

# Estudios morfológicos y taxonómicos en *Blechnum* (Blechnaceae-Pteridophyta): *B. tabulare* y *B. magellanicum*

por

Cristina H. Rolleri<sup>1</sup>, Carmen Prada<sup>2</sup> & Lilian Passarelli<sup>3</sup>

<sup>1,3</sup>Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 64 entre 120 y diagonal 113, B1904 DZB, La Plata, Argentina. tinar@speedy.com.ar

<sup>2</sup>Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, España. cpm@bio.ucm.es

## Resumen

Rolleri, C.H., Prada, C. & Passarelli, L. 2008. Estudios morfológicos y taxonómicos en *Blechnum* (Blechnaceae-Pteridophyta): *B. tabulare* y *B. magellanicum*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 65(2): 179-195.

Especímenes de *B. tabulare* y *B. magellanicum* procedentes de toda su área de distribución fueron estudiados en detalle y considerados especies diferentes. Se estudiaron los siguientes caracteres: rizomas, escamas rizomáticas, estípites, división de las láminas dimórficas, contorno, textura, tamaño, margen, indumento, venación, modelo epidérmico, estomas (densidad y dimensiones), mesofilo de las pinnas estériles en sección transversal y esporas. El hábito de las plantas, el tipo de rizoma, las escamas rizomáticas y el tipo de ornamentación del perisporio son rasgos compartidos por ambos táxones, pero los restantes caracteres varían en el nivel específico y permiten distinguirlos como especies diferentes. *Blechnum tabulare* se distribuye en los trópicos y subtropicos de Sudamérica, África e islas de los océanos Atlántico e Índico, mientras que *B. magellanicum* tiene una distribución más restringida y crece en áreas húmedas australes de la Argentina y Chile (Sudamérica). Se presenta una descripción completa de los dos táxones, se actualizan los datos sobre su distribución geográfica y ecología, y se comentan las relaciones con otras especies de hábito arborescente.

**Palabras clave:** Blechnaceae, *Blechnum tabulare*, *Blechnum magellanicum*, taxonomía, esporófito, esporas, distribución geográfica.

## Abstract

Rolleri, C.H., Prada, C. & Passarelli, L. 2008. Morphological and taxonomical studies in *Blechnum* (Blechnaceae-Pteridophyta): *B. tabulare* and *B. magellanicum*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 65(2): 179-195 (in Spanish).

Specimens of *B. tabulare* and *B. magellanicum* from their whole geographical area were studied, and taxa were treated as different species. The following characters were analyzed: rhizomes, rhizomatic scales, stipes, division of dimorphic laminae, outline, texture, size, margins, indument, venation, epidermal patterns, stomata (size and density), mesophyll of pinnae in transversal section, mucilagiferous unicellular glands of axes and laminae, and spores. Habit of plants, type of rhizome, rhizomatic scales, mucilage glands, and type of ornamentation of the perispore are characters shared by the two species, while the other traits vary at the specific level, allowing them to be identified as two separate taxa. *Blechnum tabulare* is distributed in the tropics and subtropics of South America, África, and Islands of the Atlantic and Indic Oceans, while *B. magellanicum* is a subantarctic, more restricted species, that grows in humid areas of Argentina and Chile, South America. New descriptions of both species are given, along with comments on their affinities with other arborescent species of the genus.

**Keywords:** Blechnaceae, *Blechnum tabulare*, *Blechnum magellanicum*, taxonomy, sporophyte, spores, geographical distribution.

## Introducción

Las especies arborescentes de *Blechnum* L. son muy características por el aspecto palmiforme de sus esporófitos de gran tamaño, con rizomas erectos y ro-

bustos que rematan en frondas pinnadas. Estos rasgos, que las distinguen de otros táxones del género, dieron motivo a diversos tratamientos sistemáticos y fueron asignados a géneros diferentes, como *Lomaria* Willd., a secciones de *Blechnum* o de *Lomaria*, como

*Blechnum* sect. *Lomariocycas* (J. Smith) C.V. Morton y *Lomaria* sect. *Lomariocycas* J. Smith, o a un subgénero, *Lomariocycas*, incluido en la subfamilia Blechnoideae (C. Presl) Hook.

En el género *Blechnum* y en el grupo *B. buchtienii* Rosenst., caracterizado por los esporófitos arborescentes, los rizomas erectos, las escamas rizomáticas engrosadas, aciculares, curvas y las frondas dimórficas o monomórficas, Tryon & Tryon (1982) reunieron especies neotropicales, de Sudamérica austral, de las islas del océano Atlántico y de Sudáfrica, tales como *B. brasiliense* Desv., *B. imperiale* (Fée & Glaz.) H. Christ, *B. insularum* C.V. Morton & Lellinger, *B. magellanicum* (Desv.) Mett., *B. schomburgkii* (Klotzch) C. Chr., *B. spannagelii* Rosenst., *B. underwoodianum* (Broadh.) C. Chr. y *B. werckleanum* (H. Christ) C. Chr. *Blechnum tabulare* (Thunb.) Kuhn y otros táxones paleotropicales, como *B. madagascariensis* Tardieu, de Madagascar, *B. gibbum* (Lab.) Mett., de Nueva Zelanda, y *B. discolor* (Forst.) Keyserl., de Australia, entre otros, formarían parte también de este grupo.

En un trabajo posterior, Tryon & Stolze (1993) estudiaron *B. auratum* (Fée) Tryon & Stolze (= *Lomaria aurata* Fée) y reconocieron dos subespecies: *B. auratum* subsp. *auratum* y *B. auratum* subsp. *columbiense* (Hieron.) Tryon & Stolze (= *B. columbiense* Hieron.), incluyendo *B. buchtienii* entre los sinónimos de la primera. Oliveira Dittrich (2005) propuso cambiar el nombre de grupo *B. buchtienii* por el de grupo *B. tabulare*; en su estudio sobre el género para el S y SE de Brasil, este autor no trató *B. tabulare*, pero analizó *B. schomburgkii*, una especie que consideró muy próxima y entre cuyos sinónimos citó *B. imperiale* y *B. cycadifolium* (Colla) Sturm.

La descripción original de *B. tabulare* se basó en una planta procedente de Sudáfrica. Baker (1870) la citó para Brasil [sub *Lomaria tabularis* Mett.], e incluyó entre los sinónimos *Lomaria magellanica* Desv. –especie basada en una planta procedente de Chile austral– y *Lomaria schomburgkii* Klotzch, entre otras. Schelpe (1952) estudió material de *B. tabulare* procedente de Sudáfrica, Sudamérica, Tristán da Cunha, Madagascar e islas Mascareñas, incluyendo también entre los sinónimos *Lomaria magellanica* [sub *B. magellanicum*].

Schelpe (1970) trató nuevamente *B. tabulare* en la flora de Zambia y países limítrofes (República Democrática del Congo, Tanzania, Malawi, Mozambique, Zimbabue, Botsuana, Namibia y Angola) y Burrows (1990) la estudió en material sudafricano. Ambos autores excluyeron *B. magellanicum* de la lista de sinónimos, consideraron *B. tabulare* como una especie algo variable en relación con la latitud y, tras revisar material sudamericano de esta última, consideraron innecesario establecer categorías infraespecíficas en relación con la disyunción geográfica conocida para la especie.

De la Sota (1977) estudió *B. tabulare* en el NW de Argentina, incluyó entre los sinónimos *B. imperiale*, consideró que estaría representada por “los especímenes semejantes de ciertas áreas de Sudamérica (Brasil, Paraguay, Uruguay y parte de Argentina), e islas del Atlántico e Índico austral y África continental”, y limitó su distribución en la Argentina a las selvas subtropicales del NW y NE del país. Ese autor trató *B. magellanicum* como una especie bien caracterizada, asignándole una distribución austral, en la Patagonia argentina y el S de Chile (de la Sota & al., 1998). Rodríguez Ríos (1995) coincidió con esta opinión; Ponce (1996) y Durán (1997), en cambio, trataron todo el material argentino de *B. magellanicum* como *B. tabulare*.

Kazmircsack (1999) estudió material de *B. tabulare* de Brasil sin mencionar *B. magellanicum* entre los sinónimos. Prada & Rolleri (en Blanco & al., 2003) determinaron abundante material procedente de Brasil como *B. tabulare*. Posteriormente, Rolleri & Prada (2006a), en un catálogo comentado de especies mesoamericanas y sudamericanas, trataron *B. cycadifolium*, *B. imperiale*, *B. magellanicum* y *B. tabulare* como entidades separadas, con el fin de poner en evidencia los problemas existentes en relación con su sistemática y la necesidad de definir los límites de cada una.

Tryon & Tryon (1982) y Tryon & Lugardon (1990) estudiaron las esporas de algunas de estas especies, entre ellas *B. buchtienii* (con ese nombre o como *B. auratum* subsp. *auratum*), *B. insularum*, *B. palmiforme* (Thouars) C. Chr. y *B. schomburgkii*, y describieron para todas perisporios plegados, con pliegues de profundidad y densidad variables. Ramos Giacosa & al. (2006) señalaron, resumidamente, que las esporas de *B. cycadifolium*, *B. imperiale* y *B. tabulare* presentan exosporios lisos y perisporios ornamentados con pliegues, aunque no analizaron las implicaciones de la morfología esporal en la sistemática de estas especies.

En el curso de un estudio más amplio de especies arborescentes de *Blechnum*, se consideró un primer paso importante estudiar comparativamente *B. tabulare* y *B. magellanicum*, dadas las diferencias de opinión arriba comentadas, con el fin de contribuir a su mejor caracterización, estableciendo afinidades y diferencias entre ambas sobre la base de nuevos rasgos que sean útiles para describirlas y para utilizar en futuros análisis de especies similares.

Se han estudiado especímenes de toda el área de distribución de ambos táxones y se han seleccionado los siguientes rasgos del esporófito: el tipo de rizoma; el indumento de los ejes; la división de la lámina; el contorno, textura, tamaño, margen, venación, modelo epidérmico, estomas (densidad y dimensiones) y secciones transversales de las pinnas estériles; la morfología interna de los estípites en sección transversal, y las esporas.

Sobre la base de este análisis, se las trata como especies diferentes, se efectúa una descripción de ambas en la que se incluyen los nuevos caracteres estudiados, se analiza la variación morfológica del esporófito de estos táxones en relación con la distribución geográfica y la ecología, y se comentan sus afinidades con otras especies de hábito arborescente. La nomenclatura y sinonimia actualizada de ambas especies está recopilada en Rolleri & Prada (2006a).

## Material y métodos

Este trabajo se realizó con material de herbario. Los herbarios consultados se citan según Holmgren & al. (1990).

