

**“Análisis morfológico, palinológico y sistemático de las
Isoetales del Cono Sur de América del Sur”**

CARMEN CECILIA MACLUF

DIRECTOR: DRA. MARTA ALICIA MORBELLI

CODIRECTOR: DRA. GABRIELA ELENA GIUDICE

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

2011

A Mami

AGRADECIMIENTOS

A Sofi, el amor de mi vida.

A mis hermanos Is, Or y Any. A Papi.

A Marta, mi segunda madre y mi maestra en la Palinología.

A Gaby, amiga incondicional en todo momento.

A mis amigas del alma, So, Cons, Vir y Adri.

A mis queridos amigos e inseparables compañeros de campañas, Cosme y Esteban.

A mis amigos que siempre me apoyan, Juan Pablo, Lu, Eugin, Pauli, Agus, Mari,

Diego, Cris, Marce, Favín, Gastón, Javier, Andrea, Georgina y Manuel.

A Bernard Lugardon, por su inestimable orientación y enseñanza a pesar de la distancia.

A mis amigos Isoetólogos, Angelo Troia, Jim Hickey, Carl Taylor, Moisés Ponce de

León, Carmen Prada, Paulo Windish y Mrittunjai Srivastava.

A Manuel Copello, por las excelentes ilustraciones que plasmaron exactamente mis ideas.

A Alejandra Ganem y a Olga Martinez por su amistad e inestimable apoyo en la campaña al NOA.

A Rafael Urrejola, por tantos turnos al MEB compartidos.

Al Ingeniero Zimmerman por su excelencia en la enseñanza y asistencia en el manejo del MET.

Al Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE) por su apoyo inestimable en todas las campañas emprendidas.

A los numerosos herbarios consultados que realizaron el préstamo del material, fundamental para el desarrollo de la tesis.

ÍNDICE

| | |
|---|-----|
| RESUMEN..... | 1 |
| ABSTRACT..... | 4 |
| 1. INTRODUCCIÓN | |
| 1. 1. Presentación del tema y área de estudio | 7 |
| 1. 2. Antecedentes..... | 9 |
| 1. 3. Hipótesis..... | 12 |
| 1. 4. Objetivos..... | 12 |
| 2. MATERIAL Y MÉTODOS | |
| 2.1. Obtención y determinación de los ejemplares estudiados | 13 |
| 2. 2. Tratamiento del material para el estudio morfológico..... | 15 |
| 2. 3. Tratamiento del material para el estudio palinológico..... | 16 |
| 2.4. Ilustraciones..... | 20 |
| 2.5. Terminología..... | 21 |
| 2. 6. Material estudiado | 26 |
| 3. RESULTADOS | |
| 3.1. ESPECIES ESTUDIADAS Y SU DISTRIBUCIÓN EN EL CONO SUR DE AMÉRICA MERIDIONAL..... | 31 |
| 3.2 ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y PALINOLÓGICO..... | 35 |
| 4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES | 239 |
| 5. BIBLIOGRAFÍA | 249 |

RESUMEN

La familia Isoetaceae tiene un único género *Isoetes* L., que junto con *Selaginella* P. Beauv. (Selaginellaceae) constituyen el grupo de las Lycophyta heterosporadas. *Isoetes* L. es un género ampliamente distribuido con cerca de 200 especies, de las cuales alrededor de 50 crecen en América y aproximadamente 35 tienen distribución al sur de los Estados Unidos.

Estas plantas muestran muy poca variabilidad morfológica, lo que dificulta la identificación de las especies, por lo que en general, las clasificaciones están basadas en caracteres palinológicos, con especial referencia a las características de las megasporas.

El objetivo de esta investigación es el estudio de las especies de *Isoetes* L. que crecen en el Cono Sur de América meridional, actualizar su diversidad, definir el área de distribución de las mismas, efectuar el análisis de la morfología general de las plantas, y en particular de sus megasporas y microsporas.

El estudio se llevó a cabo a través de observaciones con binocular estereoscópico, microscopios óptico y electrónicos de barrido y transmisión.

Se identificaron un total de 25 especies de *Isoetes* en el Cono Sur de América del Sur: *Isoetes alcalophila*, *I. andicola*, *I. araucaniana*, *I. boliviensis*, *I. bradei*, *I. brasiliensis*, *I. chubutiana*, *I. ekmanii*, *I. escondidensis*, *I. eshbaughii*, *I. fusco-marginata*, *I. gardneriana*, *I. herzogii*, *I. hieronymii*, *I. itaboensis*, *I. lechleri*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. pedersenii*, *I. ramboi*, *I. savatieri*, *I. sehnemii*, *I. smithii*, *I. spannagelli* e *I. weberi*. Se describieron especies nuevas: *I. araucaniana* (parte del complejo *I. savatieri*), *I. chubutiana* (parte del complejo *I. savatieri*) e *I. maxima* (se cita y describe por primera vez). *Isoetes pedersenii* fue válidamente publicada.

Se actualizó la distribución geográfica de los taxones, observándose que la mayor concentración y diversificación se halla en la región más septentrional que comprende el Norte de Argentina y sur de Brasil. Asimismo se identificó un grupo que crece en la región más austral conformado por *I. savatieri*, *I. araucaniana* e *I. chubutiana*.

El análisis morfológico permitió evidenciar que los caracteres vegetativos que mostraron variabilidad entre las especies son: longitud y ancho de los licofilos, presencia o ausencia de estomas, longitud y ancho del ala, morfología de la lígula, tamaño de esporangios y velo. Asimismo se pudo observar que gran parte de estos caracteres pueden variar con el grado de desarrollo de la planta y con el medio en que estas se desarrollan.

A través del estudio palinológico, se pudo evidenciar la variabilidad en la ornamentación tanto de megasporas como de microsporas. En las microsporas se reconocen tres patrones: equinado, rugulado y tuberculado. En las megasporas se reconocieron tres grupos de especies en base a la ornamentación principal: tuberculado, rugulado y reticulado. Asimismo se describe la variabilidad de la “zona”, ornamentación de base, banda sub-ecuatorial o “girdle” y la lesura en cuanto a forma en sección, altura, margen y ornamentación.

La ornamentación de las megasporas puede relacionarse con la distribución de las especies. Así se observa que, el patrón reticulado es el más común entre las especies, en tanto que el tuberculado se circunscribe a las especies de la zona más septentrional del Sur de Brasil (Sao Paulo, Goyaz).

Los estudios con microscopia electrónica de transmisión demostraron que, tanto microsporas como megasporas poseen una ultraestructura de las paredes constante a nivel genérico. En las megasporas se diferencian tres paredes: cubierta silíceo, exosporio y endosporio. En las microsporas se identificaron cuatro paredes: perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio. Se reconoció un espacio en forma de media luna (“gap”) entre exosporio y para-exosporio, con ubicación distal-ecuatorial y parte del área proximal.

Se detectaron elementos constitutivos de las paredes similares en ambos tipos de esporas: elementos estructurales del para-exosporio de microsporas, y los elementos estructurales del exosporio en megasporas. Se observó variabilidad en cuanto al número de estratos del perisporio en las microsporas y en la forma de los elementos constitutivos de la cubierta externa silíceo en las megasporas.

Se puede concluir que los caracteres palinológicos relacionados a la ornamentación y morfología general de las esporas son fundamentales en la sistemática del género, y que los caracteres morfológicos pueden contribuir a los palinológicos para la identificación de algunos taxones.

Se describen las especies, se ilustra la variabilidad palinológica, se aporta una clave de identificación de las especies y mapas de distribución.

La información obtenida en este estudio sobre la morfología de las esporas y la distribución geográfica se comparó con los datos de contribuciones previas sobre megasporas fósiles rescatadas de sedimentos del Cretácico de Patagonia asignados a Isoetales. Se encontró que existe una asombrosa similitud entre las megasporas fósiles y actuales de Argentina, ellas se pueden referir a la morfología general y a la

ultraestructura de la pared. Se pudo además extraer información interesante respecto a los fósiles en cuanto a su biología, ambiente y clima. La distribución geográfica de las Isoetales en el pasado y en el presente fue comparada para Argentina también.

La ampliación de los estudios en especies de otras regiones de América permitirá especular sobre la historia evolutiva del grupo y su distribución actual en este continente. Se pretende continuar con estudios de ultraestructura y desarrollo de las paredes esporales con el fin de aportar más información para evaluar la significatividad de esta variabilidad estructural relacionada con la sistemática del grupo y la adaptación de las plantas a diferentes ambientes. Todos estos datos resultarán de gran valor para aportar a futuros estudios filogenéticos en Lycophyta y en particular en *Isoetes*.

ABSTRACT

The family Isoetaceae is composed of only one genus *Isoetes* L., that together with *Selaginella* P. Beauv. (Selaginellaceae) constitute the group of the Lycophyta heterosporate. *Isoetes* L. is a genus widely distributed with circa 200 species, from which around 50 grow in America and approximately 35 are distributed in Southern North America.

The aim of this study is the study of the *Isoetes* L. species that grow in the Southern South America, to up date their diversity, to define their area of distribution, to make a detailed analysis of their plant general morphology and in particular their megaspores and microspores.

The study was performed with binocular stereoscope, light microscope and electron microscopes, scanning and transmission.

Twenty five species were determined of *Isoetes* in the Southern South America. They were: *Isoetes alcalophila*, *I. andicola*, *I. araucaniana*, *I. boliviensis*, *I. bradei*, *I. brasiliensis*, *I. chubutiana*, *I. ekmanii*, *I. escondidensis*, *I. eshbaughii*, *I. fuscomarginata*, *I. gardneriana*, *I. herzogii*, *I. hieronymii*, *I. itaboensis*, *I. lechleri*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. pedersenii*, *I. ramboi*, *I. savatieri*, *I. sehnemii*, *I. smithii*, *I. spannagelli* and *I. weberi*. New species were described as: *I. araucaniana* (part of the *I. savatieri* complex), *I. chubutiana* (part of the *I. savatieri* complex) and *I. maxima* (is cited and described for the first time). *Isoetes pedersenii* was published validated .

The geographic distribution of the taxa was up dated, it was noticed that the main concentration and diversification is the region more septentrional that includes the North of Argentina and South of Brazil. It was also identified a group that grows in the southern region formed of *I. savatieri*, *I. araucaniana* and *I. chubutiana*.

The morphological analysis made evident the vegetative characteristics that showed variability in these species were: length and width of the lycophylls, presence or absence of stomata, length and width of the alae, ligule morphology, sporangia size and velum. Likewise it was observed that the main part of these characteristics can vary with the degree of plant development and with the environment were they develop.

Through the palynological study, it was realized the variability in megaspore and microspore. Thus, in microspores were recognized three patterns of ornamentation, they were: echinate, rugulate and tuberculate. In the megaspores were recognized three

groups of species based in their main ornamentation, they were: tuberculate, rugulate and reticulate.

It was described also the of the characteristics variability of the zone like, its basal ornamentation, as well as the sub-equatorial zone or “girdle” and the laesurae like height, margin, ornamentation and its shape in section.

The megaspore ornamentation could be related with the species distribution. Thus, it was realized that the megaspores with a reticulated pattern is the commonest in these species meanwhile the tuberculate pattern is circumscribed to the species distributed in the northern region of Southern Brazil (Sao Paulo, Goyaz).

The studies were performed with transmission electron microscopy and shown that, the microspores like the megaspores have a stable wall ultrastructure at generic level. Thus, in the megaspore wall were differentiated three layers: Silica cover, exospore and endospore. In the microspore wall there were recognized four layers: perispore, para-exospore, exospore and endospore. When the microspores are in polar section, a space with a shape of half moon (“gap”) between the exospore and the para-exospore, with a distal –equatorial location and it also includes part of the proximal area.

Similar wall structural elements were recognized in both kinds of spores: the structural elements of the para-exospore of microspores, and structural elements of the exospore in megaspores. There was also observed variability respect to the number of strata within the perispore in microspores and, in megaspores it was noticed variations in the shape of the structural components of the outer silica cover.

It can be concluded that the palynological characteristics related to ornamentation and general spore morphology are basic for the systematics of the genus, and the morphological characteristics can contribute to the palynological characteristics for the determination of some taxa.

The species are described, the palynological variability was illustrated and a key is given for species determination as well as the maps of distribution at species level.

The information obtained in this study about spore morphology and Geographical distribution was compared with the data of previous contributions about fossil megaspores rescued from sediments from sediments of the early Cretaceous of Patagonia assigned to Isoetales. It was found that a striking similitude exists between the fossil and extant megaspores of Argentina, they are referred to, the general morphology and wall ultrastructure. Interesting information was extracted also in reference to the fossils, their biology, environment and climate. The geographical

distribution of the Isoetales in the past as well as in the present was compared for Argentina also.

The extension of the studies including species of other regions of America will let us to make speculations about the evolutionary history of the group and its actual distribution in this continent. Next steps will include studies of ultrastructure and spore wall development with the aim to provide more information to evaluate the meaning of the structural variability and its relation with the systematics of the group and the adaptation of the plants to different environments. All these data would be valuable for their use in future phylogenetic studies in Lycophyta and in particular in *Isoetes*.

1. INTRODUCCIÓN

1. 1. PRESENTACIÓN DEL TEMA Y ÁREA DE ESTUDIO

La familia Isoetaceae tiene un único género *Isoetes* L., que junto con *Selaginella* P. Beauv. (Selaginellaceae) constituyen el grupo de las Lycophyta heterosporadas.

Las Isoetaceae son plantas acuáticas, palustres o terrestres, que crecen en climas templados o cálidos, entre el nivel del mar y los 4000 m sm.

Isoetes L. es un género ampliamente distribuido con 200 o mas especies, de las cuales alrededor de 50 o 60 crecen en América y aproximadamente 35 tienen distribución al sur de los Estados Unidos.

Estas plantas están constituidas por un rizoma erecto, bi a trilobulado, que lleva raíces en su parte inferior, ramificadas dicotómicamente y en su parte superior los licofilos con filotaxis helicoidal, lineares. Se observan cuatro canales aeríferos longitudinales que son característicos de estos licofilos. Los esporangios, uno por licofilo, son tabicados, se hallan inmersos en la base y cara adaxial de los esporofilos, cubiertos totalmente o en parte por un velo delgado y con una lígula diminuta. Los megasporangios producen megasporas triletas, y los microsporangios, microsporas monoletas.

Las especies de *Isoetes* se distinguen por su adaptación al medio acuático o palustre y por la presencia de heterosporía, caracteres que son considerados derivados dentro de los helechos.

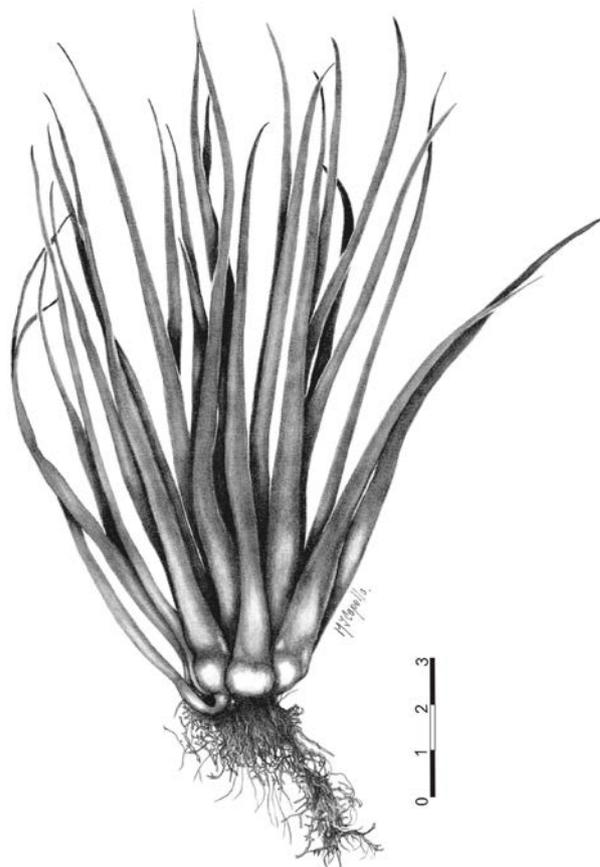
Los hábitats acuáticos o palustres, donde crecen estas licofitas, son en general áreas fácilmente perturbadas, poniendo en peligro la subsistencia de las especies. Así se registran para el PlanEar (<http://www.lista-planear.org>, Lista Roja de Plantas de Argentina) y de acuerdo a su grado de amenaza, tres especies de *Isoetes* en categoría 5 y dos especies en categoría 4.

Las Lycophyta, que se caracterizan por poseer licofilos (hojas con meristema intercalar), representan solo el 1% de la diversidad de las plantas vasculares. Comprenden tres linajes: homosporados (*Huperzia*), Isoetales y Selaginellales. Cada uno de ellos ha sido tema de numerosos estudios filogenéticos (Ranker & Haufler, 2008).

A pesar de su probable origen en el Paleozoico, una amplia distribución y diversas adaptaciones ecológicas, *Isoetes* muestra una morfología altamente conservadora. Esta característica dificulta la delimitación de especies, la identificación

de las relaciones entre especies, determinar el origen de los híbridos, etc. Estas dificultades taxonómicas están representadas por homoplasias y especiación por alopoliploidía. Debido a estos problemas, *Isoetes* es ideal para el uso de fuentes de datos adicionales, como las secuencias de ADN (Hoot & Taylor, 2001).

Las cuatro cámaras internas de los licofilos de todas las especies indican que el *Isoetes* primitivo fue acuático. En la separación de Gondwana, los ancestros de los taxa modernos aparentemente pasaron por un período de “terrestrialización” la que fue acompañada por el desarrollo de nuevas características morfológicas, como los filopodios escleróticos. Luego de la terrestrialización, numerosos linajes se vuelven secundariamente acuáticos, y en algunos casos, regresaron al hábitat terrestre. Como resultado de esto, *Isoetes* ocupa actualmente, gran variedad de nichos, desde enteramente acuáticos a enteramente terrestres. Muchas de las especies terrestres, encontradas como poblaciones diploides aisladas, parecen ser el resultado de una especiación gradual vía aislamiento y divergencia genética. Algunas especies acuáticas, frecuentemente están constituidas por una mezcla de poblaciones conteniendo taxa de distintas ploidías, que parecen haberse desarrollado abruptamente vía hibridación interespecífica y duplicación cromosómica (Taylor & Hickey, 1992).



Isoetes savatieri Fr.

La evolución de las Isoetales va desde el Devónico Tardío hasta el *Isoetes* actual. Recientemente se ha reconocido que plantas como *Protostigmaria* Jennings, *Chaloneria* Pigg & Rothwell y *Cormophyton* Pigg & Taylor, establecen la presencia de formas isoetales en el Paleozoico. Durante el Mesozoico estas formas isoetales fueron muy variadas y de amplia distribución. Incluía plantas leñosas como *Pleuromeia* y una forma mas pequeña (*Isoetites* Munster) muy similar al actual *Isoetes*. Durante el Cretácico y Terciario formas similares a *Isoetes* también tuvieron una amplia distribución. Las tendencias evolutivas fueron: reducción de la elongación axial, cambio desde microsporas triletas a monoletes, desarrollo de esporangio hundido con velum y desarrollo de lígula con glosopodio.

El área de estudio, Cono Sur de América del Sur, comprende la totalidad de Argentina, Chile y Uruguay, Brasil austral (Estados de Goyaz, Río Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná y Sao Paulo), parte de Paraguay y sur de Bolivia (de la Sota, 1973).

