

Revisión de dos especies de *Blechnum* de las regiones montañosas tropicales e intertropicales de Centroamérica y Sudamérica

Cristina H. Rolleri¹, Carmen Prada², Lilian M. Passarelli¹ & José María Gabriel y Galán²

¹ Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 64 entre 120 y diagonal 113, B1904 DZB, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

² Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, España.

RESUMEN : Se ha realizado una revisión detallada de *B. loxense* y *B. stipitellatum*. Se han estudiado aspectos importantes de la morfología externa e interna del esporófito. Los caracteres estudiados fueron los rizomas y otros ejes (escamas, estructura interna, presencia de mucílagos, tipos de haces de las costas), las láminas (división, venación, estructura de los márgenes, los modelos epidérmicos, tipos de hipodermis y mesófilo de pinnas o segmentos). La presencia y caracteres de la hipodermis, la especialización del mesófilo, la presencia de protuberancias intercelulares pécticas (verrugas) y los tipos de indusio se analizan por primera vez. Se han destacado los caracteres que pueden apreciarse en material vivo pero que también se conservan en material herborizado, ya que éste es, con frecuencia, el único disponible para el botánico en el caso particular de las especies subarborescentes aquí tratadas, en las que los materiales son escasos o de difícil recolección.

PALABRAS CLAVE : *Blechnum loxense* – *Blechnum stipitellatum* – Neotropicos – Revision – Caracteres.

ABSTRACT : A detailed review of *Blechnum loxense* and *B. stipitellatum* has been made here. Important aspects of internal and external morphology of the sporophyte were studied. The characters under study were those of the rhizomes and other axes (scales, internal structure, presence of mucilage, structure of costae), and of the laminae (division, venation, margin structure, epidermal patterns, types of hypodermis, and mesophyll of pinnae or segments). The presence and characters of the hypodermis, the specialization of the mesophyll, the intercellular pectic protuberances (warts), and indusia have been studied for the first time. A comprehensive and updated description of both species is presented. Characters that can be seen in living material and remain unchanged in herbarium material have been highlighted since very often the herbarium material is the only available to the botanists, and particularly in the case of the subarborescent species both herbarium and field material are often scarce or hard to find and collect.

KEYWORDS : *Blechnum loxense* – *Blechnum stipitellatum* – Neotropics – Revision – Characters.

RESUME : Une révision détaillée de *Blechnum loxense* et *B. stipitellatum* a été effectuée. Les

principales aspectos de la morfología interna y externa del esporofito se han analizado. Los caracteres estudiados son los de los rizomas y otros ejes (escamas, estructura interna, presencia de mucilago, estructura de las costillas), así como del limbo (división, nervadura, estructura del margen, modelos epidérmicos, tipos de hipodermes, y mesófilos de las pinnas o segmentos). La presencia y los caracteres del hipodermo, la especialización del mesófilo, las protuberancias intercelulares pectíneas (verrugas) y las indusias se han estudiado por primera vez. Las descripciones completas y actualizadas de las dos especies se presentan. Los caracteres que se pueden observar en la planta fresca y que persisten en herbario se han destacado, ya que, muy a menudo, solo el material de herbario está disponible para los estudios botánicos, y especialmente en el caso de especies subarborescentes donde, a la vez en herbario y en el terreno, los especímenes son a menudo pocos o difíciles de encontrar o de recolectar.

MOTS-CLES : *Blechnum loxense* - *Blechnum stipitellatum* - Neotrópicos - Revisión - Caracteres.

INTRODUCCIÓN

Se han seleccionado para su caracterización dos especies de *Blechnum*, *B. loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon y *B. stipitellatum* (Sodirol) C. Chr., que crecen en los bosques montañosos húmedos, templados o templado fríos de las laderas orientales de los Andes, entre los 2500 y los 3400 m de altitud (Bolivia), en los subpáramos y páramos, también andinos, entre 3400 y 4000 m de altitud, desde Ecuador hasta Colombia y Venezuela, así como en los páramos y ambientes similares de Centroamérica. Se analizan nuevos caracteres diagnósticos del esporofito y se propone una descripción pormenorizada de ambas, con datos actualizados sobre su ecología, distribución geográfica y afinidades.

La bibliografía sobre el género *Blechnum* L. es muy abundante, tanto en lo que respecta a las especies neotrópicas como paleotrópicas, pero aún persisten problemas en la nomenclatura, tipificación y caracterización de algunas especies orófilas que habitan bosques y selvas montañosas de Sudamérica y Centroamérica, y éste es el caso de las dos especies seleccionadas para este trabajo. Han sido tratadas diversamente en floras y catálogos, por Hieronymus (1908), Tryon & Tryon (1982), Tryon & Stolze (1993), Moran (1995), Lellinger (2003) y Rolleri & Prada (2006a), predominantemente *B. loxense*, pero son escasas las referencias a *B. stipitellatum* (Tryon & Stolze, 1993; Rolleri & Prada, 2006a)

