

LURBAB

ISSN 0372-4611

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA
(NUEVA SERIE)

Tomo XIV

Botánica N° 114

**MORFOLOGÍA DE LAS ESPORAS DE OCHO ESPECIES
PALEOTROPICALES DEL GÉNERO MARATTIA SW.
(MARATTIACEAE)**

CRISTINA H. ROLLERI Y MARÍA DEL CARMEN LAVALLE

MORFOLOGÍA DE LAS ESPORAS DE OCHO ESPECIES PALEOTROPICALES DEL GÉNERO MARATTIA SW. (MARATTIACEAE)

CRISTINA H. ROLLERI Y MARÍA DEL CARMEN LAVALLE (*)

RESUMEN

Este es un estudio con MEB de las esporas de 8 especies paleotropicales de *Marattia* (*M. douglassii* C. Presl, *M. fraxinea* J. E. Smith, *M. obesa* Christ, *M. rolandi-principis* Rosenst., *M. salicina* J. E. Smith, *M. smithii* Mett. ex Kuhn, *M. sylvatica* Blume y *M. weneri* Rosenst.). El perisporio y el exosporio pueden tener micro-ornamentación y macro-ornamentación. Esta última es buliforme (pustulada), buliforme-muriforme (pustulado-rugada) o, más raramente, buliforme-esteliforme (pustulado-verrucosa). La micro-ornamentación es granular, y visible desde 750 x o sólo a partir de 10.000 x. La diferente ornamentación en esporas producidas por un mismo sinangio se halló sólo en *M. fraxinea*, y aún en esta especie es infrecuente o rara. Mientras la combinación de los rasgos de ornamentación y apertura son caracteres genéricos en Marattiales, en las especies paleotropicales de *Marattia* la ornamentación de perisporio y exosporio varían en el nivel específico.

Palabras clave: *Marattia* – paleotrópico - esporas – ornamentación – perisporio – exosporio.

ABSTRACT

Spore morphology of eight palaeotropical species of genus *Marattia* Sw.

This is a SEM study of spores of eight palaeotropical species of genus *Marattia* Sw. (*M. douglassii* C. Presl, *M. fraxinea* J. E. Smith, *M. obesa* Christ, *M. rolandi-principis* Rosenst., *M. salicina* J. E. Smith, *M. smithii* Mett. ex Kuhn, *M. sylvatica* Blume y *M. weneri* Rosenst.). Perispore and exospore both may have micro- and macro-ornamentation. Macro-ornamentation is bulliform (pustulate), a combination of bulliform and muriform types (pustulate-rugate) or a combination of bulliform and steliform types (pustulate-verrucate), although the last is most uncommon. Granular micro-ornamentation can be seen at low (750 x) or only at high magnification (10.000 x). Spores produced by the same sinangium may have different ornamentation types only in *M. fraxinea*, and even in this species the variation is extremely rare. While the combination of aperture and ornamentation are generic traits, variation in ornamentation of perispore and exospore vary at specific level in the palaeotropical species of *Marattia*.

Key Words: *Marattia* – palaeotropical - spores - ornamentation – perispore – exospore.

INTRODUCCIÓN

Este es un estudio morfológico de las esporas de 8 especies paleotropicales del género *Marattia*. Cinco de ellas, *M. fraxinea* J. E. Smith, *M. obesa* Christ, *M. salicina* J. E. Smith, *M. smithii* Mett.

ex Kuhn y *M. sylvatica* Blume fueron objeto de un análisis morfológico y taxonómico reciente (Rolleri, Lavallo, Mengascini y Rodríguez, 2001), y delimitadas sobre la base de caracteres vegetativos de sus esporófitos. Ahora se estudian sus esporas y, adicionalmente, las de 3 especies insu-

(*) Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, República Argentina.

Recibido: 11/00. Aceptado: 03/01.

lares del género en el paleotrópico: *M. douglassii* C. Presl, de Hawaii *M. rolandi-principis* Rosenst., de Nueva Guinea, y *M. wernerii* Copel., de Indonesia (Célebes) y Melanesia (Nueva Guinea).

No hay muchos antecedentes recientes en lo que respecta a estudios palinológicos en el orden Marattiales. Tryon y Lugardon (1991), analizaron las esporas de todos los géneros del orden, incluyendo a *Marattia*, mediante microscopía electrónica de barrido (MEB) y transmisión (MET). Roller, Laval, Mengascini y Rodríguez (1996) estudiaron con MEB las esporas de las especies y subespecies del género *Christensenia* Maxon. Posteriormente, esas autoras (Roller, Laval, Mengascini y Rodríguez, 1998), realizaron un estudio comparado de esporas de especies de *Angiopteris* Hoffm. y de otros géneros de Marattiales que incluyó en la comparación 2 especies de *Marattia* (*M. fraxinea*, del paleotrópico, y *M. laevis* J. E. Smith, del neotrópico). En ese trabajo se propuso, además, actualizar y uniformar la terminología utilizada en la descripción de la ornamentación de las esporas, sobre la base de la propuesta por Lellinger y Taylor (1997), que es la misma que se ha utilizado aquí.

