Repando, Sinuoso |
| | | | | <i>B. sampaoanum</i> | Repando Subpoligonal a subsinuoso |
| | Contraídas, curvadas, margen desplazado hacia la cara abaxial | Reducido | Definido o extendido | <i>B. blechnoides</i> | Ondulado irregular Sinuoso |
| | | | | <i>B. corralense</i> | Ondulado irregular con prolongaciones piliformes pluricelulares Sinuoso |
| | | | <i>B. microphyllum</i> | Eroso denticulado Subsinuoso | |
| | | | <i>B. mochaenum subsp. mochaenum</i> | Eroso denticulado Subsinuoso | |
| | | | <i>B. mochaenum subsp. squamipes</i> | Eroso denticulado Sinuoso | |
| | | | <i>B. penna-marina</i> | Lacinado irregular Sinuoso | |
| | | | <i>B. stoloniferum</i> | Entero Sinuoso | |

surcadas y abaxialmente curvas y prominentes, con tejidos esclerosados en general presentes en ambas caras y haces vasculares que, en corte, tienen forma de V. La epidermis del indusio, vista en sección transversal es similar a la epidermis de la lámina adaxial. Los receptáculos son definidos.

En las especies epífitas (Fig. 1 F, 2 B) las costas tienen un surco adaxial en V profunda y una carina abaxial marcada con tejido de sostén relativamente escaso; los márgenes de la pinna presentan hidatodos conspicuos. La sección de la pinna fértil (Fig. 2 B) muestra una epidermis del indusio que se caracteriza por células largas, con paredes anticlinales algo engrosadas y paredes periclinales y externas más delgadas, con aspecto de empalizada, que son especialmente grandes en la porción curva del indusio y con un tamaño que disminuye hacia el margen del mismo. Los receptáculos son más o menos definidos pero los esporangios también se originan en la zona basal del indusio.

Las pinnas fértiles de las especies cordatoides estudiadas (Fig. 1 G) tienen secciones transversales adaxialmente surcadas con surcos profundos y abaxialmente curvas, con 3-5 haces concéntricos en la costa y escaso tejido mecánico hipodérmico en ambas caras. El receptáculo está extendido desde cerca de la costa hasta la zona que se halla por debajo del margen de la lámina reducida de la pinna, que es sobresaliente; la epidermis del tejido indusial es similar a la de la porción trófica, no presenta células especializadas, y no se desarrollan esporangios en esa región.

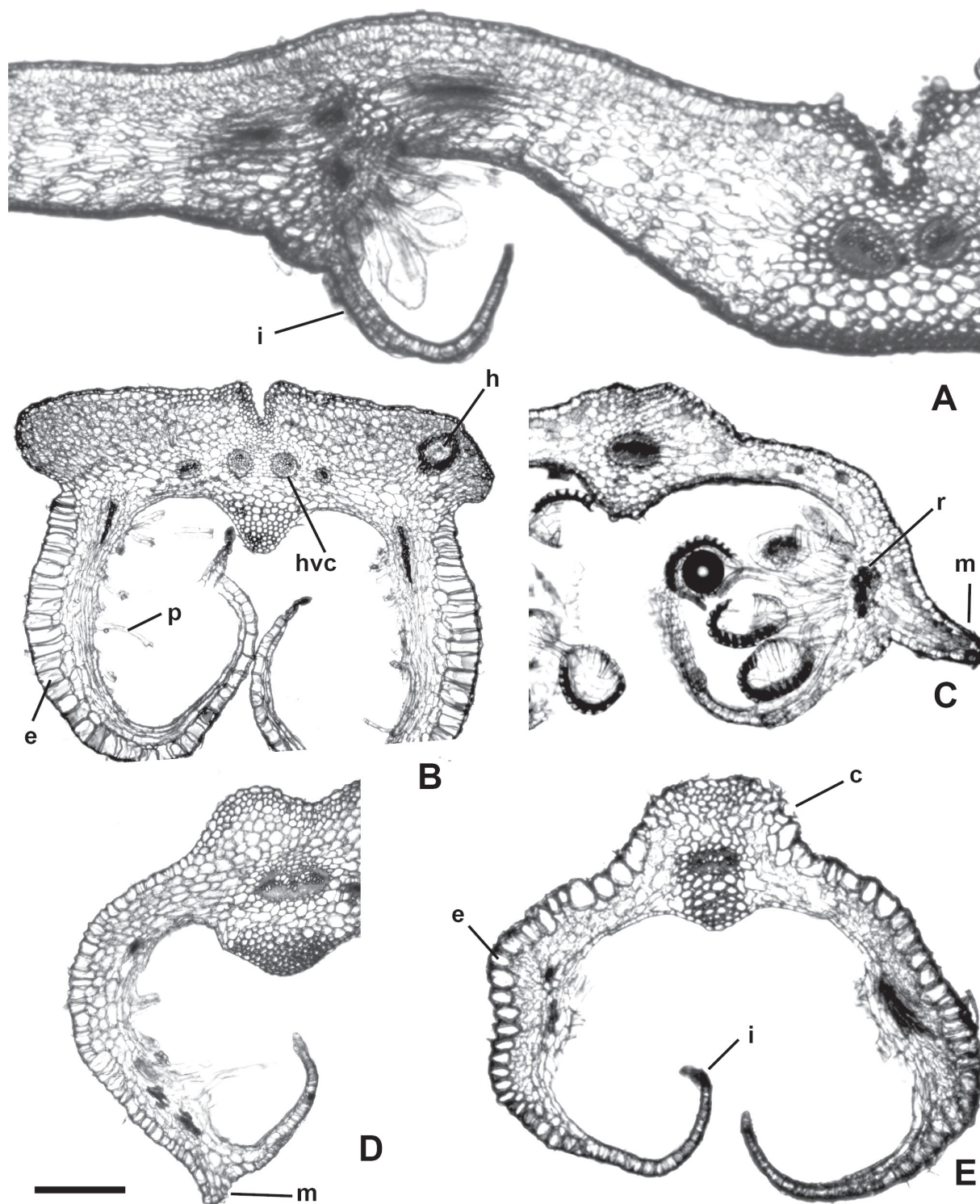
Las costas de *B. spicant* (Fig. 1 H) presentan un surco adaxial en V más o menos profundo y una carina abaxial, con 1-2 haces concéntricos. La epidermis indusial es similar a la de la cara adaxial de la pinna y los receptáculos son definidos.