El material herborizado fue rehidratado con una mezcla de butil celosolve y agua 1:4. Las pinnas se aclararon con hidróxido de sodio al 6% y se colorearon con azul de toluidina (TBO) 1% acuoso. El TBO sirve para detectar la presencia y naturaleza de las verrugas cuticulares, la naturaleza de las paredes de las glándulas epidérmicas, de las células engrosadas de las costas y del área hipodérmica de los estípites. La venación y los modelos epidérmicos se analizaron en pinnas basales, medias y apicales, pero sólo se ilustran los de las pinnas medias. Las dimensiones y densidad de los estomas se tomaron en pinnas medias de todos los ejemplares estudiados; las dimensiones se expresan en largo  $\times$  ancho, en  $\mu\text{m}$  y la densidad en número de estomas por  $\text{mm}^2$ . Los valores dados representan el promedio de 25 medidas por muestra.

Las muestras de esporas se tomaron de especímenes de todas las localidades de las que se disponía de frondas fértiles. Se midieron con microscopio óptico (diámetro mayor  $\times$  diámetro menor, en  $\mu\text{m}$ ). Los valores dados representan el promedio de 30 medidas por muestra. Para estudios con microscopía electrónica de barrido, las esporas se montaron sin tratamiento, se cubrieron con oro bajo vacío, en un metalizador Jeol JSM 1100. Las fotografías se tomaron con un microscopio electrónico Jeol JFC T100.

Toda la terminología relacionada con el esporófito está en Lellinger (2002); la referente a la epidermis es la que han utilizado las autoras en trabajos pteridológicos previos, como Rolleri & Prada (2006b); la relacionada con los estomas se ha tomado de Prabhakar (2003); y la referente a las esporas, con algunas variantes, de Lellinger & Taylor (1997) y Lellinger (2002).

## Resultados

### Análisis de los caracteres

Los esporófitos de *B. tabulare* y *B. magellanicum* son terrestres, arborescentes, con aspecto palmifor-

me. Tienen rizomas erectos, robustos, y frondas erguidas o arqueadas, dimórficas, agrupadas en el extremo del eje (plantas calatifrondas). Las plantas de *B. tabulare* en general alcanzan mayor desarrollo que las de *B. magellanicum*.

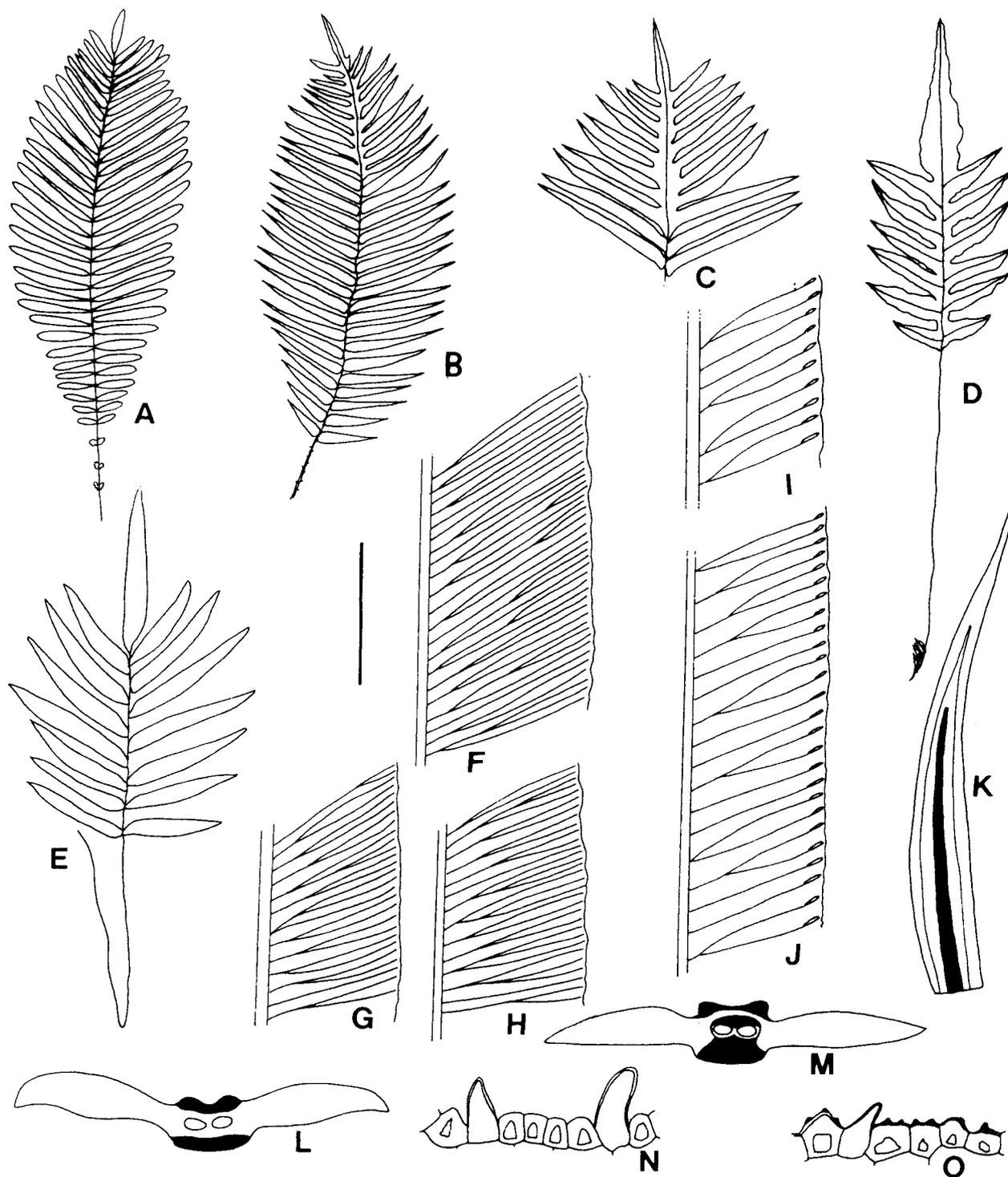
Los rizomas pueden ser inicialmente procumbentes o cortamente rastreros, pero se yerguen rápidamente durante el crecimiento. Pueden formar un tronco de hasta 120 cm de altura o más y hasta 25 cm de diámetro, en *B. tabulare*, pero son más cortos y de menor diámetro en *B. magellanicum*. No producen estolones, están densamente cubiertos por bases de estípites caducos y son escamosos.

Las escamas rizomáticas son linear-lanceoladas, grandes, enteras o con márgenes hialinos irregulares, muy similares en ambas especies. Están diferenciadas en una zona central oscura, con aspecto de nervio, dos más claras a cada lado y una marginal uniestratificada, de hasta 10 hileras celulares, a veces translúcida. Las escamas de *B. tabulare* son retorcidas y dos veces más largas que las de *B. magellanicum*, que son planas y no retorcidas (Fig. 1 K). En ambas especies pueden aparecer, entremezcladas con las descritas, escamas sin zonas medias oscuras o con éstas parcialmente interrumpidas.

Las frondas son marcadamente dimórficas, próximas, dispuestas casi verticiladamente en el extremo del rizoma. Tienen color verde oliváceo o verde rojizo en *B. tabulare*; mientras que el color es verde parduzco o verde amarillento en *B. magellanicum*, especie en la que también es frecuente la presencia de frondas de color intensamente magenta. Son rígidas y erguidas, o laxas y arqueadas, carácter que parece variar con las condiciones locales de lluvia o con la humedad disponible.

Los estípites de *B. tabulare* son de pardo-amarillentos a pardos, canaliculados, casi glabros y su tamaño alcanza 1/4-1/3 de la longitud total de la fronda; externamente son lisos, en frondas jóvenes, y profundamente estriados en las adultas. Los de *B. magellanicum* son más cortos, 1/5-1/6 de la longitud total de la fronda, profundamente canaliculados, algo paleáceos, con indumento de aspecto lanuginoso, caduco; en los sitios donde se formarían pinnas o aflebias presentan aguijones, espinas o mamelones, cortos, romos o agudos, generalmente macizos y esclerosados, tanto en plantas jóvenes como adultas. La base de los estípites de ambas especies presenta siempre un manojo de escamas lineares, aglomeradas en mechones grandes, muy similares a las del rizoma, que pueden ser parcialmente caducas y dejar marcas oscuras, planas o prominentes.

Los raquis tienen color pardo-amarillento, son abaxialmente curvos, adaxialmente acanalados y papilosos; son más bien glabros en *B. tabulare* y paleáceo-lanuginosos en *B. magellanicum*.



**Fig. 1.** Morfología de las frondas de *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*: **A, E, B.** *B. tabulare* de África, Tanzania, Tanganica, *Schlieben 1068 A* (MA 389243); **A,** fronda adulta completa; **E,** fronda única de una planta juvenil. **B, C.** *B. magellanicum* de Chile, Region XII, Última Esperanza, *Pisano 6573* (MA 700330); **B,** fronda completa; **C,** porción apical de la lámina. **D.** *B. magellanicum* de Argentina, Tierra del Fuego, isla de Los Estados, *Dudley & al. 692* (LP), planta juvenil con una fronda. **F-H.** *B. tabulare*, venación; **F,** *B. tabulare* de África, Tanzania, Tanganica, *Schlieben 1068 A* (MA 389243). **G,** *B. tabulare* de Brasil, Río de Janeiro, *Watsum et al. 3995* (MA 422162). **H,** *B. tabulare* de Argentina, Misiones, *Keller & al. 1774* (MA 710843). **I, J.** *B. magellanicum*, venación; **I,** *B. magellanicum* del archipiélago de Juan Fernández: isla Robinson Crusoe, *Pérez Moreau 22936* (BA); **J,** *B. magellanicum* de Argentina, Río Negro, *Burkart 6301* (BA). **K,** escama rizomática común a ambas especies. **L,** *B. tabulare*, sección transversal de pinna. **M,** *B. magellanicum*, sección transversal de pinna. **N,** detalle en L, con glándulas epidérmicas. **O,** detalle en M, con glándulas y verrugas cuticulares en la epidermis. Negro: K, área central esclerosada y pluristratificada de la escama; L, M, zonas fibrosas costales. Barra: 20 cm en A, B; 10 cm en C; 8 cm en D; 12 cm en E; 1,5 cm en K; 0,6 cm en F-J, L, M; 135 µm en N, O.

Las costas son subpapilosas, adaxialmente trisurcadas, con surcos poco profundos en ambas especies y abaxialmente planas; en *B. tabulare* son glabras o con escamas dispersas, caducas, y en *B. magellanicum* son escamosas, con escamas lineares de aspecto lanuginoso. Este indumento es muy similar al que se encuentra en el rizoma y en la base del estípote; está formado por escamas más cortas y pequeñas que las rizomáticas, con o sin área central oscura, largamente atenuadas y terminadas en un ápice a veces retorcido, formado por varias hileras celulares.

