

ANALISIS PALINOLOGICO  
EN HIBRIDOS INTERESPECIFICOS  
DEL GENERO *BLECHNUM* L., SUBGENERO *BLECHNUM*  
(BLECHNACEAE-PTERIDOPHYTA) \*

POR MARTA A. MORBELLI<sup>1</sup>

ABSTRACT

**Palynological analysis of interspecific hybrids of the genus "Blechnum" L., subgenus "Blechnum"**

This paper is concerned with the spore morphology of two interspecific hybrids of *Blechnum*: *Blechnum australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota X *Blechnum laevigatum* Cav. and *Blechnum australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota X *Blechnum occidentale* L. It is also described the morphology of spores produced by the assumed parents.

Whereas spores from normal specimens show no variation in shape and size and the amount of abortive spores produced by them is limited those produced by both hybrids can be grouped into three main categories: "normal", abnormal and undeveloped spores. The relative abundance of each of these types was calculated, demonstrating a strong dominance of abnormal and abortive spores over the "normal" ones.

The abnormal spores show different modifications in shape, size, grouping and ornamentation.

The ratio of potential viability in the spores ranges between 1.6 to 11.1% in *Blechnum australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota X *Blechnum laevigatum* Cav., and between 2 to 28% in *Blechnum australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota X *Blechnum occidentale* L.

1. INTRODUCCION

Con motivo de estar realizando el estudio palinológico de especies austrosudamericanas del género *Blechnum*, subgénero *Blechnum*, se emprendió el análisis detallado de la morfología de las esporas correspondientes a los híbridos interespecíficos citados para el mismo. Estos son: *Blechnum*

\* Trabajo realizado en el Laboratorio de Palinología, División Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.

<sup>1</sup> Becaria del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires.

*australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota X *Blechnum laevigatum* Cav. y *Blechnum australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota X *Blechnum occidentale* L., citados por de la Sota (1972 c y d).

Se incluye además el estudio de las esporas correspondientes a los posibles padres, con el fin de obtener datos que permitan referirlos a los mismos.

La autora agradece muy especialmente al Dr. Elías R. de la Sota la diagramación, orientación y estímulo brindado durante la realización del trabajo, como así también al Lic. Juan C. Gamero, por las valiosas sugerencias de orden técnico y la cuidadosa lectura del manuscrito.

## 2. ANTECEDENTES

Revisando la bibliografía, se encontraron citas numerosas y dispersas en lo que se refiere al análisis palinológico de híbridos en Pteridofitas.

Es así como Reeve (1935) menciona ciertas formas y anomalías, como características de hibridación en especies de *Selaginella*, estudiadas para el Norte de EE. UU.; Manton (1950) cita la existencia de gran número de esporas abortadas como indicador, entre otros aspectos morfológicos, de hibridación en diversos géneros de Pteridofitas.

Pero se debe a W. H. Wagner Jr. y colaboradores la más amplia información, en lo que respecta al rol y características de las esporas en la detección de híbridos interespecíficos, referidos básicamente a los géneros *Asplenium* y *Dryopteris*.

Con respecto al primero de los géneros mencionados, Wagner & Darling (1957) señalaron la presencia de esporas anormales y abortadas en especímenes del híbrido *A. gravesii* Maxon, tanto naturales como en aquellos obtenidos artificialmente. Wagner & Boydston (1958) estudiaron una serie de híbridos derivados de tres especies de *Asplenium*, indicando que éstos podían ser fértiles o estériles y asignando la causa de la abortación de las esporas, al apareamiento incompleto de los cromosomas parentales durante la meiosis. Observan asimismo la existencia de esporas irregulares y algunas parecidas a las normales y analizan detenidamente el perisporio, señalando variaciones en la frecuencia y amplitud de los pliegues. Morzenti (1966) al referirse al complejo *Asplenium heterochroum-resiliens*, señaló que las características intermedias de las esporas y variaciones en el plegamiento del perisporio de *A. heteroresiliens* (5x) eran de utilidad para determinar la naturaleza híbrida del mismo. Esta autora realizó además cultivos de las esporas del híbrido, mediante los cuales pudo confirmar su apogamia, que caracteriza a uno de los padres.

Wagner (1969), sintetizando los datos obtenidos de híbridos interespecíficos pertenecientes a géneros tales como *Equisetum*, *Lycopodium*, *Asplenium*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Adiantum*, *Pellaea* y otros, señala 14 puntos básicos mediante los cuales pueden los híbridos diferenciarse de las

especies normales; en el punto 11, referido específicamente a reproducción, indica que la mayoría son estériles.

Respecto al género *Dryopteris*, Evans & Wagner (1964) comparan las esporas de *D. goldiana* × *intermedia* con las de sus padres, señalando que si bien las correspondientes a estos últimos son normales, las del primero son abortivas y poseen el doble de cromosomas.

Wagner & Chen (1965), puntualizan la importancia de la textura del indusio, tamaño del esporangio, dehiscencia, engrosamiento del anillo y esporas en la detección de híbridos interespecíficos del género *Dryopteris*. Estas conclusiones, especialmente en lo concerniente al último punto, como se verá más adelante, pueden aplicarse en líneas generales a híbridos del género *Blechnum*.

Finalmente Wagner (1971) en su monografía sobre la evolución en el género *Dryopteris*, alude nuevamente a la no viabilidad en términos generales, e irregularidad de las esporas de híbridos en el género. Puntualiza además que los cruzamientos entre ciertos especímenes, con un determinado complemento cromosómico, originan híbridos estériles, en los cuales las esporas abortan.

Kanamori (1969) en su estudio referido a esterilidad y variación del tamaño de las esporas, pertenecientes a especies de *Dryopteris* de Japón, que se reproducen por vía apogámica, puntualiza la semejanza existente entre estas variaciones y las observadas en ciertos híbridos por los autores antes mencionados, estableciendo además 3 tipos de esporas abortivas o estériles. Este autor generaliza más tarde (1971) estas características para otros géneros que se reproducen por la misma vía: *Pteris*, *Cyrtomium*, *Polystichum*, *Phegopteris*, *Athyrium* y *Diplazium*.

En lo que se refiere específicamente a estudios palinológicos realizados en el género *Blechnum*, Welman (1970) menciona la existencia de numerosas esporas anormales y no desarrolladas, al estudiar la especie colectiva *Blechnum australe* L. para Sud Africa y de la Sota (*l. c.*) señala, como característico de *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum laevigatum*, diferentes grados de aborción en los esporangios, en la formación de tetradas y en las esporas.

### 3. MATERIALES Y METODOS

#### MATERIALES

Este trabajo fue realizado en base a material de herbario perteneciente al Museo de Ciencias Naturales de La Plata (LP), Instituto "Miguel Lillo" (LIL) y United States National Herbarium (US).