Las especies con pinnas fértiles de láminas contraídas y curvadas abaxialmente corresponden a los grupos *B. penna-marina* y *B. divergens*. Anatómicamente las pinnas del grupo *B. penna-marina* son similares a las de *B. spicant*, pero con el receptáculo extendiéndose hacia la costa (Fig. 1 I, 2 C). En el caso del grupo *B. divergens* la lámina se prolonga en un indusio relativamente corto que no siempre es tan claramente distinto de la porción trófica de la pinna como en los casos anteriores (Figs. 1 J, 2 D-E). En pinnas fértiles de este tipo no se observa siempre una vena comisural única o definida y con frecuencia no aparece delimitado el receptáculo, que constituye más bien un área receptacular amplia en la que se forman esporangios abundantes, casi con aspecto acrosticoide, protegidos por un indusio corto o largo que se diferencia como tal sólo por el hecho de que no presenta esporangios, ya que éstos se forman preferentemente sobre el área de la lámina, que en algunos casos presenta estomas abaxiales y está comprendida entre el margen y la costa. En sección transversal, las costas son curvas en ambas caras, a veces con un surco en V adaxial más o menos profundo y 1-2 haces vasculares. La porción indusial es relativamente corta y los receptáculos, definidos o extendidos, aparecen sobre la porción curvada de la lámina. La epidermis, vista en sección transversal, es similar a la descrita para las

especies epífitas, con células más altas que anchas y con paredes diferencialmente engrosadas, pero en especies del grupo *B. divergens* toda la pinna, y no sólo la porción indusial, presenta esta epidermis.

Los indusios, en vista superficial, presentan variaciones en relación con el margen y el modelo epidérmico de las células de la porción distal del indusio (Cuadro 1). El margen es entero o algo repando en *B. spicant* y en las especies epífitas del grupo *B. fragile* aunque aparecen ocasionalmente márgenes enteros en especies de otros grupos. Los indusios con margen laciniado o lacerado son constantes en las especies arborescentes mientras que en las restantes varían desde ondulado a erosivo. El modelo epidérmico es menos variable y hay dos patrones básicos: poligonal, formado por células de paredes rectas (Fig. 3 A), y sinuoso, formado por células cuyas paredes tienen ondulaciones variables (Fig. 3 B). En algunos casos hay modelos intermedios, que aquí se han denominado subpoligonales, en los que las paredes celulares no son totalmente rectas y presentan ocasionales curvas leves, y subsinuosas, cuando son más onduladas que en los subpoligonales pero con ondas poco profundas. En las células de paredes rectas varía la relación largo/ancho celular y en las de paredes sinuosas varía la relación largo/ancho celular y la frecuencia y profundidad de las ondulaciones, y estas variaciones son caracteres específicos e intraespecíficos.

Los esporangios (Fig. 3 C-I, Cuadro 2) son del tipo leptosporangio, con cápsulas esferoidales, de contorno circular o subcircular, o bien elipsoidales, de contorno elíptico u ovado (Fig. 3 C-G). No hay diferencias notables en este aspecto, excepto por las cápsulas elipsoidales elongadas de *B. serrulatum* o algo irregulares de las especies arborescentes y cordatoides. El anillo es longitudinal con engrosamientos de la pared celular en U, y el número de células que lo integran varía desde 11 a 33 (Cuadro 2). La región del estomio incluye desde 4 hasta 16 células (Fig. 3 C-E), 2-4 de las cuales tienen paredes engrosadas y determinan un área de abertura en forma de labio o labios por la que tiene lugar la ruptura, denominada estomio (Fig. 3 C-D, G-H). Alrededor del estomio se encuentran grupos de células: las epistomiales en la porción más apical y las hipostomiales en la porción más basal, todas en general con paredes delgadas, nunca o muy raramente algo engrosadas. La base de la cápsula tiene un grupo celular de elementos claramente más cortos que los del pedicelo, que aquí se designan como células de la roseta o simplemente roseta (Fig. 3 I). Esta roseta no se colorea como las células del anillo ni como las del pedicelo, y la composición de sus paredes y las reacciones de color ante las pruebas microquímicas coinciden con las células de la cápsula. En todos los casos, en el momento de la dehiscencia del leptosporangio, se observa que la cápsula se desprende a partir de la roseta y con ésta adherida, separándose del pedicelo. Las células de la roseta son 3, muy raramente 4 como en las rosetas de *B. serrulatum*, *B. brasiliense* y algunos ejemplares de *B. blechnoides*, *B. occidentale*



Figs. 2 A-E. Secciones transversales de pinnas fértiles en *Blechnum*. **A.** *B. occidentale*; **B.** *B. kunthianum*; **C.** *B. mochaenum*; **D.** *B. divergens*; **E.** *B. lherminieri*. Costa (c); Epidermis (e); Hidatodo (h); Haz vascular concéntrico (hvc); Indusio (i); Margen de la pinna (m); Pedicelo (p); Receptáculo (r). Barras: A, C, D, E = 200 μ m; B = 400 μ m.

y *B. polypodioides*. Las células son aproximadamente isodiamétricas, aunque ocasionalmente se encuentran rosetas con células 2-3 veces más largas que anchas, como en *B. mochaenum* subsp. *squamipes* (Fig. 3 F), un taxón de hábito terrestre del grupo *B. penna-marina*, y

en *B. moritzianum*, una especie arborescente. En algunas especies como *B. cordatum*, *B. loxense* y *B. mochaenum* subsp. *squamipes*, se presentan pedicelos anchos que se estrechan abruptamente en el área de la roseta, cuyas células son mucho más angostas (Fig. 3 F-G).