Todos los ejes presentan pequeñas glándulas superficiales, cilíndricas, esparcidas. Se han observado en las dos especies estudiadas pero son más abundantes y visibles en *B. tabulare*. Las glándulas se observaron en cortes transversales de ejes y pinnas. Son unicelulares, con paredes primarias celulósicas delgadas, no cutinizadas, se insertan entre dos o más células epidérmicas y sobresalen en forma de elementos cónicos o cilíndricos (Fig. 1 N, O). En su interior se registran contenidos de color amarillento a ambarino, lo que sugeriría que se trata de mucílagos, que persisten en ejemplares secos. En material herborizado no se observan bien en superficie debido a que, por sus paredes delgadas, se curvan o aplastan, pero se perciben con facilidad en cortes transversales. Responden ante el TBO con una reacción de color rosa, mientras que las células epidérmicas adyacentes, dan color púrpura azulado con ese colorante, lo que indica diferencias de cutinización de las paredes.

Las láminas estériles son imparipinnadas. En *B. tabulare* tienen contorno obovado u oblanceolado, ápice obtuso y base atenuada, que se reduce gradualmente y finaliza en pinnas más pequeñas que la media, ocasionalmente reducidas o aflébricas, pero con lámina plana (Fig. 1 A). En *B. magellanicum* tienen contorno elíptico a oblongo-elíptico, ápice agudo y base casi redondeada que se interrumpe abruptamente.

El ápice de la lámina es diferente en las dos especies estudiadas: en *B. tabulare* hay una pinna terminal oblanceolada, similar a las laterales pero más corta, tiene ápice obtuso y base cuneado-truncada. En *B. magellanicum* es pinnatífido, con un segmento apical lanceolado o estrechamente triangular, de ápice agudo, atenuado, rígido y base ancha; es adnato con varios pares del 1/3 superior de la lámina (Fig. 1 C).

Las pinnas laterales de ambas especies también difieren. En *B. tabulare* se insertan algo distanciadas una de otra, tienen contorno oblongo-oblanceolado, ápice obtuso u obtuso mucronado, base truncada sésil, margen entero, plano o algo revuelto y se van reduciendo gradualmente de tamaño hacia la base de la lámina, en la que se encuentran varios pares de pinnas reducidas o aflébricas; el indumento es muy escaso y disperso

(Figs. 1 A; 2 A, B). En *B. magellanicum* se insertan próximas y contiguas, están algo incurvadas acrosópicamente, tienen contorno lanceolado o estrechamente triangular, ápice largamente atenuado, rígido y base completamente adnata o bien subsésil y parcialmente libre en la porción basiscópica, que puede ser algo auriculada (Fig. 2 C); el margen es entero, plano y rígido; el indumento es moderadamente abundante, especialmente en las costas, que son escamoso-lanuginosas (Fig. 2 D). En plantas adultas de *B. magellanicum* las pinnas basales se interrumpen abruptamente sin reducción gradual (Fig. 1 B) y en plantas jóvenes todas las pinnas son completamente adnatas con el raquis y con la pinna terminal (Fig. 1 D), mientras que en el material juvenil observado de *B. tabulare* esto no sucede (Fig. 1 E). Se forman 20-40 pares de pinnas, según el grado de desarrollo de las plantas y el número de pares es menor en plantas de *B. magellanicum*.

El indumento de las láminas es similar al de las costas pero las escamas son caducas en plantas adultas, tanto en *B. tabulare* como en *B. magellanicum*; se presenta en forma de escamas piliformes o acintadas, angostas, distribuidas de forma esparcida sobre venas secundarias y es raro u ocasional sobre la lámina. Los circinos no tienen indumento mucilagínifero, aunque sí presentan pequeñas glándulas unicelulares sobre los ejes.

La venación es libre y las venas son inmersas en el epifilo y más visibles en el hipofilo. En *B. tabulare* son muy próximas, bifurcadas una o dos veces a distancias variables de la costa y hasta cerca del margen, con escasas venas simples (Fig. 1 F-H); los hidatodos, cuando están presentes, son pequeños y poco perceptibles. En *B. magellanicum* las venas son separadas, bifurcadas cerca de la costa, con simples y geminadas ocasionales (Fig. 1 I, J); todas finalizan en hidatodos alargados, de contorno elíptico angosto, visibles a simple vista.

Las secciones transversales de las pinnas muestran epidermis con células planas a apenas curvas en *B. tabulare* (Fig. 1 N) y papilosas, con verrugas cuticulares en *B. magellanicum* (Fig. 1 O). En ambas especies los mesofilos son relativamente compactos y no se presentan capas hipodérmicas engrosadas. En el área de la costa siempre hay tejidos mecánicos hipodérmicos, formados por células con paredes muy engrosadas y lignificadas; este tejido forma una zona fibrosa adaxial y otra abaxial, de 4-5 células de espesor en *B. tabulare* (Fig. 1 L), mientras que en *B. magellanicum* forma una adaxial similar pero la abaxial se extiende como una vaina que incluye el área vascular (Fig. 1 M) y, eventualmente, se une a la zona fibrosa adaxial.

Las láminas fértiles suelen ser más largas que las estériles en ambas especies, con pinnas lineares angostas, sésiles, insertas en ángulo agudo a totalmente as-



**Fig. 2.** Pinnas de *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*: **A**, *B. tabulare* de Brasil, Río de Janeiro, *Watsum et al.* 3995 (MA 422162), cara abaxial, con costa sobresaliente curva. **B**, *B. tabulare* de África, Tanzania, Tanganica, *Schlieben 1068 A* (MA 389243), cara adaxial con costa surcada. **C**, *B. magellanicum* de Chile, Region XII, Fiordo Peel, *Pisano 5942* (MA 7000121), cara adaxial con costa surcada e hidatodos; h, hidatodo. **D**, *B. magellanicum* de Chile, Region XII, Última Esperanza, *Pisano 6573* (MA 700330), cara abaxial con raquis y costas lanuginosos. Barra: 3 cm.

cedentes sobre el raquis o incurvadas hacia el ápice de las frondas. Las venas son simples, pero se curvan conectándose cerca del margen, en una vena comisural situada en el área donde se formarán los cenosoros, que son lineares, continuos y cubren toda la superficie de las pinnas. Tienen indusios continuos, enteros en

pinnas jóvenes y marcadamente eroso-lacerados en plantas adultas.

Los caracteres del esporófito descritos hasta ahora se han reunido en la Tabla 1.

Los modelos epidérmicos son sinuosos, con ondas simples en epífilos e hipófilos de ambas especies. En

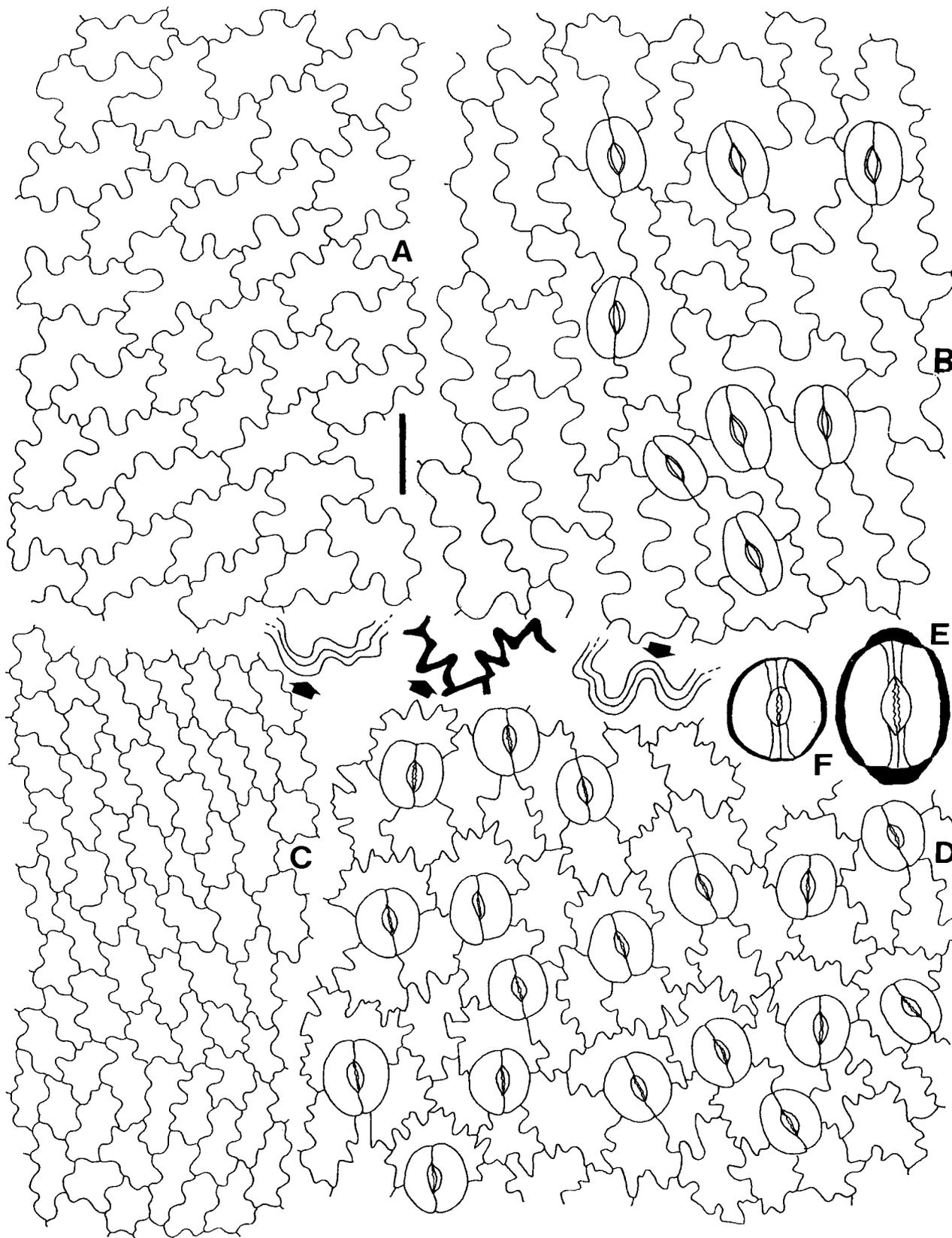
**Tabla 1.** Caracteres del esporófito en *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*.