De acuerdo a la revisión bibliográfica realizada crecerían en el área de estudio alrededor de 22 especies (Pastore, 1936; Fuchs-Eckert, 1982; Zuloaga & Morrone, 1996; Zuloaga et al., 2008).

1. 2. ANTECEDENTES

- **Referencias sobre la sistemática y diversidad de especies de *Isoetes* en el área de estudio**

La primera clasificación de *Isoetes* fue realizada por Braun (1864), basándose en las preferencias de hábitat y las variaciones en la morfología foliar. Luego de los trabajos de Baker (1880) y Motelay & Vendryes (1882), el único tratamiento sistemático del género a nivel mundial fue el publicado por Pfeiffer en 1922, quien propuso un sistema de clasificación basado en la ornamentación de las megasporas. Esta revisión fue complementada por los estudios de las especies sudamericanas de Weber (1922) y de Pastore (1936) de las especies que crecen en Argentina. El próximo trabajo de importancia sobre las especies de Sudamérica fue publicado por Fuchs-Eckert (1982) quien reconoció 75 especies. Por su parte, Hickey (1985) determina 47 especies que crecen en Sudamérica, número que se ha incrementado considerablemente según Hickey (1994) y Small & Hickey (2001).

Dentro del área de estudio, *Isoetes* L. ha sido estudiado en algunos tratamientos florísticos, como Pastore (1936) donde se describen las especies que crecen en Argentina. Luego en Capurro (1940, 1961) y Cabrera & Zardini (1993) citan a *Isoetes ekmanii* para la provincia de Buenos Aires e Isla Martín García.

Halloy (1979), describe dos nuevas especies de alta montaña para Tucumán, Argentina.

En el Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina (Zuloaga & Morrone, 1996), se citan siete especies y en el Catálogo de Plantas vasculares del Cono Sur se citan 16 especies (Zuloaga et al. 2008).

De la Sota, Jankowski & Ponce (1996) reafirman que la única especie que crece en la Isla Martín García, Buenos Aires, es *Isoetes ekmanii*.

Dentro del área patagónica (de la Sota et al., 1998; Moore, 1983) se describe una sola especie: *Isoetes savatieri*, al igual que para la región austral de Argentina y Chile (Looser, 1939,1961).

Para el Paraguay (Hassler, 1909, 1928) se cita a *Isoetes gardneriana* A.Br. Para la Flora de Uruguay, Legrand y Lombardo (1958), registraron a *I. ekmanii* y a *I. weberi*. Para Bolivia y Perú se cuenta con el trabajo de Tryon & Stolze (1994) quienes citan a *I. panamensis*, *I. andicola*, *I. lechleri* e *I. boliviensis*.

En la Flora Ilustrada Catarinense, Fuchs-Eckert (1986) incluyen la descripción de *I. brasiliensis*, *I. fusco-marginata*, *I. ramboi*, *I. sehnemii*, *I. smithii* e *I. spannagelli*, especies que crecen en el sur de Brasil.

Marticorena et al. (1995) hacen referencia a la presencia de dos especies *I. hieronymii* e *I. savatieri* en Chile.

- Referencias de estudios palinológicos en *Isoetes*

Las esporas de *Isoetes savatieri* fueron incluidas en los estudios con microscopio óptico y microscopio electrónico de barrido (MEB) realizados por Morbelli (1980), Hickey (1985, 1986), Hickey et al. (2003) y Macluf et al. (2003).

Tryon & Lugardon (1991) ilustraron con MEB y microscopio electrónico de transmisión (MET) las esporas de las siguientes especies: *I. echinospora*, *I. cubana*, *I. clavata*, *I. jamaicensis*, *I. mexicana*, *I. andina*, *I. stevensii*, *I. capensis*, *I. setaceum*, *I. durieui*, *I. andicola*, *I. tuckermanii*, *I. bolanderi*, *I. storkii*, *I. ovata* e *I. azorica*.

Musselman (2003), estudió con MEB las microsporas de 52 especies que crecen en Norteamérica, Sudamérica, Europa, África, Asia y Australasia. Distinguió macro y micro-ornamentación y relacionó los tamaños de las microsporas con el nivel de ploidia.

Cox & Hickey (1984), Kott & Britton (1983), Hickey (1984), Luebke & Budke (2003) y Troia (2001), analizaron la relación de tamaño de mega y microsporas con los niveles de ploidía y el hábitat donde crecían las especies. En 1992, Taylor estudió los cambios ultraestructurales en la esporodermis de megasporas de *I. melanopoda* en los estadios tempranos del desarrollo y los comparó con estudios previos en *Selaginella*. Al año siguiente estudió la correlación entre las preferencias de hábitat y la ultraestructura de la pared de megasporas de 6 especies de *Isoetes*.

Los primeros estudios con Microscopía Electrónica de Transmisión en *Isoetes* son los realizados por Pettitt (1966) quien estudió las microsporas de *I. echinospora*. Luego los trabajos de Lugardon enriquecieron las observaciones ultraestructurales. Así (Lugardon, 1973) comparó secciones de microsporas de *I. brochoni*, *I. durieui*, *I. setaceum* e *I. echinospora*. Mas tarde, Lugardon (1975) consideró a las paredes de las microsporas compuestas de dos capas: perisporio y para-exosporio, diferenciadas por su naturaleza y ultraestructura. Asimismo (Lugardon, 1976) describió el exosporio de *I. durieui* y *I. setaceum*.

Prada Moral et al (1978) estudiaron la organización de las paredes de las microsporas con microscopía de transmisión en *I. asturicense* e *I. velata* que crecen en España.

Tryon & Lugardon (1991), estudiaron al MET secciones de megasporas y microsporas de *I. echinospora*, *I. durieui*, *I. setaceum* y *I. andicola*. Describieron la esporodermis de las megasporas constituida de una cubierta silíceas, exosporio con dos capas, una externa lacunosa y otra interna menos compleja, y el endosporio celulósico y estratificado. Taylor (1992, 1993) estudió la ultraestructura de la pared de megasporas de *I. velata*, *I. durieui*, *I. echinospora*, *I. lacustris*, *I. flaccida* e *I. riparia*.

Uehara et al. (1991) estudió la microsporogénesis de *I. japonica* para clarificar, mediante microscopía electrónica de transmisión, el desarrollo de la esporodermis en las microsporas.

En 1992, Srivastava et al., describieron las megasporas de *I. dixitei* con microscopio óptico y MEB. Posteriormente, Srivastava et al. (1996) estudiaron con microscopio óptico y MEB las microsporas de *I. coromandelina*. En 2001, Srivastava et

al. estudiaron con MEB las esporas de *I. dixitei*, *I. sahyadriensis* e *I. panchganiensis*, especies endémicas de India.

Britton & Brunton (1996) analizaron con MEB la morfología de las esporas y la citología de *I. azorica* y determinaron su afinidad con especies de Norteamérica.

1. 3. HIPÓTESIS

- Los caracteres morfológicos vegetativos son considerados diagnósticos dentro de las Isoetaceae.
- Las características de megasporas y microsporas permiten diferenciar las especies de *Isoetes* del Cono Sur de América.
- Las características ultraestructurales de las paredes permiten conocer sobre el origen y desarrollo de las mismas.
- Se reconocen distintas morfologías en las esporas en los diferentes ambientes en los que crecen estas plantas.

1. 4. OBJETIVOS

El objetivo de esta investigación es el estudio de las especies de *Isoetes* L. que crecen en el Cono Sur de América del Sur.

Se plantea:

- ❖ Actualizar la diversidad de especies que crecen en la región.
- ❖ Definir el área de distribución de las mismas.
- ❖ Efectuar el análisis de la morfología general de las plantas, con especial referencia a los caracteres diagnósticos.
- ❖ Efectuar el análisis de la morfología de megasporas y microsporas así como la escultura, estructura y ultraestructura de sus paredes.
- ❖ Analizar la significatividad de los caracteres palinológicos y morfológicos en la sistemática del género.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. OBTENCIÓN Y DETERMINACIÓN DE LOS EJEMPLARES ESTUDIADOS

El estudio se realizó con material de herbario y fresco colectado en el campo. Los herbarios consultados son indicados con las iniciales correspondientes a las usadas por Holmgren et al. (1990):

BA, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia

CTES, Instituto de Botánica del Nordeste

CORD, Herbario Universidad Nacional de Córdoba

G, Conservatoire et Jardín Botaniques de la Ville de Geneve

GH, Harvard University

ICN, Herbario Departamento de Botánica da UFRGS

LIL, Instituto-Fundación “Miguel Lillo”

LP, Museo de La Plata

MIL, Milwaukee Public Museum

PACA, Herbario Anchieta, Instituto Anchietano de Pesquisas

S, Swedish Museum of Natural History

SGO, Museo Nacional de Historia Natural

SI, Instituto de Botánica Darwinion

SP, Instituto de Botánica

US, Smithsonian Institution

FUNDACIÓN ZOOBOTÁNICA, Fundación Zoobotánica do Río Grande do Sul

Se realizaron las siguientes salidas de campo para coleccionar material y ubicar e identificar nuevas poblaciones:

- Isla Martín García, provincia de Buenos Aires, Argentina, período del 18 al 21 de noviembre de 1999.
- Misiones, Corrientes y Neuquén, Argentina (marzo 2001). En colaboración con especialistas en *Isoetes* (Lycophyta), Dr. R. James Hickey (Miami University, USA) y Dr. W. Carl Taylor (Milwaukee Public Museum, USA).
- Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, en colaboración con el Lic. Esteban Meza Torres y el Lic. Nicolás Loizaga (Instituto de

Botánica del Nordeste- IBONE). Período del 2 al 9 de enero de 2006.

- Corrientes y Misiones, en colaboración con el Dr. Gonzalo Marquez (UNLP) y el Lic. Esteban Meza Torres (IBONE). Período del 20 al 30 de abril de 2007.
- Isla Martín García, provincia de Bs. As., en colaboración con el Dr. Gonzalo Marquez. Período del 17 al 20 de noviembre de 2007.
- San Luis, Catamarca, Córdoba, Tucumán, Salta y Jujuy, en colaboración con el Dr. Diego Gutierrez (UNLP), Lic. Gonzalo Marquez (UNLP) y el Lic. Esteban Meza Torres (IBONE). Período del 5 al 24 de abril de 2008.
- Corrientes, en colaboración con la Dra. Carmen Prada, Dra. Esther Fuertes (Universidad Complutense, Madrid, España) y el Lic. Esteban Meza Torres (IBONE). Período del 6 al 12 de setiembre de 2008.
- Patagonia argentina y sur de Chile, en colaboración con los licenciados Esteban Meza Torres, Walter Medina y Laura Chalup (IBONE). Período del 6 de enero al 8 de febrero de 2009.
- Misiones, en colaboración con la Lic. Agustina Yañez (UNLP). Período del 9 al 16 de diciembre de 2010.

Se visitaron además, para la consulta de material los siguientes herbarios de Instituciones extranjeras:

- Herbario Anchieta (PACA), Instituto Anchietano de Pesquisas, Sao Leopoldo, Río Grande do Sul, Brasil, en el período del 18 al 22 de julio de 2005.
- Herbarios MVM, MVFQ y MVFA, Montevideo, Uruguay, en el período del 27 al 29 de julio de 2008.

Una parte del material colectado en el campo se conservó de acuerdo a diferentes técnicas de fijación para estudios morfológicos y palinológicos y otra parte fue herborizada e incorporada al herbario LP.

Para la determinación de los taxones se siguió el método tipológico, consultándose los ejemplares tipo correspondientes y las diagnosis originales.

2. 2. TRATAMIENTO DEL MATERIAL PARA EL ESTUDIO MORFOLÓGICO

- *Cortes con micrótopo rotativo*

El material correspondiente a raíces, rizomas y licofilos fue fijado e incluido para su posterior corte con micrótopo, según la siguiente metodología:

Como fijador se utilizó la mezcla FAA: formaldehído, alcohol etílico (96°) y ácido acético en la siguiente proporción: para 1 litro de solución: 100 ml formaldehído, 500 ml de alcohol 96°, 350 ml de agua destilada y 50 ml de ácido acético.

Para la deshidratación, el material fue transferido por una serie de alcoholes de graduación creciente hasta alcohol absoluto (80°, 96°, 100°). Luego se lo colocó en mezclas de proporciones crecientes de alcohol 100% y xilol puro para lograr la clarificación. La inclusión debe ser gradual por lo que en primer término se utilizó parafina (“Paramat”), xilol en proporción 1: 3 en estufa (60°, 24 horas) y luego se hicieron dos cambios en parafina pura en las mismas condiciones.

Se armaron los tacos de parafina y se cortaron con micrótopo rotativo. Para desparafinar se sumergieron los cortes en xilol aproximadamente 24 horas. Los cortes fueron teñidos con safranina/fast green. Finalmente se utilizó DPX Mountant Fluka (100) como medio de montaje.

- *Diafanizado*

La técnica de diafanizado se utilizó para el estudio de los licofilos y la determinación de presencia o ausencia de estomas. Se siguieron los siguientes pasos:

- trozos de licofilos de 5cm aproximadamente en NaOH al 10% en caliente durante 5 minutos.
- Se lavó con agua y se traspasó a una cápsula con hipoclorito de sodio diluido.
- Se lavó con agua y se coloreó con safranina al 1 % en agua
- Medio de montaje: agua-glicerina.

2. 3. TRATAMIENTO DEL MATERIAL PARA EL ESTUDIO PALINOLÓGICO

El análisis de las esporas fue realizado con Binocular Estereoscópico, microscopía óptica (MO) y electrónica de barrido (MEB) y de transmisión (MET).

Para el estudio con MO, el material fue montado en gelatina-glicerina sin tratamiento químico previo.

Para los estudios con MEB, las esporas se lavaron en agua destilada y se ubicaron en papel de filtro para su secado. En algunos casos fueron conservadas en ácido acético glacial para su posterior estudio. Con la ayuda de un pincel humedecido, se las monta en porta especímenes de bronce sobre cinta bifaz o una delgada capa de pegamento. En un diagrama se ubican las esporas enumeradas con el objeto de determinar su posición durante la sesión de MEB. Se selecciona una espora como referente y se identifica el porta espécimen.

Las observaciones se realizaron en los microscopios JEOL, JSM T100 y JEOL, JSM-636 OLV del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).

Algunas de las especies fueron además, estudiadas al Microscopio Electrónico de Transmisión. Las especies seleccionadas fueron consideradas como representativas de la diversidad encontrada en estudios previos con MEB. Se analizaron las esporas de: *I. escondidensis*, *I. gardneriana*, *I. herzogii*, *I. pedersenii*, *I. savatieri* e *I. sehnemii*.

Para los estudios con MET, las esporas correspondientes a *material fresco* colectado en el campo, se fijaron según los siguientes métodos:

Método I

El material es tratado con glutaraldehído (GA) al 1% con 0.01% de rojo de rutenio (RR) en 0.1 N de buffer de fosfato (pH 7.4, 20 °C, 24hs). Luego se realizan dos lavados de 15 minutos cada uno en 0.01% de RR en 0.1 M de buffer de fosfato. El material es transferido luego a una mezcla de 0.01% de RR y tetróxido de osmio 1% en solución acuosa durante una hora.

El glutaraldehído se usa como primer fijador porque reacciona rápidamente con las proteínas y preserva la continuidad de las membranas. La posfijación con osmio es importante porque reacciona con los lípidos que no son fijados por el GA.

Método II

El material se trató con paraformaldehído al 2% con alcian blue (AB) al 1% en buffer de fosfato hasta alcanzar el pH deseado (pH 7.4, 20°C, 24hs). Después se realizó un lavado en AB 1% en buffer de fosfato, y se transfirió el material a una mezcla de AB al 1% y tetróxido de osmio 1% en solución acuosa durante una hora.

El paraformaldehído reacciona con proteínas, penetra rápidamente y se pueden tratar bloques de material de mayor tamaño.

Método III

El material se trató únicamente con tetróxido de osmio (O_4O_8) al 1% durante 2 horas. Luego de una hora, la mezcla de osmio y colorante se decantó hasta 0.1ml y se inició la deshidratación con acetona de menor graduación hasta llegar al último líquido deshidratante que es el puro. Se hace con pipeta Pasteur, cuidando que el volumen de la solución siempre sea mayor, por lo menos diez veces al del material. Se trabaja a temperatura ambiente. Se agregó una gota de acetona 30% a la mezcla de tetróxido de osmio y colorante aproximadamente cada 3 minutos, hasta que la mezcla se equilibre con la acetona. Cuando la mezcla decantó se reemplazó por acetona 30%. Este procedimiento se repitió con acetona 50%, 80% y 100%, se decantó la acetona y se reemplazó tres veces cada 30 minutos con acetona seca.

Terminada la deshidratación, se procede a la infiltración o inclusión en mezcla de resina epoxi Spurr, de dureza normal.

El procedimiento usado para la infiltración de la resina fue el siguiente:

Acetona/Spurr: 2/1, 1/1, 1/2.

Se dejó en Spurr puro toda la noche y al día siguiente se cambió dos veces por resina pura. Finalmente fue volcado en cápsulas y moldes de plástico flexible y colocado en una estufa al vacío a 60° durante 24 horas para endurecer la resina.

Para estudios al MET del material de herbario se siguió la técnica de Rowley & Nilsson (1972). Para la hidratación se utilizó buffer de fosfato y alcian blue (AB), luego se fijó con glutaraldehído + 1% AB en buffer de fosfato y posfijado con 1% de tetróxido de osmio en agua, mas 1% AB. El material se lava con buffer de fosfato con AB y luego las esporas son deshidratadas en una serie de acetona e incluidas en Spurr de tipo blando.

Los cortes semifinos de microsporas y megasporas fueron teñidos con azul de toluidina y observados con MO. En cuanto a los cortes ultrafinos fueron teñidos con 1% de acetato de uranilo durante 15 minutos, seguido de citrato de plomo durante 3 minutos. Estos cortes pueden recuperarse para observarlos con MEB mediante la extracción o remoción de la resina con metóxido de sodio en metanol.

Las muestras fueron examinadas con un microscopio EM 109- Turbo 109 Zeiss del Laboratorio Nacional de Investigación y Servicios (LANAIS/CONICET) de la Facultad de Ciencias Médicas (Universidad Nacional de Buenos Aires).

- Dimensiones calculadas:

Las dimensiones fueron estimadas en 25 esporas por espécimen y los valores máximos y mínimos fueron expresados en micrómetros (μm).

Se calcularon diámetro ecuatorial (DE) y diámetro polar (DP) de las esporas. Altura de la expansión supralesural; ancho y altura de la proyección ecuatorial; altura, ancho y diámetro de la base de los elementos esculturales. Ancho y altura de la “zona” de las megasporas. Longitud, altura y ancho de las lesuras.