Cuadro 2. Caracteres de los esporangios en especies de *Blechnum*. Los números corresponden a los grupos de afinidad propuestos por Gabriel y Galán *et al.* (2013). Las medidas del anillo viene expresadas como el valor más frecuente y, entre paréntesis, los valores extremos.

| Grupo | Taxones | Cápsula | | | | Pedicelo (long x anch máx, en μm) |
|---|--|--------------|-----------|---------|------------|---|
| | | Anillo | Epistomio | Estomio | Hipostomio | |
| 1. <i>B. serrulatum</i> | <i>B. serrulatum</i> | (18) 21 (25) | 1 | 4 | 3 | 640x80 |
| 2. <i>B. spicant</i> | <i>B. spicant</i> | (15) 16 (19) | 5-6 | 2 | 3-4 | 380x80 |
| 3. Especies arborescentes y subarborescentes | | | | | | |
| 3.1. Especies arborescentes, grupo <i>B. tabulare</i> | | | | | | |
| | <i>B. cycadifolium</i> | (21) 24 (29) | 3-4 | 2-3 | 4-6 | 900x80 |
| | <i>B. magellanicum</i> | (23) 27 (30) | 3 | 2 | 2-3 | 440x64 |
| | <i>B. moritzianum</i> | (19) 23 (27) | 5-6 | 2-3 | 3-5 | 900x60 |
| | <i>B. schomburgkii</i> | (16) 18 (21) | 4-5 | 2 | 3 | 800x65 |
| | <i>B. tabulare</i> | (16) 19 (25) | 3-5 | 2-5 | 3-6 | 900x90 |
| | <i>B. werkleanum</i> | (14) 19 (25) | 4 | 2 | 3-5 | 800x80 |
| 3.2. Especies cordatoides, grupo <i>B. cordatum</i> | | | | | | |
| | <i>B. cordatum</i> | (16) 17 (20) | 4-6 | 2-4 | 3-5 | 1600x160 |
| | <i>B. loxense</i> | (16) 19 (21) | 3-4 | 3-4 | 3-4 | 300x48 |
| | <i>B. proliferum</i> | (24) 28 (30) | 3-4 | 5 | 3-4 | 850x150 |
| | <i>B. sprucei</i> | (11) 12 (16) | 4-5 | 2 | 2-3 | 800x70 |
| 3.3. <i>B. brasiliense</i> | | | | | | |
| | <i>B. brasiliense</i> | (18) 20 (25) | 4 | 2-3 | 3 | 480x50 |
| 4. Especies epífitas, grupo <i>B. fragile</i> | | | | | | |
| | <i>B. acutum</i> | (15) 16 (21) | 3-4 | 2 | 2-3 | 280x65 |
| | <i>B. ensiforme</i> | (15) 18 (25) | 4-5 | 2-3 | 4-6 | 450x45 |
| | <i>B. fuscocosquamosum</i> | (19) 28 (33) | 5 | 3 | 5 | 480x60 |
| | <i>B. fragile</i> | (14) 19 (22) | 3-5 | 2 | 4-5 | 520x55 |
| | <i>B. kunthianum</i> | (15) 18 (20) | 3-4 | 2 | 3-5 | 480x80 |
| | <i>B. jamaicense</i> | (16) 18 (20) | 2-4 | 2-3 | 3-5 | 600x75 |
| | <i>B. schottii</i> | (16) 18 (21) | 3-5 | 2 | 3-4 | 560x50 |
| 5. Especies herbáceas terrestres | | | | | | |
| 5.1. Especies monomorfas o subdimorfas, grupo <i>B. occidentale</i> | | | | | | |
| | <i>B. arcuatum</i> | (21) 23 (26) | 3-4 | 2 | 3-4 | 160x10 |
| | <i>B. australe</i> subsp. <i>australe</i> | (12) 13 (15) | 3-4 | 2 (3) | 3-4 | 480x32 |
| | <i>B. australe</i> subsp. <i>hastatum</i> | (13) 14 (16) | 3-4 | 2 | 3-4 | 600x80 |
| | <i>B. glandulosum</i> subsp. <i>glandulosum</i> | (12) 13 (15) | 3-4 | 2 | 3-4 | 240x24 |
| | <i>B. glandulosum</i> subsp. <i>austrorbrasilianum</i> | (12) 13 (15) | 3-4 | 2 | 3-4 | 240x35 |
| | <i>B. gracile</i> | (12) 13 (14) | 2-3 | 2 | 3 | 480x32 |
| | <i>B. lanceola</i> | (12) 14 (15) | 1-2 | 2 | 1-2 | 260x24 |
| | <i>B. levigatum</i> | (12) 13 (16) | 3-4 | 2 | 3-4 | 300x40 |
| | <i>B. occidentale</i> | (14) 17 (21) | 2-3 | 2 | 2-3 | 640x40 |
| | <i>B. polypodioides</i> | (12) 13 (15) | 2-3 | 2 | 2-3 | 400x80 |
| 5.2. Especies dimorfas, grupo <i>B. divergens</i> | | | | | | |
| | <i>B. aequatoriense</i> | (13) 16 (17) | 4-5 | 2 | 3-5 | 600x100 |
| | <i>B. divergens</i> | (14) 17 (20) | 3-4 | 2 | 3-4 | 640x80 |
| | <i>B. ivohibense</i> | (15) 16 (20) | 4-5 | 2 | 4-5 | 210x48 |
| | <i>B. lherminieri</i> | (13) 16 (22) | 2-4 | 2 | 3-4 | 320x90 |