Carácter		<i>B. tabulare</i>	<i>B. magellanicum</i>
Rizoma		erecto, 100-120 cm, diám. 20-25 cm	erecto, 50-60 cm, diám. 18-20 cm
Escamas rizomáticas		aciculares, oscuras con o sin área marginal clara, retorcidas, hasta 6 cm	aciculares, con área central oscura angosta y margen translúcido, rectas, hasta 3 cm
Frondas		pinnadas, obovadas u oblanceoladas; verde-oliváceas o verde-rojizas; hasta 200 cm	pinnado-pinnatifidas, elípticas u oblongo-elípticas; verde-parduzcas, verde-amarillentas, algunas color magenta; hasta 120 cm
Estípites		glabros, con un surco adaxial, estriados e internamente masivos	paleáceo-lanuginosos, con escamas caducas y espinas o mamelones esclerosados; internamente huecos
Raquis		castaños, canaliculados, glabros	verdosos, canaliculados, paleáceo-lanuginosos
Láminas: contorno, ápice, base, textura		obovado u oblanceolado, ápice obtuso y base atenuada, coriáceas	elíptico u oblongo-elíptico, ápice agudo y base redondeada a truncada, coriáceas
Ápice de la lámina		pinna terminal similar a las laterales, más corta	pinnatifido, segmento apical lanceolado o estrechamente triangular, atenuado, rígido, adnato con otros en el tercio apical
Pinnas laterales	número de pares	40 o más, todas separadas, las basales gradualmente reducidas	20-40, tercio apical pinnatifido, las medias muy próximas, las basales no reducidas
	contorno	oblongo u oblanceolado	lanceolado o estrechamente triangular
	ápice	obtuso u obtuso mucronado	largamente atenuado, rígido
	base	truncada, sésil	adnata o subsésil y parcialmente libre en el lado basiscópico, algo auriculado
	margen	entero, algo revuelto hacia la base	entero o algo repando, plano, rígido
Costas		glabras o subglabras, adaxialmente 3-surcadas, abaxialmente curvas	paleáceo-lanuginosas, adaxialmente 3-surcadas, abaxialmente planas o algo curvas
Venas		próximas, bifurcadas 1-2 veces, simples escasas, geminadas ausentes o raras	separadas, bifurcadas, simples y geminadas ocasionales
Hidatodos		ausentes o poco evidentes, angostamente elípticos	presentes, evidentes, grandes, anchamente elípticos
Glándulas 1-celulares		presentes (estípites, raquis, costas), perceptibles	presentes (estípites, raquis, costas), poco perceptibles

*B. tabulare* las células epidérmicas tienen las paredes uniformemente engrosadas, con espesores de hasta 4-5 µm. Los epifilos tienen células con una relación largo/ancho de 2-3:1 y las paredes son onduladas con sinuosidades curvas no uniformes, más o menos profundas (Fig. 3 A). Los hipofilos tienen células hasta 5-6 veces más largas que anchas y las sinuosidades son regulares, subcuadrangulares, como piezas de rompecabezas (Fig. 3 B). En *B. magellanicum* las células epidérmicas tienen las paredes similarmente engrosadas a las de *B. tabulare* en los epifilos y son más delgadas en los hipofilos, aunque en éstos los espesamientos aumentan en áreas localizadas de la pared. Los epifilos tienen células con una relación largo/ancho de 3-5:1;

las paredes son sinuosas con ondas curvas uniformes someras (Fig. 3 C). Los hipofilos tienen células con una relación largo/ancho de 2-3:1 y con paredes irregularmente sinuoso-angulosas, con engrosamientos localizados en curvas y ángulos (Fig. 3 D).

Los estomas de *B. tabulare* son elípticos y suelen ordenarse en unas 3-5 hileras; los de *B. magellanicum* son subcirculares y se distribuyen abundantemente entre la costa y el margen, sin formar hileras. En *B. tabulare* son anomocíticos, actinocíticos, tetracíticos y, más raramente, diacíticos. En *B. magellanicum* son anomocíticos, tetracíticos, estaurocíticos y, más raramente, actinocíticos y diacíticos. En ambas especies están ligeramente hundidos en relación con la epider-



**Fig. 3.** Modelos epidérmicos de *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*: **A, B, E, B. tabulare**; **A**, epifilo; **B**, hipofilo; **E**, estoma con engrosamientos en pared de contacto y epidérmica de oclusivas, en borde de poro y con piezas polares. **C, D, F, B. magellanicum**. **C**, epifilo. **D**, hipofilo. **F**, estoma con engrosamientos en pared de contacto y epidérmica de oclusivas, en borde de poro y sin piezas polares. Barra: 75  $\mu\text{m}$  en A-D; 45  $\mu\text{m}$  en E, F; 120  $\mu\text{m}$  en detalles de engrosamientos de pared.

mis, especialmente en ejemplares más expuestos, y presentan engrosamientos en las paredes epidérmicas y en las paredes de contacto de las células oclusivas, así como engrosamientos en la pared del poro. El espesor de estos engrosamientos es mayor en *B. tabulare*, cuyos estomas también presentan piezas polares engrosadas y sobresalientes (Fig. 3 E), que están ausentes en *B. magellanicum* (Fig. 3 F).

Los caracteres epidérmicos y estomáticos se resumen en la Tabla 2.

Las secciones transversales de los estípites presentan los siguientes tejidos: una epidermis papilosa, una zona hipodérmica fibrosa de 8 ó más capas celulares, formada por esclerénquima de paredes muy engrosadas y una zona parenquimática no amilácea que contiene las meristelas.

Los estípites adultos de *B. tabulare* pueden ser marcadamente estriados y en corte transversal estas estrías se ven como prominencias afiladas que incluyen la epidermis y capas fibrosas hipodérmicas (Fig. 4 P-R). Estas estrías no se observan en estípites de plantas jóvenes.

En los estípites de *B. magellanicum* la epidermis es subpapilosa, sin estrías, pero en los sitios donde deberían hallarse pinnas o aflebias se encuentran, como ya se mencionó antes, protuberancias de forma variable (Fig. 4 A, B). Los cortes transversales y longitudinales de estas estructuras indican que son exógenas, formadas por parénquima engrosado e inervadas por una

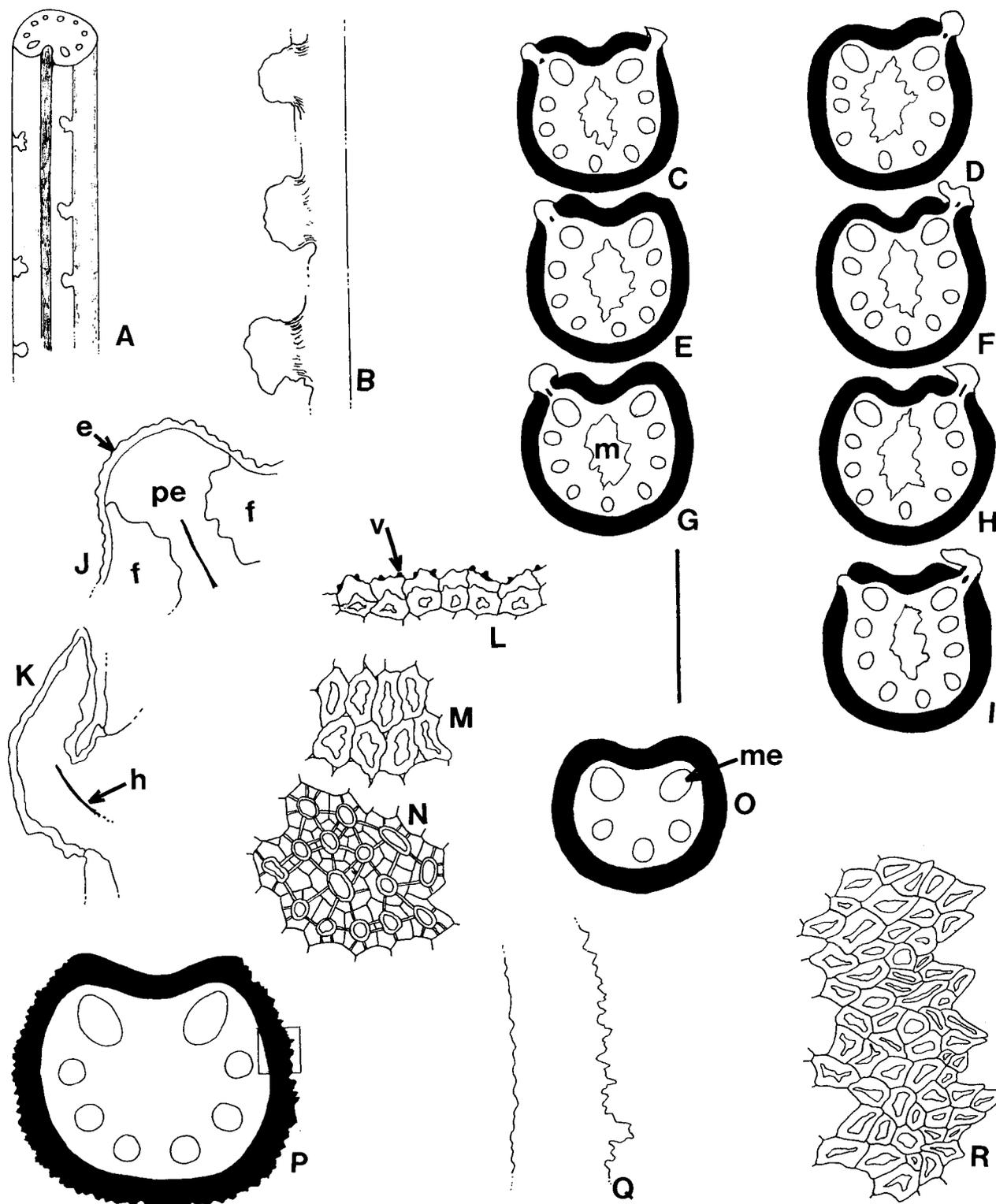
delgada traza foliar basal. En cortes transversales sucesivos se observa que su desarrollo completo finaliza en una protuberancia roma o aguda (Fig. 4 C-I). En corte longitudinal se observan como enaciones cortas, redondeadas o con aspecto de espina, con una epidermis que forma capas cuticulares sucesivas y verrugas cuticulares, y un parénquima interno engrosado aunque laxo, flanqueado por la banda de fibras que se interrumpe en el sitio de emisión, tal como ocurre en el caso de una pinna típica (Fig. 4 J-N). Aquí se las considera pinnas o aflebias atrofiadas en etapas tempranas del desarrollo.

La estela del estípite es una dictiostela formada por dos meristelas grandes de posición adaxial y 3 ó más meristelas en posición abaxial. Se observaron disposiciones [2 + 7] en *B. magellanicum* (Fig. 4 C-I), disposiciones [2 + 3-4] en estípites jóvenes de *B. tabulare* (Fig. 4 O) y disposiciones [2 + 6-8] en estípites adultos de esta especie (Fig. 4 P). Como las frondas de las plantas analizadas tienen tamaños máximos de 60-70 cm, es posible que la dictiostela de plantas de mayor tamaño presente mayor fragmentación. En todos los estípites analizados de *B. tabulare*, jóvenes o adultos, el centro está formado por parénquima masivo y las células se disponen con meatos pequeños (Fig. 4 O, P), mientras que en los de *B. magellanicum* el parénquima de la zona central se reabsorbe y el eje es un cilindro hueco que contiene las meristelas (Fig. 4 C-I).