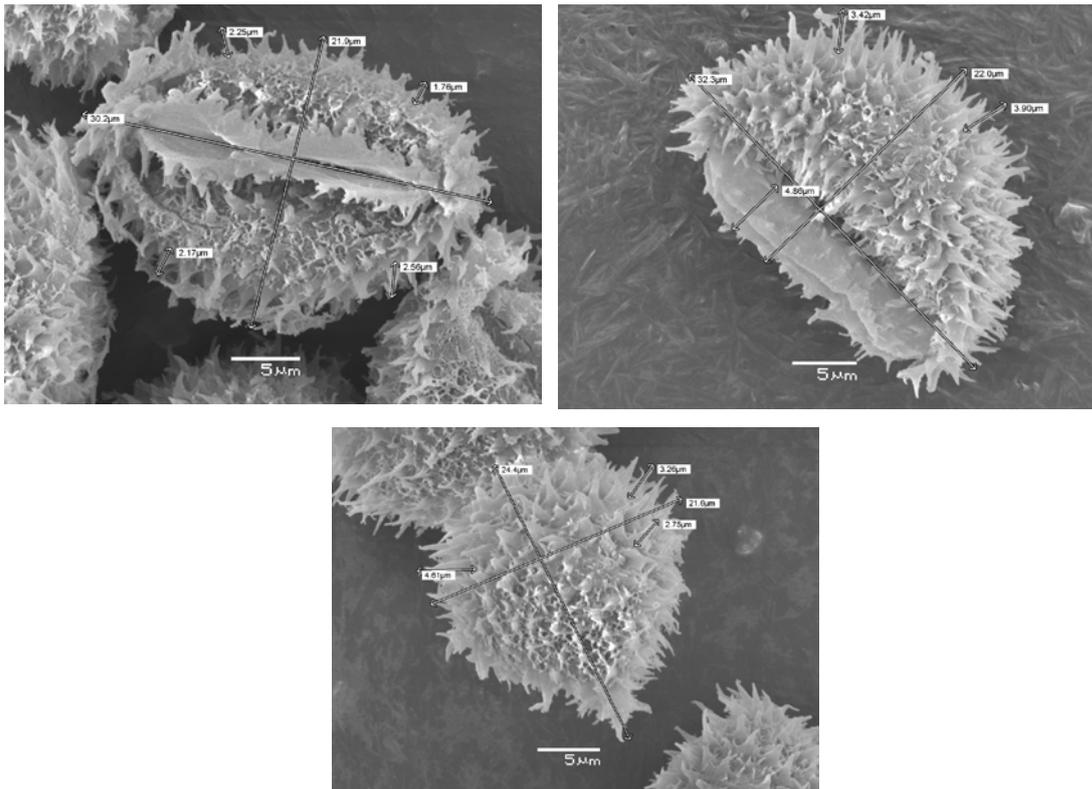
El espesor de perisporio, exosporio y endosporio, y las dimensiones de los componentes estructurales de la esporodermis, tomadas en observaciones al MET, se expresan en μm y nm.

- Cálculo del número de esporas por esporangio

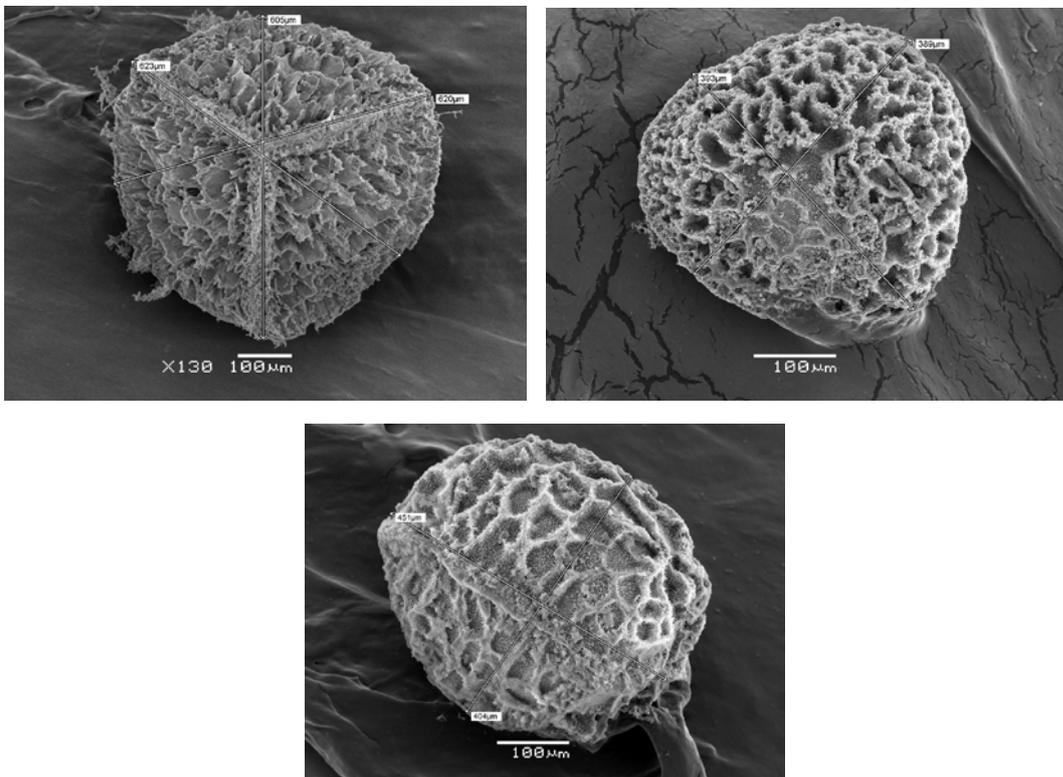
La cantidad de esporas por esporangio se estimó con un hematocitómetro. La fórmula utilizada es la siguiente:

$$N (\text{esporas de la muestra}) = \frac{n (\text{esporas contadas}) \times 1 \text{ml (vol. Muestra)}}{0.009 \text{ ml (vol. cámara)}}$$

ESTIMACIÓN DE MEDIDAS EN MICROSPORAS



ESTIMACIÓN DE MEDIDAS EN MEGASPORAS



2.4. ILUSTRACIONES

Las ilustraciones se realizaron en base a fotografías obtenidas con los distintos medios de observación utilizados. Las imágenes con microscopía óptica se obtuvieron con una cámara digital Nikon Coolpix S10 en microscopio Nikon E-2000.

Las imágenes al microscopio electrónico de barrido se obtuvieron digitalmente con el equipo fotográfico del microscopio JEOL JSM-6360LV del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Las imágenes del microscopio electrónico de transmisión se obtuvieron con la cámara de 35 mm incluida en los microscopios Zeiss EM 109-Turbo y Zeiss EM10 C del Laboratorio Nacional de Investigación y Servicios (LANAIS/CONICET) de la Facultad de Medicina, Universidad Nacional de Buenos Aires. Se utilizó película positiva Kodalith y Kodak 5302.

Se realizaron dibujos de plantas enteras y detalles de órganos y estructuras características.

Las láminas se elaboraron utilizando el programa Corel Draw 12.

2.5. TERMINOLOGÍA

Terminología utilizada en las descripciones de las plantas:

Ala: porción marginal delgada del licofilo, que puede extenderse total o parcialmente a lo largo de todo el margen.

Almohadilla o “cushion”: también denominado glosopodio, corresponde a la región central engrosada de la lígula.

Filopodios: expansiones foliares vestigiales formadas por las bases foliares persistentes.

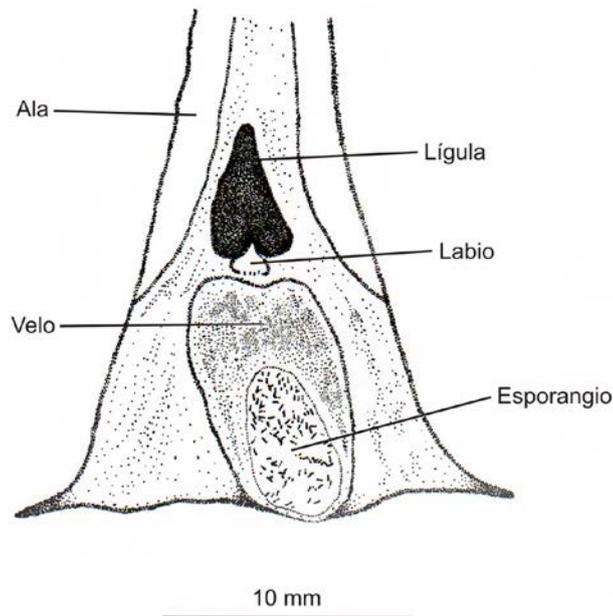
Licofilo: expansión laminar uninervia, con xilema exarco, que no produce laguna foliar y carece de meristema apical foliar y de meristema marginal, con o sin estomas.

Lígula: estructura laminar reducida de forma triangular, ovalada a deltada, que se origina en una depresión en la cara adaxial de la base del microfilo; por encima del esporangio, cuando está presente.

Labio: estructura laminar reducida, evidente o inconspicuo, persistente o no, ubicada entre la base de la lígula y el esporangio.

Subula: ápice del licofilo, puede tener distintas morfologías: *terete*, cilíndrico y elongado; *triquetre*, triangular en sección y con los lados generalmente cóncavos.

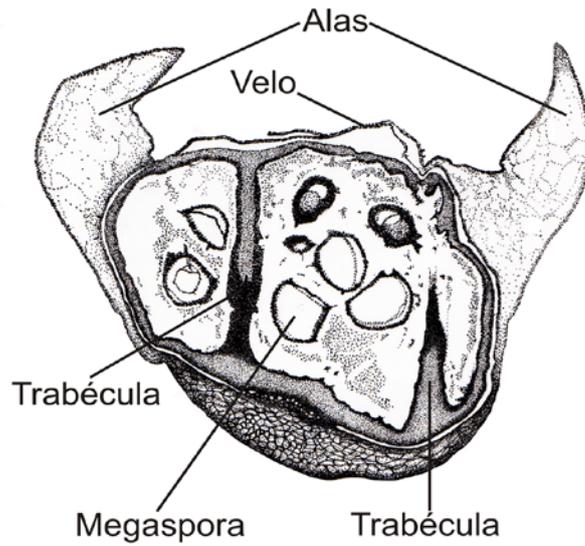
Velo: membrana que protege parcial o totalmente al esporangio (= indusio).



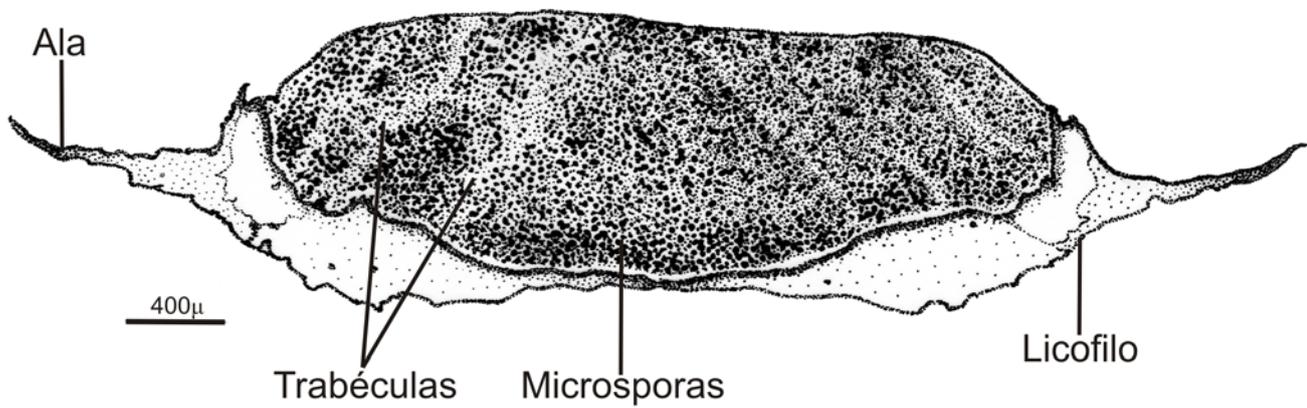
Porción basal del licofilo

ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS

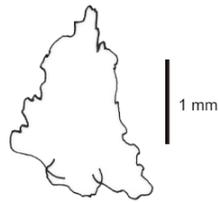
Megasporangio



Microsporangio



Tipos Morfológicos de Lígulas



Isöetes eshbaughii



Isöetes herzogii



Isöetes araucaniana

DELTADA



Isöetes smithii



Isöetes fusco-marginata

CORDADA

OVALADA



Isöetes ekmanii

TRIANGULAR



Isöetes hieronymii

TRIANGULAR ELONGADA

Terminología utilizada en descripciones palinológicas:

Banda sub-ecuatorial o girdle: banda ubicada en la cara distal, adyacente a la zona, con ornamentación que puede ser igual o distinta al resto de la espora (foto 1) (Tryon y Lugardon, 1991; Taylor et al., 1993; Macluf et al., 2003).

Expansión supra-lesural: proyección en la cara proximal de las microsporas, que forma un espacio o vestíbulo de altura variable (foto 2) (Macluf et al., 2006a).

Lesura: abertura proximal de una espora (Erdtman, 1946).

Megaspora: Tipo de espora que al germinar origina un gametofito femenino solamente. En el caso de esporas pertenecientes a taxa fósiles, donde no pueden seguirse las etapas del desarrollo se determinan arbitrariamente como megasporas aquéllas que superan los 200 μm en su eje mayor (foto 1).

Microspora: Tipo de esporas que al germinar originan solamente gametofitos masculinos (foto 2).

Monolete: esporas con una lesura simple (Erdtman, 1943; Punt et al. 2007).

Proyección ecuatorial: proyección en el área ecuatorial de las microsporas, con aspecto redondeado o en forma de cresta (foto 2) (Macluf et al., 2006a).

Trilete: esporas con tres lesuras o lesura trirradiada (Erdtman, 1943; Punt et al 2007).

Zona: en las megasporas, arista, cingulum, collar, engrosamiento ecuatorial, anillo (foto 1) (Kremp, 1965). Este término también es usado para esporas fósiles (Punt et al 2007).

Perisporio: pared externa al exosporio, originada del tapete, resistente a la acetólisis y que puede formar gran parte de la esporodermis (Tryon y Lugardon, 1991).

Exosporio: pared de la esporodermis, de esporopolenina, formada a partir del tapete, con desarrollo centrífugo (Tryon y Lugardon, 1991).

Endosporio: pared celulósica formada entre la membrana plasmática y el exosporio (Tryon y Lugardon, 1991).

Para-exosporio: pared externa al exosporio, constituida por material similar al exosporio, pero que se desarrolla antes que el exosporio. Se presenta en microsporas de *Isoetes* y algunas de *Selaginella* (Tryon y Lugardon, 1991).

Zonas pluriestratificadas: áreas laminares en el exosporio de microsporas, adyacentes a la abertura (Tryon y Lugardon, 1991). Formadas por elementos superpuestos, orientados tangencial y paralelamente al eje mayor de la espora (Macluf et al. 2006b).

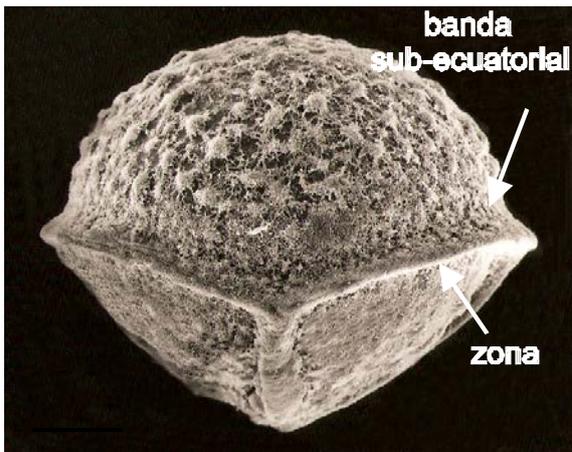


Foto 1. Megaspora.

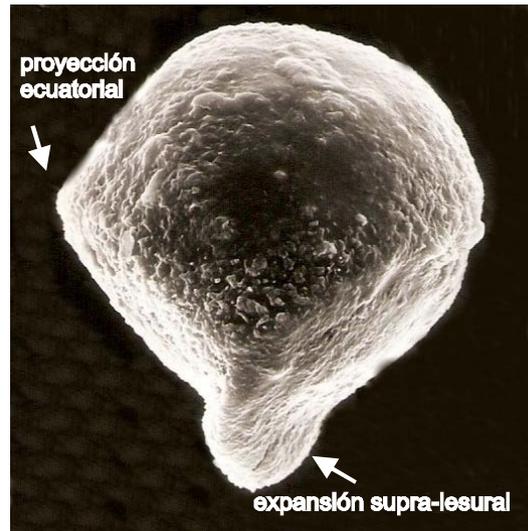


Foto 2. Microspora.

Términos de ornamentación

Baculada: báculas de 1-1.5 mas largas que anchas, cilíndricas y con ápice redondeado (Lellinger, 2002).

Brocha: consiste de un lumen de un retículo más la mitad del muro contiguo el cual separa el lumen particular de otros lúmenes (Erdtman, 1954).

Heterobrochado: con brocha de diferentes tamaños (Erdtman, 1952).

Homobrochado: con brocha del mismo tamaño (Erdtman, 1952).

Clavada: clavav más altas que anchas y con el ápice romo más ensanchado (Lellinger, 2002).

Equinada: equinas cónicas, mas anchas en la base y con ápice agudo (Lellinger, 2002).

Equinulada: equinas de ápice mas o menos agudo y base estrecha (Kremp, 1968).

Reticulada: muros que se anastomosan libremente y forman areolas o lúmenes (Lellinger, 2002).

Rugulada: muros anchos, redondeados, que no se anastomosan (Lellinger, 2002).

Verrucosa: verrugas entre 1 y 1.5 veces mas largas que anchas, con el ápice redondeado (Lellinger, 2002).

Tuberculada: tubérculos entre 1 y 1.5 veces mas largas que anchas y con un ápice obtuso o redondeado, raramente truncado (Lellinger, 2002).

2.6 MATERIAL ESTUDIADO

1) *I. alcalophila*. ARGENTINA. Tucumán, Tafí, Laguna Nostra, Huaca Huasi, Cumbres Calchaquies, Halloy 171 (LIL); Idem, Laguna de la Manga, LIL 22096; Idem, Laguna Muerta, Halloy s/n (GH). Catamarca, Andalgalá, Quebrada de los Cazadores, Filipovich s/n (LIL).

2) *I. andicola*. PERU. Lima, Huarochiri, Saunders 1154 (GH). Junín, Tarma, Lago Junín, Hutchinson, Kenneth, Wright & Straw 5890 (US); Puno, Carabaya, Vargas 7128 (US); Junín, Karrfalt s/n (GH). BOLIVIA. La Paz, Saavedra, Feuerer 5948 (GH).

3) *I. araucariana*. Chile: Nahuelbuta National Park, near Agua Caliente, ca. 42km from Angol. Jan 22 (1), 1975. Leg. M. Nishida, M. Ono, T. Hashimoto and N. Ohga 750003 (SGO 694471).

4) *I. boliviensis*. PERÚ. Huamachuco, Hutchison, Wright & Straw 6143 (US); Lima, Huarochiri, Hutchison, Wright & Straw 6081 (US); Tarata, Cano, Young & Refulio 8440 (US). BOLIVIA. La Paz, Omasuyos, Hickey & Eshbaugh 753 (GH).

5) *I. bradei*. BRASIL. San Pablo, Santos, Brade 8119 (S); Idem, Brade 7946 (SP).

6) *I. brasiliensis*. BRASIL. Sao Leopoldo, Río Grande do Sul, Reitz 128 (LIL); Idem, Capao da Lagoa, Reitz 910 (PACA); Idem, Itaimbezinho, Goergen s/n (ICN 49738); Tain, Irgang s/n (ICN 50130). °

7) *I. chubutiana*. ARGENTINA. Río Negro, Parque Nacional Nahuel Huapi, Lago Mascardi, Taylor 6172 (MIL); Idem, Lago Guillermo, Taylor 6169 (MIL); Laguna Frías, Burkart 6335 (SI); Laguna Frías, Eskuche 380 (LP); Lago Hess, Meyer 8077 (SI); Puerto Pañuelo, Burkart 6548 (SI); Neuquén, Lago Nahuel Huapi, de la Sota 2812 (LP); Idem, Lago Lácar, Burkart & Troncoso 26447 (SI); Lago Huechulafquen, Fontana s/n (LP); Minas, Boelcke et al. 10871 (SI); Idem, Boelcke 14337 (SI); Idem, Boelcke 14336 (SI); Lanín, Eskuche et Klein 1381-2 (SI); Quetrihué, Diem 646 (SI); Idem, Diem 674 (CTES); Lanín, Eskuche et Klein 1381-2 (CTES); Lago Totoral, Diem 3379 (NY);

Puerto Manzano, Burkart 6499 (SI). Chubut, Parque Los Alerces, Burkart 19106 (SI); Lago General Paz, Gerling 203 a (SI); Lago Futalaufquen, Castellanos 114242 (GH); Lago Puelo, Vidoz s/n (LP).