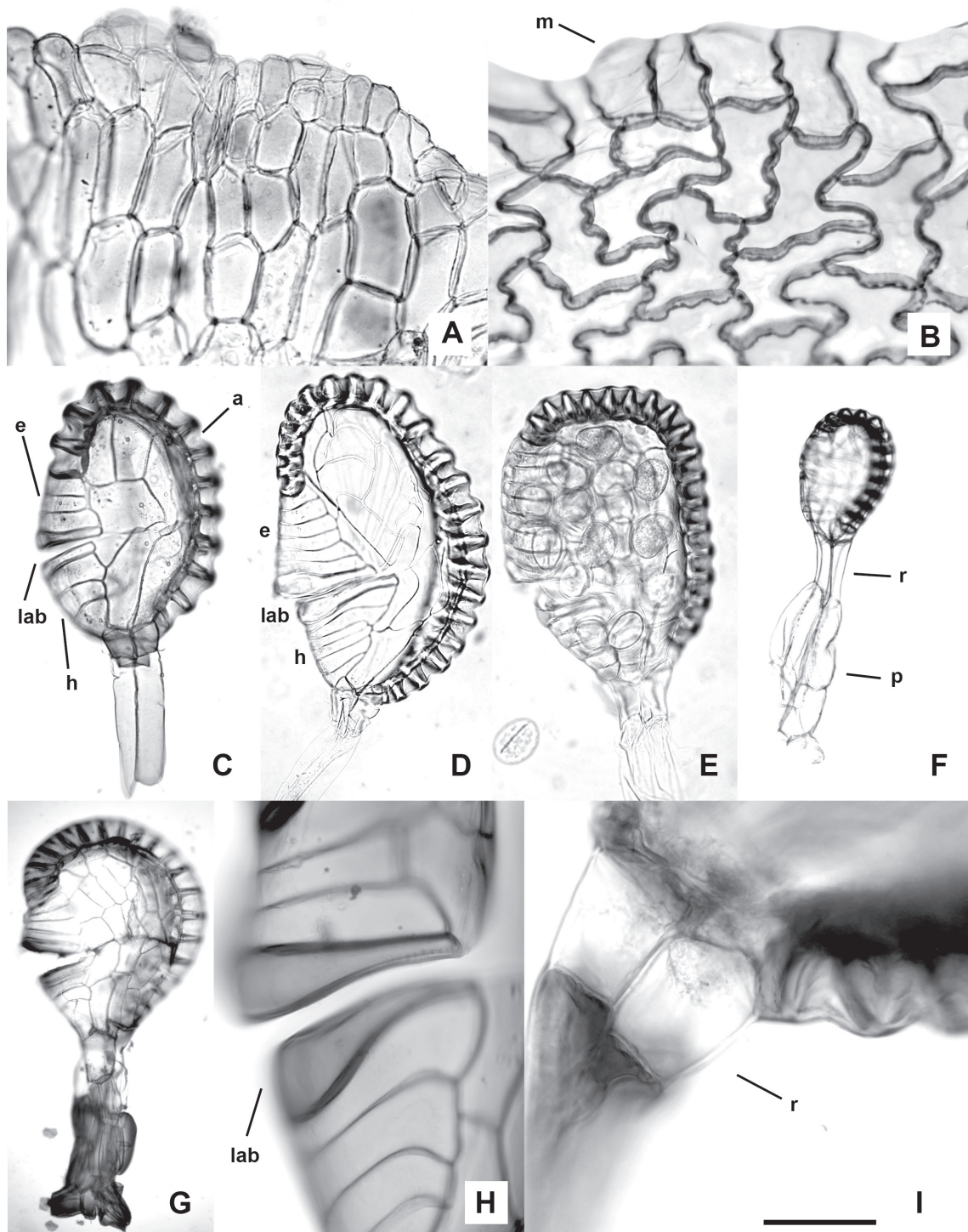
Cuadro 2. Cont.

| Grupo | Taxones | | Cápsula | | | Pedicelo (long x anch máx, en μm) |
|--|--|--------------|---------|-----|-----|---|
| 5.3. Especies dimorfas, grupo <i>B. penna-marina</i> | <i>B. sampaioanum</i> | (13) 17 (21) | 4-8 | 2 | 4-6 | 500x75 |
| | <i>B. blechnoides</i> | (14) 16 (18) | 2-3 | 2 | 3 | 600x60 |
| | <i>B. corralense</i> | (16) 19 (24) | 3-4 | 2 | 3-5 | 280x65 |
| | <i>B. microphyllum</i> | (16) 17 (23) | 1-2 | 2 | 1-2 | 360x40 |
| | <i>B. mochaenum</i> subsp. <i>mochaenum</i> | (12) 13 (14) | 3-4 | 2-3 | 2-4 | 600x60 |
| | <i>B. mochaenum</i> subsp. <i>squamipes</i> | (12) 13 (15) | 2-3 | 2 | 3-4 | 400x100 |
| | <i>B. penna-marina</i> | (12) 14 (16) | 3-4 | 2 | 2-4 | 330x40 |
| | <i>B. stoloniferum</i> | (11) 13 (14) | 1-2 | 2 | 1-2 | 290x100 |

El pedicelo tiene generalmente 3 hileras de células, pero excepcionalmente se encuentran desde 2 como en *B. australe* subsp. *australe*, hasta 6 como en *B. serrulatum*. El número de células por hilera es variable en las especies, pero los pedicelos rara vez son muy cortos porque también varía la relación largo/ancho celular, de modo que puede haber 3 células por hilera pero éstas ser hasta 5-6 (7) veces más largas que anchas. Una excepción son los pedicelos de *B. arcuatum*, una especie del grupo *B. occidentale*, con 3 hileras de 2 células cortas, casi isodiamétricas y los pedicelos de *B. cordatum*, *B. loxense* y *B. mochaenum* subsp. *squamipes*, con células 2-3 veces más largas que anchas y paredes no rectas sino curvadas hacia el exterior (Fig. 3 F-G). La longitud promedio, en micrómetros, indica que los pedicelos más largos se encuentran en las especies arborescentes y en *B. serrulatum*. La anchura de los pedicelos es variable y puede alcanzar desde 10 μm en *B. arcuatum* hasta 160 μm en *B. cordatum*.