Las esporas son elipsoidales, monoletes, de color

**Tabla 2.** Morfología interna de pinnas y rasgos esporales en *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*.

Carácter		<i>B. tabulare</i>	<i>B. magellanicum</i>
Modelo epidérmico		epifilos e hipofilos con ondas curvas, profundas	epifilos con ondas curvas someras; hipofilos con ondas angulosas profundas
Relación largo/ancho celular		epifilo 2:1; hipofilo 5-6:1	epifilo 3-4:1; hipofilo 2-3:1
Contorno y dimensiones de estomas, en $\mu\text{m}$		elípticos; (47) 58 (64) $\times$ (31) 35 (39)	suborbiculares; (38) 44 (52) $\times$ (34) 36 (40)
Densidad estomas, por $\text{mm}^2$		(20) 24 (32)	(36) 40 (58)
Engrosamientos estomas		en pared epidérmica y paredes de contacto de oclusivas; en pared del poro; piezas polares engrosadas generalmente presentes	en pared epidérmica y en paredes de contacto de oclusivas; en pared del poro; piezas polares engrosadas ausentes
Glándulas unicelulares		presentes, frecuentes	presentes, escasas y esparcidas
Tejidos mecánicos		dos zonas fibrosas costales, una adaxial y otra abaxial	una zona fibrosa adaxial y una abaxial que incluye el haz
Esporas	tamaños en $\mu\text{m}$	(84) 89 (96) $\times$ (48) 54 (60) lesura (52) 64 (80)	(64) 67( 78) $\times$ (48) 51(55) lesura (32) 43 (50)
	perisporio	capa externa plegada, pliegues bajos irregularmente distribuidos sin formar aréolas; capa interna folioso-laminar	capa externa plegada, pliegues afilados, subreticulados con aréolas heterogéneas; capa interna fibroso-fenestrada
	exosporio	buliforme, bulas bajas, uniformes, microgranuladas	liso a buliforme, bulas muy bajas, lisas



**Fig. 4.** Morfología de los estípites de *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*: **A-N**, *B. magellanicum*; **A**, esquema de una porción basal del estípite con surco y prominencias adaxiales esclerosadas; **B**, detalle superficial de las prominencias adaxiales; **C-I**, secciones transversales del estípite; **C, E, G**, etapas del desarrollo de una prominencia de tipo mamelón como en el sitio de una afebia o pinna; **D, F, H, I**, etapas del desarrollo de una prominencia de tipo espina; **J, K**, secciones longitudinales en prominencias romas y agudas; **J**, mamelón; **K**, espina; **L-N**, secciones transversales en **J, K**; **L**, epidermis engrosada con verrugas cuticulares; **M**, porción de parénquima engrosado laxo; **N**, detalle de fibras lignificadas. **O-R**, *B. tabulare*; **O**, sección transversal de estípite joven; **P**, sección transversal de estípite adulto; **Q, R**, esquema y detalle de la banda fibrosa subepidérmica. Negro, áreas fibrosas lignificadas; **e**, epidermis; **f**, fibras lignificadas; **h**, haz vestigial; **m**, médula hueca; **me**, meristela; **pe**, parénquima engrosado; **v**, verrugas cuticulares. Barra: 4 cm en **A**; 4 mm en **B**; 1 cm en **C-I**, **O**; 1 mm en **J, K**; 0,5 cm en **P**; 2,5 mm en **Q**; 230  $\mu$ m en **L-N**, **R**.

pardo-claro a amarillento. El esporoderma está formado por exosporio y perisporio y la mayor variación morfológica se presenta en esta capa.

Las esporas de *B. tabulare* presentan un perisporio con pliegues poco prominentes, de distribución irregular, que en ocasiones delimitan áreas subpoligonales más o menos definidas, algo que varía en esporas de una misma planta (Fig. 5 A, B). En este perisporio se distinguen bien dos capas: una externa compacta y una interna de aspecto fenestrado-laminar, casi folioso (Fig. 5 C, D, F). El exosporio es buliforme, con bulas bajas y uniformes cuya superficie es homogéneamente microgranulada (Fig. 5 E, F). La lesura es delgada, poco sobresaliente y ocupa 2/3 de la longitud de la cara proximal (Fig. 5 C).

Las esporas de *B. magellanicum* presentan un perisporio delgado con pliegues finos y afilados, irregulares, que pueden formar un retículo bajo con aréolas muy amplias (Fig. 6 A). Tiene una capa externa compacta, que se desprende con facilidad, y una interna con estructura fibroso-alveolar, con pilares cortos y entrecruzados (Fig. 6 F). El exosporio es de casi liso a homogéneamente buliforme (Fig. 6 B-E), con bulas muy bajas que en la cara proximal tienden a desaparecer (Fig. 6 E). La lesura es gruesa, labiada, sobresaliente y ocupa 2/3 de la longitud de la cara proximal.

Los caracteres esporales se resumen en la Tabla 2.

## Tratamiento taxonómico

**Blechnum tabulare** (Thunb.) Kuhn, Fil. Afr.: 94. 1868

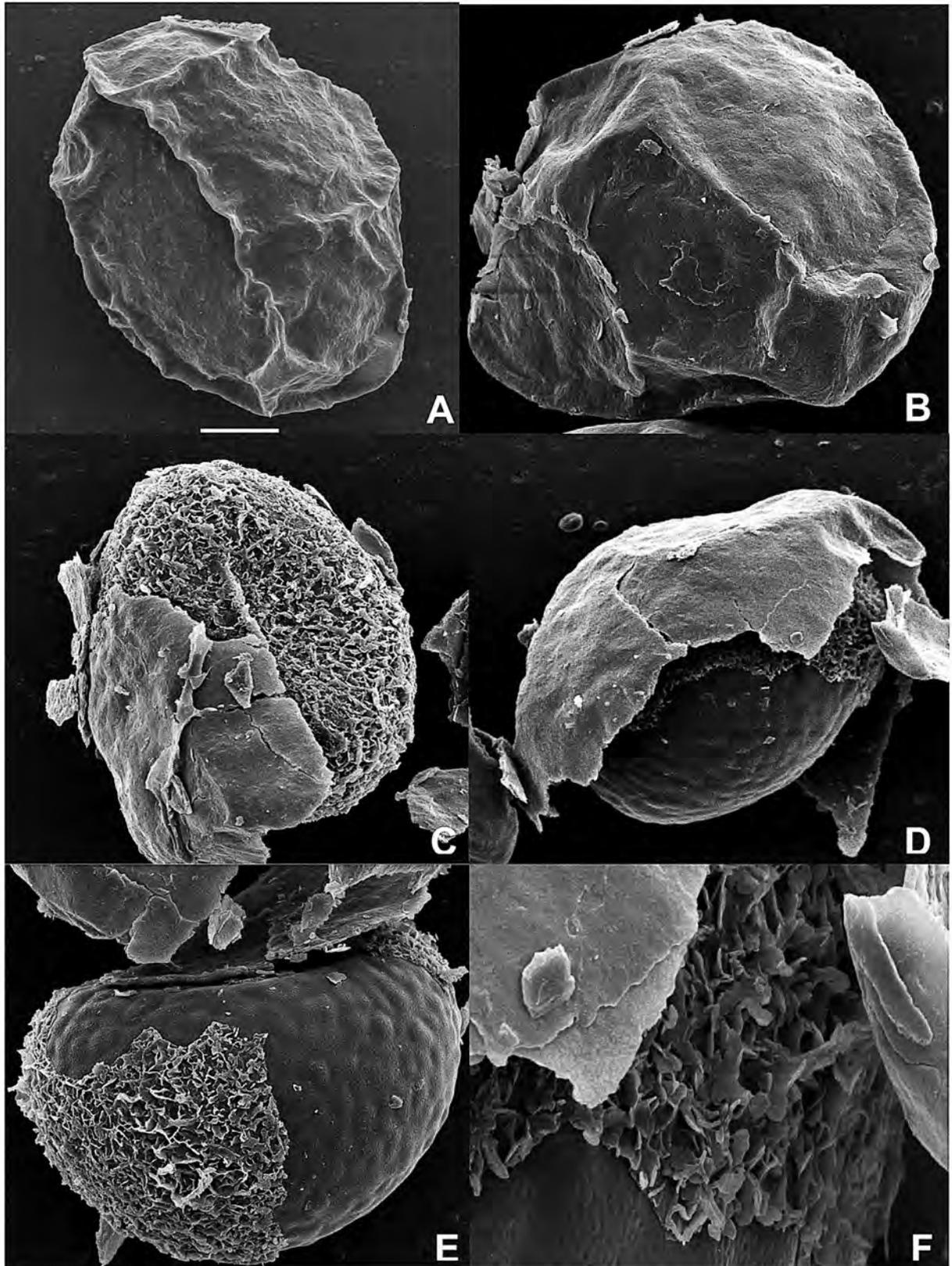
≡ *Pteris tabularis* Thunb., Prodr. pl. cap.: 171. 1800;  
*Lomaria tabularis* (Thunb.) Mett. ex Baker, in Mart., Fl. bras. 1(2): 418. 1870

TIPO: [Sudáfrica] e Cap b. Spei, in lateribus (aquo) sis summi Taffelberg, *Thunberg* s.n. (Holótipo, UPS-THUNB 24965!).

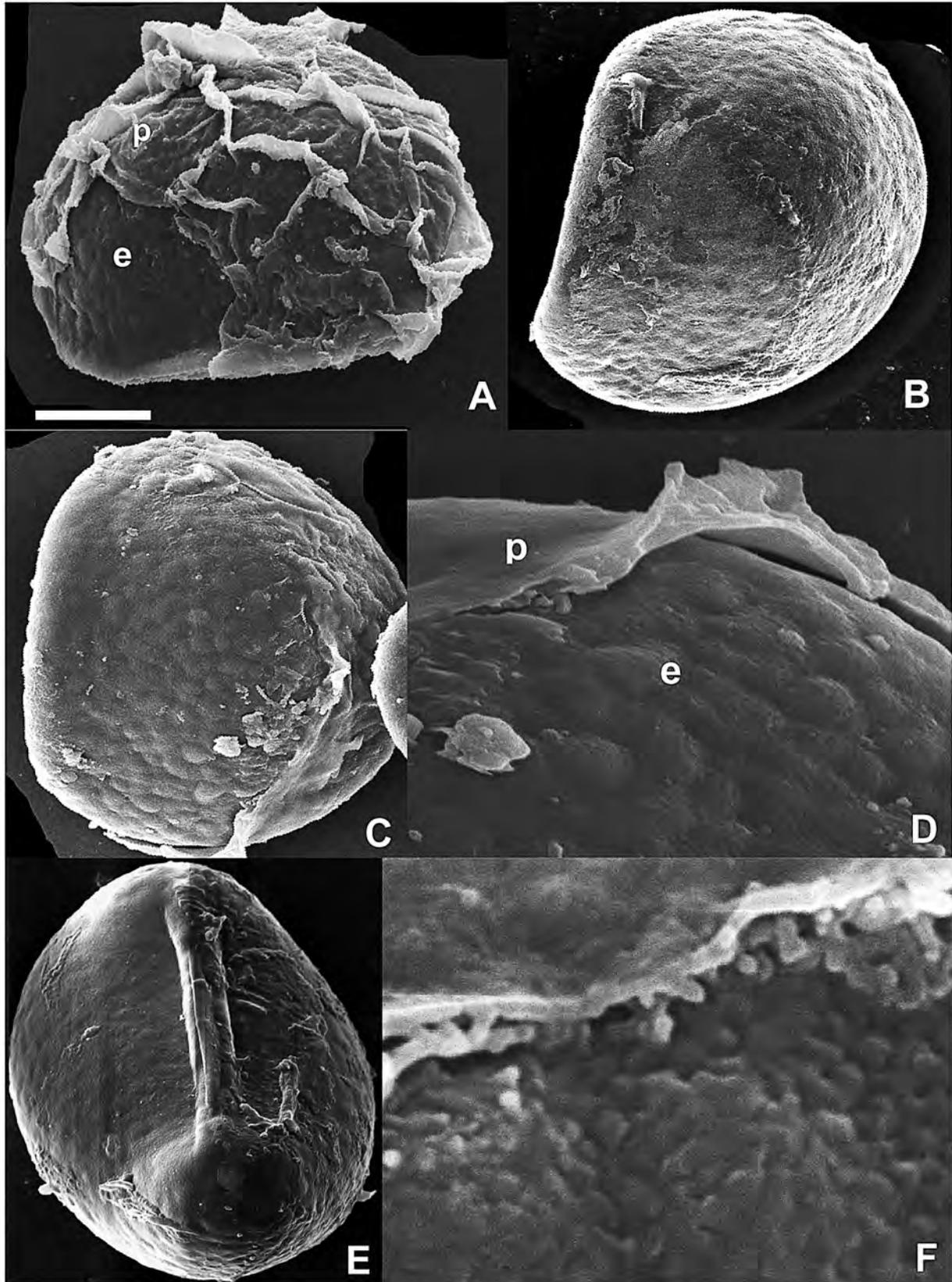
Plantas terrestres, arborescentes, calatifrondas. Rizoma erecto de hasta 120 cm de alto y 25 cm de diámetro, cubierto por las bases persistentes de los estípites, escamoso. Escamas rizomáticas cartáceas, con colores o bicolors y con un área central pardo-negrucza, sésiles, basifijas, lineares, enteras, largamente atenuadas y terminadas en una sola célula, laxas o rígidas, a veces retorcidas, hasta de 6 cm de largo y 0,5 cm de ancho en la base. Frondas agrupadas erectas y rígidas o algo divergentes y laxas, las estériles de 150 (200) cm de largo × 40(60) cm de ancho y las fértiles más largas. Estípites de color pardo claro amarillento, de 10-25 cm de largo y hasta 0,6-0,7 cm de diámetro (los fértiles más largos y algo más gruesos), estriados o arrugados, casi glabros excepto en la base que es densamente paleácea, con escamas similares a las del rizo-