#### MÉTODOS

Los métodos utilizados para la preparación del material, son los que se detallan a continuación:

- I) Método de Wodehouse: a fin de efectuar un análisis rápido del material y detectar alteraciones posteriores debidas al tratamiento químico.
- II) Método de acetólisis de Erdtman modificado por J. C. Gámerro: Esta modificación consistió en un tratamiento previo a la acetólisis con carbonato de sodio al 3 % en caliente con el fin de prevenir el resquebrajamiento o destrucción de la perina como así también de otras estructuras delicadas. Una porción del material acetolisado fue posteriormente clorinado.

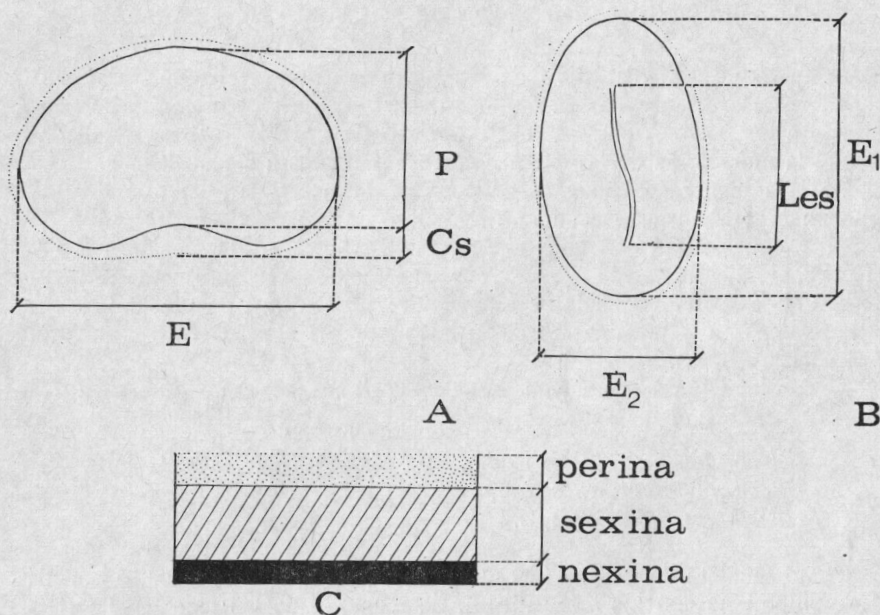


Fig. 1. — A, esquema de la vista ecuatorial; P, diámetro polar; E, diámetro ecuatorial; Cs cámara supralesural; B, esquema de la vista polar; Les, longitud de la lesura;  $E_1$ , diámetro ecuatorial mayor;  $E_2$ , diámetro ecuatorial menor; C, esquema de la pared de la espora. Los detalles correspondientes al análisis L. O. y esquemas de la pared fueron realizados sin escala.

Las esporas fueron montadas para su observación al microscopio en agua-glicerina al 50 % y en hidrato de cloral 5 : 2 agua, montaje aconsejado por J. C. Gámerro. Las preparaciones se sellaron con parafina bajo el cubreobjeto y con laca de Noyer (Langeron 1949) en los bordes para evitar la evaporación del líquido.

A fin de determinar porcentaje de viabilidad, se utilizó la mezcla de Muntzing, que consiste en glicerina y carmín acético, especialmente indicada para conservar la preparación durante meses; efectuándose los recuentos 24 horas después.

El número de mediciones, tomadas de cada uno de los parámetros considerados, es de 20 y se consignan en el siguiente orden:  $P \times E_1 \times E_2$ ; las correspondientes a grosor de capas, separación de la perina o estructura de la misma, se tomaron sobre un total de 10. Los esquemas aclaratorios de los parámetros considerados se ilustran en la figura 1.

Todos los porcentajes fueron calculados sobre un número mínimo de 200 esporas.

#### 4. ANALISIS PALINOLOGICO DE LOS SUPUESTOS PADRES

Ya que es rasgo distintivo de los híbridos, mostrar irregularidades o características intermedias en órganos o partes de estructuras que particularizan a los posibles padres, resulta de especial interés analizar detalladamente la morfología de las esporas correspondientes a estos últimos.

De esta manera se podrá establecer en primer lugar, en qué medida pueden individualizarse cada uno de ellos. Luego precisar qué grado de semejanza presentan con ellos las esporas pertenecientes a los híbridos y si éstas, al igual que otros órganos, poseen características intermedias. Finalmente si es posible a partir de un híbrido natural, cuyos padres se desconocen, llegar a determinar estos últimos por las características que presentan las esporas.

A continuación se incluyen las descripciones correspondientes a los posibles padres; éstos son:

- *Blechnum australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota
- *Blechnum laevigatum* Cav.
- *Blechnum occidentale* L.

Como señalara de la Sota (1972 d), el primero de los citados se hibrida frecuentemente con los dos últimos, de manera que los caracteres de las esporas de los mismos pueden ser un aporte de suma utilidad.

##### ***Blechnum australe* L. subsp. *auriculatum* (Cav.) de la Sota.**

(Fig. 2, A, B y C)

Esporas monoletes; plano a ligeramente cóncavo-convexas en vista ecuatorial, elípticas en vista polar, de  $20,7(26,1)29,7 \times 37,8(43,3)50,4 \times 22,5(26,6)32,4 \mu$ . *Lesura* tenuimarginada, de  $24,3(30,6)39,6 \mu$  de largo. *Exina* débilmente escabrada, de 1,2 a  $1,6 \mu$  de espesor: *sexina* oscura,  $1 \mu$  de espesor y *nexina* más refringente, de 0,3 a  $0,6 \mu$  de espesor. *Perina* clara, delgada, de  $0,5 \mu$  de espesor, muy adherida a la exina en todo el contorno de la espora, pudiendo desprenderse en la zona supralesural y formar una cámara que varía entre 0,9 y  $5 \mu$  de altura. En corte óptico está constituida por una sola capa y su borde externo se observa liso, mientras

que en vista superficial, su aspecto es microalveolar, con alvéolos que varían de 0,5 a 0,7  $\mu$  de diámetro. En general está desprovista de pliegues y en caso de existir son escasos, delgados, de disposición y longitud variable.

#### *Material estudiado*

*Córdoba*: Río Dulce, entre Tanti y San José, 750 m.s.n., leg. A. P. Rodrigo 2252, VII/1939 (LP); *Buenos Aires*: San José de Flores, leg. C. Spezzini s/n (LP); Sierras de Tandil, Cerro Leones, leg. D. Abbiatti 4271, 2/II/1951 (LP); Sierra de Curamalal, leg. H. A. Fabris 4866, 28/XI/1963 (LP).

#### ***Blechnum laevigatum* Cav.**

(Fig. 2, D y E)

Esporas monoletes; cóncavo-convexas en vista ecuatorial, elípticas en vista polar, de 21,6(26,1)31,5  $\times$  31,5(41,8)48,6  $\times$  21,6(25,5)30,6  $\mu$ . *Lesura* tenuimarginada, de 19,8(29,6)37,8  $\mu$  de largo. *Exina* lisa de 1,2  $\mu$  de espesor: *sexina* castaño clara, de 0,8  $\mu$  de espesor y *nexina* más refringente, de 0,4  $\mu$  de espesor. *Perina* clara, delgada, de 0,4  $\mu$  de espesor, muy adherida a la exina en todo el contorno de la espora, prácticamente indistinguible. En corte óptico está constituida por una sola capa con margen externo liso, mientras que en vista superficial, su aspecto es liso a débilmente punteado y por lo general no presenta pliegues.