Material examinado: *Blechnum acutum* (Desv.) Mett. Ecuador, PASTAZA, Pastaza canton, SE Puyo ca. 950m. *A. & L. Fay 3704* (UC); *Blechnum aequatoriense* A. Rojas. Ecuador, Reserva Golondrinas. El Corazón. Bosque muy húmedo montano, bosque primario, 2390m. *H. Vargas, E. Narváez, W. Torres & P. Escobar 4341* (UC); *Blechnum arcuatum* J. Rémy ex Gay. Chile, PALENA, Chaitén: Expedición Suecica 1907--190, en el curso inferior del río Yelcho, *Skottsberg s/n°* (LP); *Blechnum australe* L. subsp. *australe*. Uruguay, Depto. Rocha, Maturrango, entre Castillos y la Sierra del Oratorio, *E. Fuertes & C. Prada s/n°* (MA); *Blechnum australe* subsp. *hastatum* Kaulf. Argentina, NEUQUÉN, Isla Victoria, Cascada de Chachín, senda a Chachín, desvío del camino a Hua Hum, *C. Prada A 38* (MA); *Blechnum blechnoides* Bory ex Keyserl. Chile, CONCEPCIÓN, Talcahuano, Rocoto, en acantilados, *de la Sota 6024* (LP); *Blechnum brasiliense* Desv. Argentina, MISIONES, Depto. Iguazú, Parque Nacional Iguazú, selva secundaria. *C. Prada & E. Fuertes s/n°* (MA). Brasil, RIO DE JANEIRO: Guanabara, Serra Carioca, *Carauta N-638* (LP); *Blechnum cordatum* (Desv.) Hieron. Argentina, RÍO NEGRO, San Carlos de Bariloche, camino a Bahía López, *Burkart 12047* (BA). Brasil, RIO GRANDE DO SUL, Santa Cruz, *Jürgens & Ittier 69* (BA); *Blechnum corralense* Espinosa. Chile, Corral San Juan,

Gunckel 1961 (LIL); *Blechnum cycadifolium* (Colla) J. W. Sturm. Chile, VALPARAÍSO, Masatierra. Up from la Plazoleta del Yunque on trail to La Carbonera de Torres. 580 m. *T. Stuessy, J. Soto & P. López. 1206* (MA775375). Masatierra, Cumberland bay, camino al Portezuelo, *Looser 408* (LP); *Blechnum divergens* (Kunze) Mett. Haití, Middel Commissaires, Holdridge 2247 (LIL); *Blechnum ensiforme* (Liebm.) C. Chr. Colombia, ANTIOQUIA, Municipio Frontino, road to Murri, 15 km W of Nutibara, Altos de Cuevas, *Brant & Martínez 1325* (UC); *Blechnum fragile* (Liebm.) C. V. Morton & Lellinger. Cuba, prope Villam Monte Verde dictam, Cuba Orientali. *C. Wright 864* (MA). Jamaica, PORTLAND, east slope of the John Crow Mts., ca. 2 miles southwest of Ecclestown, *Proctor 5686* (LIL); *Blechnum fuscocosquamosum* A. Rojas. Venezuela, W Mérida, San Eusebio. Selva nublada de *Podocarpus oleifolius*, 2200-2500m. *W. Meier, H. Pfeifer & M. Lyle 3001* (UC); *Blechnum glandulosum* Kaulf ex Link. Costa Rica, PUNTARENAS, San Vito, Estación Biológica Las Cruces, *Gabriel y Galán s/n°* (MA); *Blechnum glandulosum* subsp. *austroribsonianum* (De la Sota) Prada & Roller. Argentina, SALTA: Santa Victoria, Los Toldos, Casa de LIES, *de la Sota 7115* (LP); *Blechnum gracile* Kaulf. Argentina, MISIONES, Iguazú, Parque Nacional Iguazú, Sendero Jacaratia, ex ruta 12, 2 km del CIES, *Vanni et al. 3254* (LP); *Blechnum ivohibense* C. Chr. Tanganika, Bezirk Morogoro: Uluguro-Gebirge, Northwestseite, Lupanga Berg, Nebelwald, *Schlieben 2959* (MA); *Blechnum jamaicense* (Broadh.) C. Chr. Jamaica: NW de la brecha de Portland, a lo largo de Murdock Gap. Barranco rocoso y sombrío, 5500 ft. *G. R. Proctor 5811* (UC); *Blechnum kunthianum* C. Chr. Argentina, MISIONES, Parque Provincial Cruce Caballero, *C. Prada s/n°* (MA); *Blechnum lanceola* Sw. Argentina, MISIONES, Libertador Gral. San Martín: Puerto Rico, *Bridarolli 3033* (LP); *Blechnum levigatum* Cav. Argentina, CÓRDOBA, sin. loc., *Castellanos 23157* (LP); *Blechnum lherminieri* Hieron. COLOMBIA, CHOCÓ, E San José del Palmar. Bosque musgoso secundario, con pastizales adyacentes, 1550-1650m. *D. B. Lellinger & E. de la Sota 757* (LP); *Blechnum loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon. Venezuela, TRUJILLO, Municipio Boconó, Laguna Larga, vía laguna Las Parias, to laguna Eco, Páramo de Motumbo, Monumento Natural Teta de Niquitao-Guirigay, *Stergios 20421* (UC); *Blechnum magellanicum* (Desv.) Mett. CHILE, LLANQUIUE. Las Lagunillas, 10 km E de Puerto Montt. *Sparre & Constance 10.844* (UC 1177605); *Blechnum microphyllum* (Goldm.) C. V. Morton. Argentina, NEUQUÉN, Río Agrio, Lago Caviahué, *Diem 3366* (LP); *Blechnum mochaenum* G.



Figs. 3 A-I. Modelo epidérmico del indusio y caracteres esporangiales en *Blechnum*. **A, B.** Vista superficial de la epiderme del indusio; **A.** *B. proliferum*, indusio con margen repando y modelo poligonal; **B.** *B. brasiliense*, indusio con margen repando a denticulado irregular y modelo subsinuoso a sinuoso; **C-G.** Esporangios. **C.** *B. glandulosum* subsp. *austrorbrasilianum*; **D.** *B. ensiforme*; **E.** *B. sampaioanum*; **F.** *B. mochaenum* subsp. *squamipes*; **G.** *B. loxense*; **H.** *B. divergens*, detalle de labios del estomio; **I.** *B. magellanicum*, detalle de la roseta. Anillo (a); Epistomio (e); Hipostomio (h); Labio (lab); Margen del indusio (m); Pedicelo (p); Roseta (r). Barras: **A, E, G** = 100 μ m; **B, C** = 80 μ m; **D** = 150 μ m; **F** = 175 μ m; **H, I** = 50 μ m.