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales

El material consultado o estudiado proviene de los herbarios F, MICH, MO y US, citados de acuerdo con el Index Herbariorum (Holmgren, Holmgren y Barnett, 1990). El material de referencia es el siguiente:

Marattia douglassii C. Presl

HAWAII: Kauai: Kokee, Kilohana road from Kalalau lookout, *Stone 3411* (US); Hilo, along Saddle Road, *Degener et. al. 20267* (US); Halemanu to Kalohuamano, plateau of Waimea, *Kusche 167* (US). Oahu: Puu Hapapa, Waianae Mts., *Hosaka 179* (US); Puu Hapapa, Waianae Range, *Yunker 3260* (US).

Marattia fraxinea J. E. Smith

ÁFRICA: SUDÁN: Itobol Mts., *Andrews A1994* (BM). LIBERIA: Sin loc., *s/coll. 153 y 387* (US). COSTA DE MARFIL: Abidjan, *Fosberg 40407* (MO). NIGERIA: Ogoja Province: Ikom District, Aboabam, *Keay 28176* (BM); Obudu, River Gafunde, *Pilz 1961* (F). CAMERÚN: Southwest Province, Mount

Cameroon, above Batoque, *Thomas 2811* (MICH). GABÓN: Fôret du Mayambe, gorges de la Dongonatzé, affluent de la Myanga, *Le Testu s/n* (MO 1854055). KENIA: Nyanza Province, Kakamega Forest Station, *Geesteranus 6281* (F). TANZANIA: Amani, *Tanner 2756* (MICH, US); Amani, *Verdcourt 62* (BM) y *Lampinen 5720* (MICH). ISLAS MASCAREÑAS (BORBÓN): Sin loc., *s/col. s/n* (F 820644). INDIA: Madras: Pulney Hills, *Saulière 514* (US); Palni Hills, Shembaganur, *Jarrett & Saldanha 17090 y 17096* (los dos US); Kerala, Idukki, Munnar, *Manickam 32178* (US). SRI LANKA: Uva Province: Badulla District, Blackwood Forest, *Faden & Faden 76/355* (F); Corbetts Gap, *Ballard 1079* (US). CÉLEBES: Sulawesi, *Hennipman 5196* (MICH, US). POLINESIA: NUEVA ZELANDA: Sin loc., *Craig 1* (F 596866). RAPA: Maungaeae, Mangaao Peak, *St. John & Maireau 15354* (US).

Marattia obesa Christ

ÁFRICA: CONGO: Kakamoeka-Kitabi, *Lecomte s/n* (F 594464). MADAGASCAR: Antsiranana: Marojejy, NW of Mandena, *Miller et al. 3355* (MICH); Tamatave: Andasibe-Perinet, *Dorr 3137* (MICH). MELANESIA: NUEVA GUINEA: Morobe: Gurakor, *Brass 29384* (US); Bismarck Range, *Schlechter 18672* (P, US).

Marattia rolandi-principis Rosenst.

MELANESIA: NUEVA CALEDONIA: Dogny, *Franc 121 y 121 a* (ambos US).

Marattia salicina J. E. Smith

MELANESIA: NUEVA CALEDONIA: Rivière Thi, *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 7231* (US); Mt. Koghi, *Franc 653 y Franc 749* (US); Mt. Koghi, *Thorne 28497* (US). NUEVA ZELANDA: Whangarei, *Cheeseman s/n* (FI 3375-7); Bombay, near Auckland, *Hynes s/n* (US 2414362); Thames Goldfields, *Brame s/n* (US 1371341). NUEVA GALES DEL SUR: Isla Lord Howe, *Matts s/n* (F 300406). ISLAS DEL ALMIRANTAZGO: Manus: Lorengau River, *Grether & Wagner, Jr s/n* (MICH).

Marattia smithii Mett. ex Kuhn

INDONESIA: Amboina, *Robinson 1971* (F). ISLAS CELEBES: Minahasa, Mt. Mahawae, *Forman 191* (US). MELANESIA: ISLAS DEL

ALMIRANTAZGO: Manus: Lorengau River, *Grether & Wagner* 4130 (US). Los Negros: *Wagner* 3277bis (US). FIJI: Viti Levu: Waidoi, *Nielsen* 264 (US); Tamavua-Sawani road, *Setchell & Parks* 15037 (US); Namosi, *Smith* 8948 (US); Serua, Ndeumba, *McKee* 2765 (US); Ra, Rewasa, *Degener* 15407 (F). Ngau: Herald Bay, Sawaieke, *Smith* 7741 (US).

El siguiente es material intermedio entre *M. salicina* y *M. smithii*:

MELANESIA: NUEVA CALEDONIA: Mt. Koghi, *Franc* 122 (US). PAPUA: Fergusson Island: between Gamwabila and Tutubea, *Croft et al.* LAE 68741 (US). VANUATU (Nuevas Hébridias): Santa Cruz Group: Vanikoro, *Kajewski* 677 (F, US). SAMOA: Savaii: Laau munu, *Vaupel* 533 (MICH, US). ISLAS SALOMÓN: San Cristóbal: Himaoro, *Brass* 2868 (MICH).