ma y con glándulas de mucílago, cilíndricas, esparcidas; internamente masivos, dictiostélicos. Lámina estéril de 90(110) cm de largo × 40(60) cm de ancho, imparipinnada, obovada u oblanceolada, ápice obtuso y base atenuada, gradualmente reducida y con aflebias laminadas. Raquis de color pardo claro, glabro, surcado adaxialmente, con glándulas similares a las del estípite. Pinna terminal oblanceolada, similar a las laterales pero más corta, con ápice obtuso y base cuneado-truncada. Pinnas estériles coriáceas, oblanceolado-oblongas, con ápices obtusos a obtuso-mucronulados, sésiles, con base asimétrica, subcuneada a cuneada acroscópicamente y a veces algo decurrente básicópicamente, con márgenes enteros revolutos basalmente, glabras, con escamas escasas y glándulas costales esparcidas, 40-42 pares, hasta 16-20 cm de largo × 2-3 cm de ancho, las apicales próximas a casi imbricadas, las medias y basales más distanciadas. Venas muy próximas, simples, geminadas y bifurcadas, las bifurcadas divididas una vez a distancias variables y cerca de la costa o dos veces, la segunda en el área supramedial, adaxialmente inmersas y abaxialmente visibles, sin hidatodos o con éstos poco apreciables. Lámina fértil oblonga, de 100(140) cm de largo por 20-23 cm de ancho. Pinnas fértiles sésiles, de 20-22 cm de largo × 0,3-0,5 cm de ancho, lineares, con ápice agudo o romo y dirigidas acroscópicamente, en ángulo agudo con el raquis, con glándulas unicelulares adaxiales esparcidas y venas generalmente simples que se anastomosan formando una vena comisural marginal o submarginal. Cenosoros lineares que se extienden por toda la longitud de las pinnas fértiles. Indusio cartáceo, firme, de color pardo claro, submarginal o marginal, lacerado, de hasta 0,5 cm de ancho. Esporas con perisporio plegado, con una capa interna fenestrado-laminar y exosporio buliforme, con bulas bajas definidas con superficie microgranular fina y homogénea, 64 por esporangio en plantas americanas y africanas, de (84)89(96) × (48)54(60) µm.

*Distribución geográfica y ecología.*—Sudamérica: Brasil (Minas Gerais, Paraná, Río de Janeiro, Río Grande do Sul, Santa Catarina), Bolivia, Paraguay, Argentina (Jujuy, Salta, Misiones). África: Nigeria, Camerún, Gabón, Zaire, Ruanda, Burundi, Etiopía, Zambia, Malawi, Mozambique, Zimbabue, Tanzania, Uganda, Congo, Angola, Kenia, Sudáfrica (Transvaal, Natal, Provincia del Cabo; Suazilandia). Islas del océano Índico (Madagascar, Reunión, Mauricio) y del océano Atlántico (Marianas, Tristán da Cunha). En América tropical y subtropical crece en bosques húmedos, bordes de selvas, depresiones húmedas, cerca de áreas anegadas, en pastizales, pajonales y praderas gramíneas de altura, formando poblaciones no muy abundantes; las plantas pueden ser acidófilas y asociarse en áreas encharcadas con *Sphagnum*. Toleran la



**Fig. 5.** Esporas de *Blechnum tabulare*: **A, B.** *B. tabulare* de África, Tanzania, Tanganica, *Schlieben 1068 A* (MA 389243), espora completa con perisporio plegado. **B.** *B. tabulare* de Argentina, Misiones, *Keller & al. 1774* (MA 710843), espora completa con perisporio plegado. **C-F.** *B. tabulare* de África, Tanzania, Tanganica, *Schlieben 1068 A* (MA 389243). **C.** capa externa del perisporio desprendida, vista de la capa interna ornamentada y parte de la lesura delgada. **D.** dos capas del perisporio y exosporio buliforme. **E.** capa interna del perisporio y exosporio buliforme. **F.** detalle de la capa interna del perisporio. Barra: 10  $\mu\text{m}$  en A-E; 2,5  $\mu\text{m}$  en F.



**Fig. 6.** Esporas de *Blechnum magellanicum*: **A**, perisporio delgado con pliegues finos irregulares y vista parcial del exosporio. **B**, **C**, esporas sin perisporio en vista lateral, con exosporio ondulado, de apenas buliforme a casi liso. **D**, detalle de exosporio y perisporio en corte; p, perisporio; e, exosporio. **E**, vista proximal con lesura labiada, gruesa y extendida. **F**, detalle del perisporio, con capa media fenestrada con pilares irregulares. Barra: 10  $\mu$ m en A-C, E; 5  $\mu$ m en D; 2  $\mu$ m en F.

exposición (no son frecuentes en selvas cerradas) pero requieren agua abundante en el suelo y crecen hasta los 1800-2000 m. En África crece en selvas montanas como terrestre o epipéfrica, a lo largo de corrientes de agua, no es edáficamente muy selectiva y produce frondas fértiles solamente durante el verano (Burrows, 1990); se encuentra desde los 900 hasta los 1600 m de altitud.

#### *Ejemplares de referencia seleccionados*

ÁFRICA. MALAWI. **Rumpi District:** Lake Kaulime, Nyika Plateau, *Richards 10465* (K). Mlanje Mt., Luchunya Plateau, *Brass 16480* (K). MOZAMBIQUE: Gorongosa Mt., Gogogo Peak, *Schelpé 5534* (BOL). Serra de Gúruè, *Mendonça 2174* (BM). SUDÁFRICA. **Natal:** Natal-Colony, Distric Alexandra, Station Dumisa, 650 m, *Rudatis 1058* (S). TANZANIA. **Tanganiika:** stromgebiet des oberen Ruhuge, Landschaft Lupembe, 1600 m nördlich des Flusses, *Schlieben 1068 A* (MA 389243, S). Kilimanscharo Terr., SO Seite, Güterwald (untere Grenze), 1800 m, *Schlieben 4693* (S). TRISTAN DA CUNHA. Above Burntwood, alt. 600 m, Norwegian Scientific Expedition 1937-38 *Christophersen 642* (S). Above potato patch., alt. 1-200 m, Norwegian Scientific Expedition 1937-38, *Mejland 1438* (S). ZAMBIA. **Shiwa Ngandu:** 19-IX-1938, *Greenway & Trapnell 5713* (K). **Mwinilunga District:** R. Dobeka S. of Dobeka Bridge, *Milne-Redhead 3706* (K). ZIMBABUE. **Umtali District:** Vumba Mts., Nimbus Farm, *Chase 7134* (K). Vumba Castle Beacon, *Ballings 3*, <http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/image-display.php>.

ISLA REUNIÓN (Francia): localidad ilegible, *Bory de St. Vincent 4* (B-W-19845)

SUDAMÉRICA. ARGENTINA. **Jujuy:** Ledesma, Abra de las Cañas, *de la Sota 4449* (LP). Ledesma, *Legname & Cuezzo 8219 c* (LP, SI). Ledesma, *Zuloaga & al. 7508* (SI). **Misiones:** Iguazú, Paraje Aguaray, Lote P, bañado en rodal 5 y 6, sector anegado con *Eryngium* sp., *Keller, Colcombet & Ferreira 1774* (MA 710843). Bernardo de Irigoyen, *Schuntt 4140* (LIL). **Salta:** Santa Victoria, 1750 m, *Cassá de Pazos & al. 286* (LP, SI). Santa Victoria, *Sleumer 3873* (SI). BOLIVIA. **Cochabamba:** Chapare, Inacachaca-San Antonio, 2600 m, *Steinbach 9062* (LIL). Caja Región, Llanta-Adriana, 3200 m, *Steinbach 9551* (LIL). **Santa Cruz:** Ruina Incaicas-El Fuerte, *Steinbach 8259* (LIL). BRASIL. **Paraná:** *Dusén 23* (SI). Ypiranga, *Dusén 14427* (SI). **Río de Janeiro:** RS: Jaquirana, Fazenda Boa Vista, 900 m, *Watsum & al. 3995* (MA 422162). Petropolis, *Cuatrecasas 6137* (MA 233154, 9 pliegos). San Francisco de Paula, Villa Oliva, *Rambo 31197* (LIL 206540 & 182815). Campos de Jordão, Leite 3504 (LIL). **Rio Grande do Sul:** Bom Jesus, *Dutra 278* (SI). s. loc. *Jürgens 11* (SI). **Santa Catarina:** *Krapovickas & Cristóbal 44843* (CTES, SI). "Santa Catarina, no campos", *Reitz H680* (LIL146037). PARAGUAY. **Canindeyú:** Sierra de Maracayú, In regione Yerbalium Maracayú, Paraguaría euroastro, *Hassler 4408* (BM, CTES,G, GB, LAN, PY, SI, SPFR). **Caaguazú:** in viciniis Caaguazú, *Hassler 9389* (BM, CTES,G, GB, LAN, PY, SI, SPFR). URUGUAY. **Canelones:** Bañados de Pando, *Lombardo s. n.* (LIL 206930). Bañados de Pando, *Rosengurst B-4328* (LIL 15672).