#### *Material estudiado*

*Córdoba*: "Los Gigantes", leg. D. Abbiatti 1031, II/1944 (LP); *San Luis*: Chacabuco, "La Aguadita", al norte de Villa Cariucú, leg. R. Maldonado 1308, 26/II/1942 (LP).

#### ***Blechnum occidentale* L.**

(Fig. 2, F, G y H)

Esporas monoletes; cóncavo-convexas en vista ecuatorial, oblongas en vista polar, de 22,5(27,4)32,4  $\times$  36,0(43,1)50,4  $\times$  19,8(26,3)34,2  $\mu$ . *Lesura* tenuimarginada, de 19,8(26,9)34,2  $\mu$  de largo. *Exina* lisa a débilmente escabrada, de 1,4  $\mu$  de espesor: *sexina* oscura, de 1  $\mu$  de espesor y *nexina* de 0,4  $\mu$  de espesor. *Perina* castaño clara, de 0,9  $\mu$  de espesor, muy adherida a la exina, con excepción de la zona supralesural donde existe una separación de 1,1 a 2,7  $\mu$  de altura. En corte óptico se observa compuesta por tres capas: una interna muy delgada, adherida a la exina, una intermedia constituida por laminilas (= baculas?) anastomosadas entre sí y una externa de bordes suavemente ondulados, sobre la cual existen un número reducido de pequeñas ampollas, formadas por una zona central hueca y pequeños corpúsculos adheridos a los bordes; en vista superficial,

su aspecto es microalveolar, con alvéolos que varían entre 0,4 y 0,8  $\mu$  y por lo general está desprovista de pliegues.

#### *Material estudiado*

*Brasil*: Paraná, Saltos do Iguazu, leg. A. Krapovickas & C. L. Cristóbal 13368, 27/IX/1967 (LP).

*Argentina*: *Misiones*: Cataratas del Iguazú, leg. J. H. Hunziker 848, 18/VII/1948 (LIL); Idem, leg. A. Krapovickas 2434, 20/VII/1945 (LIL); Idem, leg. R. Capurro 447, 5/IX/1945 (LIL); General M. Belgrano, Ruta 101, Salto Andrecito, cerca de Gramado, leg. E. de la Sota, E. Biancolini, A. M. Deferrari & C. Rolleri 6137, 15/XII/70 (LP). *Salta*: Tartagal, San Pedro, leg. R. Capurro 376,5/VIII/1945 (LIL); Orán: Río Santa María, "Las Juntas", leg. A. Castellanos 9, 28/VII/1944 (LIL); *Jujuy*: Ledesma, leg. Dinelli s/n, 20/X/1906 (LIL 41714); *Tucumán*: Horco Molle, Ciudad, leg. L. M. R. Nalls s/n, 7/VI/1954 (LIL 444143); Tafí, entre Santa Lucía y El Nogalar, 1100 m s.m., leg. T. Meyer, R. Scolnik & F. A. Barkley 21Tu030,9/I/1951 (LIL); Quebrada de San Rafael, leg. L. Castilló 41739, 25/VI/1911 (LIL).

#### *Observaciones*

Las esporas de la especie colectiva *Blechnum australe* fueron descritas e ilustradas por Nayar (1964) y Nayar & Devi (1964 b) para India, por Tardieu-Blot (1966) para Madagascar y por Welman (1970), para Sud Africa. Las correspondientes a la subespecie *auriculatum*, por de la Sota (1972 c), quien se refirió específicamente a la ornamentación, coloración y grado de adherencia de la perina.

Tardieu-Blot (*l. c.*) menciona la existencia de un tenue retículo de malla muy pequeña, al referirse a la perina. Dicha característica coincide en líneas generales con la observada en la subespecie *auriculatum*, aunque en este caso se denomina microalveolar, considerando este término más acertado, ya que como surge del corte óptico y análisis L. O., éste corresponde a la estructura de la perina y no a una ornamentación de su superficie.

Los datos obtenidos en el presente estudio, concuerdan con los de la Sota (*l. c.*), salvo en lo que respecta a la ornamentación de la perina, diferencia atribuible sin duda a que el citado autor utilizó esporas con contenido, que enmascara esta delicada estructura.

Es interesante hacer notar que Welman (1970) menciona la existencia de gran cantidad de esporas anormales y abortadas en el material de Sud Africa.

Las esporas de *Blechnum laevigatum* fueron estudiadas por de la Sota (*l. c.*). Los datos obtenidos en este caso, coinciden con los del mencionado autor, habiéndose confirmado que, aún tratándose de esporas acetolizadas, son más pálidas que las de *Blechnum occidentale*, carácter que él mismo utiliza, entre otros, para diferenciar ambas especies.