Marattia sylvatica Blume

ISLAS FILIPINAS: Luzón: Luzón Central, Mt. Alagut, *Loher* 938 (US); Laguna Province: Los Baños (Mt. Maquilang), *Elmer* 17842 (F y MO) y *Elmer* 18106 (FI, MICH, US); Benguet Province, *Mearns* 3514 (MICH) y 2860 (MICH, US); Baguio, *Loher* 1233 (US), *Topping* 233 (US) y *Elmer* 5833 (MICH); Bataan Province: Lamao River, Mt. Mariveles, *Borden* 2082 (US); Tayabas Province: Lucban, *Elmer* 9052 (MO); Mt. Masapilid, *Ramos y Edaña* 37879 (US); Albay Suprovince: Mayon Volcano, *Mendoza* 17195 (MICH). Negros: Negros Oriental, Amlan, *Price* 2506 (MICH); Dumaguete, Cuernos Mt., *Elmer* 9832 (F); Mt. Caulaa, *Copeland* 2067 (MICH). Mindanao: Davao Province: Miram River, Mt. Apo, *Edaña* 729 (MICH) y *Copeland* 1179 (US); Camiguin de Mindanao, *Ramos* 1163 (FI, US). MALAYSIA E INDONESIA: ARCHIPIÉLAGO SULU: Yolo, *Clemens* 9365 (US). BORNEO: Mt. Kinabalul, *Clemens* 27428 (US) y *Clemens* 30459 (US); Sabah, Penampang, Crocker Range, *Beaman* 10458 (MICH). JAVA: Batavia Province: Mount Salak, *Palmer y Bryant* 453 (US); Salak, *Raciborski s/n* (US 1632905); Tjibodas, Mount Gedeh, *Dihm* 87 (US). CELEBES: Sulawesi, Uwai Toro, Balo Balo Mountain, *Hennipman* 6150 (US). Mt. Nokilalaki, *Meijer* 9497 (US). MELANESIA: NUEVA GUINEA: near Tomba Village, *Hoogland y Pullen* 6091 (US); Morobe District:

Huon Peninsula, Mt. Rawlinson, *Hoogland* 9153 (US); Kikiepa village, Finisterre Mts., *Womersley y Thorne* 12641 (US). ISLAS DEL ALMIRANTAZGO: Manus: Lorengau River, *Grether y Wagner* 4116 (MICH, US); Los Negros: Chaporowan Point, *Grether y Wagner* 4103 (MICH, US). ISLAS SALOMÓN: Guadalcanal: Vulolo, Tutube Mt., *Kajewski* 2678 (MICH). MICRONESIA: ISLAS CAROLINAS: Ponape Island, *Kanehira* 759 (US); Niinoanizan, *Kanehira* 811 (US).

Marattia wernerii Copel.

MELANESIA: NUEVA GUINEA: Eastern Highlands District, Mt. Michael, *Brass* 31489 (US). Morobe District, Huon Peninsula, east slope of Mt. Rawlinson, between Gang Creek and Bulun River, *Hoogland* 9258 (US). Vogelkop Peninsula, Aifat River Valley, Thkiri Mts. Opposite Waumi River, *van Royen y Sleumer* 7155 (US). INDONESIA: CÉLEBES: Sulawesi: Roroka, Timbu, *Hennipman* 5424 (MICH, US).

Métodos

Antes del estudio con MEB, las esporas se analizaron con el microscopio óptico con el objeto de observar las capas del esporodermo y detectar eventuales anomalías. Para estas observaciones, se colorearon con pardo de Bismarck (Johansen, 1940).

Para el estudio con MEB, las muestras se prepararon tomando un sinangio maduro antes de su total dehiscencia y abriéndolo sobre cinta adhesiva de doble faz adherida a un taco. Varios tacos se prepararon de esta manera a partir de cada ejemplar, siempre con un solo sinangio por vez, con el fin de constatar la eventual variación de las esporas en la muestra. Los restos de paredes sinangiales fueron retiradas del taco con un pincel fino, y las esporas, sin tratamiento, fueron cubiertas con oro bajo vacío. Las fotografías se tomaron en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, con un microscopio Jeol JFC-1100.

La densidad de las bulas del exosporio, un carácter que se utilizó en la descripción y en la clave de las esporas, se midió en fotografías ampliadas, tomadas con 10.000 x. Arbitrariamente se consideró densidad baja una cantidad de 0-4 bulas por cada 10 µm²; media, 5-10, y alta, más de 10.

OBSERVACIONES Y DISCUSIÓN

Forma, tamaño y apertura (Fig. 1)

Las esporas de *Marattia* son elipsoidales, con vista polar elíptica y vista lateral aproximadamente reniforme.

Los tamaños registrados varían escasamente: los mayores se encontraron en *M. obesa* y *M. fraxinea*, con $25 \times 18 \mu\text{m}$ y $24 \times 18 \mu\text{m}$, respectivamente, en vista polar. Tamaños algo menores se midieron en *M. sylvatica*, *M. smithii*, *M. rolandi-principis*, *M. weneri* y *M. salicina*, con $23 \times 15 \mu\text{m}$, $22 \times 16 \mu\text{m}$, $22 \times 14 \mu\text{m}$, $22 \times 13 \mu\text{m}$, y $21 \times 13 \mu\text{m}$ respectivamente. Las esporas más pequeñas se encontraron en *M. douglassii*, con $18 \times 11 \mu\text{m}$. Hasta el momento, las esporas de *Marattia* son las más pequeñas descritas para los géneros de Marattiales y, según Tryon y Lugardon (1991) son también las más pequeñas de todos los helechos homosporados.