Kunkel subsp. *mochaenum*. Argentina, CHUBUT, Futaleufú: Parque Nacional Los Alerces, Lago Cisnes, Roig et al. 13907 (LP); *Blechnum mochaenum* subsp. *squamipes* (Hieron.) Prada & Rolleri. Argentina, TUCUMÁN, Quebrada Pueblo Viejo, de la Sota 4070 (LP); *Blechnum moritzianum* (Klostch) Hieron. Argentina, SALTA, Santa Victoria, cerca

del Pueblo de Baritú, C. Prada et al. s/n° (MA); *Blechnum occidentale* L. Panamá, VERAGUAS, Isla Coiba, Distrito de Montijo, N de la isla, manglar adyacente a Gambute, Galdames et al. 2096 (MA); *Blechnum penna-marina* (Poir.) Kuhn. Argentina, TIERRA DEL FUEGO, Puerto Cook, Torres 1122 (LP); *Blechnum polypodoides* Raddi. Nicaragua,

NUEVA SEGOVIA, ca. 5.2 km W of San Fernando, NE to portillo Los Coyoles, SW up narrow quebrada to Cerro El Peñascal, *Stevens & Krukoff 3236* (LP); *Blechnum proliferum* Rosenst. Colombia, CHOCÓ-ANTIOQUIA, at and on both sides of the principal ridge W of La Mansa, at ca Km 105.5 of the ciudad Bolivar-Quibdo Road. *Lellinger & de la Sota 919* (LP); *Blechnum sampaioanum* Brade. Brasil, PARANÁ, Prefeitura Curitiba, Municipio Piraquara, Serra Piramirim, Estrada Itupava, *Silva et al. 1651* (MA); *Blechnum schomburgkii* (Klotzsch) C. Chr. Brasil, SÃO PAULO, Campos de Jordão, *Leite & Leite 3504* (LIL 162347). Costa Rica, SAN JOSÉ, Villa Mills, hacia el Cerro de la Muerte, *Gabriel y Galán & Sundue s/n°* (MA); *Blechnum schottii* (Colla) C. Chr. Chile, VALPARAÍSO, Masatierra, subida al Mirador Selkirk desde San Juan Bautista, Agua del Guindal, *Marticoarena et al. 9000* (MA); *Blechnum serrulatum* Rich. Brasil, RIO DE JANEIRO, Guanabara, Tijuca, Recreio dos andeirantes, 'Casuarinas', *Strang 342* (LP); *Blechnum spicant* (L.) Roth. España, LA CORUÑA, Fraga de Caaveiro, *C. Prada s/n°* (MACB); *Blechnum sprucei* C. Chr. Argentina, TUCUMÁN, Tafi, carretera de Tafi del Valle, El Nogalar, *C. Prada & T. Gallardo s/n°* (MA); *Blechnum stoloniferum* (Mett. ex Fourm.) C. Chr. México, OAXACA, Mixes, NW slopes of Cerro Zempaltepetl, trail from Yacoche to Tototepec, *Mickel & Leonard 4661* (LP); *Blechnum tabulare* (Thunb.) Kuhn. Argentina, MISIONES, Iguazú, Paraje Aguaray, Lote P, bañado en rodal 5 y 6, sector anegado con *Eryngium sp.*, *Keller, Colcombet & Ferreira 1774* (MA). Brasil, RIO DE JANEIRO, RS-Jaquirana, Fazenda Boa Vista, 900 m, *Watsum et al. 3995* (MA). MADAGASCAR, ANTANANARIVO, R. N. 1, 50 km W of Antananarivo, Tapia forest, *Barnett et al. 457* (UC); *Blechnum werkleanum* (H. Christ) C. Chr. Panamá, Bocas del Toro: Oleoducto Road, near Continental Divide, Fortuna Dam area, *Churchill et al. 4510* (UC).

DISCUSIÓN

Se ha efectuado una prospección de caracteres de las pinnas esporógenas en un conjunto representativo de especies del género *Blechnum* que comprende todos los grupos de afinidad reconocidos.

En las especies monomorfas la posición del indusio es siempre hipofílica, independientemente del grupo de afinidad, aunque haya variaciones morfológicas en el indusio mismo y en el número y tipo de haces costales, que se vinculan con grupos de afinidad y posiblemente con el hábitat, ya que se trata de especies palustres, como *B. serrulatum* y *B. brasiliense* o bien de especies de bosques húmedos, fríos o subtropicales, en ambos casos con precipitaciones muy abundantes, como las del grupo *B. occidentale*. En las especies dimorfas las láminas fértiles están marcadamente contraídas, como en las especies arborescentes, cordatoides, epífitas del grupo *B. fragile* y herbáceas terrestres del grupo *B. penna-marina*, o bien son recurvadas, como en las especies herbáceas terrestres del grupo *B. divergens*. Este último modelo de pinna fértil es el menos común en las especies examinadas y el que presenta la mayor reducción del área correspondiente al indusio. Tanto en especies monomorfas como dimorfas hay diferencias específicas o de grupos de especies en relación con la vascularización del área costal.