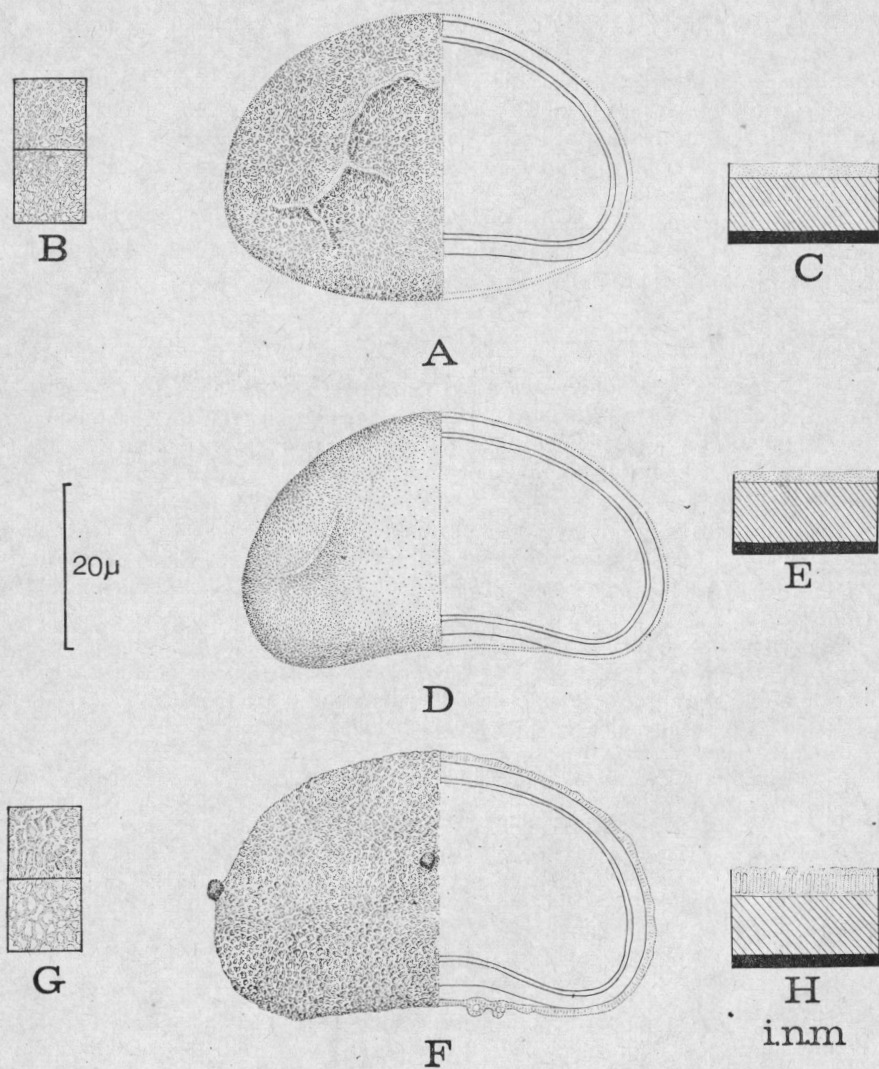


Fig. 2. — A, B y C, *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*: A, vista superficial y corte óptico; B, análisis L.O.; C, estratificación de la exina y perina; D y E, *Blechnum laevigatum*: D, vista superficial y corte óptico; E, estratificación de exina perina; F, G y H, *Blechnum occidentale*: F, vista superficial y corte óptico; G, análisis L.O. H, estratificación de la exina y perina.

Las esporas de *Blechnum occidentale* fueron estudiadas e ilustradas por Tschudy & Tschudy (1965) en base a material de Venezuela. Si bien los diámetros coinciden, estos autores consideran al exosporio liso, habiéndose confirmado en el presente estudio su naturaleza microalveolar. Es posible, que estas diferencias en lo que respecta a la interpretación de la estructura de la perina, sean debidas al hecho de que *Blechnum occidentale* constituye un "complejo" de amplia área de distribución en América Tropical y no de una única especie.

La estructura correspondiente a la perina de *B. occidentale* concuerda notablemente con la obtenida para *B. spicant* (L.) Roth, por Lugardon (1965) al microscopio óptico y electrónico.

### Comparaciones

Las esporas correspondientes a las especies estudiadas, son muy semejantes, incluso en sus diámetros, pero se pueden diferenciar por el análisis detallado de la estructura de la perina. Esta es lisa a débilmente punteada en *B. laevigatum*, microalveolar en *B. australe* subsp. *auriculatum* y *B. occidentale*.

Estas últimas se distinguen por el número de capas observadas en corte óptico (1 y 3 respectivamente), siendo además el espesor de la perina en *B. occidentale* algo mayor que el doble de la de *B. australe* subsp. *auriculatum*.

Posiblemente, aquellas esporas cuya perina observada con el microscopio óptico aparece constituida por una sola capa, posean un número variable de subcapas apreciable sólo bajo el microscopio electrónico.

Todo esto se sintetiza en la siguiente clave.

- |   |  |
|---|--|
| A. Perina lisa a débilmente punteada .....                      | <i>B. laevigatum</i>                         |
| AA. Perina microalveolar.                                       |  |
| B. De 0,5 $\mu$ de espesor, constituida por una sola capa ..... | <i>B. australe</i> subsp. <i>auriculatum</i> |
| BB. De 0,9 $\mu$ de espesor, constituida por 3 capas .....      | <i>B. occidentale</i>                        |

## 5. ANALISIS PALINOLOGICO DE LOS SUPUESTOS HIBRIDOS

Si bien las esporas correspondientes a ejemplares normales, considerados como supuestos padres, presentan una gran uniformidad respecto a su forma y tamaño, existe comúnmente un reducido número de esporas abortadas.

En los híbridos sucede el caso inverso, ya que las esporas muestran amplias variaciones, siendo predominantemente anormales y abortadas. Existe toda una gradación, dentro del desorden en la producción de las mismas, desde aquellos ejemplares en que la mayoría de las esporas son anormales y unas pocas aparentemente "normales", hasta aquellos en que las esporas "normales" llegan a representar más del 50 %.

A continuación se dan las descripciones correspondientes a las esporas "normales" encontradas en los híbridos.

*Esporas aparentemente "normales"*

Como se señaló anteriormente, existe en los híbridos un porcentaje variable de esporas que pueden definirse como "normales"; dado que son monoletes, de tamaño uniforme y aproximadamente igual al de los posibles padres y perina con características peculiares para cada uno de ellos.

Resulta particularmente dificultoso, definir esta última estructura en híbridos en que ambos padres poseen esporas con perina morfológicamente distinta. En estos casos se observan esporas semejantes a uno u otro padre, como así también intermedias. Mientras que en los híbridos, cuyos posibles padres poseen esporas con perina similar, todas las esporas "normales" presentan perina de morfología uniforme, netamente definible.

**Blechnum australe** L. subsp. **auriculatum** (Cav.) de la Sota  
× **Blechnum laevigatum** Cav.

Esporas monoletes; plano a ligeramente cóncavo-convexas en vista ecuatorial; elípticas en vista polar, de  $24,4 \times 40,7 \times 23,9 \mu$ . *Lesura* tenuimarginada, de  $29,9 \mu$  de largo. *Exina* lisa a débilmente escabrada, de  $1,4 \mu$  de espesor: *sexina* oscura de  $1 \mu$  de espesor y *nexina* más refringente de  $0,4 \mu$  de espesor. *Perina* clara, delgada de  $0,3$  a  $0,5 \mu$  de espesor, por lo general adherida a la exina en todo el contorno de la espora. En corte óptico está constituida por una sola capa y el margen externo se observa liso; en vista superficial puede variar desde lisa a débilmente punteada y microalveolar y por lo general está desprovista de pliegues.

*Material estudiado*

Buenos Aires: Sierra de la Ventana, Sierra Central, leg. N. Alboff s/n (LP 19101); Sierra de la Ventana, leg. A. Scala s/n (LP 42744); Sierras de Tandil, "La Cascada", leg. D. Abbiatti 4498 (LP); Sierra de Curamalal, leg. F. Aguirre s/n, LPS 17867.

**Blechnum australe** L. subsp. **auriculatum** (Cav.) de la Sota  
× **Blechnum occidentale** L.

Esporas monoletes; plano-convexas en vista ecuatorial, elípticas en vista polar, de  $27,4 \times 41,6 \times 24,9 \mu$ . *Lesura* tenuimarginada, de  $27,7 \mu$  de largo. *Exina* lisa a débilmente escabrada, de  $2,2 \mu$  de espesor: *sexina* castaño oscura a amarillo clara y casi hialina, de  $1,6 \mu$  de espesor y *nexina* más refringente, de  $0,6 \mu$  de espesor, muy adherida a la exina en todo el contorno de la espora. En corte óptico está constituida por una sola capa, y su

margen externo es liso y en vista superficial se observa una estructura interna microalveolar, con alvéolos menores de  $1\ \mu$ ; por lo general no presenta pliegues y en el caso de existir, son amplios, delgados y frecuentemente anastomosados.