La forma y el tamaño se hallaron constantes en las especies estudiadas, que no presentan esporas gigantes, aberrantes o diplosporas (Fig. 1, A-F). Las esporas son siempre monoletes. La lesura es corta, obvia pero no destacada y no suele estar oscurecida por ornamentación. Tiene una longitud que es aproximadamente 1/3 a 1/2 del total de la longitud de la espora en vista proximal. No se encontraron esporas aletas y no hay mezcla de esporas con diferentes aperturas en el material revisado.

Algunos ejemplares que en un trabajo previo sobre el género (Rolleri, Lavalle, Mengascini y Rodríguez, 2001) fueron considerados como intermedios por los caracteres de la morfología del esporófito, como márgenes, venación, modelos epidérmicos de las frondas, entre otros, presentaron esporas anómalas y se interpretaron como posibles intertaxa. Las esporas de estos ejemplares están, en su mayoría, colapsadas o retorcidas, deformadas o tienen diferentes tamaños (Fig. 1, G), y esta variación podría ser evidencia de su carácter híbrido. Las especies que se señalan como putativos padres son *M. salicina* y *M. smithii*, ambas muy afines entre sí (Rolleri, Lavalle, Mengascini y Rodríguez, 2001).

Pared de la espora (Fig. 2-3)

El perisporio y el exosporio son las capas del esporoderma que pueden observarse claramente con MEB. Ambos presentan ornamentación, pero ésta es más obvia y destacada en el exosporio, y el perisporio puede aparecer más bien liso y, en general, es una capa muy delgada, de no más de

0,25 – 1,05 mm de espesor, que se desprende o se rompe con facilidad.

El *perisporio* se deposita en forma continua y conforme con la ornamentación del exosporio. En los sitios de fractura es posible observar con frecuencia 3 estratos (Fig. 2, H y Fig. 3, I, J), aunque Tryon y Lugardon (1991) registran solamente 2.

El perisporio puede ser liso y sin micro-ornamentación, o presentar micro-ornamentación. Esta es granular y está distribuida sobre toda la superficie de la macro-ornamentación, o bien se encuentra solamente en la base de la misma. En general, la micro-ornamentación es claramente visible desde 750 x, aunque puede hallarse también una micro-ornamentación granular muy fina y densa que sólo es visible desde 10.000 x.

El perisporio carece de micro-ornamentación en *M. salicina* (Fig. 3, A-B) y *M. rolandi-principis* (Fig. 2, J-K). Presenta micro-ornamentación granular en toda la superficie, con gránulos esféricos, discretos, nítidos y homogéneos en *M. obesa* (Fig. 2, G-I), o bien irregulares, poco nítidos y heterogéneos, en *M. fraxinea* (Fig. 2, F), siempre visibles a partir de 750 x.

En *M. sylvatica* (Fig. 3, I-J) la micro-ornamentación consiste de gránulos extremadamente finos y muy próximos, y sólo empieza a ser visible con 10.000 x, presentándose como una granulación que es algo heterogénea a muy homogénea (casi con un aspecto de vellosidad), aunque esto último es eventual. Está presente por lo menos en una de las capas más externas del perisporio, pero es más común en una capa media (Fig. 3, J).

En *M. douglassii* (Fig. 2, A-C), *M. smithii* (Fig. 3, E-F) y *M. weneri* (Fig. 3, L) la micro-ornamentación está presente en la base de la macro-ornamentación, y está formada por gránulos más bien esféricos, homogéneos o heterogéneos en dispersión y tamaño, pero visibles claramente a partir de 750 x.

El *exosporio* tiene macro-ornamentación buliforme, muriforme, combinación de ambas o, excepcionalmente, esteliforme, y la presencia de micro-ornamentación es más bien rara. Se presenta con ornamentación buliforme, con la superficie pustulada, con bulas discretas distribuidas con densidad alta en *M. fraxinea*, con 12-22 bulas/ $10 \mu\text{m}^2$ (Fig. 2, E-F) y *M. salicina*, con 12-16 bulas/ $10 \mu\text{m}^2$ (Fig. 3, B-C), media en *M. weneri*, con 5-8 bulas/ $10 \mu\text{m}^2$ (Fig. 3, K-L) y baja en *M. douglassii* (Fig. 2, B) y en *M. sylvatica* (Fig. 3, I, J), con 3-4 bulas y 2-3 bulas por cada $10 \mu\text{m}^2$, respectivamente.