**Blechnum magellanicum** (Desv.) Mett., Fil. Lechl. 1: 14. 1856

≡ *Lomaria magellanica* Desv., Mag. Neuesten Entdeck. Gesammten Naturk. Ges. Naturf. Freunde Berlin 5: 330. 1811

TIPO: Ad fretum Magellanicum, *Commerson s.n.* (P, Herb. Jussieu 1371; foto en US-negativo Morton 3121).

Plantas terrestres, arborescentes, calatifrondas. Rizoma erecto de hasta 100 cm de alto y 20 cm de diámetro, cubierto por las bases persistentes de los estípites caducos, escamoso. Escamas rizomáticas flexibles, bicolors, con márgenes hialinos uniestratificados translúcidos y un área central pluriestratificada con una porción central pardo-negruzca que se asemeja a una vena, sésiles, basifijas, lineares, enteras, largamente atenuadas y terminadas en varias células delgadas, hasta de 3 cm de largo y 0,15 cm de ancho basal. Frondas dimorfas; las estériles arqueadas, de 50-150 cm, las fértiles erectas, iguales o algo más largas. Estípites leñosos de 1/4-1/3 del largo total de la fronda, paleáceos, con un solo surco adaxial, con aguijones o mamelones esclerosados basales equidistantes; internamente huecos, con área central parenquimática reabsorbida. Lámina estéril elíptica a oblongo-elíptica, imparipinnada, con ápice agudo generalmente pinnatífido y base redondeada, interrumpida abruptamente, sin pinnas reducidas ni aflebias laminares. Raquis adaxialmente trisurcado con surcos poco profundos y abaxialmente curvo; paleáceo. Segmento terminal estrechamente triangular, con ápice atenuado rígido y base adnata con uno o más pares apicales. Pinnales laterales hasta 40 pares, generalmente 20-25, coriáceas, sésiles, de color verde amarillento, brillantes u opacas, alternas o subopuestas, con ápices agudos atenuados y bases sésiles decurrentes y percurrentes, especialmente en el tercio apical de las frondas, luego sésiles y truncadas, asimétricas, adnatas en el lado acroscópico y a veces libres, y algo auriculadas en el basiscópico, con margen entero rígido, de 8-15 × 0,8-1,5 cm. Costas adaxialmente acanaladas y abaxialmente algo curvas, con glándulas unicelulares y escamas lineares acintadas de aspecto lanuginoso. Láminas fértiles erectas, con pinnales de 0,5 cm de ancho, dirigidas acroscópicamente y a veces rigidamente erguidas. Cenosoros cubriendo íntegramente el envés. Indusio continuo. Esporas con perisporio plegado, con pliegues altos y delgados, irregulares, con una capa interna fibroso-alveolar y exosporio buliforme a liso, 64 por esporangio, de (64) 67(78) × (48) 51(55) μm.

*Distribución geográfica y ecología.*—Argentina y Chile. En Argentina desde Neuquén hacia el S, en bosques hiperhúmedos cordilleranos y en áreas más expuestas, sobre todo en los bosques subantárticos, en suelos sueltos o algo rocosos, no acidófila; en Chile, desde Valparaíso y el archipiélago de Juan Fernández hacia el S, en bosques, bordes de bosques, valles y quebradas húmedas, entre rocas y en tierra, con agua

cerca pero no en suelos encharcados. En las islas del archipiélago de Juan Fernández coexiste con *B. cycadifolium*, la especie más afín con *B. magellanicum*, también con hábito arborescente, escamas rizomáticas lineares, agujones esclerosados en el estípite, ápice de la lámina pinnatífido y esporas con perisporio plegado, aunque en *B. cycadifolium* las plantas son más grandes (hasta 300 cm de alto), las pinnas medias crasas y pecioluladas, los modelos epidérmicos del epífilo de tipo subpoligonal, con paredes celulares extremadamente engrosadas, y los del hipofilo sinuosos pero no angulosos y las esporas de mayor tamaño.

### Ejemplares de referencia seleccionados

SUDAMÉRICA. ARGENTINA. **Chubut:** Parque Nacional Los Alerces, *Pérez Moreau* 49475 (BA). Lago Futalafquen, *Castellanos s. n.* (LIL 149284). Lago Menéndez, Alerzal del Norte, *Meyer* 9517 (LIL). Lago Menéndez, C° Torrecillas, *Castellanos s. n.* (LIL 114244). **Neuquén:** Isla Victoria. Nahuel Huapi, Diem 1914 (LIL, 3 ejemplares). **Río Negro:** Lago Nahuel Huapi, Paso Pérez Rosales, *Burkart* 12046 (BA). Lago Nahuel Huapi, *Burkart* 6301 (BA). Laguna Frías, *Meyer* 7338 (LIL 113135). **Santa Cruz:** T.B.P.A.- 4 (SI). Lago Argentino, Brazo Mayo, *Vervoorst* 4806 (LIL). **Tierra del Fuego:** Bahía Córdoba, Ba. Sarmiento, Expedición Fennica, *Roivanen s. n.* (BA 79982). Isla de Los Estados, Puerto Cook, below the multiple peaks of Monte Orejas de Burro, *Dudley & al.* 692 (LP). Tierra del Fuego, *Torres* 1179 (LP). Tierra del Fuego: *Ulibarri & al.* 1023 (SI). Tierra del Fuego, *Dimitri & al.* 196 (SI). Tierra del Fuego: *Rodríguez* 1 (SI). Tierra del Fuego, *Hicken* 31 (SI). Tierra del Fuego, *Biganzoli* 468 (SI). Tierra del Fuego: 1850, *Hooker, W. J., s.n.1* (SI-19305). Tierra del Fuego, Puerto Cook, *Nicora* 7304 (LP). CHILE. **Región V:** Valparaíso, *sin coll. s. n.* (MO 02478373). **Archipiélago de Juan Fernández,** Isla Robinson Crusoe (Mas a Tierra): *Pérez Moreau* 22936 (BA). Plazoleta del Yunque [Plaz. del Yunque, im Hochwalde on volcán..., 300 m], *Bock* 33 (US 15994193, US 1787893). Mountain apur E of Quebrada de la Damajuana, *Skottsberg & Skottsberg* 74 (US 2751260). **Región XII:** Provincia Última esperanza, Puerto Eden, Isla Wellington, Capitanía de Puerto, *Pisano* 6455 (CONC 104825, MA 700919-2 ejemplares). Fiordo Peel, Río Martillar, *Pisano* 5942 (CONC 95870, MA 7000121). Bahía Micaela, Isla Saumarez, canal Grappler, *Pisano* 6573 (CONC 104778, MA 700330). [Chile] Pto. Egmont, *Née s. n.* (MA 230549). [Sudamérica: Localidad desconocida, *Desfontaines s.n.* (B-W-19846-010). Un ejemplar indudablemente perteneciente a esta especie].

## Conclusiones

El estudio presentado aquí para delimitar *B. tabulare* y *B. magellanicum* se consideró un primer paso importante, previo a una revisión de otras especies arborescentes neotropicales, actualmente en realización. Permitió poner al día las descripciones, establecer afinidades y diferencias entre ambas especies y proponer un conjunto actualizado de rasgos para futuros análisis.

*Blechnum tabulare* y *B. magellanicum* se consideran dos especies diferentes. Durán (1997) incluyó *B. magellanicum* entre los sinónimos de *B. tabulare*, tras

efectuar un análisis multivariado de 24 ejemplares de Argentina, pero todos esos ejemplares fueron nuevamente revisados y se llegó a una evaluación diferente de los caracteres seleccionados por esa autora. Ponce (1996) y Ponce & al. (2002) sugirieron la existencia de un "complejo" *B. tabulare*, pero no aportaron los datos citológicos necesarios para fundamentar esa afirmación. De la Sota & al. (1998) propusieron mantener el nombre *B. magellanicum* para designar los ejemplares argentino-chilenos austral-subantárticos similares a *B. tabulare*, aunque ese trabajo no efectúa una comparación exhaustiva de ambos táxones. Este estudio aporta caracteres que completan y apoyan ese criterio.

El hábito juvenil arrositado y el adulto arborescente, las escamas rizomáticas lineares parcialmente o totalmente oscuras, rectas o retorcidas, las glándulas unicelulares en ejes y en láminas, y las esporas con perisporio plegado son rasgos compartidos por ambas especies. Otros caracteres del esporófito, como los estípites con agujones derivados de la esclerosis de pinnas o aflebias incipientes y con área central hueca, o bien los estípites estriados en la madurez, con área central parenquimática masiva, el contorno de las láminas, el contorno, base y ápice de las pinnas estériles, la presencia y distribución del indumento superficial, los modelos epidérmicos, las dimensiones y densidad de los estomas de las pinnas estériles, la distribución del tejido mecánico (esclerénquima) en las costas y las esporas (morfología de las capas del perisporio y tamaño esporal) son específicos y permiten distinguirlas como especies diferentes.

Los modelos epidérmicos son altamente específicos; la epidermis es el primer tejido que madura y establece tempranamente su patrón adulto, una hipótesis repetidamente puesta a prueba y que presidió este trabajo. La comparación de los modelos epidérmicos con otros rasgos externos permite aplicar éstos con mayor confianza, y el resultado es la obtención de un conjunto de caracteres diagnósticos de aplicación más segura en la caracterización de los táxones y, por consiguiente, de los grupos de afinidad (Rolleri & Prada, 2006 b).

El área de *B. magellanicum* es subantártica y vive en Argentina y Chile australes. El área de *B. tabulare*, en cambio, es amplia y disyunta, ya que habita en Sudamérica, África, islas de Madagascar, Reunión, Mauricio, Mascareñas y Tristán da Cunha. Según Schelpe (1952) y Burrows (1990), en África la posición y divergencia de las frondas y el contorno de las láminas y pinnas varía con la exposición, ya que las plantas de regiones con estación lluviosa invernal tienen rizomas altos y muy desarrollados con frondas laxamente arqueadas, mientras que las plantas de zonas con estación lluviosa estival tienen rizomas bajos, hasta horizontales, frondas erectas y pinnas más bien imbrica-

das. La escamosidad basal de los estípites también varía en el material africano, en relación con la latitud. Aún así, los autores mencionados no consideraron diferencias suficientes para segregar categorías infraspecíficas, una opinión que se comparte aquí.