#### *Material estudiado*

BRASIL: Río Grande do Sul, Mun. Santo Amaro, Serra da Cria, leg. L. Jürgens, 1906, Rosenstock exsicc. 274 (US).

ARGENTINA: Tucumán: Naranjal, Yerba Buena, leg. R. Schreiter 140, 24/IX/17 (LIL); Idem, leg. S. Venturi 114, I/1919 (LP); Tafí, Parque Anconquija, leg. F. Vervoort 524, 7/IV/1949 (LIL); Famaillá, Quebrada de Caspichango, leg. S. Venturi 114 c, 1/IV/1923 (US).

#### *Esporas anormales*

Fueron consideradas anormales, aquellas esporas que presentan alteraciones referidas fundamentalmente a forma, dimensiones, agrupación y ornamentación.

#### *Alteraciones en la forma*

Las esporas anormales presentan variaciones en su forma debido a que, mientras unas conservan la simetría bilateral en cuyo caso son monoletes, otras poseen simetría radial, siendo circulares aletas (Lám. I, figs. D y E). Estas últimas pueden presentar contorno lobado, donde cada una de las lobulaciones correspondería a una espora, habiéndose contado 3, 5, 6, 8 o más; éstas pueden ser todas del mismo o de diferentes tamaños.

#### *Alteraciones en las dimensiones*

Los diámetros de las esporas varían notablemente, presentando una amplia dispersión respecto a los valores medios, pudiendo ser extremadamente pequeñas o bien alcanzar tamaño gigante. Estas variaciones involucran tanto a esporas aisladas como a las agrupadas (Lám. I, figs. B y C).

#### *Alteraciones en la agrupación*

Las esporas pueden presentarse en forma aislada, pudiendo ser simples o dobles (Lám. I, figs. I, J, L y M); en este último caso, se trata de diadas en las que ambas esporas poseen paredes incompletamente desarrolladas, encontrándose de esta manera unidas ya sea por su parte media o bien por uno o ambos extremos (Lám. I, fig. F). Ambas esporas pueden ser del mismo o bien de diferentes tamaños, siendo una de tamaño normal o bien gigante y otra menor o reducida a un pequeño apéndice. Raramente se observan diadas con paredes completas y bien definidas (Lám. I, fig. K),

siendo la agrupación más frecuente la tetrada (Lám. I, figs. G, H, N, O, P y Q). En este último caso, pueden ser las 4 esporas de igual tamaño, o bien dos normales y dos no desarrolladas, una normal y tres no desarrolladas, dos gigantes y dos no desarrolladas, una gigante y tres no desarrolladas o una doble y dos normales.

Las agrupaciones en hexadas o poliadas de 10 a 25 esporas, como así también grupos de 5 y 6 tetradas, fueron observadas sólo en algunos ejemplares.

#### *Alteraciones en la ornamentación*

La ornamentación puede ser de dos tipos, lisa a verrucosa y la perina puede o no estar presente. Las esporas con exina lisa y perina, presentan diferencias características en cada uno de los híbridos, especialmente referibles a la estructura de esta última. Las esporas verrucosas están siempre presentes, a excepción de un solo ejemplar de *B. australe* subsp. *auriculatum* x *B. laevigatum* (leg. N. Alboff s/n, LP 19101), es decir que son comunes a los dos híbridos y presentan las siguientes características:

Esporas monoletes: plano a ligeramente cóncavo-convexas en vista ecuatorial, elípticas en vista polar, de  $23,3 \times 39,2 \times 21,4 \mu$ . *Lesura* tenuimarginada, de  $28,9 \mu$  de largo. *Exina* verrucosa, de  $1,5$  a  $2,9 \mu$  de espesor, exceptuando las verrugas, amarillo claro. *Verrugas* constituidas por una zona central más oscura y contorno más o menos circular, de  $0,7$  a  $5,7 \mu$  de diámetro, distribuidas irregularmente sobre la superficie de la exina, formando grupos más o menos densos, separados por áreas claras. *Perina* por lo general ausente, y si presente clara, delgada de  $0,5 \mu$  de espesor. En corte óptico está constituida por una sola capa, adherida a la superficie de las verrugas y está desprovista de pliegues (Lám. I, fig. U).

Es curioso la presencia de verrugas, ya que las mismas no aparecen en las esporas de los supuestos padres. Esto, unido a otras evidencias, tales como:

- la variación de sus dimensiones;
- su distribución irregular sobre la exina, formando grupos más o menos densos, separados por áreas claras o sobre la perina en forma aislada;
- muchas veces se observan desprendidas de la exina, formando una capa independiente;
- a veces rodean las tetradas de esporas lisas, constituyendo una capa continua;
- se encuentran también en trozos de tejido dispersos en las preparaciones.

Todo esto hace pensar que las mismas no forman parte de la ornamentación de la exina, pudiendo probablemente corresponder a corpúsculos resultantes de un metabolismo anormal de las células que rodean al tejido esporógeno, cementados sobre la exina durante el desarrollo de las esporas.

CUADRO 1

« *Blechnum australe* » L. subsp. « *auriculatum* » (Cav.) de la Sota × « *Blechnum laevigatum* » Cav.  
 Porcentajes de tipos de esporas y ornamentación

A			B			C			D		
Perina Exina	Si	No	Perina Exina	Si	No	Perina Exina	Si	No	Perina Exina	Si	No
	Lisa.....	61		10	Lisa.....		55	45		Lisa.....	21
Verrucosa	8	21	Verrucosa	—	—	Verrucosa	27	45	Verrucosa	—	26

Normales	Anormales	No desarrolladas	Normales	Anormales	No desarrolladas	Normales	Anormales	No desarrolladas	Normales	Anormales	No desarrolladas
26	11	63	51	5,3	43,7	46	28	26	10	20	70

Leg. D. Abbiatti 4498 (LP)

Leg. N. Alboff s/n, LP 19101

Leg. A. Scala s/n, LP 42744

Leg. F. Aguirre s/n, LPS 17867

CUADRO 2

«*Blechnum australe*» L. subsp. «*auriculatum*» (Cav.) de la Sota × «*Blechnum occidentale*» L.  
 Porcentajes de tipos de esporas y ornamentación

A		B		C		D		E	
Perina	Si	Perina	Si	Perina	Si	Perina	Si	Perina	Si
Exina	No	Exina	No	Exina	No	Exina	No	Exina	No
Lisa.....	42	Lisa.....	11	Lisa.....	4	Lisa.....	12	Lisa.....	6
Verrucosa	—	Verrucosa	—	Verrucosa	—	Verrucosa	—	Verrucosa	1
	56		80		20		81		42
	2		9		76		4		51

Normales	Anor. males sarr.	Normales	Anor. males sarr.	Normales	Anor. males sarr.	Normales	Anor. males sarr.	Normales	Anor. males sarr.
64	10	30	43	6	81	9	12	15	26
	26		27		13		79		59

Leg. S. Venturi 114 c (US)      Leg. R. Schreiter 140 (LIL)      Leg. F. Verveorst 524 (LIL)      Leg. L. Jürgens, 1906 Rosenstock exsicc. 274 (US)      Leg. S. Venturi 114 (LP)

*Esporas no desarrolladas*

Presentan las mismas características y variaciones que las anormales, pero son de tamaño reducido, de paredes extremadamente delgadas, hialinas, o bien muy gruesas, oscuras y sumamente arrugadas (Lám. I, figs. R, S y T).