La ornamentación es pustulado-rugada,

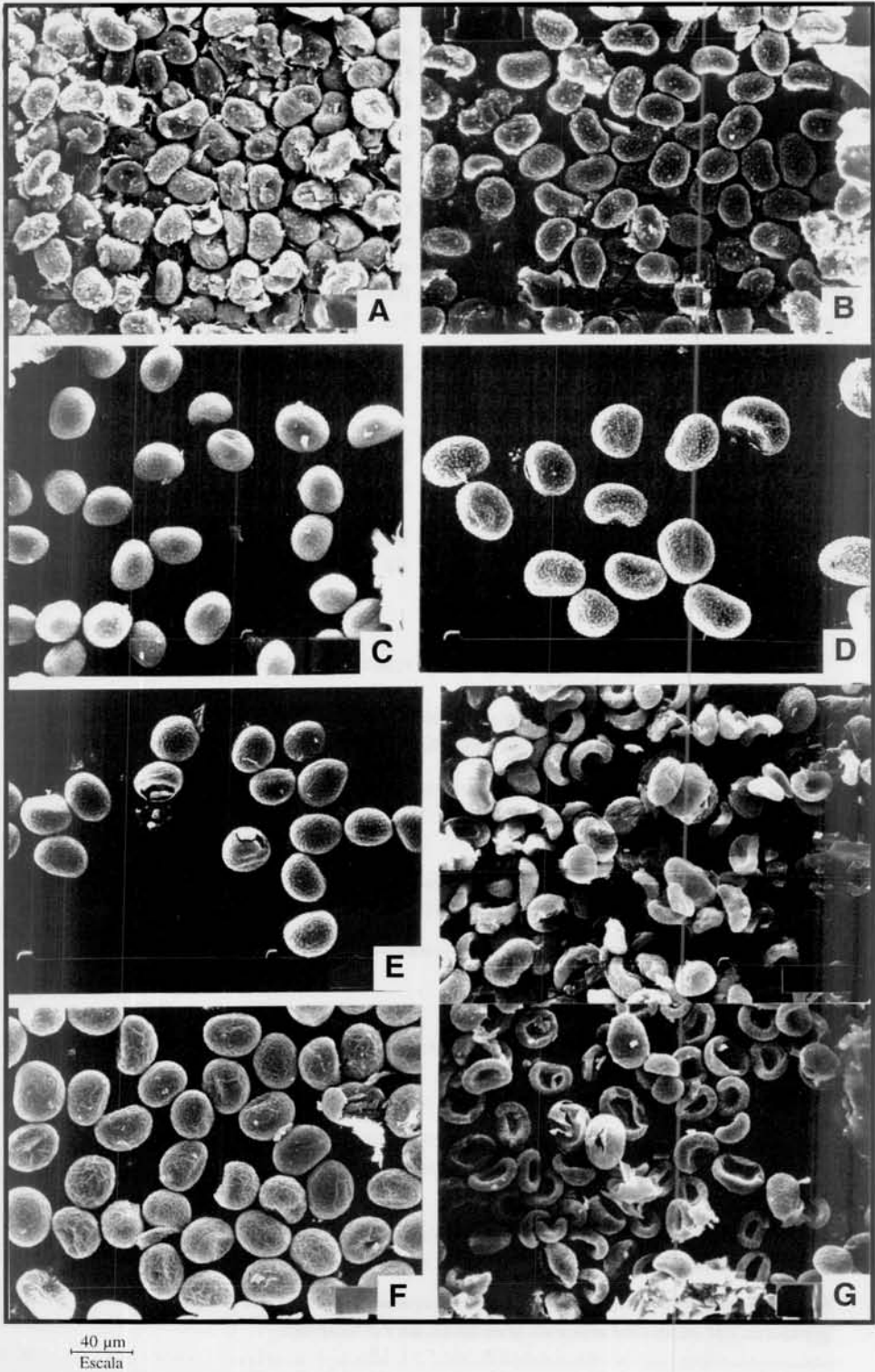


Fig. 1. Esporas normales y anómalas de *Marattia*. A-B, *M. douglassii* de Hawaii, Stone 3411 (US); C, *M. fraxinea* de Camerún, Thomas 2811 (MICH); D, *M. obesa* de Madagascar, Dorr 3137 (MICH); E, *M. salicina* de Nueva Caledonia, Franc 653 (US); F, *M. sylvatica* de Islas Filipinas, Ramos 1163 (US). A-F, 580 x.

combinando bulas y muros en *M. obesa* (Fig. 2, H) y *M. smithii* (Fig. 3, D-F), dos especies con exosporios muy similares entre sí, provistos de bulas discretas y muros cortos, equivalentes a 2-3 bulas conectadas o fusionadas entre sí.

En *M. fraxinea* se observó cierta variación en la ornamentación de las esporas. La ornamentación buliforme, y los exosporios pustulados con bulas discretas, se encontraron en ejemplares provenientes de toda el área de la especie, de localidades africanas de Camerún, Nigeria, Gabón, Kenia, Tanzania, y de Indonesia y Polinesia. En un ejemplar procedente de Tanzania se observó que los sinangios producen, con frecuencia, esporas con ornamentaciones diferentes, y las esporas presentaron exosporios pustulados, pustulado-rugados y rugados. En estos últimos tipos, los muros son largos, equivalentes a 4-6 bulas conectadas o fusionadas basalmente entre sí. En un trabajo previo (Rolleri, Lavallo, Mengascini y Rodríguez, 1998) se hallaron en este ejemplar, además, esporas foveadas, una clase de ornamentación rara

en el orden, que en esta oportunidad no se observó. De acuerdo con las presentes observaciones, las esporas pustuladas parecen caracterizar a la especie (Fig. 2, E-F), y la variación registrada en el material de Tanzania se interpretó como una anomalía relacionada con ese ejemplar.

Finalmente, *M. rolandi-principis* (Fig. 2, L-O) tiene exosporios pustulado-verrucosos, es decir, combina ornamentación buliforme (bulas) con esteliforme (verrugas). Las bulas son muy pequeñas y algo heterogéneas en dispersión y tamaño, y las verrugas son irregulares, notablemente más grandes que las bulas, y todas ellas se presentan con densidad baja ($2-3 / 10 \mu\text{m}^2$).

Todos los exosporios descritos, con excepción del de *M. sylvatica*, carecen de micro-ornamentación. En *M. sylvatica* la micro-ornamentación es granular, esparcida, se encuentra distribuida sobre toda la superficie del exosporio, entre las bulas y sobre ellas, pero no es visible por debajo de $10.000 \times$ (Fig. 3, J).