8) *I. ekmanii*. ARGENTINA. Buenos Aires, Delta, Zanja de Correa, Burkart 4003 (BA 8231); Idem, Isla Martín García, Pastore 347 (LP); Idem, Vervoorst s/n (CTES); Idem, Hurrel, Tur, Guaglianone, Belgrano & Jankowski 3145 (LP); Idem, Pastore 347 (SI); Misiones, Apóstoles, Cabrera et al. 28493 (SI). BRASIL. Lagoa dos Moleques, A. Schwarabold 19 (MVM).

9) *I. eshbaughii*. BOLIVIA. Cochabamba, Hickey & Eshbaugh 824 (GH); Idem, Hickey & Eshbaugh 823 (GH).

9) *I. escondidensis*. ARGENTINA. Tucumán, Laguna Escondida Media, Cumbres Calchaquíes, Halloy A 311 (LIL).

10) *I. eshbaughii*

11) *I. favulata*. Chile, Nahuelbuta National Park, Nishida, Ono, Hashimoto & Ohga 75003 (SGO); Idem, Malleco; K.H. & W. Rechinger 63165 (M); Idem, Angol, Nishida, Ono, Hashimoto and Ohga 750002. (SGO).

12) *I. fusco-marginata*. BRASIL. Brasilia, Rambo 44875 (LIL); Río Grande do Sul, Cambará do Sul, Irgang, Bueno & Senna s/n (ICN 89264).

13) *I. gardneriana*. Brasil, Goyaz, Gardner 3563 (G); ARGENTINA. Corrientes, Mburucuya, Estancia Santa Teresa, Pedersen 13654 (CTES).

14) *I. herzogii*. BOLIVIA, Cochabamba, Hickey & Eshbaugh 822 (GH); Idem, Hickey & Eshbaugh 818 (GH).

15) *I. hieronymii*. ARGENTINA. Córdoba, Sierra de Achala, Laguna de la Cumbre, Potrerillos, Hieronymus s/n (BA 473); Idem, Hieronymus 774 (CORD); Departamento San Alberto, Ruta Nacional 34; 31° 61' 29,1'' S; 64° 71' 88,1'' W, 1907 msm, borde de

ruta, entrada a Parque Nacional Quebrada de Condorito, 9/4/08, Marquez, Macluf, Meza Torres & Gutierrez 232; Idem, Marquez, Macluf, Meza Torres & Gutierrez 233.

16) *I. itaboensis*. PARAGUAY. Alto Paraguay, Río Itabó, Shade s/n (CTES).

17) *I. lechleri*. BOLIVIA. Cochabamba, Hickey & Eshbaugh 821 (GH). Murillo, Solomon 15590 (LP); Idem, Solomon 15590 (CTES); Idem, Hickey & Eshbaugh 839 (US); Idem, Solomon 15519 (US); Idem, Solomon 15517 (CTES); Idem, Solomon 15517 (NY); Idem, Solomon 15697 (NY); Apopaya, Hickey & Eshbaugh 819 (GH); Omasuyos, Hickey & Eshbaugh 758 (GH); Idem, Hickey & Eshbaugh 758 (US). PERÚ. Junín, Hickey 840 (GH); Idem, Asplund 11828 (GH); Cajamarca, Sanchez Vega 1330 (LP); Cuzco, Gentry, Dillon, Aronson & Berry 23484 (US); Ayacucho, Weberbauer 7500 (US); Ancash, Lopez, Sagastegui & Aldave 7504 (US); Chilcas, Cerrate 84066 (US); San Martín, Hamilton & Holligan 1154 (US); Cajamarca, Sagastegui, Alvitez & Mostacero 9365 (US); Lima, Hutchison, Wright & Straw 6081 (LP).

18) *I. maxima* BRASIL. Sao Francisco do Paulo, Sehnem 17148 (PACA); Cambará, Fortaleza, Sehnem 12362 (PACA).

19) *I. novo-granadensis*. PERÚ. Departamento de San Martín, provincia Mariscal Cáceres, Cano, Young, León y Roque 7360 (USM); Cusco, Prov. Paucartambo, León 2246 (USM).

20) *I. panamensis*. PARAGUAY. Guarupé, Balansa 3294 (G, CORD); Idem, Balansa 3294 (US); Idem, Balansa 3294 (BAF); Caaguazú, Vervoorst 1799 (LIL); Caaguazú, Balansa 1126 (G); Pilcomayo, Rojas 625 (G); Alto Paraná, Windisch et al. 5465 (US); Idem, Windisch et al. 5465 (CTES); Idem, Caballero Marmorini 1378 (CTES); Schinini & Caballero Marmorini 27095 (CTES). BRASIL. Bahía, Irwin, Harley & Smith 31615 (US); Maranhao, Eiten & Eiten 4595 (GH); Idem, Eiten 4595 (US); Idem, Barra do Garças, Eiten & Eiten 9087 (SP). PANAMÁ. Panamá, Woodson, Allen & Soibort 1685 (GH).

21) *I. pedersenii*. ARGENTINA. Corrientes, Mburucuyá, Estancia Santa María, Pedersen 8105 (LP).

22) *I. ramboi*. BRASIL. Estado de Santa Catarina, Spannagel 475 (SP).

23) *I. savatieri*. ARGENTINA. Tierra del Fuego, Laguna Maravilla, Borge 110 (S); Idem, Borge s/n (GH); Idem, Borge s/n (US); Idem, Borge s/n (NY). CHILE. Isla Desolación, Dusén 705 (LIL); Canal de Última Esperanza (LP 019924); Isla Riesco, Donat 380 (GH); Idem, Donat 380 (LIL); Lago Skottsberg, Donat 5646 (SI).

24) *I. sehnemii*. BRASIL. Río Grande do Sul, Río dos Refugiados, Vacaria, Sehnem 14987 (PACA); Idem, Sao Francisco da Paula, Sehnem 4122 (PACA); Idem, Sehnem 14629 (PACA); Idem, Sehnem 17094 (PACA).

25) *I. spannagelii*. BRASIL. Río Grande do Sul, Sao José dos Ausentes, Bueno 4471 (ICN); Idem, Sao Francisco de Paula, Baptista s/n (ICN).

26) *I. smithii*. BRASIL. Río Grande do Sul, Pachinal Preto, Bom Jesus, Reitz 3305 (LIL); Santa Catarina, Bom Retiro, Smith, Reitz & Klein 9195 (PACA); Idem, Campo dos Padres, Bom Retiro, Sehnem 6960 (PACA).

27) *I. weberi*. BRASIL. Río Grande do Sul, Porto Alegre, Rambo s/n (LIL 173624); Idem, Sao Francisco da Paula, Tainhas, Baptista 7719 (PACA); Idem, Sao Leopoldo, Vila Gonzaga, Sehnem 676 (PACA); Idem, Porto Alegre, Morro Santana, (PACA 77803); Idem, Porto Alegre, Morro Santana, Herter & Rambo 95840 (GH); Idem, Herter s/n (US); Idem, Herter & Rambo s/n (SP); Idem, Dutra 1213 (MVM); Idem, Sao Leopoldo, Dutra 1221 (MVFQ). URUGUAY. Departamento de Rocha, Lascano, Estancia "Los Ajos", ruta 14 km 457, potrero del Sauce Caído (S 33° 49'29'', W 54° 01'37''), E. Alonso Paz 2731 (MVM); Idem, (S 33° 49'14'', W 54° 01'27''), E. Alonso Paz 2134; Idem, Alonso Paz 3044 (MVFA); Idem, Estancia Salaberry, ruta 14 (14km al este de Lascano), Alonso Paz 3045 (MVFA, MVFHC).

Material extra-sudamericano consultado

Isoetes storkii Palmer. COSTA RICA. Alajuela, Volcán Poás, Mickel 2441 (LP); Idem, de la Sota 5083 (LP).

Isoetes hystrix Bory & Dur. ITALIA. Solenzara, Aellen 4329 (LP).

Isoetes lacustris L. FINLANDIA. Sajonia, Buddén 892159 (LP).

3. RESULTADOS

3.1. ESPECIES ESTUDIADAS Y SU DISTRIBUCIÓN EN EL CONO SUR DE AMÉRICA DEL SUR

Como resultado del estudio del material de herbario consultado y del material vivo colectado, se determinaron un total de 25 especies de *Isoetes* que crecen en el Cono Sur de América de Sur, incluyendo cuatro especies nuevas para el área: *I. chubutiana* Hickey, Macluf & Taylor (Hickey *et al* 2003), *I. araucaniana* Macluf & Hickey (Macluf *et al* 2007), *I. maxima* Hickey, Macluf & Link-Perez (Hickey *et al* 2009) y *Isoetes pedersenii* H.P. Fuchs *ex* Meza T. & Macluf (Macluf *et al.* 2010).

Asimismo se actualizó la distribución geográfica de los taxones en el área de estudio, ampliándose la distribución de algunos y completando información referida a su hábitat.

Se presentan a continuación y en orden alfabético los taxones de *Isoetes* que crecen en el Cono Sur de América del Sur y su distribución dentro del área.

1. *Isoetes alcalophila* Halloy (Mapa 1)

Tucumán, Argentina. Se halla en las lagunas Muerta y Nostra que forman parte del conjunto de lagunas de Huaca-Huasi (26° 40'S, 65°44'W), ubicadas en una altiplanicie a 4250 m. s. m. en las Cumbres Calchaquíes. Son lagunas poco profundas, de 50 a 70 cm., de aguas claras, ubicadas en una altiplanicie de relieve suave. Presentan un pH alcalino. Vive en poblaciones densas que cubren casi todo el fondo y parte de los bordes de la laguna.

2. *I. andicola* (Amstutz) L.D. Gómez (Mapa 2)

Perú (Departamento Junín) y en Bolivia (Departamento La Paz). Son plantas terrestres o acuáticas, en este caso viven en suelos inundados, pantanosos o húmedos de la puna.

3. *I. araucaniana* Macluf & Hickey (Mapa 3)

Chile, Región de Araucanía, Provincia de Malleco, Parque Nacional Nahuelbuta, a 1300 m s.m., en el bosque mixto de *Araucaria araucana-Nothofagus dombeyi*. Crece en corrientes a elevaciones que van desde 800 a 1500 m.

4. *I. boliviensis* Weber (Mapa 4)

Perú, Huamachuco. Bolivia. La Paz, Lancha, a 5000 m s.m. en aguas bajas, bordes de lagos y charcas.

5. *I. bradei* Herter (Mapa 5)

Brasil, San Pablo, Villa Emma, Río Mooca. Planta que crece sumergida. No se disponen de más datos ecológicos o fenológicos.

6. *I. brasiliensis* Fuchs (Mapa 6)

Brasil. Sao Leopoldo, Río Grande do Sul. Blumenau, Santa Catarina. Planta sumergida en lagunas, bañados o aguas poco corrientosas a una altura de 8 y 30 m.s.m.

7. *I. chubutiana* Hickey, Macluf & Taylor (Mapa 7)

Endémica de los Andes Centrales de Chile y Argentina. Crece a elevaciones de 750 a 1300 m.s.m., como plantas acuáticas sumergidas en corrientes bajas y lagos.

8. *I. ekmanii* U. Weber (Mapa 8)

Argentina. Buenos Aires, Delta del Paraná, Isla Martín García y en Misiones, Bonpland. Crece en el limo a orillas del río, sumergidas o descubiertas de acuerdo a las variaciones diarias de la altura del agua.

9. *I. escondidensis* Halloy (Mapa 9)

Argentina, en Laguna Escondida (26° 38' S, 65° 44' W) ubicada en un profundo valle glaciar, a 4330 m s.m., en las Cumbres Calchaquíes de Tucumán. Forma comunidades abiertas en la orilla de la laguna, con algunos individuos aislados entre las rocas del acarreo. Vive a 50 cm de profundidad, con el corno hundido entre 2 a 4 cm en el barro arcilloso. Puede quedar totalmente expuesta al bajar mucho el nivel del agua.

10. *I. eshbaughii* Hickey & H. P. Fuchs (Mapa 10)

Bolivia. Cochabamba. Plantas anfibias en pequeños fondos fangosos sobre roca.

11. *I. fusco-marginata* H. P. Fuchs (Mapa 11)

Brasil, Sao Francisco de Paula, Río Grande do Sul. Crece en bañados entre bosques de Araucaria, en aguas quietas, como una planta más o menos terrestre.

12. *I. gardneriana* Braun. Kunze ex Mett. (Mapa 12)

Brasil, Provincia de Goiás. Argentina, Corrientes, Mburucuya, Estancia Santa Teresa. Crece sumergida, en tierras inundadas, de poca profundidad.

13. *I. herzogii* Weber (Mapa 13)

Bolivia, Departamento de Cochabamba, Monte Tunari, a 4000 m s.m. Crece a altitudes considerables, como plantas emergentes en corrientes y tierras inundadas de escasa profundidad.

14. *I. hieronymii* Weber (Mapa 14)

Argentina. Provincia de Córdoba, Sierra Achala, Laguna de la Cumbre, Potrerillos; Departamento Calamuchita, Villa Alpina; Departamento San Alberto, RN 20, 5,5 km

del paraje Cóndor, a 1902 m s.m., S 31° 36'46.01'' W 64° 43'05.12''. Planta palustre que crece en humedales de depresión sobre un lecho lítico y de escasa profundidad.

15. *I. itaboensis* Fuchs (Mapa 15)

Paraguay, Alto Paraná, Río Itabó. Plantas sumergidas.

16. *I. lechleri* Mett (Mapa 16)

Bolivia, Prov. Ayopaya, Departamento Cochabamba y Departamento La Paz. En charcas y lagos de altura.

17. *I. maxima* Hickey, Macluf & Link-Perez (Mapa 17)

Brasil, Río Grande do Sul, Fortaleza, Cambará. Plantas acuáticas, crecen sumergidas en corrientes de agua a una altura aproximada de 1200 m.s.m.

18. *I. panamensis* Maxon & Morton (Mapa 18)

Paraguay, Departamento Caaguazú, Caaguazú y Guarupé. Crece en cuerpos de agua efímeros como orillas de ríos, estanques y pantanos.

19. *I. pedersenii* H.P. Fuchs *ex* Meza T. & Macluf spec. nov. (Mapa 19)

Argentina, Corrientes, Departamento Mburucuyá, Estancia Santa María, Parque Nacional Mburucuyá. Plantas anfibias. Crecen en tierras bajas generalmente inundadas.

20. *I. ramboi* Herter (Mapa 20)

Brasil, Estado de Santa Catarina, Bom Retiro y Blumenau; Estado de Río Grande do Sul, Sao Leopoldo. Crece en aguas limpias, frías, corrientosas, entre rocas, en altitudes aproximadas de 1000 m.s.m.

21. *I. savatieri* Franchet (Mapa 21)

Regiones costeras de Chile en las cercanías de Tierra del Fuego. Planta acuática obligada, que vive en corrientes de agua y en la orilla de los lagos.

22. *I. sehnemii* Fuchs (Mapa 22)

Brasil, Estado de Río Grande do Sul, Vacarí. Crece sumergida, o semi sumergida en aguas rápidas, a una altura que varía entre 400 y 450 m.s.m.

23. *I. smithii* Fuchs (Mapa 23)

Brasil, Estado de Santa Catarina, Lages. Crece sumergida, entre rocas en aguas rápidas. En áreas montañosas a una altura aproximada de 600 m.s.m.

24. *I. spannagelii* Fuchs (Mapa 24)

Brasil, Estado de Santa Catarina, Bom Retiro, Sao Joaquim y Lages; Estado de Río Grande do Sul, Bom Jesus. Crece en suelos lodosos de bañados, a una altura aproximada entre 1000 y 1650 m.s.m. Tanto en bañados abiertos como en riachos, siempre sumergidas en aguas quietas o en arroyos corrientosos.

25. *I. weberi* Herter (Mapa 25)

Brasil, Estado de Río Grande do Sul, Porto Alegre, Sao Leopoldo. Uruguay, Departamento de Rocha, Maravillas. Planta sumergida.

3.2. ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y PALINOLÓGICO

Se presentan a continuación y en orden alfabético los taxones de *Isoetes* que crecen en el Cono Sur de América del Sur y sus correspondientes descripciones.

1. Isoetes alcalophila Halloy, Lilloa 35 (2) 1979.

Tipo: Argentina, Tucumán, Dep. Tafí, Laguna Muerta, Huaca Huasi, Cumbres Calchaquíes, 4260 m s.m., 4/1974, *Halloy 170* (LIL)

Análisis Morfológico

Corno de 5 a 10 mm de diámetro por 3 mm de alto, bilobado en plantas jóvenes, luego irregular, sin superficie de abscisión marcada, pero con cicatrices foliares. Raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos alrededor de 10, en plantas viejas hasta 50, largo de 7.5 a 9cm de largo, color verde, pasando a blanco en el tercio o cuarto inferior; ápice romo, a veces con el último 0.1mm rojizo; ala membranosa corta, sube menos del 15% del largo de la hoja; sin fibras de sostén; con estomas dispuestos en filas uniseriadas. Haz vascular central con dos puntos protoxilemáticos definidos. Esporangios basales ovalados. Velo casi incompleto, pero con una ventana ovalada alargada en el sentido longitudinal de la hoja, y de mas o menos 1/3 del largo del esporangio. Lígula delicada, más o menos redondeada, ancho aproximado 1mm. Labium inconspicuo.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 1)

Las megasporas son triletes, de 340 a 360 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 1, Figs. A, C), y las caras proximal y distal en vista ecuatorial son hemisféricas o convexas (Lámina 1, Fig. B). Las lesuras tienen una longitud de 158.0 μm , 26.0 μm de ancho, y una altura de 32 μm . Se fusionan a la “zona” ecuatorial, la cual se observa maciza, de 21.0 μm de ancho y claramente ensanchada en los ángulos (Lámina 1, Fig. A). El área sub-ecuatorial o “girdle” no se diferencia. Las megasporas son blancas con manchas grises a marrones y la ornamentación es de rugulada a lisa, con rúgulas débilmente marcadas en toda la superficie de la espora. En algunos ejemplares se observan verrugas en el área central de la cara distal (Lámina 1, Fig. C).

En corte (Lámina 1, Fig. E), la esporodermis se observa formada por perisporio y exosporio. El perisporio o cubierta silíceea (Si) tiene un espesor de 8.0 a 9.0 μm , y está formado por una sola capa con una estructura formada por varillas dispuestas en tres dimensiones. El exosporio, de 4.0 a 6.0 μm de espesor, tiene una estructura lamelar, con trabéculas que unen las lamelas de diferentes planos.