Tryon & Tryon (1982) subdividieron el género *Blechnum* en siete grupos informales basados en los caracteres de los ejes y frondas; este aporte suministró un primer paso en el ordenamiento de las especies, pero los grupos establecidos resultaron insuficientes o incompletos (Rolleri & Prada, 2006b). Rolleri & Prada (2006a) plantearon algunos de los problemas de la sistemática del género, y proporcionaron descripciones más completas en su revisión del grupo *B. penna-marina* (Poir.) Kuhn (Rolleri & Prada, 2006b); de forma similar, Prada et al. (2008) estudiaron la morfología y variación de *B. cordatum* (Desv.) Hieron. en relación con su distribución geográfica y Rolleri et al. (2008) efectuaron un análisis comparativo de *B. tabulare* (Thunb.) Kuhn y *B. magellanicum* (Desv.) Mett., caracterizando esas especies y actualizando aspectos nomenclaturales, así como su distribución geográfica. Rojas Alvarado (2006) y Kessler et al. (2007) describieron especies nuevas para la ciencia, algunas de ellas afines a las aquí tratadas, pero las descripciones no incluyen caracteres de la morfología interna o las esporas cuyo conocimiento ayuda a una mejor caracterización de las especies.

De acuerdo con Tryon & Tryon (1982), *B. loxense* sería la única especie asignada al grupo de ese nombre, definido por la presencia de ejes internamente mucilaginosos, decumbentes, cortamente rastreros y frondas no marcadamente dimórficas. Posteriormente Moran (1995) lo describió como subarborescente, con un eje de hasta 1 m de alto y frondas pseudodimórficas. Lellinger (2003) segregó *B. loxense* var. *stenophyllum* (Klotzsch) Lellinger, sobre la base de la distribución geográfica y rasgos exomorfológicos, como el color de las escamas del estípite y raquis. *Blechnum stipitellatum* no ha sido estudiada en detalle previamente. Se la ha incluido aquí por considerársela afín con *B. loxense*, porque ambas

muestran muchas coincidencias en la distribución geográfica y altitudinal y conviven en ambientes similares.

Los caracteres estudiados incluyen los de los rizomas y otros ejes (escamas, estructura interna, presencia de mucílagos, tipos de haces de las costas), y los de las láminas (división, venación, estructura de los márgenes, modelos epidérmicos, tipos de hipodermis y mesofilo de pinnas o segmentos), indusios y esporas.

La presencia y caracteres de la hipodermis, una zona dermatoide adaxial y/o abaxial de espesor variable que se distingue de la epidermis y del mesofilo, la especialización del mesofilo, las protuberancias intercelulares pécticas de tipo verruga y los tipos de indusio se describen e ilustran por primera vez en ambas especies. Los estudios de hipodermis se refieren en general a gimnospermas y angiospermas (Kraus, 1865-66; Linsbauer, 1930; Metcalfe & Chalk, 1950; Esau, 1953). Payne & Peterson (1973) son los únicos autores que integraron en un estudio comparativo la descripción de las hipodermis presentes en helechos leptosporangiados, con una actualización de las propuestas sobre su origen de autores previos como Foster (1936) y Bower (1923).

La presencia de protuberancias intercelulares pécticas de tipo verruga parece ser común en el género (Gardiner, 1885; Mangin, 1893; Luerksen, 1875; Rolleri & Prada, 2006b), pero su hallazgo es nuevo para estas especies.

Los estudios esporales amplios son recientes en el género. Tryon & Lugardon (1991) ilustraron 39 especies de *Blechnum*, incluyendo *B. loxense*. Passarelli (2007) estudió las esporas de especies dimórficas relacionadas con *B. penna-marina* y Passarelli et al. (2010) efectuaron un análisis amplio, utilizando microscopía electrónica de barrido, de 64 especies neotropicales y paleotropicales de *Blechnum*, en el que propusieron tipos morfológicos esporales y mostraron la importancia que tiene la ornamentación del perisporio en la sistemática del género, en la caracterización de especies y en el establecimiento de grupos de afinidad intragenéricos y con otros géneros de Blechnaceae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se han estudiado colecciones de los herbarios del Instituto-Fundación Miguel Lillo (LIL), Museo de La Plata (LP), Real Jardín Botánico de Madrid (MA), Universidad de Santiago de Compostela (SANT), University Herbarium, University of California, Berkeley (UC), United States National Herbarium, Smithsonian Institution (US), Universidad Nacional Mayor de San Marcos (USM) y los tipos relacionados con esas especies existentes en otros herbarios, tales como el herbario de Berlín (B), el herbario del Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia (COL) y el Herbario de París, Museo Nacional de Historia Natural (P). Las especies tratadas se citan con los sinónimos correspondientes; se efectúan breves comentarios en forma de observaciones, se resumen los datos actualizados de la distribución geográfica y ecología y se da una lista de los materiales estudiados.

Para estudios morfológicos se utilizó material de herbario y material coleccionado por los autores. El material de herbario se restauró con una mezcla de butil cellosolve y agua 1:4. Las pinnas se aclararon con hidróxido de sodio al 6 % y se colorearon con azul de toluidina (TBO) 1 % acuoso. La venación y los modelos epidérmicos se analizaron en pinnas basales, medias y apicales, pero se ilustran sólo los de las pinnas medias. Las dimensiones y densidad de los estomas se refieren a pinnas medias; las dimensiones se expresan en largo x ancho, en μm y la densidad en número de estomas por 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 en las que se disponía de frondas fértiles. Se midieron con microscopio óptico (diámetro ecuatorial mayor x diámetro ecuatorial menor, en μm). 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 en el Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP, Argentina) y Servicio de Microscopía Electrónica del Real Jardín Botánico de Madrid, España.