Si se tienen en cuenta los grupos propuestos sobre la

base de la biología molecular de acuerdo con Gabriel y Galán *et al.* (2013), algunas conclusiones son sugerentes en relación con la morfología de las frondas esporógenas: dos especies que en ese estudio aparecen aisladas, *B. brasiliense* y *B. serrulatum*, ambas monomorfas, coinciden en la posición hipofílica del indusio, el receptáculo definido y el número de células del anillo, aunque difieren en los rasgos del área estomial. *Blechnum spicant*, una especie dimorfa que también desde el punto de vista molecular aparece aislada, se aproxima por algunos caracteres de las frondas esporógenas al grupo *B. penna-marina*, del que difiere por los surcos costales adaxiales profundos, el margen y modelo epidérmico del indusio y por la presencia de receptáculos definidos. Las especies arborescentes son un grupo homogéneo, tanto por los estudios morfológicos y moleculares como por todos los caracteres analizados aquí de las frondas esporógenas. Algo similar se ha visto en el caso de las especies cordatoides, aunque dos de ellas, *B. sprucei* y *B. proliferum*, no están incluidas en el estudio molecular citado. Las especies epífitas también constituyen un grupo altamente homogéneo en los rasgos morfológicos, moleculares y el conjunto de los relacionados con las frondas esporógenas. Todas las especies terrestres herbáceas se agrupan en un conjunto único por la biología molecular. Las especies del grupo *B. occidentale* y las del grupo *B. penna-marina* tienen coincidencias muy marcadas en relación con todos los caracteres de las partes esporógenas, independientemente del dimorfismo de las frondas, algo ya sugerido anteriormente (Rolleri & Prada 2006) y también en estudios esporales posteriores (Passarelli 2007, Passarelli *et al.* 2010). El grupo *B. divergens*, que también reúne especies herbáceas terrestres pero exclusivamente dimorfas y se agrupa por los aspectos moleculares con los dos grupos citados, *B. occidentale* y *B. penna-marina*, difiere en cambio de ambos por los rasgos de sus frondas esporógenas y los caracteres de los esporangios.

La mayoría de los nombres que se utilizan aquí para designar los grupos fueron propuestos hace tiempo (Tryon & Tryon 1982). Esos grupos, considerados conceptualmente, tienen varias coincidencias con lo hallado en aspectos morfológicos, moleculares y en el estudio realizado aquí, aunque no siempre coinciden en las especies que se reúnen en ellos o en el tratamiento taxonómico. *Blechnum brasiliense*, incluido entre las especies arborescentes o subarborescentes, se segrega por sus rasgos morfológicos y por los estudios moleculares (Gabriel y Galán *et al.* 2013, Shepherd *et al.* 2007); *B. loxense*, tratado como un grupo uniespecífico por Tryon & Tryon (1982), es un elemento cordatoide tanto por su morfología como por la biología molecular. El grupo inclusivo *B. lineatum* (Sw.) C. Chr. (Tryon & Tryon 1982) resulta artificial desde el punto de vista morfológico y bio-molecular. Fue dividido por Dittrich (2005) en dos grupos diferentes, *B. cordatum* y *B. divergens*, una subdivisión que es más acorde con los caracteres ahora analizados, tanto morfológicos como moleculares. Las especies epífitas, reunidas en el grupo *B. fragile*, constituyen un grupo homogéneo según se ha

visto aquí y en los estudios de biología molecular.

En relación con los estudios de las frondas esporógenas en *Blechnum*, Bower (1928) ilustró las diferencias entre *Lomaria* y *Blechnum* (como *Eublechnum*) basándose en modelos como los descritos aquí para las pinnas fértiles, y en consideraciones de tipo filogenético, y sugirió que no existiría un verdadero indusio en el género. El mismo autor consideró además que el modelo de pinna fértil contraída del tipo hallado en especies arborescentes sería el más ancestral en el género, mientras las láminas fértiles expandidas, como las de especies terrestres monomorfas, serían derivadas. Estableció una posible relación de origen de especies dimorfas a monomorfas, interpretando que la lámina expandida de las monomorfas sería una estructura formada después de originarse la protección del soro o cenosoro (“indusio”) y a partir del margen de la pinna, en la línea de mayor curvatura de ésta. Según esto, el “indusio” de las especies arborescentes no sería tal sino una porción recurvada de la pinna, que Bower (1928) describe como gruesa debido a un hábito xerofítico: en este modelo no se formaría una lámina típica (*flange*) y el indusio sería en realidad el margen recurvado de la pinna, modificado y por eso de estructura compleja. Ese autor también menciona una condición acrosticoide en *B. lherminieri*, que sería ocasional en el género, pero que aquí se ha encontrado también en especies herbáceas terrestres del grupo *B. divergens* que incluye *B. lherminieri*, en algunas cordatoides, en epífitas del grupo *B. fragile* y en terrestres del grupo *B. penna-marina*. Independientemente de las consideraciones filogenéticas, es evidente que en la mayoría de las especies de *Blechnum* existe un elemento estructural que funciona como indusio, ya sea complejo o simple, que tiene un modelo epidérmico claramente diferente del que presentan las láminas o las partes tróficas de éstas. El indusio como una estructura elemental membranácea abaxial típica está presente solamente en las especies monomorfas que desarrollan láminas fértiles expandidas (*B. brasiliense*, *B. serrulatum* y especies terrestres herbáceas del grupo *B. occidentale*). En el resto de las especies estudiadas esa estructura, habitualmente considerada indusio, es más bien submarginal en relación con una lámina que se ha contraído considerablemente, como es el caso de las especies arborescentes, las cordatoides, las epífitas, las herbáceas terrestres del grupo *B. penna-marina*, y el caso más extremo de las especies herbáceas terrestres del grupo *B. divergens*, en el que ocupa una posición prácticamente marginal. Autores más recientes (Foster & Gifford 1974, Kramer *et al.* 1990) mencionan para Blechnaceae en general, la presencia de un indusio. La ilustración de los modelos de pinnas fértiles que se incluye en este trabajo presenta una sucesión de partes, desde pinnas fértiles con lámina desarrollada, indusio hipofilico y receptáculo definido hasta láminas revolutas con margen dirigido abaxialmente, un indusio apenas insinuado o poco diferenciado y un receptáculo indeterminado, con esporangios que nacen sobre la lámina abaxial. Sin embargo, es posible que, de acuerdo con la ontogenia estudiada por Bower (1928), la

evolución anatómica haya seguido el orden exactamente inverso, desde indusios incipientes en láminas recurvadas hasta los indusios hipofilicos y las láminas expandidas y bien desarrolladas de las especies monomorfas.