Clave de las esporas en especies de *Marattia*

1. Perisporios lisos, sin micro-ornamentación o con ésta visible solamente con $10.000 \times$ y, en ese caso, granular muy fina y densa. Exosporios pustulados o pustulado-verrucosos, con o sin micro-ornamentación.
 2. Exosporios pustulado-verrucosos, bulas muy pequeñas, esparcidas, y verrugas irregulares dispersas, mucho más grandes, con densidad baja ($2-3 / 10 \mu\text{m}^2$), exosporios sin micro-ornamentación.

..... *M. rolandi-principis*
 - 2'. Exosporios pustulados, con bulas discretas dispuestas con densidad alta o baja; sin o con micro-ornamentación granular, y en este caso, con ella visible solamente desde $10.000 \times$.
 3. Exosporios siempre sin micro-ornamentación, pustulados, con bulas densamente distribuidas ($11-16 / 10 \mu\text{m}^2$).

..... *M. salicina*
 - 3'. Exosporios con micro-ornamentación granular muy fina, visible solamente desde $10.000 \times$, pustulados, con bulas dispersas ($2-4 / 10 \mu\text{m}^2$).

..... *M. sylvatica*
- 1'. Perisporios nunca lisos sino con micro-ornamentación granular visible siempre desde $750 \times$; micro-ornamentación cubriendo toda la superficie de la macro-ornamentación o solamente en la base de la misma. Exosporios pustulados o pustulado-rugados.
 4. Perisporios con micro-ornamentación granular oscura o nítida, homogénea o heterogénea, siempre cubriendo toda la superficie de la macro-ornamentación; exosporios pustulados o pustulado-rugados.
 5. Exosporios pustulados predominantes, bulas densamente distribuidas ($12-22 / \mu\text{m}^2$); perisporios con micro-ornamentación granular oscura y heterogénea.

..... *M. fraxinea*
 - 5'. Exosporios pustulado-rugados, con muros cortos o largos, y bulas discretas presentes en menor proporción que muros ($1-4$ bulas y $4-7$ muros / $10 \mu\text{m}^2$); perisporios con micro-ornamentación granular nítida y homogénea.