Toda la terminología relacionada con el esporófito está en Lellinger (2002), la

referente a la epidermis es la que han utilizado los autores en trabajos pteridológicos previos, como Rolleri (2004) y Prada & Rolleri (2005), la relacionada con los estomas se ha tomado de Prabhakar (2003) y la referente a las esporas se encuentra en Lellinger & Taylor (1997), Lellinger (2002) y con mayor detalle en Passarelli et al. (2010).

RESULTADOS – CARACTERES MORFOLÓGICOS EXTERNOS E INTERNOS DE LAS 2 ESPECIES

Los rizomas son decumbentes a erectos, erguidos, de hasta 100 cm de alto en *B. loxense* mientras que son cortamente rastreros, compactos a ocasionalmente masivos y suberectos, con una roseta de frondas arqueadas en *B. stipitellatum*. Carecen de estolones y son escamosos.

Las escamas del rizoma son lanceoladas a ovado-lanceoladas, planas, flácidas, enteras, de color castaño más bien claro, variablemente concolores o discolores en la misma planta en *B. loxense* y linear-lanceoladas a lanceoladas y atenuadas, castaño-negruzcas, en *B. stipitellatum*.

Las frondas son subdimórficas o casi monomórficas en *B. loxense* y dimórficas en *B. stipitellatum*. **Los estípites** son cortos o largos, a veces casi tan largos como la lámina, más o menos aglomerados y erguidos en *B. loxense* o dispuestos en una roseta que nace casi desde el sustrato en *B. stipitellatum*. Tienen un surco adaxial profundo flanqueado por dos zonas elevadas que corresponden a prominencias longitudinales más o menos afiladas, apenas salientes en *B. loxense*, mientras que en la porción abaxial son curvos. Son carnosos y mucilaginosos en ambos casos, aunque en *B. stipitellatum* se endurecen notablemente en plantas adultas. Internamente son dictioestélidos, con 2-4 haces adaxiales más grandes que los abaxiales, éstos en un número variable desde 5 hasta 10. **Los raquis** son escamosos.

Las láminas estériles son imparipinnadas, oblongas o lanceoladas angostas en *B. loxense* (Fig. 1A) y lanceoladas en *B. stipitellatum* (Fig. 1B), con las bases más o menos truncadas y pinnas subpeciouladas a peciouladas. La pinna terminal es conforme, igual o algo más corta que las laterales en *B. loxense*, más larga que las laterales, con un ápice agudo largamente atenuado en *B. stipitellatum*.

Las costas son curvas en la cara abaxial y surcadas en la adaxial. Son adaxialmente glabras a subglabras, con pequeñas glándulas 1-celulares de mucílago, persistentes aún en material herborizado (Fig. 2L) y abaxialmente escamosas, con escamas de margen entero en *B. loxense* (Fig. 3H) y denticulado en *B. stipitellatum* (Fig. 3G). La epidermis es subpapilosa, con células que presentan paredes externas engrosadas y cutinizadas. La zona hipodérmica de las costas tiene espesor variable y está formada por células esclerosadas que forman grupos mecánicos abaxiales, semilunares en sección transversal y adaxiales, triangulares o en foma de cuña, en sección transversal. La vascularización es similar en ambas especies, con 2-3 (4) haces costales discretos (Fig. 2B, 2I), con xilema central rodeado de floema, parénquima y una endodermis con bandas de Caspary o en U. El parénquima del área costal está constituido por grandes células en cuyas paredes primarias celulósicas se encuentran **protuberancias intercelulares pécticas** en forma de verrugas claramente visibles (Fig. 3A).

Las pinnas son coriáceas, con la lámina completamente enrollada hacia la cara abaxial en *B. loxense* y marginalmente recurvada en *B. stipitellatum* (Fig. 2A, 2H). Los márgenes, tanto de las pinnas fértiles como de las estériles, son sinuosos a ampliamente sinuados en *B. loxense*, caracterizados por ondas regulares, de someras a profundas, con senos lisos o subpapilosos y salientes con papilas cónicas agrupadas, grandes y frecuentemente digitiformes (Fig. 2G, Fig. 3B, 3C); en *B. stipitellatum* los márgenes de las pinnas son repandos o casi rectos, pero también papilosos, con 1-3 hileras de papilas cónicas o algo achatadas, de tamaño variable (Fig. 2M).

La venación es similar en ambas especies, con venas distantes, simples o 1 vez bifurcadas cerca de la costa y en este caso, con dicotomías claramente divergentes; las venas geminadas son raras o ausentes (Fig. 2C, 2J).

Los modelos epidérmicos difieren en epifilos e hipofilos. Los epifilos son sinuosos, con ondas simples, \pm regulares, profundas, con una relación largo/ancho de 2-3:1 (Fig. 2D,

2K). Los hipofilos son sinuosos, con ondas simples y complejas, tortuosas, regulares, profundas, con una relación largo/ancho de 2-3:1 en *B. loxense* (Fig. 2F) y de 3-6:1 en *B. stipitellatum* (Fig. 2N).

Las epidermis de las pinnas son marcadamente papilosas en sección transversal. Los estomas son predominantemente diacíticos y anomocíticos en ambas especies, aunque en *B. stipitellatum* son abundantes también los estomas diacíticos completamente rodeados por una anexa más grande que la otra ("polocíticos"). Presentan una cámara epiestomática, más profunda en *B. loxense* y tienen las células oclusivas hundidas. La pared epidérmica y la pared de contacto de oclusivas, así como la pared poral están muy engrosadas.