MICROSPORAS (Lámina 1)

Las microsporas son monoletes, elípticas en vista polar, de 30-34 μm de longitud y 17-21 μm de ancho. En vista ecuatorial la cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Con una expansión supra-lesural en la cara proximal de 3.16 μm de altura. La lesura es recta, de 26 μm de longitud y 4 μm de ancho, sobre su superficie se observan conos, espinas y perforaciones. La ornamentación proximal es rugulado-perforada, mientras que la distal es tuberculada con elementos aislados como báculas de diferente diámetro y altura. Algunos tubérculos se unen entre sí formando muros de escasa longitud. En el ecuador se observan procesos como espinas y conos además de la proyección ecuatorial que marca el límite entre ambas caras (Lámina 1, Fig. D).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006).



Mapa 1

Lámina 1. *Isoetes alcalophila*. Megasporas y microsporas vistas al MEB. Figs. A-B-C-E: Megasporas. Fig. D: Microsporas. **Fig. A.** Megaspora vista proximal. Las lesuras se unen a la zona. **Fig. B.** Megaspora en vista ecuatorial. Zona ecuatorial, área subecuatorial o “girdle” no diferenciado. **Fig. C.** Megaspora en vista distal. En el área central de esta faceta se observan escasas verrugas. Nótese la diferencia de tamaño con la microspora (flecha). Escala: 100 μm . **Fig. D.** En la parte superior se observa una microspora en vista proximal, debajo se observa una microspora en vista distal. La cara distal es tuberculada y presenta además elementos aislados tales como báculos de diferente diámetro y altura. Algunos tubérculos se unen entre si. La cara proximal es rugulado-perforada, la lesura es recta, larga y ancha, sobre su superficie se observan conos, espinas y perforaciones. En el ecuador se observan procesos de forma variada tales como, espinas, conos. Se observa una proyección en el ecuador (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. E.** Fractura de esporodermis de una megaspora en la zona abertural. La cubierta silíceo (Si) está constituida por varillas dispuestas en distintas direcciones en forma muy apretada. Inmediatamente debajo se observa el exosporio (E) con una estructura lamelar. Escala: 10 μm . Halloy 171 (LIL).

2. *Isoetes andicola* (Amstutz) L. D. Gómez.,

18: 4.1980.

Tipo: Perú, Dpto. Lima, Prov. Huarochirí, above Caspalca, in alpine bogs, 4750 m, *Amstutz 200* (MO)

Stylites andicola Amstutz. Ann. Missouri Bot. Gard. 44: 121, 1957.

Stylites gemmifera Rauh, in Rauh & Falk, Sitzungsber. Heidelberg Acad. Wiss. Math.

Naturwiss, KL, 1959. Tipo: Peru: Dpto. Lima, Prov. Huarochirí, above Casapalca, *von Appen* (holotype HEID).

Isoetes andicola var *gemmifera* (Rauh) Gomez. Brenesia 18: 4. 1980.

Análisis Morfológico

Corno de 11-15 mm de diámetro por 20-67 mm de alto, bi a trilobado en las plantas juveniles, raíces dicotómicas. Licofilos en número de 50 o mas, erectos en las formas terrestres y recurvados en las sumergidas. El largo es de 3.0 a 8.0 cm, 3.5 a 6.0 mm de ancho en la base y 4.0 a 7.0 mm en la porción media del licofilo. El color varía de marrón oscuro a negro en la base y verde oscuro en el ápice. Ala hialina y membranácea, marrón oscura o negra, de 1 a 2.8mm de ancho a la altura del esporangio, 20 a 37 mm de longitud (55-85% de la longitud total del licofilo). Subula trigonal. No se observaron fibras de sostén en los licofilo. Estomas y escamas foliares ausentes. Esporangios basales, elípticos a ovalados, marrón oscuro, 2.5 a 5.5 mm longitud, 1.7 a 3 mm de ancho. Velo rudimentario, se observa como un tejido angosto dispuesto en los márgenes del esporangio salvo en la porción superior. Lígula triangular a cordada, de 2 a 2.5 mm de ancho, la almohadilla o “cushion” es persistente, de 1.8 a 2.3 mm de ancho. Labium deltado, marrón oscuro, de 180-240 µm de ancho.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 2)

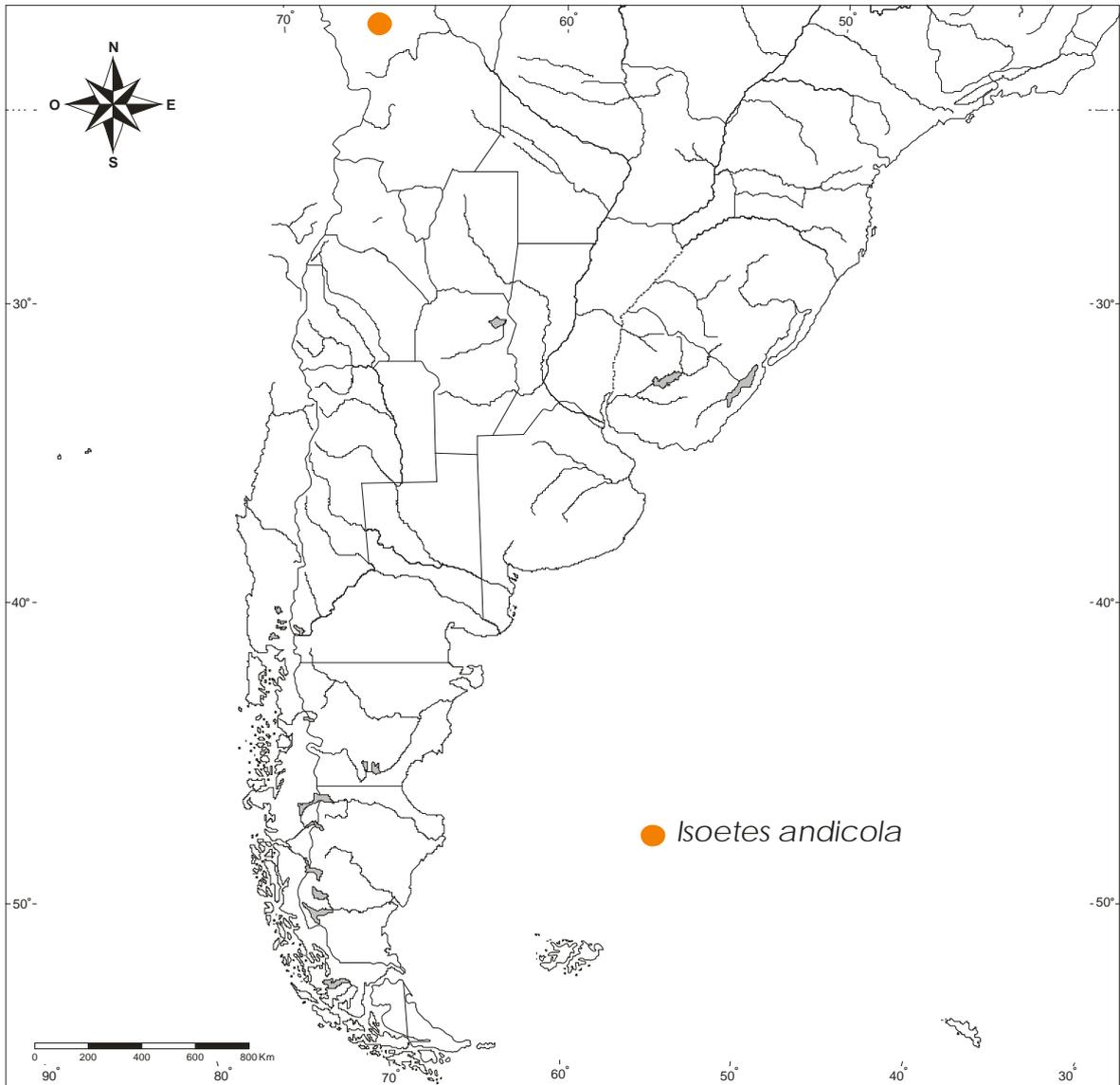
Las megasporas son triletes, de 486 a 540 µm de diámetro ecuatorial. La forma es globosa en vista polar y las caras proximal y distal en vista ecuatorial son hemisféricas o convexas (Lámina 2, Figs. A, B, C). Las lesuras, robustas, de 29 a 34 µm de ancho, 28 µm de altura y 264 µm de longitud. Se fusionan con la zona en el ecuador, la cual es maciza, de 21 µm de ancho y 14 µm de espesor. La banda sub-ecuatorial o girdle presenta gránulos en su superficie (Lámina 2, Fig. B). La ornamentación es rugulada en

toda la espora. En el área central de la cara distal se observan gránulos (Lámina 2, Fig. C).

MICROSPORAS (Lámina 3)

Las microsporas son monoletes, elípticas en vista polar, de 34 a 36 μm de longitud y 25-27 μm de ancho. En vista ecuatorial la cara proximal es convexa y la distal es hemisférica. Con una expansión supra-lesural de 5.0 μm de altura. La longitud de la lesura es de 31 μm . La ornamentación está constituida por equínulas y conos bajos distribuidos densamente. Con una proyección ecuatorial evidente que limita ambas caras (Lámina 3, Fig. A).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 2

Lámina 2. *Isoetes andicola*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Con rúgulas levemente marcadas. Las lesuras se prolongan hasta la zona ecuatorial. **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La zona se observa maciza (flecha). La banda sub-ecuatorial o girdle presenta la misma ornamentación que el resto de la espora (punta de flecha). **Fig. C.** Vista distal. La superficie es rugulada a excepción de la diferenciación ecuatorial que es granular (punta de flecha). Con gránulos en la superficie central. Escala: 100 μm . Saunders 1154 (GH).

Lámina 3. *Isoetes andicola*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Microsporas en vista ecuatorial. La ornamentación está constituida por equínulas y conos bajos distribuidos densamente, no se observan espacios entre los procesos. Con una proyección ecuatorial evidente (flecha). Escala: 10 μm . Saunders 1154 (GH).

3. *Isoetes araucaniana* Macluf & Hickey, Amer. Fern J. 97 (4). 2007

Tipo: Chile, Nahuelbuta National Park, near Agua Caliente, ca. 42km from Angol. Jan 22 (1), 1975. M. Nishida, M. Ono, T. Hashimoto & N. Ohga 750003 (SGO 694471).

Análisis Morfológico

Cormo trilobado, de 10-15 mm de ancho y 11-14 mm de alto. Raíces ramificadas dicotómicamente. Los licofilos se presentan en número de 7-38, son erectos, de 11-26 cm de longitud y 2.0-3.0 mm de ancho a la altura de la base; de 1.0-3.0 mm de ancho en la parte media del licofilo; las alas son hialinas, de 2 mm de ancho a la altura del esporangio, 50 mm de longitud (se extiende entre el 15-30% de la longitud total); la subula es terete, de color verde oscuro; los estomas están presentes. Las escamas y filopodios están ausentes. Los esporangios se ubican basalmente, son elípticos, hialinos, de 3.0 mm de longitud y 2.0 mm de ancho. El velo completo, cubre todo el esporangio. La lígula es cordada con lóbulos semicirculares, de color negra, de 2.0 mm de alto y 1.0 mm de ancho. El labium es inconspicuo.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 4)

Las megasporas son triletes, de 630 a 870 μm de diámetro ecuatorial, son subtriangulares a globosas en vista polar (Lámina 4, Figs. A, B), y globosas en vista ecuatorial (Lámina 4, Fig. C). Las lesuras, de 210 μm de longitud, delgadas, se prolongan hasta la “zona” ecuatorial y presentan una escultura equinulada (Lámina 4, Fig. A). La ornamentación es reticulada, heterobrochada, en toda la superficie de la espora. Los muros son elevados o más altos que el diámetro de los lúmenes (Lámina 4, Fig. D). La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta la misma ornamentación que el resto de la espora (Lámina 4, Fig. C).

La esporodermis está constituida por una cubierta silíceo, de estructura maciza y compacta, de 18 μm de espesor y el exosporio de estructura lamelar, de 8 μm de espesor aproximadamente, compuesto de cordones tangencialmente dispuestos (Lámina 4, Fig. G).

MICROSPORAS (Lámina 4)

Las microsporas son monoletes, de 38-41 μm de longitud y 25-28 μm de ancho, elípticas en vista polar (Lámina 4, Fig. E). En vista ecuatorial mayor la cara proximal es

convexa y la distal es hemisférica; con una expansión supra-lesural que se encuentra poco desarrollada (Lámina 4, Fig. F). La lesura es recta, de 34 μm de longitud y 4 μm de ancho. El perisporio presenta rúgulas y gránulos distribuidos en toda la superficie.

Se observa una proyección ecuatorial de 2.6 μm de espesor y 2.0 μm de ancho. El perisporio presenta rúgulas y gránulos distribuidos en toda la superficie, incluyendo la lesura.

Observaciones: La especie fue publicada por Macluf & Hickey (2007). El nombre de esta nueva especie se refiere al área geográfica donde ésta crece, la Región Araucanía en Chile.



Mapa 3

Lámina 4. *Isoetes araucaniana*. Megasporas y microsporas vistas al MEB. Figs. A-B-C-D-G: Megasporas. Figs. E-F: Microsporas. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras, delgadas, se prolongan hasta la “zona” ecuatorial y presentan una escultura equinulada. La ornamentación es reticulada, con muros delgados que delimitan lúmenes de diferentes tamaños. Escala: 250 μm . **Fig. B.** Vista distal. El retículo es heterobrochado, con lúmenes de distinto diámetro. Escala: 500 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. La banda sub-ecuatorial presenta la misma escultura que el resto. La “zona” es apenas distinguible de la ornamentación. Escala: 500 μm . **Fig. D.** Detalle de la escultura proximal. Lúmenes amplios, de distintos diámetros, con muros delgados que presentan equínulas en sus márgenes libres. Escala: 50 μm . **Fig. E.** Microspora en vista proximal. La superficie es rugulada incluyendo la lesura. Escala: 10 μm . **Fig. F.** Vista ecuatorial. La expansión supra-lesural y la proyección ecuatorial (flecha) son evidentes. Escala: 10 μm . **Fig. G.** Fractura de la esporodermis de megaspora. La cubierta silíceea (si) orientada hacia la parte superior de la figura, muestra una estructura cerrada, debajo, el exosporio (E) con una estructura lamelar, constituida de barras dispuestas tangencialmente. Escala: 10 μm . Reching 63165 (M).

4. *I. boliviensis* Weber., Nova Hedwigia 63: 247. 1922.

Tipo: Bolivia, circa La Paz, via ad Coroico, Lancha, 5000m. *Mandon 1532* (G!).

Isoetes lechleri sensu Mandon, Fil. Lechl. (2): 36, 1859

Análisis morfológico

Corno bilobado, globoso a levemente alargado lateralmente, de 5 a 16 mm de diámetro. Raíces ramificadas dicotómicamente. Los licofilos se presentan en un número de 40 aproximadamente, son erectos, de 7-12 cm de longitud, de 6-16 mm de ancho en la base y de 1-1.5mm de ancho en la parte media del licofilo; las alas son hialinas a marrón brillante, de 1-2 mm de ancho a la altura del esporangio, de 20-30 mm de longitud (se extiende entre el 10-30 % de la longitud total); subula terete, verde brillante, con el ápice atenuado; haces de fibras y estomas ausentes. Esporangios se ubican basalmente, aovado a elíptico, hialino, de 5-8 mm de longitud y de 3-5 mm de ancho. El velo incompleto a completo, cubre parcialmente el esporangio. La lígula es ovada, con una base auriculada, de 2 mm de alto, 1.7 mm de ancho, la almohadilla o cushion es persistente, de 0.2 mm de alto y 0.6 mm de ancho. El labium no es evidente.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Láminas 5, 6)

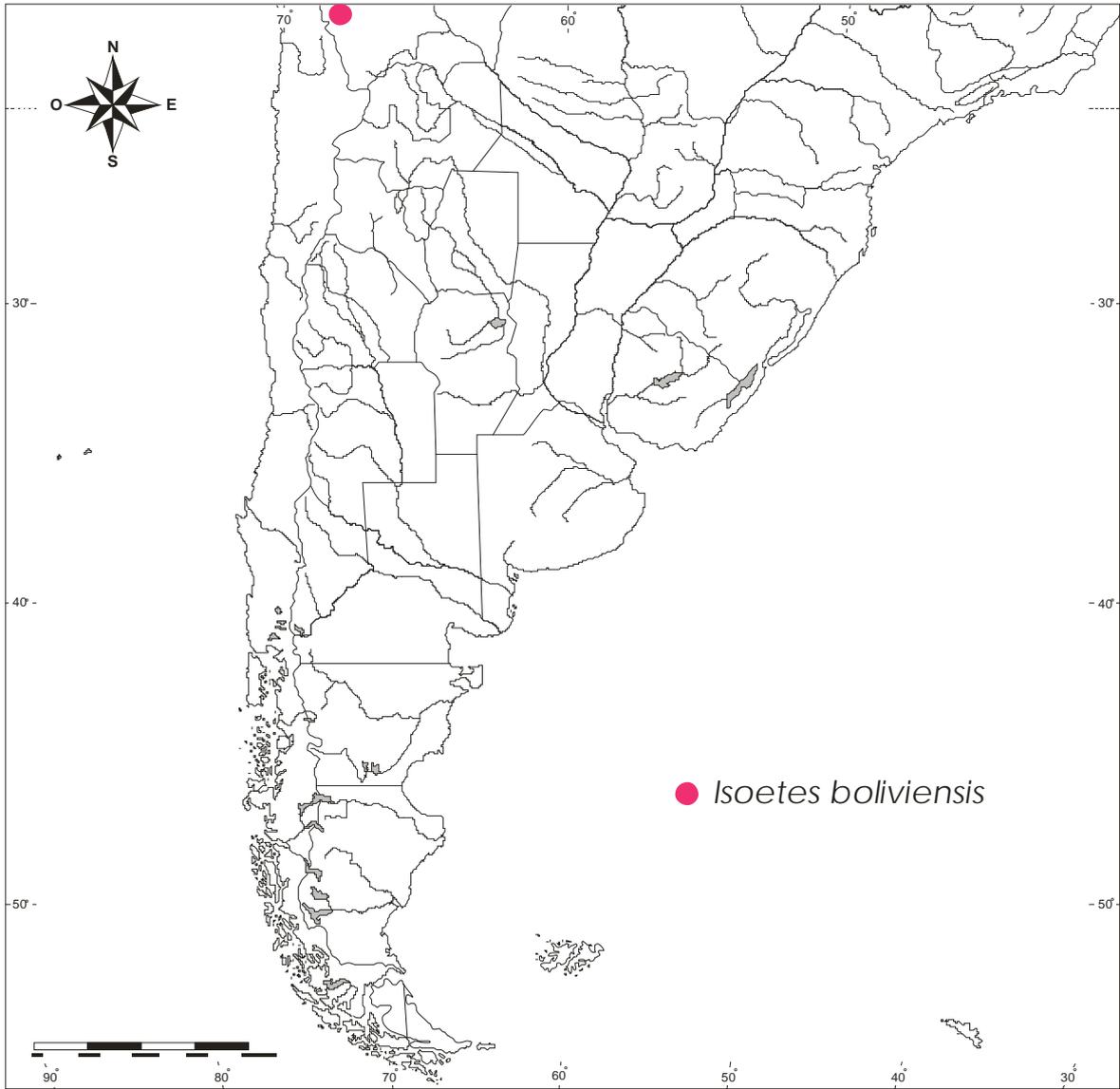
Las megasporas son triletes, de 290 a 335 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 5, Figs. A, B, C, D). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica en vista ecuatorial. Las lesuras son robustas, de 15 a 20 μm de altura y 160 μm de longitud. Ocupan el radio total de la espora fusionándose a la zona ecuatorial, la cual tiene 10.17 μm de ancho aproximadamente. La ornamentación de la cubierta silíceas es levigada a débilmente rugulada en toda la superficie. La banda sub-ecuatorial o "girdle" no se diferencia y la "zona" presenta la misma escultura que el resto de la espora. La ornamentación de base está representada por cordones cortos y perforaciones (Lámina 6, Fig. A) en toda la superficie. Los cordones forman una red tridimensional con discontinuidades obliteradas (Lámina 6, Fig. D) o abiertas a la superficie (Lámina 6, Fig. E).