Otro de los elementos, cuya presencia es constante y muy abundante en todos los ejemplares analizados, son los corpúsculos circulares, con un centro oscuro, frecuentemente rodeados por una capa muy delgada, casi hialina (¿perina?), los que pueden hallarse aislados o bien formando grandes masas.

*Porcentajes de viabilidad*

Mediante la tinción con la mezcla de Muntzing, se obtuvieron los porcentajes que se detallan a continuación y que demuestran que a pesar de ser muy elevado el número de esporas abortadas, carentes de contenido, un porcentaje variable del total sería potencialmente viable.

**Blechnum australe** L. subsp. **auriculatum** (Cav.) de la Sota  
× **Blechnum laevigatum** Cav.

Ejemplar	Porcentaje de viabilidad
A. — D. Abbiatti 4498 (LP).....	6
B. — N. Alboff s/n (LP 19101).....	2
C. — A. Scala s/n (LP 42744).....	11,1
D. — E. Aguirre s/n, LPS 17867.....	1,6

**Blechnum australe** L. subsp. **auriculatum** (Cav.) de la Sota  
× **Blechnum occidentale** L.

Ejemplar	Porcentaje de viabilidad
A. — S. Venturi 114 e (US).....	3
B. — R. Schreiter 140 (LIL).....	15
C. — F. Vervoorst 524 (LIL).....	28,1
D. — L. Jürgens, 1906, Rosenstock exsicc. 274 (US)....	2
E. — S. Venturi 114 (LP).....	25

*Observaciones generales*

Los casos de polisporia, degeneración de uno o más miembros de una tetradra, miembros de una tetradra de desigual tamaño, formación de microsporas no separadas por completo, dobles, microsporas gigantes, compuestas y unidades de contorno lobado, en que cada uno de los lóbulos

corresponde a una espora, han sido citados como resultado de anomalías producidas en el proceso meiótico en numerosos híbridos de Espermatófitas por Murty (1964) y Singh (1964).

En lo que respecta a Pteridofitas, la existencia de diversos grados de aborción en las esporas de híbridos fue citado para *Dryopteris* por Wagner & Chen (1965). Estos autores, al referirse a la viabilidad, concluyen que los híbridos de este último son en su mayoría estériles, resultado que probablemente no concuerda con los obtenidos para el género *Blechnum* ya que sus esporas, como se desprende de los porcentajes dados más arriba, podrían ser parcialmente viables.

Sobre la existencia de corpúsculos circulares, oscuros, dispersos en las preparaciones o bien sobre las paredes laterales de los esporangios, hacen mención Wagner & Boydston (1958) para híbridos en el género *Asplenium* y Wagner & Chen (*l.c.*) en el género *Dryopteris*, quienes los atribuyen a esporas imperfectamente desarrolladas.

Es interesante hacer notar que en los numerosos trabajos en que se analizan detenidamente las características de las esporas abortadas, éstas son en todos los casos sumamente oscuras y arrugadas y en ninguno existen esporas abortadas de paredes extremadamente delgadas, casi hialinas, como las que aparecen en *Blechnum*. Kanamori (1969, 1971) menciona esporas con características semejantes como típicas de especies pertenecientes a diversos géneros, que se reproducen por vía apogámica, estudiadas en base a material de Japón. Dicho autor establece además tres tipos de esporas abortadas, que coinciden en líneas generales, con las citadas para los híbridos analizados en el presente estudio.

## 6. DISCUSION Y CONCLUSIONES

Como resultado de la comparación de los datos porcentuales obtenidos, para cada uno de los ejemplares analizados en ambos híbridos (ver cuadros 1 y 2), se puede comentar lo siguiente.

En *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum laevigatum*, la sumatoria de los porcentajes de esporas anormales y no desarrolladas, es superior al de las normales, salvo en B.

Los ejemplares B y C poseen elevados porcentajes de esporas normales, 51 y 46 % respectivamente; en A y D son inferiores al 27 % y nunca menores de un 10 %.

Las esporas no desarrolladas son predominantemente simples, mientras que las anormales presentan una tendencia a hallarse agrupadas en tetradas.

Respecto a la ornamentación, predominan esporas lisas con perina, aunque en D carecen de la misma.

En todos los ejemplares, excepto en B, existen esporas verrucosas sin perina; en C este tipo predomina sobre las lisas.

Las esporas normales poseen perina clara, de reducido espesor, en vista superficial lisa a débilmente punteada, semejante a la de *Blechnum laevigatum*; en un solo ejemplar (C) predomina la perina de aspecto superficial microalveolar, semejante a *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*; se observaron además esporas con perina de características intermedias.

En *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum occidentale*, al igual que en el híbrido anterior, el porcentaje de esporas anormales y no desarrolladas es superior al de las normales, salvo en el ejemplar A.

El porcentaje de esporas "normales" puede variar de 6 a 64 %. Las esporas no desarrolladas son predominantemente simples, mientras que las anormales, pueden ser simples, dobles o bien agrupadas en tetradas y hexadas.

Respecto a la ornamentación, las esporas son predominantemente lisas, sin perina, salvo en los ejemplares C y E. En todos existen esporas verrucosas y en casos tales como en C, predominan sobre las lisas.

Las esporas "normales" presentan perina clara, de reducido espesor y en corte óptico constituida por una sola capa, de aspecto superficial microalveolar, semejante a la de *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*.

De acuerdo a todo lo comentado, no se puede afirmar que exista un patrón respecto a la producción de un determinado tipo de espora y solamente se puede generalizar lo siguiente:

- Predominio de esporas anormales y no desarrolladas sobre las "normales", salvo casos excepcionales.
- Las esporas "normales" pueden representar 6 a 64 % del total.
- Las esporas no desarrolladas son predominantemente simples, mientras que las anormales se encuentran por lo general agrupadas en tetradas (*Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum laevigatum*) o pueden ser simples, dobles o agrupadas en tetradas y hexadas (*Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum occidentale*).
- Predominio de esporas lisas con perina punteada, semejante a *Blechnum laevigatum* (*Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum laevigatum*) y esporas lisas con perina constituida por una sola capa y aspecto superficial microalveolar, semejante a *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* (*Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum occidentale*).
- Existencia de esporas verrucosas por lo general desprovistas de perina. Como fue señalado con anterioridad, es posible que las verrugas no formen parte de la exina, sino que sean corpúsculos cementados a la misma, durante el desarrollo de las esporas.
- Existencia de un reducido porcentaje de esporas potencialmente viables, el que oscila entre 1,6 y 11,1 % en *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum laevigatum*, y de 2 a 28,1 % en *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum occidentale*.