La hipodermis está formada por 1-2 capas adaxiales de células con las paredes engrosadas pero no esclerosadas, cuya respuesta al TBO es similar a las células del mesofilo; en sección transversal las células hipodérmicas tienen mayor lumen y tamaño que las epidérmicas y paredes igualmente o más engrosadas; la relación largo ancho es de 1-2 (3):1 (Fig. 2E).

El mesofilo es compacto. Por debajo de la hipodermis se observa parénquima de translocación. La hipodermis y el tejido translocador esponjoso apenas se distinguen uno de otro de modo que la transición morfológica entre ambos es continua o poco clara. Hacia la cara adaxial aparece un tejido clorenquimático formado por células con invaginaciones profundas, braquiadas, dispuestas con espacios intercelulares amplios o reducidos.

Los indusios alcanzan una anchura de 1-2 mm y tienen márgenes irregularmente erosos, similares en ambas especies. En general están diferenciados en dos porciones: la proximal a su inserción está formada por 1-2 (3) estratos de células isodiamétricas con modelos epidérmicos poligonales y una porción distal unistratificada, formada por células más o menos rectangulares, cuya reacción de color intensamente púrpura ante el TBO sugiere que sus paredes están formadas por celulosa con un grado importante de cutinización. La porción marginal, que suele estar enrollada, está dividida en anchos flecos irregulares que rematan en papilas marginales 1-3 celulares cónicas (Fig. 3D).

Las esporas son reniformes y tienen perisporio ornamentado, crestado-reticulado con crestas bajas que delimitan areolas más o menos definidas con procesos filamentosos cortos y entrecruzados o anastomosados (Fig. 3E, 3F).

DESCRIPCIÓN DE LAS DOS ESPECIES

***Blechnum loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon**, Nomencl. Gefässkrypt. 117. 1883. *Lomaria loxensis* Kunth in Humb.& Bonpl., Nov. gen. sp. 1: 1816. *Struthiopteris loxensis* (Kunth) Maxon, Proc. Biol. Soc. Wash. 51: 39. 1938. **PROTÓLOGO Y TIPO:** [Ecuador] Crescit in Andibus Peruviae inter Gonzanama et Loxa, locis alsis (sic) umbrosis, alt. 1060 hexap. super schisto micaceo [Humboldt & Bonpland] (Holótipo P!).

Lomaria stenophylla Klotszch, Linnaea 20: 346. 1847. *Blechnum stenophyllum* (Klotszch) Mett., Fil. hort. bot. Lips.: 64. 1856. *Blechnum loxense* var. *stenophyllum* (Klotszch) Lellinger, Amer. Fern J. 93 (3): 147. 2003. **TIPO:** Venezuela: Merida; Paramo de la Culata, Moritz 298 (B!).

Lomaria squamulosa Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 290. 1827. *Blechnum squamulosum* (Desv.) Mett., Ann. Sci. Nat., Bot. ser. 5, 2: 225. 1864. **PROTÓLOGO Y TIPO:** Habitat in Peruvia. Dombey (B!).

Plantas terrestres o saxícolas. **Rizomas** decumbentes a erectos, gruesos, sub-arborescentes, de hasta 100 cm de altura, no estoloníferos, escamosos. **Escamas rizomáticas** ovadas a lanceoladas, enteras, concolores o discolores, castañas, de hasta 1,5 cm de largo, con o sin un área central oscura. **Fronadas** monomórficas a subdimórficas, las estériles en general con pinnas verde-oliváceas recurvadas hacia la costa abaxial y las fértiles más oscuras a castañas. **Estípites** rígidos, erguidos, surcados, hasta de 25 cm de largo, escamosos, dictiostélicos, con 6-8 meristelas y un sistema secretor de mucílago que forma un conducto central de contorno irregular. **Láminas estériles** oblanceoladas, angostas, erguidas, de hasta 40 cm de largo x 10 cm de ancho, imparipinnadas, con ápice obtuso y base redondeada, con pinna apical conforme con las laterales y sin aflébias

basales. **Raquis** concolor pardo claro a amarillento, densamente escamoso. **Costas** escamosas con escamas concolores de color blanquecino o castaño claro, ovado-lanceoladas, con el margen entero y ápice flageliforme, de hasta 0,6-0,8 cm de longitud, pelos ramificados lanosos y glándulas unicelulares de mucílago, internamente con 2-3 haces vasculares hadrocéntricos rodeados por endodermis individuales con bandas de Caspary. **Pinnas estériles** 18-25 (40) pares, verde-oliváceas o glaucas, linear-lanceoladas, de hasta 8 cm x 1 cm, ascendentes a patentes, con toda la lámina revoluta y curvada hacia la costa abaxial, con el margen ondulado o sinuoso, con los senos lisos y áreas salientes pluripapilosas, con papilas unicelulares largamente cónicas y engrosadas; estomas de (42) 55 (67) x (32) 40 (45) μm , esparcidos, (11) 13 (18) por mm^2 . **Venas** inmersas, distanciadas, simples y bifurcadas una vez cerca de la costa y algunas (raras) geminadas, todas terminadas en grandes hidatodos elípticos. **Láminas fértiles** oblanceoladas, de hasta 40 cm de largo x hasta 8 cm de ancho, de color rojizo, oscuras, con pinnas ascendentes. Cenosoros continuos. **Indusios** lacerados con margen irregular. **Esporas** de (45) 47 (50) x (35) 38 (43) μm con perisporios crestado-reticulados de 1,9-2,0 μm de espesor, con crestas bajas y micro-ornamentación filiforme distribuida uniformemente.