MICROSPORAS (Lámina 7)

Las microsporas son monoletes, de 25.7 a 35 μm de longitud y 22.1 a 26.3 μm de ancho y elípticas en vista polar (Lámina 7, Figs. A, B, C). En vista ecuatorial la cara proximal

es convexa y la distal es hemisférica; con una expansión supra-lesural proximal de 3.6 μm a 8.4 μm de altura (Lámina 7, Figs. B, C). La longitud de la lesura es de 31.6 μm y el ancho de 5.3 μm . Perpendicular a la lesura se observa una expansión interna o swelling (Lámina 7, Fig. A). En la cara proximal la ornamentación está constituida por equínulas, báculos, perforaciones y rúgulas, distribuidos en toda la superficie además de la lesura (Lámina 7, Fig. A). La ornamentación ecuatorial está representada por rúgulas y la distal está compuesta de proyecciones o tubérculos (Lámina 7, Fig. D), algunos fusionados entre sí de 2.1 μm a 3.22 μm de alto y 2 μm de diámetro (Lámina 7, Fig. E). Es evidente, en vista ecuatorial, la ornamentación diferencial entre ambos polos (Lámina 7, Figs. B, C).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 4

Lámina 5. *Isoetes boliviensis*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Superficie lisa a levemente rugulada. Las lesuras macizas y altas, se unen a la zona en el ecuador. **Fig. B.** Vista ecuatorial. Se observa la zona (flecha). **Fig. C.** Vista ecuatorial. Diferenciación sub-ecuatorial (= girdle) no diferenciada. Zona delgada con la misma escultura del resto de la espora. **Fig. D.** Vista distal. La escultura de la cubierta silíceas es rugulada, con rúgulas levemente marcadas. Escala: 100 μm . Hutchinson, Wright & Straw 6143 (US).

Lámina 6. *Isoetes boliviensis*. Megasporas vistas al MEB. Detalle de superficie. **Fig. A.** Superficie proximal en el área de contacto entre lesuras. La superficie está compuesta de perforaciones y cordones cortos. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Detalle vista distal. Se observan cordones entrelazados formando una red y perforaciones. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle superficie del exosporio. La estructura es abierta, representada por una malla o red tridimensional de cordones anastomosados. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de la superficie proximal entre procesos. La ornamentación está formada por una red con obliteración de las discontinuidades. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de la superficie distal. La ornamentación está formada por una red de cordones con discontinuidades abiertas a la superficie. Escala: 10 μm . Hutchinson, Wright & Straw 6143 (US).

Lámina 7. *Isoetes boliviensis*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Se observa expansión interna (=“swelling”, flecha) perpendicular a la lesura. La ornamentación proximal está constituida por echinulas, escasos báculos, perforaciones y rúgulas bajas distribuidas en toda la superficie, incluyendo la lesura. La lesura es recta y más ancha en la zona media de su extensión. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial mayor. Se observa la expansión supralesural (estrella). La ornamentación es diferente en las dos superficies polares, la proximal es echinulada, baculado-rugulada y la distal tuberculada. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial menor mostrando la expansión supralesural (estrella). Se evidencia la diferencia de ornamentación entre las dos superficies polares. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de la ornamentación distal y ecuatorial, mostrando tubérculos y rúgulas respectivamente. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de ornamentación distal. Algunos tubérculos se fusionan entre sí. Escala: 10 μm . Hutchinson, Wright & Straw 6143 (US).

5. *I. bradei* Herter. Rev. Sudamer. Bot. 8: 19. 1949.

Tipo: Brazil, Sao Paulo, Villa Emma, Rio Mooca, 1921, *Brade 8119* (G). Isotipo: US.

Isoetes gardneriana sensu Brade, Fil. Lechl. (2): 36, 1859.

Análisis morfológico

Cormo trilobado, de 2 cm de ancho y 1 cm de alto; raíces dicotómicas. Los licofilos se presentan en número de 60 a 100 aproximadamente, de color verde oscuro, de 63 a 70 cm de longitud, 5.0-8.0 mm de ancho en la base y de 1.8-4.5 mm de ancho en la parte media del licofilo, el ápice se observa atenuado; las alas son membranáceas, verde claro a oscuro, de 3.0-5.0 mm de ancho a la altura del esporangio, y se extiende hasta el ápice del licofilo; haces de fibras, escamas y filopodios ausentes. Estomas ausentes. Esporangios basalmente ubicados, castaño oscuros, de 10.0-15.0 mm de longitud y 4.0-5.0 mm de ancho. El velo, de 0.0-0.5 mm de ancho ubicado en los márgenes laterales del esporangio, ausente en el margen superior. Lígula no se observa. Labium de forma oval, color castaño, de 2.0 mm o mas de longitud y 2.2 mm de ancho.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Láminas 8, 9)

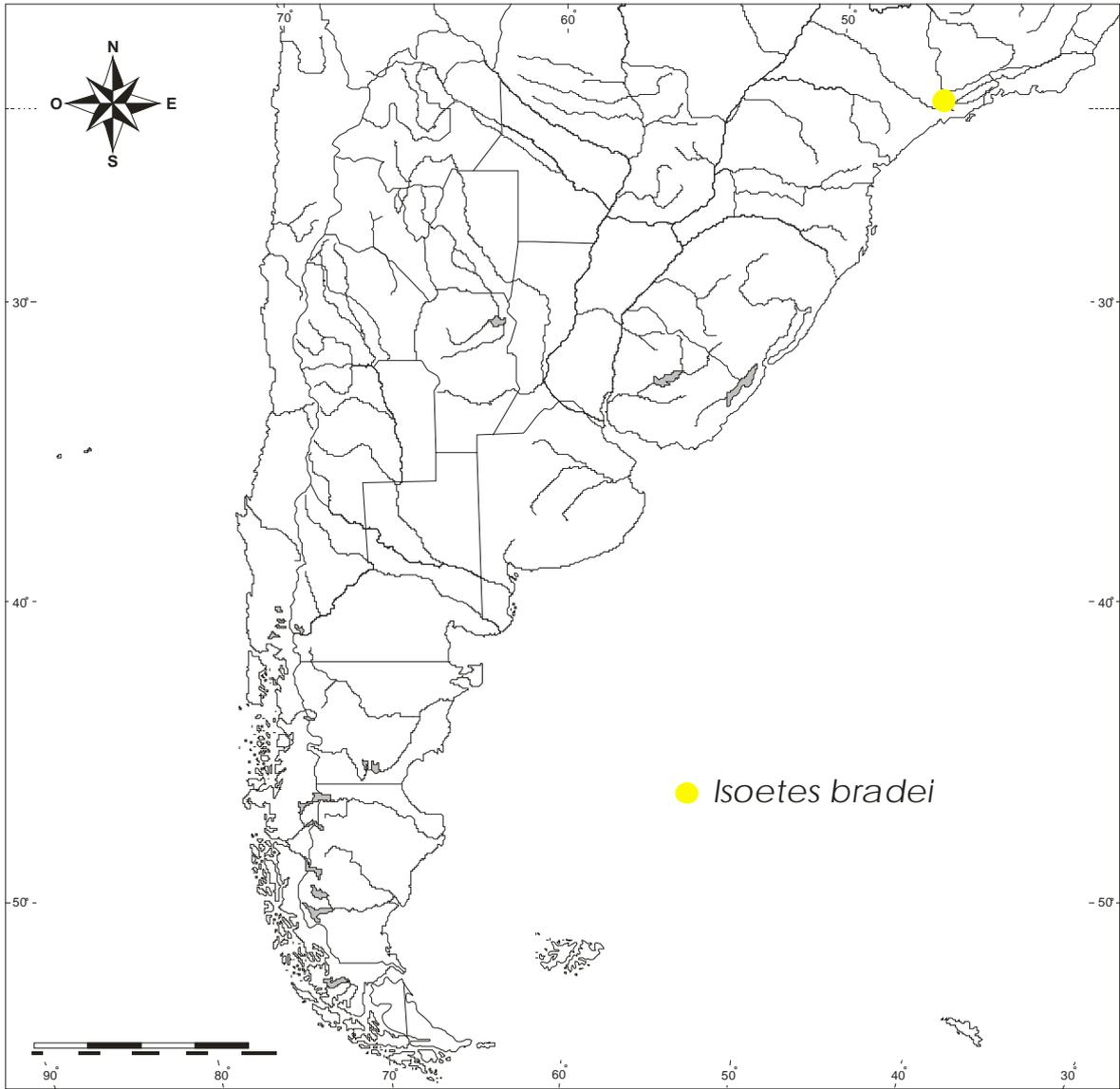
Las megasporas son triletes, de 500 a 640 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Las lesuras se unen a la zona, son elevadas y rectas y sus paredes están ornamentadas con gránulos y verrugas. Tienen una longitud de 300 μm , 47 μm de alto y 48 μm de ancho. La ornamentación es tuberculada en toda la superficie de la espora. Los tubérculos proximales son tan anchos como altos (Lámina 8, Fig. D). En las facetas proximales, en el área cercana a la lesura, la ornamentación está integrada por verrugas y lomos de escasa altura. Entre los elementos esculturales proximales se observan cordones anastomosados que forman una malla de trama apretada. Algunos cordones se unen formando crestas cortas. Se observan gránulos en toda la superficie. (Lámina 8, Fig. E). En el ecuador, la zona es sinuosa y levigada. La banda sub-ecuatorial o girdle, ubicada distalmente respecto a la zona, posee tubérculos de baja altura (Lámina 8, Fig. C). La ornamentación distal es tuberculada y la superficie de los tubérculos es equinulada (Lámina 8, Fig. A). Entre los elementos esculturales distales se observan cordones entrelazados que forman una malla sin espacios abiertos a la superficie, con gránulos sobre y entre los cordones (Lámina 8, Fig. B).

Observaciones: se han observado megasporas tetraletes (Lámina 9) de 400-600 μm de diámetro ecuatorial. Las lesuras están dispuestas en H (Lámina 9, Figs. A, B), son macizas, elevadas y se continúan hasta la zona ecuatorial. La longitud de las lesuras varía de 280 a 300 μm y una altura de 54 μm aproximadamente. La ornamentación en las áreas de contacto está compuesta de tubérculos tan anchos como altos (Lámina 9, Figs. A, B). Algunos de ellos en sección muestran una pared gruesa que determina un lumen pequeño. Los tubérculos están densamente distribuidos en toda la superficie. La zona, en el ecuador, es sinuosa y levigada (Lámina 9, Fig. C). Adyacente a la zona, en la cara distal, se observa la banda sub-ecuatorial o girdle, con escultura integrada por tubérculos de menor altura (Lámina 9, Fig. C).

MICROSPORAS (Lámina 10)

Las microsporas son monoletes, de 40-50 μm de longitud y 32-38 μm de ancho, elípticas en vista polar (Lámina 10, Figs. A, E). En vista ecuatorial (Lámina 10, Fig. B) la cara proximal es convexa y la distal hemisférica; con una expansión supra-lesural de 5 μm de altura aproximada (Lámina 10, Fig. B, D). La lesura es recta, de 31 μm de longitud y 5 μm de ancho (Lámina 10, Fig. A). La ornamentación en la cara proximal es verrucosa, incluso en los márgenes de la lesura. La escultura distal es equinada (Lámina 10, Fig. E). Las espinas son de menor altura en el ecuador y las distales más elevadas, de 2 μm de altura aproximadamente. Algunas de las espinas muestran el ápice ramificado o surcado (Lámina 10, Fig. C). En el área ecuatorial la ornamentación es verrucosa (Lámina 10, Fig. B). En toda la superficie esporal, la ornamentación de base, está integrada por gránulos.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 5

Lámina 8. *Isoetes bradei*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Detalle vista distal. La ornamentación es tuberculada, la superficie de los tubérculos es echinulada. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Detalle superficie distal. Se observan cordones entrelazados formando una malla sin espacios abiertos a la superficie. Gránulos sobre y entre los cordones. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. La ornamentación consiste de tubérculos en toda la superficie. La zona ecuatorial es sinuosa y carece de ornamentación. La banda sub-equatorial (=girdle), ubicada distalmente respecto de la zona posee tubérculos de baja altura. Las lesuras se unen a la zona; son elevadas y rectas y sus paredes están ornamentadas con gránulos y verrugas. La ornamentación de las facetas proximales en el área cercana a la lesura esta integrada por verrugas y lomos pequeños y bajos. Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle superficie proximal. Tubérculos tan anchos como altos. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de superficie proximal entre los elementos esculturales. La superficie de base está integrada por cordones anastomosados, que forman una malla de trama apretada. Algunos cordones se unen formando crestas cortas (flecha). Se observan gránulos en toda la superficie. Escala: 10 μm . Brade 8119 (S).

Lámina 9. *Isoetes bradei*. Megasporas tetraletes observadas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Lesuras dispuestas en H (letra hache), se continúan hasta la zona ecuatorial. La ornamentación en las áreas de contacto está compuesta de tubérculos tan anchos como altos. Algunos de ellos en sección (flecha) muestran una cubierta o pared gruesa que determina un lumen pequeño. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista proximal. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. Los tubérculos están densamente distribuidos en toda la superficie. En la cara distal, adyacente a la zona, se observa la banda sub-equatorial (=girdle) con escultura integrada por tubérculos de menor altura. Las lesuras son macizas y elevadas. La zona es sinuosa y carece de ornamentación. Escala: 100 μm . Brade 8119 (S).

Lámina 10. *Isoetes bradei*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación es verrucosa incluyendo los márgenes de la lesura. La lesura es recta. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La escultura distal es equinada. Las espinas son de menor altura en el ecuador. Las espinas distales son altas. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle de la superficie distal-equatorial. Algunas de las espinas (flecha) muestran el ápice ramificado o furcado, en la parte inferior de la figura que corresponde a la zona ecuatorial posee ornamentación verrucosa. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial

menor. La expansión supra-lesural es evidente en el polo proximal (flecha). Con espinas en el polo distal y verrugas en el proximal. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Vista distal. La superficie es equinada. Escala: 10 μm . En todas las figuras (A-E) puede apreciarse que la superficie de base (=background) está integrada por gránulos. Brade 8119 (S).

6. *I. brasiliensis* H. P. Fuchs. Fl. Ilustr. Catarin. Isoetaceae. 1986

Tipo: Brasil, Sao Leopoldo, Río Grande do Sul, *Reitz s/n* (US).

Isoetes martii sensu auct. Plurim., Fl. Ilustr. Catarin. Isoet.: 3, n. 4.

Isoetes reitzii Fuchs, Proods. Koninkl. Nedorid. Akad. Wetenach. Ser. C 85 (2): 253.

Isoetes weberi sensu Dutra, Phytopathol. 63 (5): 255-249.

Análisis Morfológico

Cormo bilobado, de 20 mm de ancho y 10 mm de alto; con raíces filiformes, ramificadas dicotómicamente. Licofilos se presentan en número de 20-100, de 20-25 cm de longitud, 2-2.5 mm de ancho a la altura de la base y 1-2.5 mm de ancho en la parte media del licofilo; las alas son hialinas, de 2-7 mm de ancho a la altura del esporangio, 15 mm de longitud (se extiende entre el 10-15% de la longitud total); subula terete, de color verde; estomas ausentes. Las escamas y filopodios ausentes. Los esporangios basales, son ovoides, achatados en el margen superior, de 3.8 mm de longitud y 7 mm de ancho. El velo cubre $\frac{1}{4}$ del esporangio en el margen superior y lateralmente. La lígula presenta forma de botella, de color púrpura, de 1.7 mm de alto y 1-4 mm de ancho. El labium es blanco-amarillento, membranáceo, de 1.6 mm de ancho y 0.92 mm de alto.

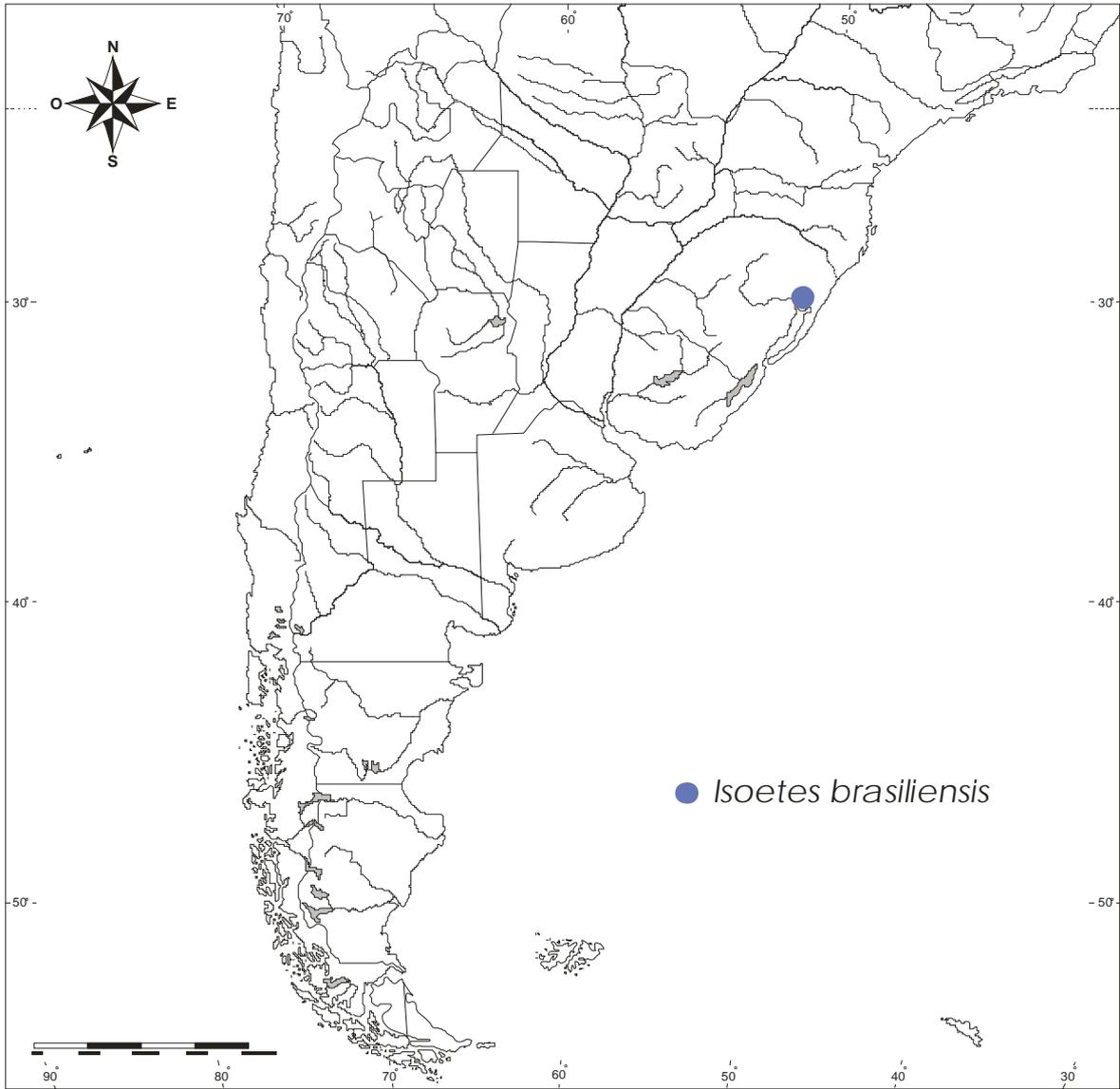
Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 11)

Las megasporas son triletes, de 465 μm de diámetro ecuatorial (Lámina 11, Fig. A). La forma es subtriangular a globosa en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Las lesuras son delgadas y se unen a la “zona” en el ecuador. Tienen una longitud de 241 μm y 23 μm de ancho. La ornamentación es reticulada homobrochada en toda la superficie de la espora. El diámetro de los lúmenes es de 38 μm y 6 μm el ancho del muro. Los muros se observan constituidos por una trama de cordones delgados, que se disponen en forma apretada (Lámina 11, Fig. D). La “zona” ecuatorial es delgada y difícil de distinguir de la ornamentación. La banda sub-ecuatorial o “girdle” no se distingue (Lámina 11, Fig. B). La esporodermis está constituida por una cubierta silíceo de aproximadamente 9 μm de espesor, la cual presenta una estructura densa y cerrada a la superficie; el exosporio de 6 μm de espesor, presenta una estructura laminar (Lámina 11, Fig. E).