..... *M. obesa*

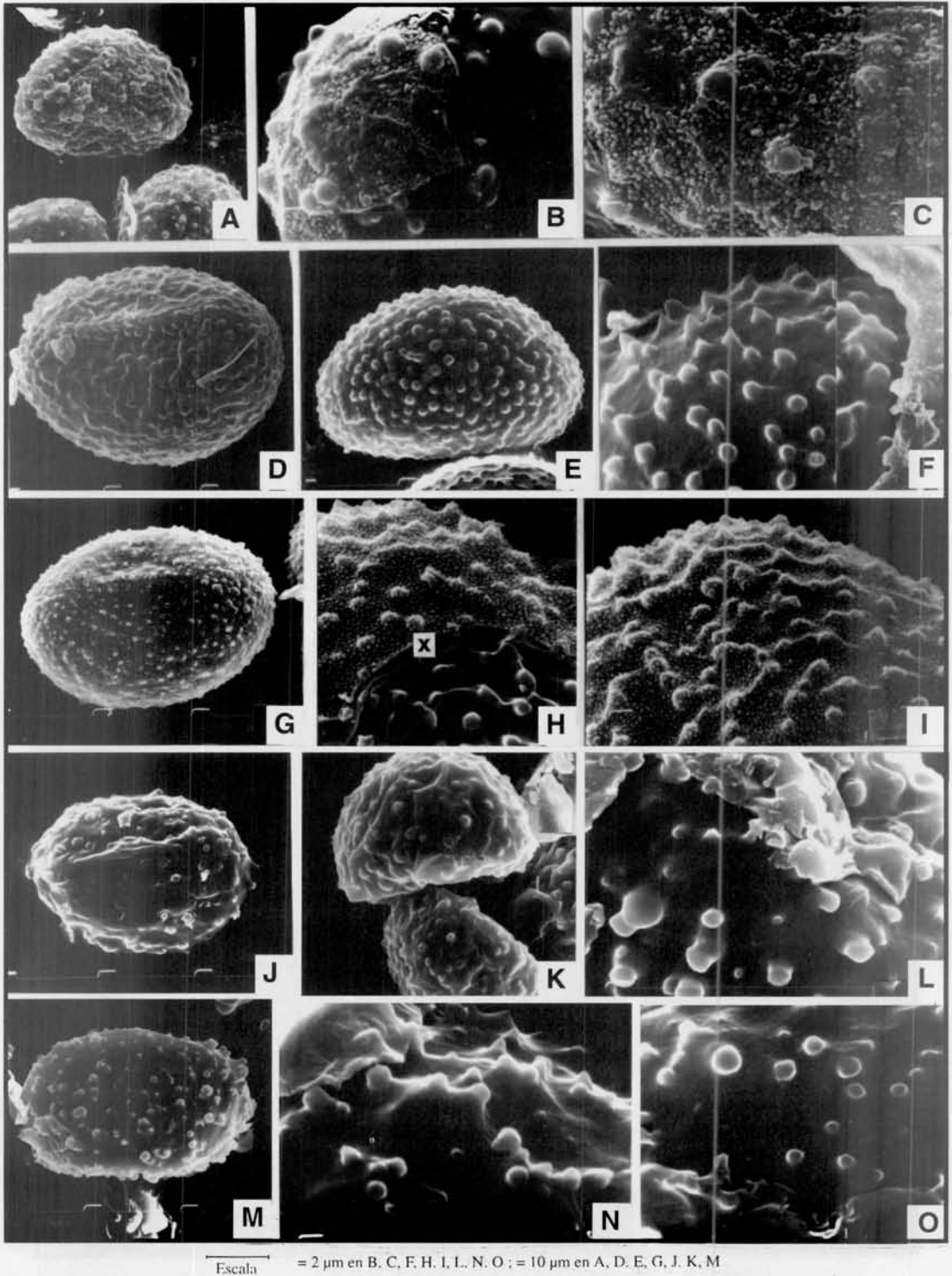
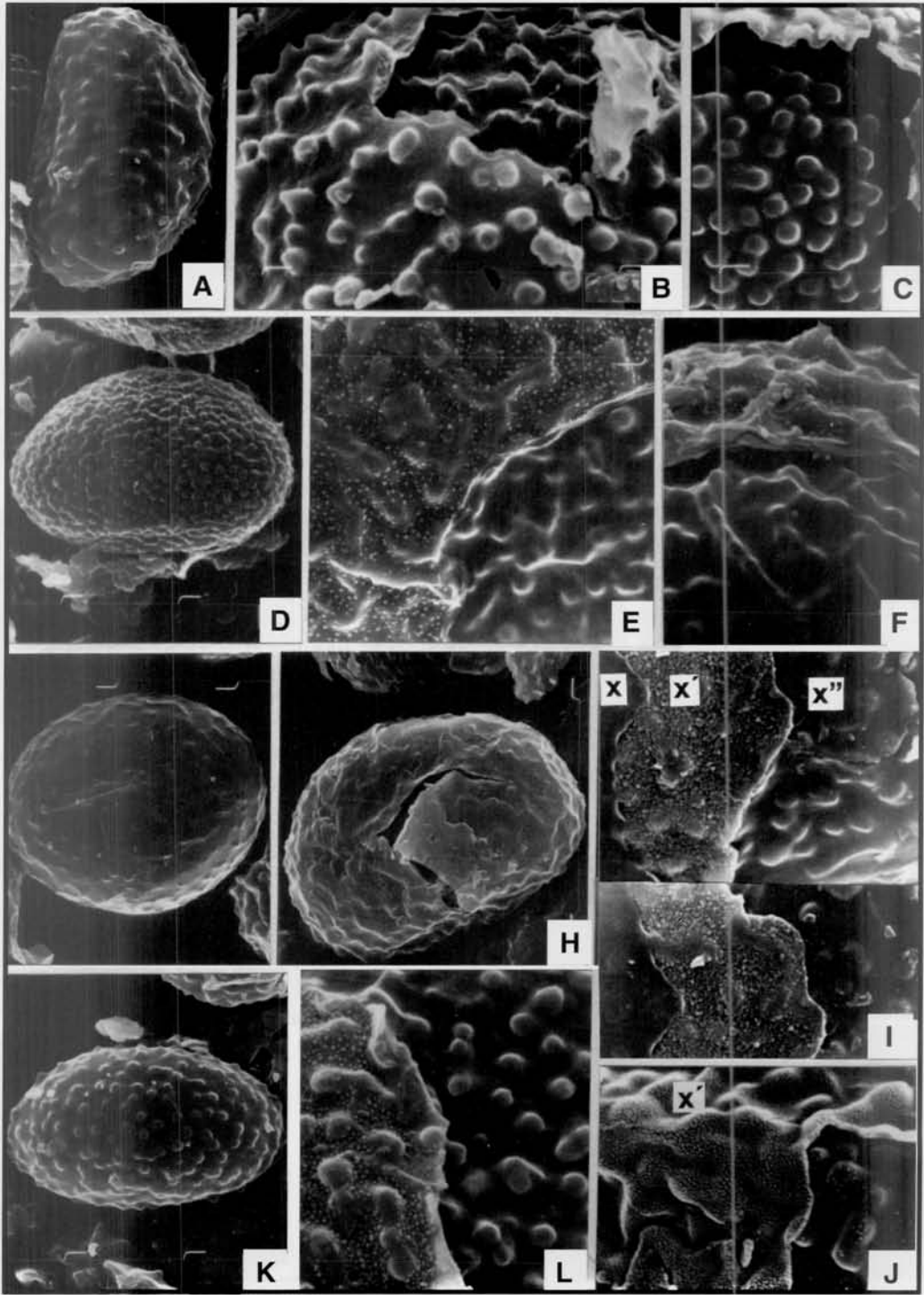


Fig. 2. Esporas de *Marattia*. A-C, *M. douglassii* de Hawaii, *Yunker 3260* (US); A, vista lateral, perisporio con micro-ornamentación granular y exosporio liso; B-C, detalles de exosporio y perisporio; D-F, *M. fraxinea* de India, *Jarrett y Saldanha 17096* (US); D, vista proximal, con lesura; E, vista lateral, exosporio; F, detalle de exosporio y perisporio; G-I, *M. obesa* de Nueva Guinea, *Brass 29384* (US); G, vista proximal, con lesura; H detalle de exosporio y perisporio con 3 capas; I, perisporio con micro-ornamentación granular; J-O, *M. rolandi-principis* de Nueva Caledonia, *Franc 121* (US); J, vista proximal, con lesura; K, vista lateral, con perisporio; L, detalle de macro-ornamentación, exosporio; M, vista lateral, exosporio; N-O, detalle de macro-ornamentación, exosporio. x, capas del perisporio. A, D, E, G, J, K, M, 2220x; B, C, F, H, I, L, N, O, 6330x.