Distribución geográfica y ecología. Mesoamérica y Sudamérica, orófila, desde Costa Rica hasta Bolivia, con un rango altitudinal que va desde los 1300 hasta los 4500 m de altitud. Es un elemento frecuente en los páramos de Costa Rica (Barrington, 2005), los de Sudamérica y también crece en los Andes de Bolivia. Se la encuentra en formaciones herbáceas de altura, en Venezuela y Colombia, a unos 3600 m de altitud con arbustos enanos o con especies de *Espeletia*; en los páramos de Colombia también se encuentra en turberas con *Sphagnum* y flora vascular acuática típica. Crece en sustratos húmedos, en áreas abiertas, en pajonales húmedos de altura, en pastizales y grietas de rocas, cerca de agua, en zonas con precipitación abundante (registros pluviométricos medios anuales de hasta 2500 mm), en pisos fríos a muy fríos, aunque isotérmicos, entre los 4-12° C, las menores temperaturas correspondientes a los páramos propiamente dichos.

Observaciones. - *Blechnum loxense* fue tratada por Tryon & Tryon (1982) como la única integrante del grupo de ese nombre, definido por la presencia de ejes internamente mucilaginosos y frondas no marcadamente dimórficas. Lellinger (2003) segregó dos variedades sobre la base de la distribución geográfica y rasgos exomorfológicos (coloración del estípite y escamas), que aquí se han considerado dentro de la variabilidad normal de la especie. Las frondas estériles y fértiles casi monomórficas, erguidas, con pinnas ascendentes opacas, de color verde oliváceo, cuyas láminas coriáceas muy angostas están marcadamente enrolladas hacia la cara abaxial y presentan margen profundamente ondulado y papiloso son caracteres típicos de *B. loxense*, presentes en todos los materiales revisados. Tryon & Lugardon (1991) y Passarelli et al. (2010) ilustraron las esporas. Barrington (2005) menciona los ambientes y alturas en las que es frecuente hallar *B. loxense* en los páramos de Costa Rica, a la que designa como especialista o característica del páramo, con preferencia por las zonas pantanosas pero no limitada a éstas, sino también en asociaciones de roquedales, acantilados, bajo sombra y cerca de agua constante. Según ese autor, *B. loxense* ocupa el nicho de *Espeletia*, propia de los páramos de Sudamérica. Es afín con *B. stipitellatum*, de la que se distingue por la escasa o nula diferenciación de las frondas esporógenas, las frondas erguidas, el contorno de las láminas, el marcado enrollamiento de las pinnas, la estructura de los márgenes y la morfología de las escamas costales.

Ejemplares seleccionados

BOLIVIA: La Paz: Sailapata-Ayopaya, 3800 m, *Cárdenas 3140* (LIL 536181).

COLOMBIA: Cundinamarca: Bogotá, Páramo de Montserrate, El Granizo, 3250 m, *Fernández Alonso & Hernando Arenas 5134* (MA 517122). Observaciones: mezclado con *B. columbiense* Hieron. Entre Zipaquirá y Pacho, Páramo de Guerrero, 3100 m, *Murillo & Villarreal 1358* (MA 228370).

COSTA RICA: San José: Cerro Chirripó, treeless páramo, SW of and around summit, 1200-1550 ft., *Evan & Lellinger 139* (US).

ECUADOR: Carchi: Road Julio Andrade, Palestina, 3300 m, shrub forest, *Holm-Nielsen et al.* 29614 (MA 364942). **Cañar,** 3500 m, road between Cañar and Biblian, *Haught* 3333 (LIL 163203). **Cañar:** headwaters of Río Mangán, 20-22 km, e. n. e. of Azogues, *Fosberg & Prieto* 22799 (COL). **Loja:** Amaluza, Simbura, 3440 m, *Izco et al. s. n.* (SANT 58023). **Zamora-Chinchipe:** Zumba, próximo al límite provincial con Loja en Amaluza, Simbura, 3410 m, *Izco et al. s. n.* (SANT 58022). **Zamora-Chinchipe:** sin loc., 3280 m, *Izco et al. s. n.* (SANT 58021).

PERU: Cajamarca, Huagayoc, *Sonkup & Carmona* 5011 (LP). **Mito,** *Macbride & Featherstone* 1790 (MA 467910). **San Martín:** Mariscal Cáceres, pajonal N° 8, P. N. Río Abiseo, *León & Young* 1461 (USM). **Satipo-La Convención:** Cordillera Vilcabamba, Rio Ene slope, *Arakaki & Beltrán* 4270 (USM). **Cuzco-La Convención:** bajando del Puerto de Málaga hacia Santa Teresa, ladera de páramo, 3400 m, *Gabriel y Galán, s/n* (MA).