MICROSPORAS (Lámina 12)

Las microsporas son monoletes, de 20-30 μm de longitud y 20-30 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 12, Figs. A, B). En vista ecuatorial (Lámina 12, Fig. C) la cara proximal es convexa y la distal es hemisférica; con una expansión supra-lesural de 2.5 μm de altura aproximada (Lámina 12, Fig. C). La lesura recta, de 20 μm de longitud y 5 μm de ancho (Lámina 12, Fig. A). La ornamentación es rugulada en la superficie proximal, incluso en la lesura. La ornamentación de base está formada por gránulos y perforaciones (Lámina 12, Fig. A). La ornamentación distal es rugulada y la ornamentación de base está constituida de gránulos (Lámina 12, Fig. B). En corte, la esporodermis se observa formada por un perisporio desarrollado, constituido por tres estratos, interno, medio y externo. La capa externa del perisporio es delgada y de superficie escabrada (Lámina 12, Fig. D).



Mapa 6

Lámina 11. *Isoetes brasiliensis*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son delgadas y se prolongan hasta la zona en el ecuador. La ornamentación es reticulada de tipo homobrochado. Escala: 200 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. Toda la superficie muestra el mismo tipo de ornamentación, reticulada. La zona ecuatorial es delgada y difícilmente distinguible de la ornamentación. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista distal. Retículo con lúmenes homogéneos y de muros delgados. Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle de la pared de un muro distal, donde se observan cordones delgados que se disponen en forma apretada. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Fractura de pared donde se observa la cubierta silíceea (Si) orientada hacia la izquierda de la figura y debajo el exosporio (E) que presenta una estructura laminar. Escala: 10 μm . Reitz 128 (LIL).

Lámina 12. *Isoetes brasiliensis*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Ornamentación compuesta por rúgulas en toda la superficie proximal, incluyendo la lesura. La superficie de base (=background) está formada por gránulos y perforaciones (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista distal. Superficie rugulada y gránulos en la superficie de base (=background) (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. Se observa la expansión supralesural prominente (estrella). Escala: 10 μm . **Fig. D.** Fractura de la esporodermis observada al MEB. Capa externa del Perisporio delgada y de superficie escabrada, debajo se observan los elementos que constituyen la capa media del perisporio. Escala: 10 μm . Reitz 128 (LIL).

7. *I. chubutiana* Hickey, Macluf & Taylor. Amer. Fern J. 93 (3). 2003

Tipo: Argentina, Río Negro, Lago Hess, 10 Jun 1945. *Meyer 8077* (LIL). Isotipos: NY, UC.

I. valdiviensis H. P. Fuchs, nom. nud. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C. 85: 255. 1982.

I. meyeri Fuchs, nom. nud. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C. 85: 231, 241, 242, 255. 1982.

Análisis Morfológico

Corno globoso, algo lateralmente alargado, bilobado, de 4 a 23 mm de alto y 3 a 10 mm de ancho. Raíces dicotómicamente ramificadas. Licofilos en número de 9 a 30, erectos, de 40 a 280 mm de longitud y de 6 a 9 mm de ancho en la base; 1.5 a 2.2 mm de ancho en la porción media del licofilo; el ala se observa hialina proximalmente y verde oscuro y de naturaleza membranácea, en la porción distal, de 1.2 a 3 mm de ancho a la altura del esporangio, de 11 a 55 mm de longitud (se extiende un 18 a 30% del total de la longitud del licofilo); subula terete, verde oscuro, de ápice acuminado; no se observan fibras; estomas ausentes; las escamas y filopodios están ausentes. Los esporangios son circulares a elípticos, hialinos, de 2.8 a 6.7 mm de longitud y 2.8 a 5.7 mm de ancho, están ubicados en la porción basal del licofilo. El velum es incompleto, se extiende de 0.7 a 2.7 mm desde el extremo del esporangio. La lígula es deltada a ovada, cordada y en algunos casos hastada, de color negro, delicada y efímera, de 1.5 a 3 mm de alto a 1.7 a 2.3 mm de ancho. El labium es inconspicuo a ausente.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 13)

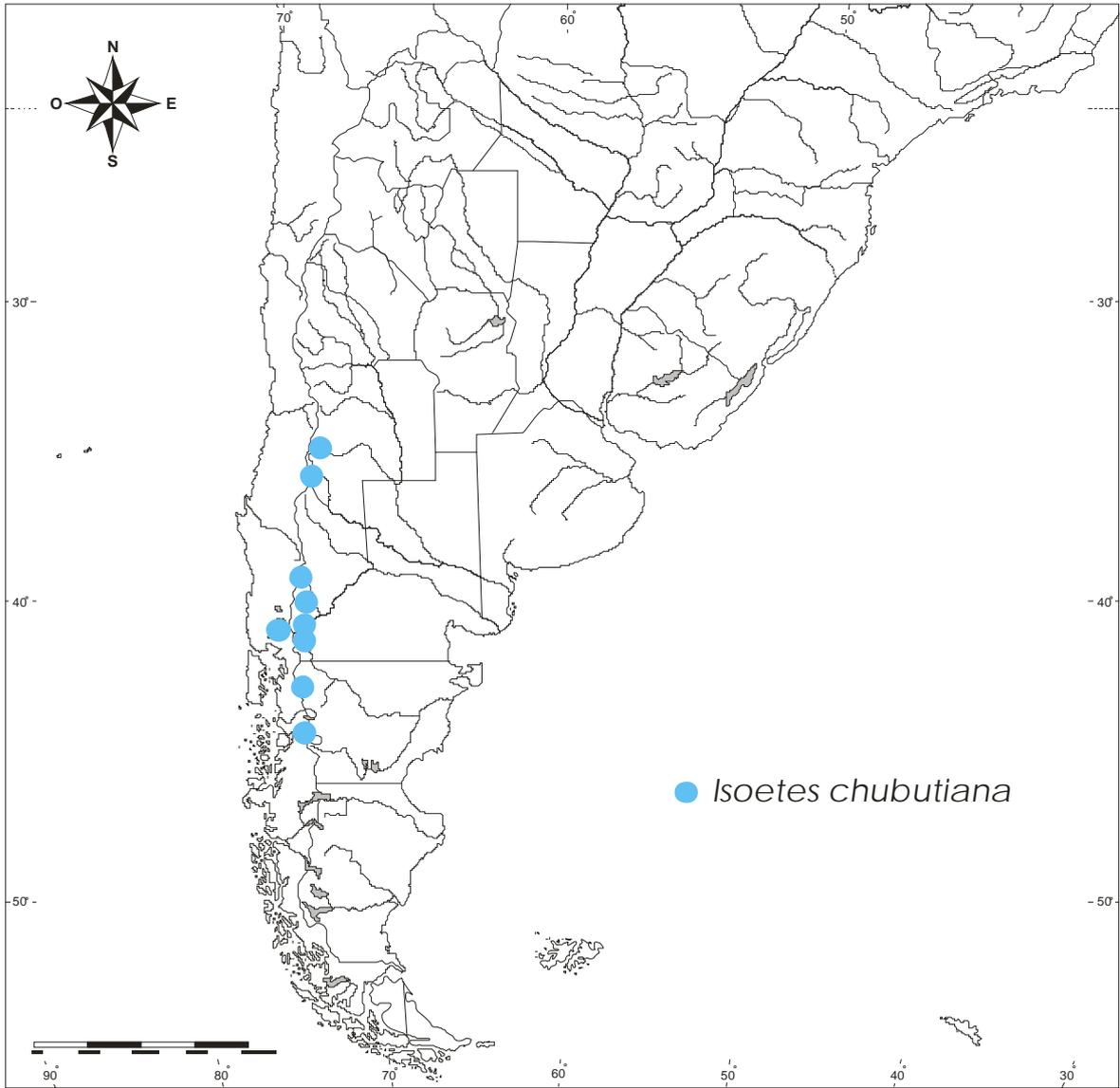
Las megasporas son triletes, blancas, de 460 a 750 μm de diámetro ecuatorial (Lámina 13, Fig. A). La forma es subtriangular en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 13, Fig. D, E). Las lesuras son rectas, tan altas como anchas y se unen a la “zona” en el ecuador. Tienen una longitud de 204 μm y un ancho de 18 μm . La ornamentación es reticulada principalmente, pero puede ser de tipo rugulada a rugulado-crestada. En los lúmenes del retículo la ornamentación de base está representada por un microrretículo, cuyos lúmenes a su vez están obliterados y presenta además equínulas y perforaciones (Lámina 13, Fig. B). La zona ecuatorial, ondulada, tiene un ancho de 16 μm y una altura de 5 μm . La banda sub-ecuatorial o girdle no

diferenciada a lisa (Lámina 13, Fig. C). La esporodermis está constituida por una cubierta silíceea, de 22 μm de espesor, con una estructura cerrada, constituida por barras con distintas orientaciones que forman una malla tridimensional densa. El exosporio, delgado, de estructura lamelar, de aproximadamente 5 μm de espesor (Lámina 13, Fig. D).

MICROSPORAS (Lámina 14)

Las microsporas son monoletes, de color gris a marrón oscuro; de 34 a 41 μm de longitud y 21 a 34 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 14, Figs. A, C). En vista ecuatorial, la cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 14, Fig. A); con una expansión supralesural poco desarrollada. La lesura recta, de 29 μm de longitud y 4 μm de ancho (Lámina 14, Fig. C). La ornamentación es equinulada en la superficie proximal, incluida la lesura (Lámina 14, Fig. C). La cara distal presenta equinas distribuidas entre equínulas las cuales constituyen la ornamentación de base (Lámina 14, Fig. D). En la superficie ecuatorial (Lámina 14, Fig. B), la ornamentación es equinada, compuesta de equinas de base ancha de aproximadamente 2.5 μm de altura y equínulas delgadas. Se observa una proyección ecuatorial bien marcada de 2.6 μm de alto y 2 μm de ancho (Lámina 14, Fig. A).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Hickey et al. (2003) y Macluf et al. (2006a).



Mapa 7

Lámina 13. *Isoetes chubutiana*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación es reticulada, las lesuras son bajas, delgadas y largas, se prolongan hasta la zona en el ecuador. La ornamentación de base en los lúmenes es microrreticulada. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. La ornamentación es reticulada. Retículo con muros bajos y en parte abiertos. La ornamentación de base en los lúmenes es microrreticulada. La mayor parte de los lúmenes del microrretículo están obliterados y se distinguen además espínulas y perforaciones. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. Toda la superficie muestra el mismo tipo de ornamentación, reticulada. La zona ecuatorial es delgada, ondulada y poco marcada (flecha). Escala: 100 μm . **Fig. D.** Fractura esporodermis. La cubierta silíceea (Si) se presenta como una estructura densa, formada por cordones que se anastomosan y dejan pocos espacios entre si. Debajo el exosporio (E), delgado y de estructura lamelar. Escala: 10 μm . Taylor 6169 (MIL).

Lámina 14. *Isoetes chubutiana*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** En la parte superior de la figura hay una vista polar proximal y en la inferior una vista distal. La ornamentación es equinada en ambos polos. A la derecha de la figura se observa una vista ecuatorial, donde se distingue una proyección ecuatorial bien marcada (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. B.** Detalle de la superficie ecuatorial. La ornamentación es equinada. Se observan equinas de base ancha y equínulas muy delgadas. En varias equinas puede observarse que la base está formada por varios cordones. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista proximal. La ornamentación es equinulada. Las equínulas son mas bajas que las ecuatoriales y se distribuyen en toda la superficie incluyendo la lesura. La lesura es recta y más ancha en su parte media. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de superficie distal en la misma espora que en A. La diferencia entre la ornamentación de ambas caras en este caso es bien marcada. Se observan equinas distribuidas entre equínulas que conforman la ornamentación de base (background). Escala: 10 μm . Taylor 6169 (MIL).

8. *I. ekmanii* Weber. Nova Hedwigia 63: 247. 1922.

Tipo: Argentina, Prov. Misiones, Bonpland, 22/02/1908. *Ekman 63* (S). Isotipos: B, S.

Análisis Morfológico

Corno bilobado, de 10 a 15 mm de ancho y 10 a 12 mm de alto; con raíces ramificadas dicotómicamente una o dos veces. Licofilos se presentan en número de 20-70, de color verde a parduzco, incoloros en la base, de 4.5-15 cm de longitud, 5 mm de ancho a la altura de la base y 1-2.5 mm de ancho en la parte media y 1.0 mm en el ápice; las alas son membranáceas, hialinas, de 2-7 mm de ancho a la altura del esporangio, 30-40 mm de longitud (se extiende entre el 10-15% de la longitud total); subula terete, de color verde; con numerosos estomas, dispuestos en fila, separados a igual distancia unos de otros. Las escamas y filopodios ausentes. Los esporangios basales, son ovoides, de 4-7 mm de longitud y 7 mm de ancho. El velo incompleto, cubre 1/7 a 1/5 del esporangio en el margen superior. La lígula presenta forma triangular, levemente elongada, delicada, de 2 mm de alto y 1 mm de ancho. El labium es blanco-amarillento, membranáceo, de 1.6 mm de ancho y 0.92 mm de alto.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 15)

Las megasporas son triletes, de 400 a 500 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 15, Fig. A). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 15, Fig. C). Las lesuras son delgadas, rectas y sus paredes están ornamentadas con gránulos y verrugas. Ocupan el radio total de la espora y se unen a la “zona” ecuatorial. Tienen una longitud de 270 μm , 36 μm de alto y 35.5 μm de ancho. La ornamentación es reticulada heterobrochada en toda la superficie de la espora. Los muros, miden 32 μm de altura en el centro de la cara distal y disminuyen en altura hacia el ecuador. El ancho de los muros es de 24 μm aproximadamente. En sus márgenes se observan equínulas (Lámina 15, Fig. F). Algunos de los brocha centrales se conectan entre sí (Lámina 15, Figs. B, D) por interrupción de los muros. La ornamentación de base de los lúmenes está constituida por perforaciones (Lámina 15, Fig. F).

La “zona” ecuatorial, delgada y plegada, presenta equínulas en la superficie y tiene un ancho de 28 μm y una altura de 14 μm . La banda sub-ecuatorial o “girdle” no se encuentra diferenciada (Lámina 15, Fig. C).

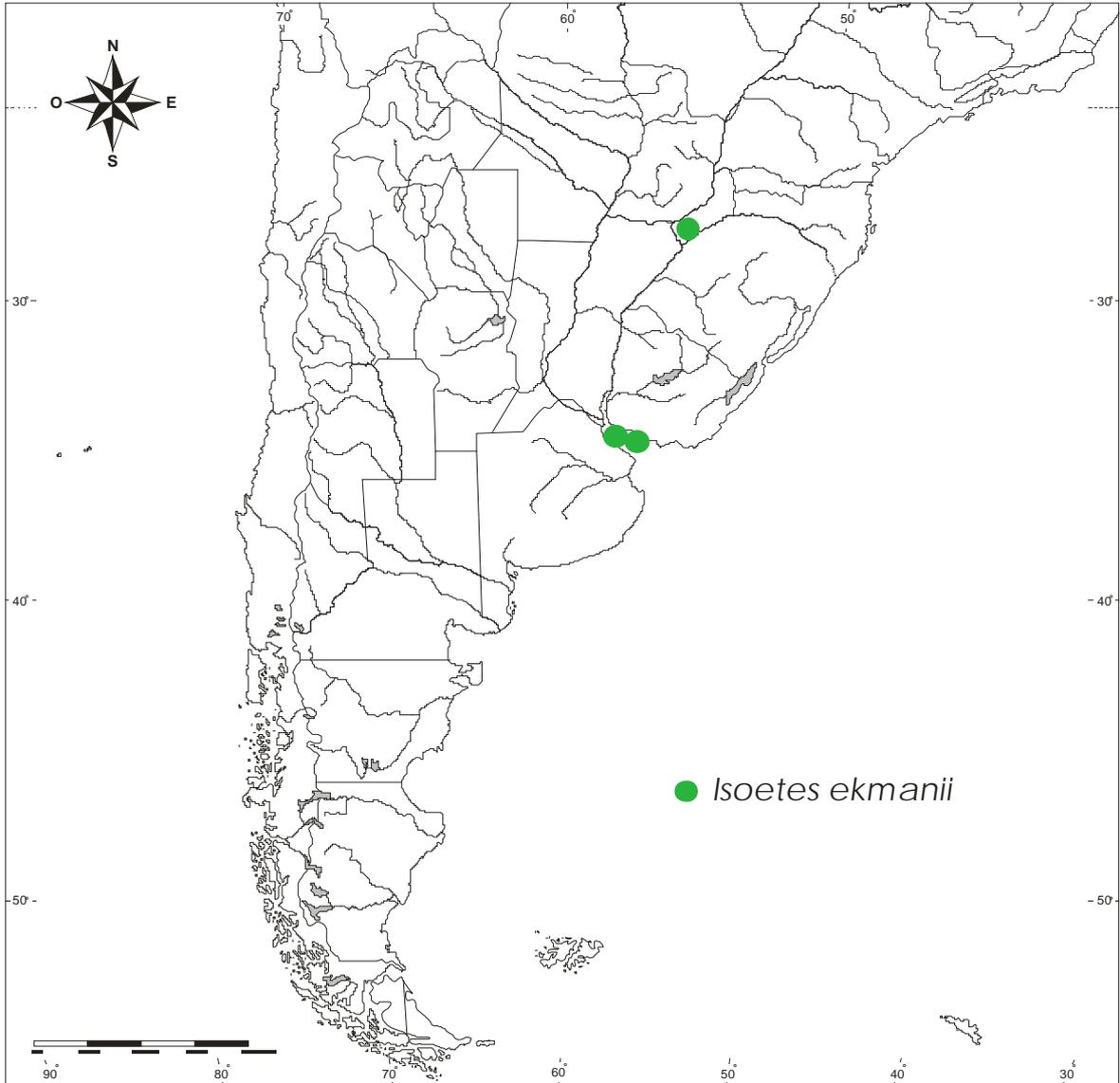
La esporodermis está constituida por una cubierta silíceea, de 8.0 – 10.0 μm de espesor, de estructura homogénea. El exosporio, delgado, de 4 a 5 μm de estructura lamelar (Lámina 15, Fig. E).