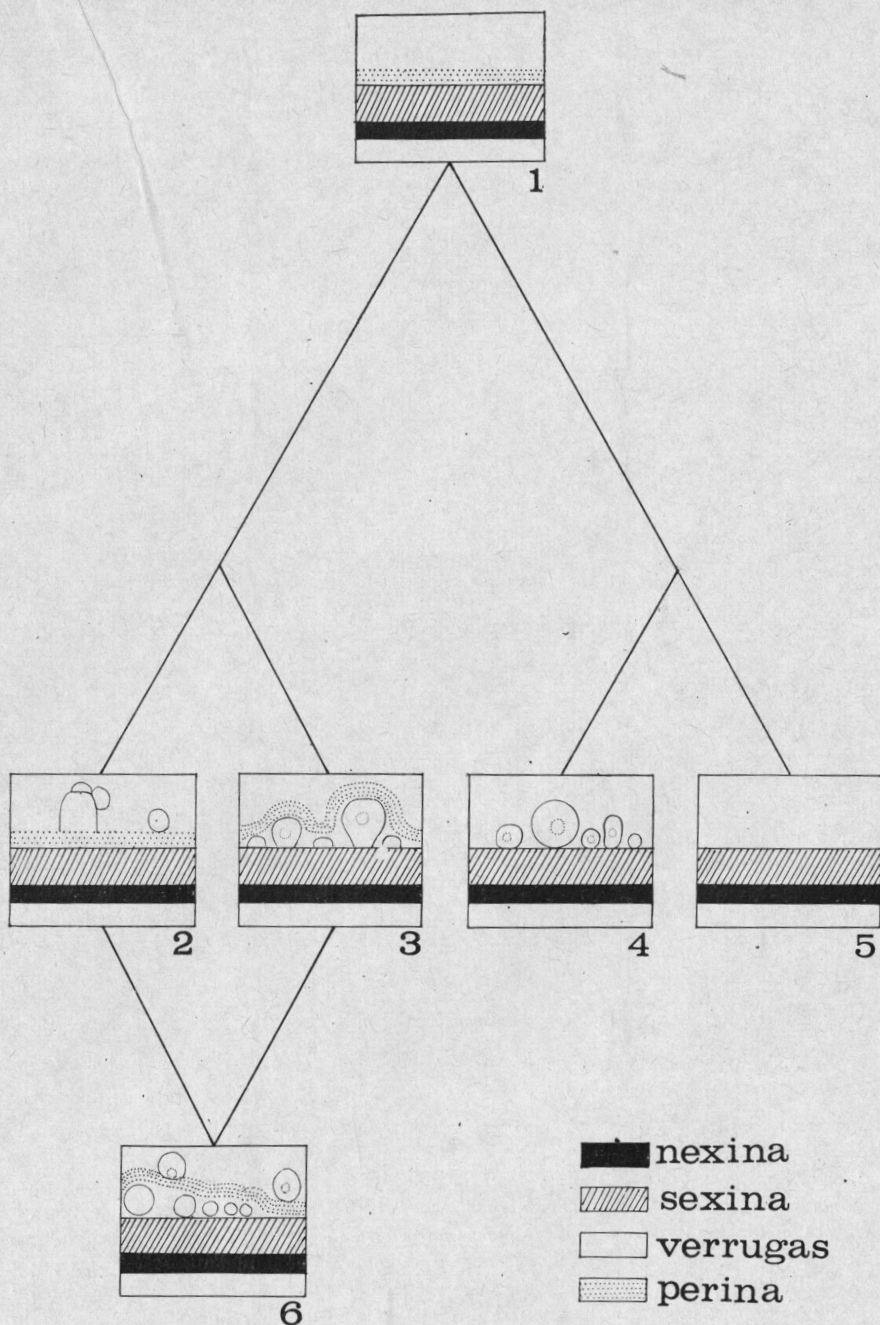
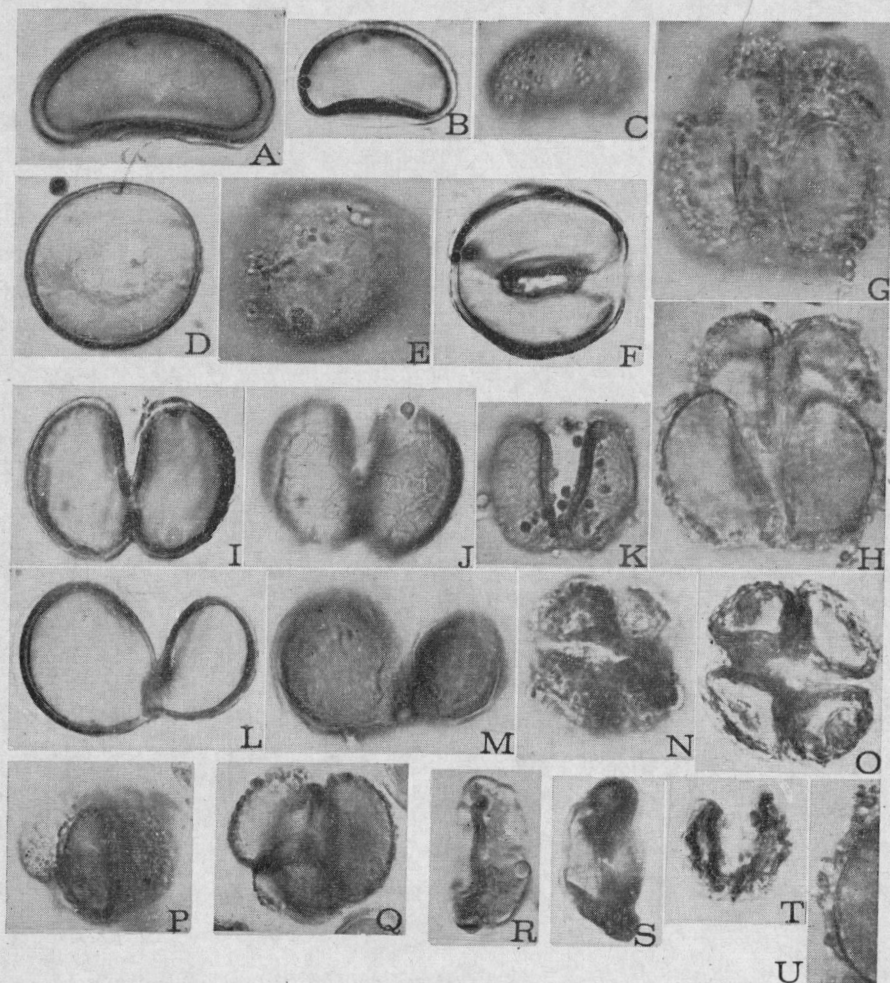


Fig. 3. — Variación en la ornamentación de la exina en híbridos del género *Blechnum*; 1, estructura tipo; 2, 3 y 6, con perina y adquieren verrugas; 4 y 5, sin perina, pudiendo o no adquirir verrugas.