VENEZUELA: Trujillo, Laguna Larga, vía Laguna Las Parias, to Laguna Ecos, Páramo de Motumbo, Monumento Natural Teta de Niquitao-Guirigay, 3400-3600 m, *Stergios et al.* 20421 (UC 1785091).

***Blechnum stipitellatum* (Sodirol) C. Chr.,** Index filic. : 160. 1905. *Lomaria stipitellata* Sodirol, Recens. crypt. vasc. Quit. 29. 1883. PROTÓLOGO Y TIPO: [Ecuador] Crece en los bosques del Corazón y del Atacazo, 2500-3400 m. *Sodirol* (síntipo P!); Crescit in sylvis [subandinas?], Corazón, Sodirol (isosíntipo SI 13670!).

Blechnum rubicundum Hieron., Hedwigia 47: 242, tab. 4 fig. 16. 1908. PROTÓLOGO Y TIPO: Columbia: specimina collecta sunt in itinere a pago Cumbal ad La Ceja de Mayasquer, alt. s. m. 2500-3100. [Stübel] n. 347 (Holótipo B!)

Plantas terrestres con rizomas erectos o decumbentes cortos, no estoloníferos, escamosos. **Escamas rizomáticas** lanceoladas, enteras, concolores o discolores, castañas, de hasta 1,5 cm de largo, con o sin un área central oscura. **Frondas** dimórficas pinnadas, lanceoladas angostas, arqueadas, de 50-100 cm de largo, con base abruptamente reducida y ápice largamente atenuado. **Estípites** rígidos, surcados, cortos o largos, desde 20 cm hasta casi tan largos como la mitad de la fronda en algunos ejemplares, escamosos, con escamas denticuladas, dictiostélicos, con 6-8 meristelas y un sistema secretor de mucílago que forma un conducto central de contorno irregular. **Láminas estériles** lanceoladas angostas, de hasta 100 cm de largo, imparipinnadas, con ápice atenuado acuminado y base casi recta. **Raquis** concolor pardo oscuro o claro, escamoso. **Costas** escamosas con escamas concolores denticuladas de color castaño claro a castaño rojizo, de 2-3 mm de longitud y glándulas unicelulares de mucílago, internamente con 4-5 haces vasculares hadrocéntricos rodeados por endodermis individuales con bandas de Caspary y con protuberancias intercelulares pécticas de tipo verruga en el parénquima que rodea a los haces. **Pinna terminal** lanceolada a lanceolado atenuada, más larga que las laterales y basalmente uni- o biauriculada, ocasionalmente adnata con el par apical de pinnas laterales. **Pinnas estériles** 30-60 pares, linear-lanceoladas, de hasta 10 cm de largo, angostas, patentes a incurvadas acroscópicamente, con lámina marginalmente revoluta y margen repando o ligeramente ondulado papiloso, con 2-3 hileras de papilas unicelulares cónicas o achatadas, cortas y engrosadas; estomas de (29) 38 (44) x (22) 25 (29) µm, densamente dispuestos, (28) 32 (44) por mm². **Venas** visibles, distanciadas, simples y bifurcadas una vez cerca de la costa, geminadas raras o ausentes, todas terminadas en grandes hidatodos elípticos. **Láminas fértiles** lanceoladas o lineares, con pinnas ascendentes. **Cenosoros** continuos. **Indusios** lacerados con margen irregular. **Esporas** de (52) 63 (79) x (45) 49 (55) µm, con perisporio de 4,0-4,7 µm de espesor, crestado-reticulado, con crestas altas y micro-ornamentación filiforme distribuida uniformemente.

Distribución geográfica y ecología.- Sudamérica, desde Venezuela y Colombia hasta Bolivia; posiblemente también Mesoamérica. Crece en bosques húmedos montanos de las laderas orientales de los Andes de Bolivia, páramos desde Perú hasta Colombia, áreas montañosas y bordes de selvas en Venezuela, en bosques montanos, bordes de bosques, sobre rocas, en suelos arcillosos o volcánicos, a la sombra y en áreas bajo cascadas.

Observaciones.- Tryon & Stolze (1993) consideraron a *B. stipitellatum* como próxima a *B. cordatum* pero sugirieron también que podría ser una forma de sombra de *B. loxense*. La descripción e ilustración de *B. moranianum* A. Rojas (Rojas Alvarado, 2006) sugieren que esta última podría ser coespecífica con *B. stipitellatum*, que el autor no considera en la comparación que hace con especies próximas (*B. loxense* y *B. sessilifolium*). Aquí no se ha incorporado a su sinonimia por no haber visto el tipo o esporas de *B. moranianum*, pero ambas especies son notablemente semejantes. El material tipo de *Lomaria sessilifolia* Klotzsch, basónimo de *B. sessilifolium* (Klotzsch ex H. Christ) C. Chr., el de *Blechnum tuerckheimii* Brause, el de *Blechnum lima* Rosens., y un ejemplar de *B. sessilifolium* procedente de Costa Rica [Costa Rica, Heredia, Vicinity, 2000 m, *Lellinger & White 976* (US)] son muy semejantes entre sí y con algunos ejemplares de *B. stipitellatum*; sin embargo los materiales estudiados no han sido suficientes para obtener información segura que pruebe la sinonimia con esta última. *Blechnum stipitellatum* suele formar comunidades similares a las que forma *B. loxense*, una especie con la que a menudo coexiste en los páramos, pero se la encuentra también en ambientes de bordes de selvas y en bosque montanos más húmedos o en suelos no encharcados. Ambas tienen ejes mucilaginosos, escamas claras o parcialmente oscurecidas y pinnas enrolladas hacia la costa abaxial, aunque el recurvamiento es máximo en *B. loxense* y en *B. stipitellatum* se presentan más frecuentemente enrollados los márgenes. La estructura interna de las costas, los modelos epidérmicos, la venación y los indusios son muy similares. *Blechnum stipitellatum* difiere de *B. loxense* por la especialización de las frondas esporógenas, que son marcadamente dimórficas, las pinnas brillantes o nítidas, con venas visibles y márgenes repandos con papilas cortas y próximas. Es posible que el enrollamiento de las pinnas de esta última varíe con la altura o con la exposición; Tryon & Stolze (1993) observan formas de altura con pinnas que describen como estriadas, por causa de la contracción y depresión de las lámina entre venas. *Blechnum smilodon* M. Kessler & Lehnert es afín con *B. stipitellatum*, y aunque Kessler et al. (2007) señalan que la primera es endémica de Bolivia y excluyen a *B. stipitellatum*, aquí se ha visto material de *B. stipitellatum* de esa procedencia.