Escala = 2 μ m en B, C, E, F, I, J; = 10 μ m en A, D, G, H, K

Fig. 3. Esporas de *Marattia*. A-C, *M. salicina* de Nueva Zelanda, Hynes s/n (US); A, vista lateral con perisporio; B-C, detalles de exosporio y perisporio; D-F, *M. smithii* de Islas del Almirantazgo, Grether y Wagner 4130 (US); D, vista lateral, con perisporio; E-F, detalles de exosporio y perisporio; G-J, *M. sylvatica* de Nueva Guinea, Hoogland y Pullen 6091 (US); G, vista proximal, con lesura; H, vista lateral, con perisporio; I, capas del perisporio, detalle de la micro-ornamentación; J, micro-ornamentación muy densa en una capa del perisporio y en exosporio; K-L, *M. wernerii* de Nueva Guinea, Hoogland 9258 (US); K, vista lateral sin perisporio; L, detalle de perisporio y exosporio. x, x' y x'', capas del perisporio. A, D, G, H, K, 2680x; B, C, E, F, I, J, 7660x.

4'. Perisporios con micro-ornamentación granular en la base de la macro-ornamentación; micro-ornamentación granular homogénea o heterogénea, esparcida o densa, generalmente nítida. Exosporios pustulados o pustulado-rugados.

6. Exosporios pustulado-rugados, con muros y con bulas discretas en mayor proporción que los muros (4-7 bulas y 2-3 muros/10 μm^2); micro-ornamentación granular homogénea y esparcida.

..... *M. smithii*

6'. Exosporios pustulados, con bulas discretas distribuidas con densidad baja o media; micro-ornamentación granular homogénea o heterogénea, siempre densa.

7. Bulas del exosporio distribuidas con densidad baja (3-4/10 μm^2); micro-ornamentación granular del perisporio heterogénea.

..... *M. douglassii*

7'. Bulas del exosporio distribuidas con densidad media (5-8/10 μm^2); micro-ornamentación granular del perisporio homogénea.

..... *M. wernerii*

CONCLUSIONES

Marattia es el género del orden Marattiales (y aparentemente de helechos homosporados en general) con esporas más pequeñas.

En las especies paleotropicales las esporas tienen lesura monolete, nunca trilete y no hay esporas aletas. La ornamentación es similar en perisporio y exosporio. Puede haber o no micro-ornamentación granular en perisporio y, más raramente, en exosporio. La macro-ornamentación es buliforme, muriforme, esteliforme o está formada por combinaciones de estas clases. Ocasionalmente aparecen esporas con distintos tipos de ornamentación procedentes del mismo sinangio, pero esto es más bien excepcional y, por el momento, parece restringido a una especie paleotropical (*M. fraxinea*).

En las especies paleotropicales estudiadas predomina la ornamentación buliforme pustulada. También hay exosporios pustulado-rugados y, aunque son más raros, pustulado-verrucosos.

En *Marattia*, en las especies estudiadas hasta el momento, la combinación de los caracteres de macro-ornamentación y micro-ornamentación de perisporio y exosporio tiene variación específica.

En el orden, la combinación de los caracteres de apertura y macro-ornamentación de perisporio y exosporio tiene variación genérica: las esporas triletes buliformes (pustuladas) son características de *Angiopteris* Hoffm. (incluyendo

Macroglossum Copel.); las triletes esteliformes de *Archangiopteris* Christ y Giesenh. (incluyendo *Protomarattia* Hayata), y las monoletes esteliformes de *Danaea* J. E. Smith (con procesos equinados cortos) y *Christensenia* Maxon (espinas).

Marattia y *Angiopteris* son los dos únicos géneros con ornamentación buliforme en las esporas, y en ambos, los tipos pustulados y rugados son iguales.

BIBLIOGRAFÍA

- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren y L. Barnett. 1990. *Index Herbariorum*, Part I, Herbaria of the World, 8va. Ed. New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. MacGraw-Hill, New York.
- Lellinger, D. B. y C. Taylor. 1997. A classification of spore ornamentation in the Pteridophyta. En: R. J. Johns (Ed.), *Holtum Memorial Volume*, pags. 33-42, Royal Botanical Gardens, Kew.
- Rolleri, C.H., M. C. Lavalle, A. Mengascini & M. Rodríguez. 1996. Spore Morphology and Systematics in genus *Christensenia* Maxon. *American F. Journ.* 86(3): 80-88.
- _____, _____, _____. 1998. Morfología de las esporas en *Angiopteris* Hoffm. y otras Marattiales. *Physis*, sec. C 55 (128-129): 17-26.
- _____, _____, _____. 2001. Las especies paleotropicales del género *Marattia* Sw. *Candollea* 56, e. p.
- Tryon, A. F. & B. Lugardon. 1991. *Spores of the Pteridophyta*. Springer Verlag, New York.