El hábito arborescente y las escamas lineares oscuras fueron los caracteres originalmente utilizados por Tryon & Tryon (1982) para definir el grupo *B. buchtienii*. Cuando Oliveira Dittrich (2005) cambió ese nombre por el de grupo *B. tabulare* no agregó nuevos rasgos a los establecidos previamente. El concepto de grupo, en el sentido de Tryon & Tryon (1982) es útil para abordar un género tan amplio como *Blechnum* y, a la vez, poner a prueba nuevos caracteres para redefinir grupos de especies afines (Rolleri & Prada, 2006 b). Sin embargo, no son suficientemente naturales e inclusivos y no están definidos por un número amplio de caracteres que refleje las relaciones entre sus especies o con especies de otros grupos.

Geográficamente, las especies arborescentes son pantropicales. En América, el grupo reúne plantas no estrictamente selváticas, sino de bordes de selvas, que crecen expuestas, en pajonales de altura, en los *campos* (Brasil), en subpáramos o páramos, en laderas de volcanes y áreas montañosas (páramos y paramillos de Mesoamérica) en bosques templado-fríos y húmedos (bosques andino-patagónicos) o áreas insulares (Antillas, Archipiélago de Juan Fernández), en suelos neutros o ácidos, a veces rocosos, parcialmente encharcados o cerca de corrientes de agua.

El estudio en realización arriba mencionado sobre táxones arborescentes neotropicales sugiere que, si bien el grupo está formado por elementos con fenotipos similares, las relaciones interespecíficas no son claras. De ese trabajo se pueden extraer algunas conclusiones preliminares que contribuyen a éste:

Todos los táxones arborescentes, con esporófitos que pueden alcanzar los 300 cm de alto, tienen rizomas gruesos, cubiertos por las bases persistentes de los estípites y por escamas aciculares o lineares, largas, oscuras, a veces retorcidas, que cubren también la base de los estípites en manojos abundantes y densos; estas escamas son características únicamente de las especies del grupo *B. buchtienii*, y no se presentan en táxones arborescentes o subarborescentes de otros grupos ni en otras especies de *Blechnum*.

Los estípites de algunas especies de este grupo pueden tener aguijones romos o espiniformes que resultan del esclerosamiento de pinnas atrofiadas. Internamente son macizos o tienen una zona central hueca con parénquima reabsorbido. Son dictiostélicos, con 6-8 meristelas dispuestas en círculo, las 2 adaxiales más grandes que el resto y sin canales internos de mucílago. Muy similares, pero con canales de mucílago son los estípites de táxones arborescentes o subarbo-

rescentes de otros grupos, como *B. loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon y *B. stipitellatum* (Sodiño) C. Chr. Hasta el momento se conocen otros dos tipos de estípites en *Blechnum*: los macizos, parenquimáticos, con 3 meristelas en la etapa adulta, como los hallados en las especies del grupo *B. penna-marina* (Rolleri & Prada, 2006 b), en especies monomórficas del grupo *B. occidentale* L. y en *B. sprucei* C. Chr. (Gabriel y Galán & al., 2008), y los macizos o huecos, con 14-16 meristelas, conocidos para *B. cordatum* y *B. proliferum* (Prada & al., 2008).

La producción de frondas esporógenas diferentes de las tróficas es la condición más difundida en el grupo, aunque también hay táxones monomórficos, como *B. brasiliense*.

Las láminas son pinnadas o pinnatisectas. Las pinnadas representan la condición más corriente, con pinnas de bases sésiles y truncadas o subsésiles, como en *B. magellanicum* y *B. tabulare*, o bien unidas al raquis por una extensión de la costa (pecioluladas), como en *B. cycadifolium*. Sin embargo, algunos táxones tienen segmentos adnatos (*B. brasiliense* y *B. spannagelii*).

El desarrollo, textura y grado de enrollamiento de las pinnas, así como la especialización de los mesófilos, varían. Con excepción de *B. brasiliense*, con un mesófilo indiferenciado, los demás táxones se caracterizan por una estructura poco corriente en pteridófitos, con una o dos capas de parénquima fotosintético, un parénquima translocador con células colectoras (Haberlandt, 1965) y un área costal con tejido mecánico variablemente distribuido. En algunas especies se encuentran hipodermis lignificadas cuya presencia no se ha podido relacionar con el enrollamiento de las láminas ni con adaptaciones a la altura, por lo que podrían ser rasgos específicos.

Las esporas con perisporios plegados y exosporios buliformes con bulas bajas se hallan en todas las especies del grupo con excepción de *B. brasiliense*, que tiene esporas con perisporio venuloso. Este tipo de perisporio se encuentra en esporas de algunos táxones del grupo *B. penna-marina* (Rolleri & Prada, 2006b; Passarelli, 2007), pero en ese mismo grupo, *B. spicant* se caracteriza por el perisporio plegado. Por el momento, la implicación de los rasgos esporales está en análisis, ya que podrían ser específicos y, a la vez, ser útiles, incluidos en un conjunto amplio de caracteres, para redefinir grupos de especies afines más naturales en el género.

## Agradecimientos

Este trabajo fue realizado con el apoyo de la Agencia Española de Cooperación Internacional (Proyecto AECI A/6307/06), la Universidad Complutense de Madrid (España), la Universidad

Nacional de La Plata y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CONICET, Buenos Aires (Argentina). Las autoras desean agradecer al Dr. Raúl Perdomo, vicerrector de la Universidad de La Plata, y a la Administración de Parques Nacionales de Argentina, APN, el apoyo brindado en el desarrollo del proyecto y los estudios de campo; a Patricia Malcolm-Tompkins, Project Manager-African Floras (Digitisation Herbarium Royal Botanic Gardens, Kew), su colaboración en la localización de bibliografía e imágenes de flora de África y archivos de E.A.C.L.E. Schelpe; y a Gregory McKee, del U.S. National Herbarium, Smithsonian Institution, Washington D.C., su ayuda en la localización y fotografiado de valiosos ejemplares de herbario.

## Referencias bibliográficas

- Baker, J.G. 1870. Cyatheaceae et Polypodiaceae. In: Martius, C.P.F. & Eichler, A.G. (eds.), *Flora Brasiliensis*. Lipsiae Frid. Fleischer in Comm. Monachii, 1(2): 306-624.
- Blanco, P., Pardo de Santayana, M. & Morales, R. 2003. Plantas de la Comisión Científica al Pacífico (1862-1865). I, Canarias, Cabo Verde, Brasil y Uruguay. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60(1): 83-161.
- Burrows, J.E. 1990. *Southern African ferns and fern-allies*. Frandsen Publishers. Sandton.
- Durán, M.L. 1997. *Estudios morfológicos, taxonómicos y biosistémicos en el género Blechnum (Blechnaceae-Pteridophyta)*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Gabriel y Galán, J.M., Passarelli, L.M., Prada, C. & Rolleri, C.H. 2008. Study of sporophyte morphology and gametophyte development of *Blechnum sprucei* (Blechnaceae-Pteridophyta). *Revista de Biología Tropical* (en prensa).
- Haberlandt, G. 1965. *Physiological plant anatomy*. Today & Tomorrow Book Agency, New Delhi-5.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H. & Barnett, L. 1990. *Index Herbariorum, Part I: Herbaria of the World*. New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Kasmirczak, C. 1999. *A família Blechnaceae (C. Presl) Copel. (Pteridophyta) no Rio Grande do Sul*. Tesis (Grau do Mestre), Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Lellinger, D.B. 2002. A Modern Multilingual Glossary of taxonomic Pteridology. *Pteridologia* 3, 246 pp.
- Lellinger, D.B. & Taylor, W.C. 1997. A classification of spore ornamentation in the Pteridophyta: 33-42. In: Johns, R.J. (ed.), *Holtum Memorial Volume*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Oliveira Dittrich, V.A. 2005. *Estudos taxonômicos no gênero Blechnum L. (Pteridophyta-Blechnaceae) para as regiões Sudeste e Sul do Brasil*. Tesis doctoral, Universidad Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Rio Claro, São Paulo, 223 pp.
- Passarelli, L.M. 2007. Estudios esporales en especies del grupo *Blechnum penna-marina* (Blechnaceae, Pteridophyta). *Acta Botanica Malacitana* 32: 1-19.
- Ponce, M.M. 1996. Pteridophyta. In: Zuloaga, F.O. & Morrone, O. (eds.), *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina*, Parte I. Monographs of Systematic Botany, Missouri Botanical Garden 60: 1-79.
- Ponce, M.M., Melhtrreter, K. & Sota, E.R. de la. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 703-717.
- Prabhakar, M. 2003. Structure, delimitation, nomenclature and classification of stomata. *Acta Botanica Sinica* 46(2): 242-252. 2003.
- Prada, C., Rolleri, C.H. & Passarelli, L.M. 2008. Morfología, caracterización y distribución geográfica de *Blechnum cordatum* (Blechnaceae-Pteridophyta). *Acta Botanica Malacitana* (en prensa).
- Ramos Giacosa, J.P., Giúdice, G.E., Morbelli, M.A. & Sota, E.R. de la. 2006. Estudio palinológico en *Blechnum* sect. *Lomariocycas* de Sudamérica austral. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Resúmenes del XIII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología: 114.
- Rodríguez Ríos, R. 1995. Pteridophyta: 119-337. In: Marticorena, C. & Rodríguez, R.R. (eds.), *Flora de Chile, I*. Ediciones de la Universidad de Concepción.
- Rolleri, C.H. & Prada, C. 2006a. Catálogo comentado de las especies mesoamericanas y sudamericanas de *Blechnum* L. (Blechnaceae-Pteridophyta). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(1): 67-106.
- Rolleri, C.H. & Prada, C. 2006b. Revisión de los grupos de especies del género *Blechnum* L. (Blechnaceae-Pteridophyta), el grupo *B. penna-marina*. *Acta Botanica Malacitana* 31(1): 7-50.
- Schelpe, E.A.C.L.E., 1952. A revision of the African species of *Blechnum*. *Journal of the Linnean Society of London (Botany)*. III (355): 487-510.
- Schelpe, E.A.C.L.E. 1970. Blechnaceae (Pteridophyta). In: Exell, A.W. & Launert, E. (eds.), *Flora Zambesiaca*, pp. 235, Flora Zambesiaca Managing Committee, Kew.
- Sota, E.R. de la. 1977. Pteridophyta. In: Cabrera A.L. (ed.), *Flora de la Provincia de Jujuy*, República Argentina: 1275. Colección Científica, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 13, Buenos Aires.
- Sota, E.R. de la, Ponce, M.M., Morbelli, M.A. & Cassá de Pazos, L. 1998. Pteridophyta. In: Correa, M.N. (ed.), *Flora patagónica*: 282-369. Colección Científica, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 8, Buenos Aires.
- Tryon, A.F. & B. Lugardon. 1990. *Spores of the Pteridophytes: Surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies*. Springer-Verlag, New York.
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G. 1993. Pteridophyta of Peru. Part. 5: Aspleniaceae-Polypodiaceae. *Fieldiana, Botany, new series* 32: 54-70.
- Tryon, R.M. & Tryon, A.F. 1982. *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. Springer-Verlag, New York.

Editor asociado: C. Lado

Recibido: 16-VII-2007

Aceptado: 30-VI-2008