Ejemplares de referencia seleccionados

BOLIVIA: La Paz: Unduavi, Nord yungas, 3400 m, *Butchien 2691* (UC 477679). Juan Bautista Saavedra, 15 km de Charazani hacia Chullina, 3400 m, *Kessler et al. 10629* (UC 1621922).

COLOMBIA: Antioquia: Medellín: Corregimiento Santa Elena, Vda. Piedras Blancas, Qda Chorrillo cerca al embalse Piedras Blancas, *Rodrigues 3126* (COL). Rionegro: Laguna Guarne, *Hermano Daniel 672* (COL). **Boyacá:** bosque pantanoso en el borde de la planicie, cerca del boquerón de Arcabuco, 2900 m, *Jaramillo Mejía, Murillo & van der Hammen 2943* (MA 380798). **Caquetá:** Caquetá side of Huila - Caquetá divide 20 km SE of Garzon, *Little 9388* (COL). Arriba de la Laguna de Tota, cerca de Las Cintas, 3500 m, *Murillo & van der Hammen 2784* (MA 379749). **Huila:** Comisaria del Caqueta: Cordillera oriental sobre el Filo divisorio, en Gabinete, *Cuatrecasas 8402* (COL). **Nariño:** Páramo El Tábano, al E de Pasto, *Hagemann 1351* (COL). Santiago: Vereda de San Antonio de Bellavista Páramo del Bordoncillo, *Ramirez 4714* (COL).

ECUADOR: Carchi: Espejo, Reserva Ecológica El Ángel, El Gritadero, 3500 m, *Palacios 11724* (UC 1742409). Valle de Maldonado, km 53 on the road to Tulcán-Maldonado, 3150-3250 m, *Holm-Nielsen et al. 6251* (UC 1477915). **Morona-Santiago,** Limón, Indanza, Cordillera Huaracayo, east of Cordillera del Cóndor and Rio Coangos, Cerro Ijiach Naint, flat topped sandstones mountain east of Shuar Village of Tunkimints, *Neill & Manzanares 13118* (UC 1750642). **Napo:** Llanganati, steep along Rio Topo, immediately SE of Ancacocha, 3370-3420 m, *Øllgaard & Holm-Nielsen 38772* (UC 1535836). **Pichincha:** Salvador, about 25 km west of Quito, *Bell 658* (UC 085354). Old road Quito- Santo Domingo, 2900 m, *van der Werff & Palacios 10585* (UC 1596735). **Tungurahua:** Andes, ad pedem m. Tungurahua, in fruticosis sylvatinisque, 1857, *Spruce 5328* (K). Baños Canton, up the valley of Rio Bascun, 2300 m, *Fay & Fay 3528* (UC 1597660). **Zamora-Chinchipec:** Estación Biológica San Francisco, above refuge, along trail Antennenberweg just below

junction with trail T1, 2660 m, *Lehnert 922* (UC 1791920).

PERÚ: Amazonas, near the border with Dept. san Martín, 2000 m, *van der Werff et al. 16635* (UC 1778093). **Cajamarca**: San Ignacio, Cerro Coyona, Santuario Nacional, Tabaconas Namballe, *Campos et al. 5808* (UC 1763244).

VENEZUELA: Bolívar, Gran Sabana, alrededor del Salto del Asponguao, 42,5 km al NO de la Misión Sta. Teresita de Kavanayén, 1130 m, *Steyermark et al. 115580* (UC 1480966).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con el apoyo de las siguientes Instituciones: Agencia Española de Cooperación Internacional (Proyecto AECI A 8930/07), Ministerio de Ciencia e Innovación de España (Proyecto CGL 2009-13622, Subprograma BOS), Universidad Complutense de Madrid, España (Programa de Visitantes Distinguidos Universidad Complutense-Grupo Santander 2009, C. H. Rolleri), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Buenos Aires y Programa de Incentivos para Docentes Investigadores de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina). El Programa de Becas Complutense-del Amo financió dos estancias de investigación de J.M. Gabriel y Galán en el Herbario de la Universidad de California en Berkeley.