Lám. I. — Esporas de *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* × *Blechnum laevigatum*  
 A, espora normal; B-Q, esporas anormales; B y C, alteración en las dimensiones y ornamentación; D, E y F, alteraciones en la forma; F, espora circular, formada por dos esporas cuyos tabiques no se han desarrollado por completo; G, H, N, O, P y Q, tetradas, I, J, L y M, esporas dobles; K, diada; R, S y T, esporas no desarrolladas; U, corte óptico que muestra la distribución sobre la exina y perina de verrugas (× 500).

Las variaciones observadas en la ornamentación, a partir de una estructura tipo, semejante a la que poseen los posibles padres, compuesta por exina lisa y perina lisa, se pueden sintetizar en dos tendencias: (ver Fig. 3).

- 1) Esporas que carecen de perina, en cuyo caso la exina puede o no poseer verrugas (Fig. 3: 4 y 5).
- 2) Esporas que poseen perina y presentan verrugas ya sea sobre la exina o perina o bien sobre ambas; en este último caso se trata de esporas con exina verrucosa y perina verrucosa (Fig. 3: 2, 3 y 6).

El hecho de que los híbridos presenten esporas que podrían ser viables, señala la posibilidad de que éstas al germinar, produzcan protalos también viables. De esta manera, estos últimos, podrían cruzarse con uno de sus padres. La posibilidad de que en tales condiciones ocurra este hecho, permite explicar las variaciones que presentan cada uno de los ejemplares estudiados, las que estarían estrechamente ligadas a la mayor o menor predominancia de uno de los padres en sucesivos cruzamientos y retrocruzamientos.

#### BIBLIOGRAFIA

- ERDTMAN, G., 1957. Pollen and spore morphology and plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta. Almquist & Wiksehl, 151 págs., 265 figs., Stockholm.
- EVANS, A. MURRAY and W. H. WAGNER, JR., 1964. *Dryopteris goldiana* x *intermedia*. A natural woodfern cross of noteworthy morphology. *Rhodora* 66 (767): 255-266, 2 figs., 2 láms., 1 tabla.
- GURR, E., 1965. The rational use of dyes in Biology and general staining methods. Leonard Hills, 422 págs., London.
- KANAMORI, K., 1969. Studies on the sterility and size variation of spores in some species of Japanese *Dryopteris*. *Journ. Jap. Bot.* 44 (7): 207-217, láms. XIV-XVII.
- 1971. Studies on the sterility and size variation of spores in some apogamous ferns. *Journ. Jap. Bot.* 46 (5): 146-151, láms. VI-VII.
- LANGERON, M., 1949. Précis de microscopie. 1430 pp. Masson et Cie, Paris.
- LUGARDON, B., 1965. Structure des parois de la spore de *Blechnum spicant* (L.) Roth. *Pollen et Spores* VII (3): 409-428.
- MANTON, I., 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. University Press XI + 316 págs., Cambridge.
- MORZENTI, V. M., 1966. Morphological and Cytological data on Southeastern United States species of the *Asplenium heterochroum-resiliens* Complex. *American Fern Journal* 56 (4): 167-177, 1 fig., 19-21 láms., 1 tabla.
- MURTY, Y. S., 1964. Cytokinesis and microspore tetrad. En P. K. Nair, *Advances in Palynology*, Cap. 8, Nat. Bot. Gardens. Lucknow. India.
- NAYAR, B. K., 1964. Palynology of modern pteridophytes. *Advances in Palynology*, Cap. 6, Nat. Bot. Gardens. Lucknow. India.
- NAYAR, B. K. and DEVI, S., 1964. Spore morphology of Indian ferns, 2. *Aspleniaceae* and *Blechnaceae*. *Grana Palynologica* 5 (2): 22-246.
- NAYAR, B. K., P. LATA and TIWARI, 1964. Spore morphology of the ferns of West Tropical Africa. *Pollen et Spores* VI (2): 545-582, 57 figs., 5 láms.
- REEVE, R. M., 1935. Spores of genus *Selaginella* in North-Central and Northeastern United States. *Rhodora* 37 (441): 342-345, 3 láms

- SHELPE, E. A. C. L. E., 1952. A revision of the African species of *Blechnum*. *J. Linn. Soc. London (Botany)*, L. III (355): 487-510, 5 figs.
- SINGH, B., 1964. The male gametophyte. En P. K. Nair, *Advances in Palynology*, Cap. 10, Nat. Bot. Gardens. Lucknow. India.
- SOTA, E. R. DE LA, 1967. La taxonomía y la revolución en las Ciencias Biológicas; Departamento de Asuntos Científicos, Unión Panamericana, Secretaría General de la O.E.A.; Washington.
- 1970 a. Notas sobre especies austrosudamericanas del género *Blechnum* (Blechnaceae-Pteridophyta) I. *Bol. Soc. Argentina Bot.* 13 (2-3): 129-139, 4 figs.
- 1970 b. Notas sobre las especies austrosudamericanas del género *Blechnum* (Blechnaceae-Pteridophyta) II. *Bol. Soc. Argentina Bot.* 13 (2-3): 140-144, 1 fig., 2 láms.
- 1972 a. Notas sobre especies austrosudamericanas del género *Blechnum* L. (Blechnaceae-Pteridophyta). *Bol. Soc. Argentina Bot.* 14 (3): 177-184.
- 1972 b. Notas sobre especies austrosudamericanas del género *Blechnum* L. (Blechnaceae-Pteridophyta). *Bol. Soc. Argentina Bot.* 14 (3): 185-189.
- TARDIEU-BLOT, M. L., 1966. Sur les spores de fougères Malgaches: Filicales (Fin), Marattiales, Ophioglossales, *Pollen et Spores VIII* (1): 75-122, 10 láms.
- TSCHUDY, R. H. and B. D. TSCHUDY, 1965. Modern ferns spores of Rancho Grande, Venezuela. *Act. Bot. Venez.* 1 (1): 9-70, 153 figs., 1 lám.
- WELMAN, W. G., 1970. South African pollen grains and spores. Part VI, 110 págs., 12 láms., A. A. Balkema Cape Town.
- WAGNER, W. H., 1962. Irregular morphological development in hybrid ferns. *Phytomorphology* 12 (1): 87-100, 8 figs.
- 1969. The role and taxonomic treatment of hybrids. *Bio Science* 19 (9): 785-789, 1 fig., 4 tablas.
- 1971. Evolution of *Dryopteris* in relation to the Appalachians. En Perry C. Holt (ed.), *The Distributional History of the Biota of the Southern Appalachians*, Part II, Flora. 192 págs., 7 figs., 4 tablas.
- WAGNER, W. H. and K. E. BOYDSTON, 1958. A new hybrid spleenwort from artificial cultures at Fernwood and its relation ship to a peculiar plant from West Virginia. *Am. Fern Journal* 48 (4): 146-159, 4 figs., 1 lám.
- WAGNER, W. H. and K. L. CHEN, 1965. Abortion of spores and sporangia as a tool in the detection of *Dryopteris* híbridos. *Am. Fern Journal* 55 (1): 9-29, 5 figs.
- WAGNER, W. H. and T. DARLING, 1957. Synthetic and wild *Asplenium gravesii*. *Brittonia* 9 (1): 57-63, 2 figs.