En conclusión, los caracteres relacionados con la anatomía de la fronda fértil, y de la estructura que funciona como indusio, son relevantes como diagnósticos de grupos, reflejando por ello una posible relación de afinidad, sobre todo en los grupos de plantas dimorfas. Así, la combinación del tipo de pinna y tipo de indusio, permite reconocer los siguientes grupos: pinnas planas e indusio típico, *B. serrulatum*, *B. brasiliense* y herbáceas monomorfas (grupo *B. occidentale*); pinnas reducidas e indusio complejo, *B. spicant*, arborescentes (grupo *B. tabulare*), cordatoides (grupo *B. cordatum*) y epífitas (grupo *B. fragile*); pinnas curvadas e indusio reducido, dimorfas de los grupos *B. divergens* y *B. penna-marina*. Por ello, deberían ser considerados en las propuestas taxonómicas infragenéricas. Por otro lado, los rasgos referidos a los esporangios (número de células del anillo, del estomio, células del pedicelo) son característicos de las especies, por lo que son útiles en la identificación de taxones.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de las siguientes Instituciones: Agencia Española de Cooperación Internacional (Proyecto 8930/07); Ministerio de Ciencia e Innovación de España (Proyecto CGL 2009-13622); Universidad Complutense de Madrid (Programa de ayudas a Grupos de Investigación); Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires y Programa de Incentivos para Docentes Investigadores de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina).

REFERENCIAS

- Bower, F.O. 1914. Studies in the phylogeny of the filicales. IV *Blechnum* and allied genera. *Annals of Botany* 28(3):363-431.
- _____. 1928. *The Ferns (Filicales)*, v. 3. Cambridge University Press, Cambridge. 306 p.
- Copeland, E.B. 1947. *Genera filicum: the genera of ferns*. Chronica Botanica Company, Cornell. 247 p.
- Dittrich, V. 2005. Estudos taxonômicos no gênero *Blechnum* L. (Pterophyta-Blechnaceae) para as regiões Sudeste e Sul do Brasil. Dissertação, 208 p. Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Brasil.
- Font Quer, P. 1975. *Diccionario de Botánica*. Labor, Barcelona. 1244 p.
- Foster, A.S. & Gifford, E.M. 1974. *Comparative morphology of vascular plants*. W. H. Freeman, San Francisco. 751 p.
- Gabriel y Galán, J.M., Passarelli, L.M., Prada, C. & Rolleri, C.H. 2008. Sporophyte morphology and gametophyte development of the fern *Blechnum sprucei* (Pteridophyta: Blechnaceae). *Revista de Biología Tropical* 56(4):2027-2040.
- Gabriel y Galán, J.M., Prada, C., Rolleri, C., Ainouche, A. & Vicent, M. 2013. cpDNA supports the identification of the major lineages of American *Blechnum* (Blechnaceae, Polypodiopsida) established by morphology. *Turkish Journal of Botany* 37:769-777.
- Gonzalez, G.E., Prada, C. & Rolleri, C.H. 2010. Nuevo recuento cromosómico para *Blechnum hastatum* (Blechnaceae-Pteridophyta), con un estudio de la ontogenia y tipos de leptosporangios adultos. *Gayana Botanica* 67(1):52-64.

- Gurr L. 1966. The rational use of dyes in biology. Williamson and Wilkers, Baltimore. 422 p.
- Haider, K. 1954. Zur Morphologie Und Physiologie Der Sporangien Leptosporangiaten Farne. *Planta* 44(4):370-411.
- Kramer, K., Chambers, T. & Hennipman, E. 1990. Blechnaceae. In The families and genera of vascular plants: I. Pteridophytes and Gymnosperms (K. Kramer & P. Green, eds.). Springer, Berlin. 404 p.
- Lellinger, D.B. 2002. A Modern Multilingual Glossary of taxonomic Pteridology. *Pteridologia* 3. 263 p.
- Passarelli, L. 2007. Estudios esporales en especies del grupo *Blechnum penna-marina* (Blechnaceae-Pteridophyta). *Acta Botanica Malacitana* 32:1-19.
- Passarelli, L., Gabriel y Galán, J.M., Prada, C., Rolleri, C.H. 2010. Spore morphology and ornamentation in the genus *Blechnum* (Blechnaceae, Pteridophyta). *Grana* 49:243-262.
- Prada, C., Rolleri, C. & Passarelli, L. 2008. Morfología, caracterización y distribución geográfica de *Blechnum cordatum* (Blechnaceae-Pteridophyta). *Acta Botanica Malacitana* 33:29-46.
- Rolleri, C. & Prada, C. 2006. Revisión de los grupos de especies del género *Blechnum* (Blechnaceae- Pteridophyta): el grupo *B. penna-marina*. *Acta Botanica Malacitana* 31:7-50.
- Rolleri, C., Prada, C., Gabriel y Galán, J.M. & Passarelli, L. 2013. Especies arborescentes del género *Blechnum* (Blechnaceae-Polypodiophyta). *Revista de Biología Tropical* 61(1):377-408.
- Rolleri, C., Prada, C. & Passarelli, L. 2008. Estudios morfológicos y taxonómicos en *Blechnum* (Blechnaceae - Pteridophyta): *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65(2):179-195.
- Rolleri, C., Prada, C., Passarelli, L. & Gabriel y Galán, J.M. 2012a. Revisión de dos especies de *Blechnum* de las regiones montañosas tropicales e intertropicales de Centroamérica y Sudamérica. *Actes du Colloque Les Fougères d'Alsace, d'Europe et du Monde* 1:149-161.
- Rolleri, C., Prada, C., Passarelli, L., Gabriel y Galán, J.M. & Ciciarelli, M.M. 2012b. Revisión de especies monomorfas y subdimorfas del género *Blechnum* (Blechnaceae-Polypodiophyta). *Botanica Complutensis* 36:51-77.
- Ruzin SE. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, London. 322 p.
- Shepherd, L.D., Perrie, L.R., Parris, B.S. & Brownsey, P.J. 2007. A molecular phylogeny for the New Zealand Blechnaceae ferns from analyses of chloroplast trnL-trnF DNA sequences. *New Zealand Journal of Botany* 45(1):67-80.
- Tryon, R.M. & Tryon, A.F. 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. Springer, New York. 857 p.
- Wilson, K.A. 1959. Sporangia of the fern genera allied with *Polypodium* and *Vittaria*. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 185:97-127.