REFERENCIAS

- Barrington D.S., 2005. – Helechos de los páramos de Costa Rica. *In*: M. Kapelle & S. P. Horn (eds.). *Páramos de Costa Rica*. pp: 375-395. InBio Press, San José, Costa Rica.
- Bower F.O., 1923. – The Ferns (Filicales): Volume 1, Analytical Examination of the Criteria o Comparison: Cambridge University Press.
- Esau K., 1953. – *Plant Anatomy*. New York: Wiley; London: Chapman & Hall.
- Foster A.S., 1936. – Leaf differentiation in angiosperms. *Botanical Review* **24**: 304-316.
- Gardiner W., 1885. – The continuity of the protoplasm in plant tissue. *Nature* **17**: 390-391.
- Hieronymus G., 1908. – Plantae Stebelianae, von Dr. Alphons Stuebel auf seinen Reisen nach Sudamerika besonders in Colombien, Ecuador, Peru und Bolivien gesammelte Pteridophyten, Part 3. *Hedwigia* **47**: 204-249.
- Kessler M., Smith A.R. & Lehnert M., 2007. – Ten new species and two new combinations of *Blechnum* (Blechnaceae, Pteridophyta) from Bolivia. *American Fern Journal* **97**: 66-80.
- Kraus G., 1865-66. – Über den Bas der Cycadeenfedern. *Jahrb. Wissensch. Bot.* **4**: 305-348.
- Lellinger D.B., 2002. – A Modern Multilingual Glossary of Taxonomic Pteridology. *Pteridologia* **3**, 263 páginas. Smithsonian Press, Washington, D. C. USA.
- Lellinger D.B., 2003. – Nomenclatural and taxonomic notes on the Pteridophytes of Costa Rica, Panamá and Colombia, III. *American Fern Journal* **93** (3): 146-151.
- Lellinger D.B. & Taylor W.C., 1997. – A classification of spore ornamentation in the Pteridophyta. pp. 33-42. *In*: R. J. Johns (ed.), *Holttum Memorial Volume*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Linsbauer K., 1930. – *Die Epidermis*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Luerssen C., 1875. – Untersuchungen über die Interzellularverdickungen in Grundgewebe der Farne. *Botanische Zeitung (Berlin)* **33**: 704-705, 718-728.
- Mangin M.-L., 1893. – Recherche sur les composés pectiques. *Journal de Botanique, Paris* **7**: 37-47, 121-131, 325-343.
- Metcalf C.R. & Chalk L., 1950. – *Anatomy of the Dicotyledons*, Vol. 1. Clarendon Press, Oxford.
- Moran R.C., 1995. – Blechnaceae. *In*: G. Davidse, M. Sousa, & S. Knapp (Eds), *Flora Mesoamericana Vol. 1* (p. 325-333). Universidad Autónoma de México, Missouri.
- Passarelli L.M., 2007. – Estudios esporales en especies del grupo *Blechnum penna-marina* (Blechnaceae, Pteridophyta). *Acta Botanica Malacitana* **32**: 1-19.
- Passarelli L.M., Gabriel y Galán J.M., Prada C. & Rolleri C.H., 2010. – Spore morphology and ornamentation in the genus *Blechnum* (Blechnaceae). *Grana* **49** (4): 243-262.
- Payne W.W. & Peterson K.M., 1973. – Observation on hypodermises in ferns. *American Fern*

- Journal* **63** (2): 34-42.
- Prabhakar M., 2003. – Structure, delimitation, nomenclature and classification of stomata. *Acta Bot. Sin.* **46**: 242-252.
- Prada C., Rolleri C.H. & Passarelli L.M., 2008. – Morfología, caracterización y distribución geográfica de *Blechnum cordatum* (Blechnaceae-Pteridophyta). *Acta Botanica Malacitana* **33**: 29-46.
- Rojas-Alvarado A.F., 2006. – Two new species of *Blechnum* (Blechnaceae) from the Neotropics. *Brittonia* **58**: 388-394.
- Rolleri C.H., 2004. – Revisión del género *Danaea* (Marattiaceae-Pteridophyta). *Darwiniana* **42** (1-4): 217-301.
- Rolleri C.H. & Prada C., 2005. – A new species of *Isoetes* L. (Isoetaceae) with a study of microphyll intercellular pectic protuberances and their potential taxonomic value. *Botanical Journal of the Linnean Society* **147** (2): 213-228.
- 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**: 67-106.
- Rolleri C.H. & Prada C., 2006b. – Revisión de los grupos de especies del género *Blechnum* (Blechnaceae, Pteridophyta): el grupo *Blechnum penna-marina*. *Acta Botanica Malacitana* **31**: 7-50.
- Rolleri C.H., Prada C. & Passarelli L.M., 2008. – Estudios morfológicos y taxonómicos en *Blechnum* (Blechnaceae – Pteridophyta): *Blechnum tabulare* y *B. magellanicum*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **65**: 169-175.
- Tryon A.F. & Lugardon B., 1991. – *Spores of the Pteridophyta*. New York: Springer.
- Tryon R.M. & Stolze R.G., 1993. – Pteridophyta of Peru. Part. 5: Aspleniaceae-Polypodiaceae. *Fieldiana, Botany* **32**: 54-70.
- Tryon R.M. & Tryon A.F., 1982. – *Ferns and allied plants, with special reference to tropical America*. New York: Springer, 857 p.