MICROSPORAS (Lámina 16)

Las microsporas son monoletes; de 28 a 32 μm de longitud y 19 a 21 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 16, Figs. A, B). En vista ecuatorial biconvexas (Lámina 16, Fig. D); con una expansión supra-lesural de 4 μm de altura (Lámina 16, Figs. A, D). La lesura, recta, de 29-30 μm de longitud y 3-4 μm de ancho (Lámina 16, Fig. B) presenta igual ornamentación que el resto de la espora. La ornamentación es rugulada y la ornamentación de base esta compuesta por gránulos y equínulas sobre toda la superficie (Lámina 16, Fig. E). Una proyección ecuatorial está presente (Lámina 16, Figs. A, D).

La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 8

Lámina 15. *Isoetes ekmanii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación es reticulada, con lúmenes irregulares y muros elevados, de margen irregular. Se observan equínulas sobre los muros y lesuras. Las lesuras son rectas, delgadas y se prolongan hasta el ecuador. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. La ornamentación es reticulada, heterobrochada y los muros elevados presentan equínulas en sus márgenes. Se observa la “zona” ecuatorial con equínulas en su superficie (flecha). Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. Se observan las lesuras con equínulas en su superficie. La “zona” ecuatorial, es delgada, plegada y posee equínulas. Escala: 100 μm . **Fig. D.** Vista distal. El retículo presenta muros mas elevados hacia el centro y más bajos hacia el ecuador. Algunos de los brocha centrales son en parte abiertos por lo que los lúmenes se conectan entre si. En los márgenes de los muros se observan equínulas. Escala: 100 μm . **Fig. E.** Fractura de la esporodermis. La cubierta silíceo (Si) presenta una estructura homogénea y debajo el exosporio de menor espesor, presenta estructura lamelar. Escala: 10 μm . **Fig. F.** Detalle de superficie. Se observan las equínulas en los márgenes de los muros del retículo. En el fondo de los lúmenes se distingue la ornamentación de base constituida por perforaciones. Escala: 10 μm . Burkart 4003 (BA).

Lámina 16. *Isoetes ekmanii*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Microsporas en diferentes vistas. Vista ecuatorial menor a la derecha de la figura, donde se observa la expansión supra-lesural orientada hacia arriba (cabeza de flecha) y la proyección ecuatorial bien evidente (flecha). A la izquierda de la figura se observa una vista proximal. La ornamentación es rugulada en toda la superficie. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista proximal. Se observan rúgulas en toda la superficie, incluso sobre la lesura. La ornamentación de base está representada por gránulos y equínulas en toda la superficie de la spora. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle de superficie proximal. A la derecha de la figura se observa parte de la lesura con la misma ornamentación que el resto de la spora. Los gránulos y equínulas de la ornamentación de base son evidentes. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial mayor. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La expansión supra-lesural y la proyección ecuatorial son evidentes. Toda la superficie es rugulada. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de la superficie distal donde se observan rúgulas, gránulos y equínulas. Escala: 10 μm . Burkart 4003 (BA).

9. I. escondidensis Halloy. Lilloa 35 (2) 1979.

Tipo: Laguna Escondida Media, Cumbres Calchaqués, 4330m, Tucumán, Argentina, 1977. Halloy N°732 (LIL)

Análisis morfológico

Cormo de 9 mm de ancho por 4.5 a 5 mm de alto, bilobado. Raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos en número de 13 a 32, alrededor de 27 cm de largo; 2.7 a 3.1 mm de ancho en zona media y mas abajo, justo encima del esporangio, 2.7 a 3.5 mm. El borde membranoso sube desde la base hasta más o menos $\frac{1}{4}$ a $\frac{1}{3}$ del largo de la hoja. Color verde con numerosas manchas marrón rojizas, base blanca. Ápice frecuentemente con los últimos 0.2 mm marrón rojizo oscuro, de forma roma. Sin estomas ni fibras de sostén. Esporangios ovalados. El velo completo. Lígula peltada, delicada, con un diámetro aproximado de 1 x 3.5 mm. Labium inconspicuo.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Láminas 17, 18)

Las megasporas son triletes, blancas, de 380 a 390 μm de diámetro ecuatorial (Lámina 17, Figs. A, B, C). La forma es subtriangular a globosa en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Las lesuras, prominentes, rectas y macizas, de ápice redondeado, se prolongan hasta la “zona” ecuatorial y se fusionan a la misma. Tienen una longitud que varía de 180 a 190 μm y 26 a 30 μm de ancho. El desarrollo del trilete y cresta ecuatorial varían, probablemente de acuerdo con la edad y el modo de formación individual. La ornamentación de las facetas está compuesta de rúgulas cortas y bajas levemente marcadas (Lámina 17, Figs. A, B, C). Las rúgulas pueden variar en longitud y desarrollo en el área proximal en diferentes esporas, así, aquellas cercanas a las lesuras, en algunas esporas, se disponen paralelamente a las lesuras acompañando su disposición. Algunas esporas muestran superficies distales con rúgulas cortas y levemente marcadas (Lámina 18, Figs. A, B). La ornamentación es levemente rugulada en toda la superficie (Lámina 17, Figs. D, E). La ornamentación de base está integrada por cordones delgados que se anastomosan y forman una malla abierta a la superficie. Algunos cordones se disponen paralelos entre si y otros se fusionan y determinan áreas mas densas de cordones de disposición tridimensional, con trama abierta (Lámina 18, Figs. D-F). Los cordones cercanos a las lesuras se disponen perpendicularmente a las mismas, conectando la malla con la lesura., con espacios abiertos a la superficie

(Lámina 18, Fig. E). La “zona” ecuatorial poco o nada desarrollada, de 26 μm de ancho. La diferenciación sub-ecuatorial o “girdle” no está diferenciada (Lámina 17, Figs. D, E).

MICROSPORAS (Láminas 19, 20)

Las microsporas son monoletes, marrones, de 36 μm de longitud y 24 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 19, Figs. A, B). En vista ecuatorial la cara proximal es convexa y la distal es hemisférica; con una expansión supra-lesural poco desarrollada (Lámina 19, Fig. B). La lesura, recta, de 28 μm de longitud y un ancho de 4 μm (Lámina 20, Fig. A). En las microsporas, se observa una transición en cuanto a la ornamentación en el área ecuatorial. El background generalmente está compuesto de perforaciones y elementos esculturales bajos. En este caso se observan otros elementos más altos intercalados con los de menor altura. El perisporio presenta espinas las cuales están uniforme y densamente distribuidas en toda la superficie. Algunos de los elementos presentan el extremo romo y otros están fusionados por sus bases, los que forman procesos elevados en la cara distal. La superficie de la expansión supra-lesural presenta equínulas. Las características de la ornamentación son diferentes en las áreas polares respecto de la forma y altura de los procesos (Lámina 21, Fig. A). Los elementos del polo proximal son alargados pero de formas diversas y de superficie irregular, heteromórficos, dispuestos radialmente. Equínulas delgadas (Lámina 19, Fig. B) cubren la cara proximal y zona ecuatorial (Lámina 19, Fig. C). La ornamentación distal está compuesta por equínulas y crestas, estas últimas son producto de la fusión de varias equínulas. Las equínulas se ubican entre las crestas y están densamente distribuidas en toda la superficie. Las equinas se distribuyen en toda la superficie incluyendo la superficie de la lesura (Lámina 20, Fig. B). Se observa claramente una transición en la ornamentación: equinas hacia la cara proximal, y equinas y crestas en la cara distal. En vista ecuatorial, se evidencia una transición de la ornamentación en la zona ecuatorial (Lámina 19, Fig. A). Las equinas están densamente dispuestas en la transición ecuatorial-proximal (Lámina 20, Figs. C, D). La superficie de las crestas es irregular y presentan nano-elementos de forma variada. (Lámina 20, Fig. D). La cara distal posee elementos aplanados de forma variada, pudiendo tener sus extremos romos, trancos o ramificados (Lámina 19, Fig. C).

MICROSPORAS. Análisis al MET. (Láminas 21 y 22)

El perisporio tiene 1.0 a 3.4 μm de espesor. Tiene tres estratos, en sección, externo, medio e interno. El estrato externo tiene discontinuidades y el medio está formado por cordones, que son circulares en sección, de 60-100 nm de ancho y 100-200 nm de longitud, con un centro poco contrastado y una cubierta más oscura. Estos elementos están fusionados y forman una estructura lacunosa. El estrato interno se observa en contacto con los elementos externo del para-exosporio. Los elementos del estrato medio muestran continuidad con los estratos externo e interno. La ornamentación en el polo proximal está formada por el estrato externo, mientras que la ornamentación distal está formada por los estratos, externo y medio. El perisporio no muestra variación en la zona ecuatorial. El para-exosporio está constituido de varillas (rods) ordenadas tangencialmente. Estas son circulares en sección, de 200-240nm de diámetro, con una cubierta bien contrastada de 50-80nm de espesor. Las varillas están fusionadas a otras de la misma clase en algunos lugares y en diferentes niveles. El exosporio, de 100-200nm de espesor, se presenta homogéneo y de margen irregular. La superficie externa tiene una cubierta de mayor contraste, la cual tiene un espesor de 67 a 89nm. En ambos lados de la región abertural, el exosporio tiene zonas “pluriestratificadas”. Entre el exosporio y el para-exosporio se observa una separación ecuatorial-distal, también denominada “gap”, la cual es evidente en todas las secciones. En el interior de la cámara supra-abertural, los cordones son evidentes y algunos de ellos están fusionados con otros de la misma clase y también con el exosporio. El endosporio, tiene una estructura fibrilar y un espesor de 250 a 400nm. Son evidentes dos zonas, lo cual indica que probablemente se formaron secuencialmente. La zona interna, en contacto con el citoplasma, presenta una estructura tridimensional con algunos lugares mas condensados.

En una sección longitudinal de una microspora completa en vista ecuatorial menor (Lámina 21 MET, Fig. B) se aprecia que, el perisporio está más desarrollado en espesor distalmente. Los procesos ornamentales distales están integrados por la capa media del perisporio y consiste de cordones fusionados, los cuales forman una estructura lacunosa (Lámina 21, Fig. C). La estructura distal de la capa media del mismo es mucho más abierta que la proximal y consiste de cordones, circulares en sección con un centro menos contrastado y una cubierta oscura. Los cordones fusionados forman una estructura lacunar (Lámina 21 MET, Fig. D).

El para-exosporio, por encima del exosporio, está formado por barras o cordones fusionados, orientados tangencialmente (Lámina 22 MET, Fig. D).

En el exosporio se distinguen dos estratos: un estrato interno de margen irregular y uno externo fuertemente contrastado. Las zonas pluriestratificadas del exosporio se encuentran a ambos lados de la lesura y están constituidas por componentes laminares superpuestos orientados tangencialmente. Se observa una separación o “gap” entre el para-exosporio y el exosporio. El exosporio y el endosporio se encuentran retraídos distalmente envolviendo al contenido celular. (Lámina 21 MET, Fig. C).

La esporodermis proximal en sección (Lámina.21 MET, Fig. C) posee un perisporio compuesto por tres estratos externo, medio e interno. El estrato externo forma la ornamentación proximal; el estrato medio está constituido por cordones y el estrato interno se ubica sobre los elementos externos del para-exosporio.

En el área abertural (Lámina 22 MET, Fig. A) el perisporio y el para-exosporio participan en la formación de la expansión supra-lesural. Se observan barras en sección dentro de la cámara supra-abertural. Estas evidencian continuidad con la cubierta del exosporio y algunas de ellas están fusionadas entre si.

Internamente en su parte basal (Lámina 22 MET, Fig. B) el exosporio presenta zonas pluriestratificadas a ambos lados de la abertura (Lámina 22 MET, Fig. C). Estas consisten de láminas que pueden estar libres o anastomosadas. Los espacios entre láminas están rellenos por un material contrastado. Los cordones del para-exosporio en sección presentan un centro menos contrastado y una cubierta contrastada. La cubierta de los cordones muestra continuidad con la cubierta oscura del exosporio (Lámina 22 MET, Fig. B). El endosporio presenta estructura fibrilar y una zona interna más contrastada.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 9

Lámina 17. *Isoetes escondidensis*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras, rectas y macizas de ápice redondeado, se prolongan hasta la zona ecuatorial y se fusionan a la misma. La ornamentación de las facetas está compuesta de rúgulas cortas y bajas levemente marcadas. Escala: 100 μm . **Fig. B-C.** Vistas proximales. La ornamentación es rugulada pero las rúgulas son más largas y marcadas. Las rúgulas cercanas a las lesuras en algunas esporas se disponen paralelamente a las lesuras acompañando su disposición. Escala: 100 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial. La ornamentación es levemente rugulada en toda la superficie. La diferenciación subecuatorial (girdle) presenta la misma ornamentación que el resto de la espora. Escala: 100 μm . **Fig. E.** Vista ecuatorial. Las rúgulas se disponen en toda la superficie pero varían en longitud, altura y disposición respecto de la espora en D. La ornamentación es similar en la diferenciación subecuatorial (girdle). Escala: 100 μm .

Halloy A 311 (LIL).

Lámina 18. *Isoetes escondidensis*. Megasporas vistas al MEB. **Figs. A y B.** Vistas distales. Ambas esporas muestran superficies distales con rúgulas cortas levemente marcadas. Nótese la diferencia de tamaño con las microsporas ubicadas en la parte inferior de la figura. Escalas: 100 μm . **Fig. C.** Vista distal. Ornamentación con rúgulas bien marcadas desde el centro hacia los márgenes. Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle de la superficie proximal. Se observan cordones delgados que se anastomosan y forman una malla abierta a la superficie. Algunos cordones se disponen paralelos entre si y otros se fusionan y determinan áreas mas densas (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de superficie proximal. Malla de cordones de disposición tridimensional, con trama abierta. Los cordones cercanos a las lesuras se disponen perpendicularmente, conectando la malla con la lesura. Escala: 10 μm . **Fig. F.** Detalle de faceta proximal. Se observa la malla de cordones dispuestos en forma tridimensional, con espacios abiertos a la superficie. Escala: 10 μm .

Halloy A 311 (LIL).

Lámina 19. *Isoetes escondidensis*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** En el lado izquierdo de la figura se observa una espora en vista ecuatorial, donde se evidencia una transición de la ornamentación en la zona ecuatorial. A la derecha de la figura se observa una espora en vista distal. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. El polo proximal está ubicado hacia la parte superior. La diferencia en la ornamentación entre

ambas caras es evidente. La superficie de la cara proximal está constituida por equínulas delgadas. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista distal. La ornamentación está compuesta por equínulas y crestas estas últimas son producto de la fusión de varias equínulas. Las equínulas se ubican entre crestas y están densamente distribuidas en toda la superficie. Escala: 10 μm . Halloy A 311 (LIL).

Lámina 20. *Isoetes escondidensis*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. En la parte superior de esta figura se observa un desprendimiento de la capa más externa del perisporio lo cual permite observar las características de la capa media de esta pared. A la izquierda se observa la capa desprendida en sección compuesta por tres estratos. Se observan procesos heteromofitos, alargados radialmente y de superficie irregular. Estos elementos se distribuyen en toda la superficie incluyendo la superficie de la lesura. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Detalle de superficie ecuatorial. Se observa claramente una transición en la ornamentación: procesos alargados hacia la cara proximal y, equinas y crestas en la cara distal. La superficie de las crestas es irregular y presentan, además, nano-elementos de forma variada. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle de superficie ecuatorial. Las equinas están densamente dispuestas en la transición ecuatorial-proximal. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de equinas y crestas en la zona de transición. Escala: 10 μm . Halloy A 311 (LIL).

Lámina 21. *Isoetes escondidensis*. Microsporas vistas al MET y MEB. **Fig. A.** Vista ecuatorial al MEB. Es evidente la diferencia en la ornamentación entre las dos áreas polares. Las equinas cubren la cara proximal y zona ecuatorial. La cara distal tiene elementos complejos, aplanados, de forma variada pudiendo tener sus extremos romos, truncos o ramificados. Es notable la diferencia de altura entre los procesos proximales y distales también. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Sección longitudinal de una microspora entera. La cara proximal está orientada hacia la parte superior y derecha de la figura. El perisporio (P) está más desarrollado distalmente. Los procesos aplanados distales tienen una estructura interna lacunosa similar a la de la capa media del perisporio. Consiste de cordones fusionados, los cuales forman una estructura lacunosa. El para-exosporio (Pex), por encima del exosporio, está formado por barras (rods) distribuidas tangencialmente. El exosporio (E) tiene un margen irregular, y presenta una capa superficial con un contraste similar al del perisporio. Se observa una separación o gap (g) entre el para-exosporio y el exosporio. El complejo exosporio- endosporio (En) se

encuentra retraído distalmente envolviendo al contenido celular. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Detalle con TEM de la esporodermis proximal en sección. El perisporio está constituido de cordones dispuestos en tres estratos, Pe, Pm y Pi. El estrato Pe forma la ornamentación proximal (flecha). Las zonas pluriestratificadas del exosporio (Zp) se encuentran a ambos lados de la lesura y están constituidas por componentes laminares superpuestos orientados tangencialmente. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Detalle de la estructura del perisporio distal. La estructura distal del estrato medio (Pm) es mucho más abierta que la proximal y consiste de cordones, circulares en sección con un centro menos contrastado y una cubierta oscura (flecha). Los cordones fusionados forman una estructura lacunar. Escala: 1 μm . Halloy A 311 (LIL).

Lámina 22. *Isoetes escondidensis*. Secciones de la esporodermis de microsporas vistas al MET. **Fig. A.** Detalle del área abertural. El perisporio (P) y el para-exosporio (flecha) participan en la formación de la expansión supra-lesural. El exosporio presenta zonas pluriestratificadas a ambos lados de la abertura (Zp). Se observan barras en sección dentro de la cámara supra-abertural (cabeza de flecha). Estas evidencian continuidad con la cubierta del exosporio y algunas de ellas están fusionadas entre si. Escala: 1 μm . **Fig. B.** Parte de la esporodermis en sección, en la zona abertural profunda. En el ángulo superior izquierdo se observan las zonas pluriestratificadas (Zp) del exosporio únicamente desarrolladas a ambos lados de la lesura. Se observan algunos cordones del paraexosporio en sección (flecha). Dichos cordones presentan un centro menos contrastado y una cubierta contrastada y estructura similar a la de la capa que cubre la superficie del exosporio. La cubierta de los cordones muestra continuidad con la cubierta oscura del exosporio (flecha). El endosporio (En) presenta estructura fibrilar y una zona interna más contrastada. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Detalle de una de las zonas pluriestratificadas (Zp) del exosporio en el área abertural profunda. Estas consisten de láminas que pueden estar libres o anastomosadas. Los espacios entre láminas están rellenos por un material contrastado. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Sección de la esporodermis. Se observan el estrato interno del perisporio (Pi), parte del para-exosporio (Pex) constituido de cordones fusionados a distintos niveles, el exosporio (E) con dos estratos uno interno y otro externo contrastado. Se observan además cordones en sección cubiertos por la misma sustancia oscura que cubre al exosporio y fusionados a su superficie (flecha). Escala: 1 μm . Halloy A 311 (LIL).

10. *I. eshbaughii* Hickey & Fuchs. Syst. Bot. 11: 310. 1986

Tipo: Bolivia, Cochabamba, Ayopaya. 27/03/1980, *Hickey & Eshbaugh 823* (GH).

Análisis morfológico

Cormo bilobado, de 10 mm de ancho y 5 mm de alto; raíces dicotómicas. Los licofilos, muy delgados, se presentan en número de 10 a 20 aproximadamente, de color verde oscuro e incoloros hacia la base, de 4.0 a 5.0 cm de longitud, 1.0 mm de ancho en la base y un ancho inferior a 1 mm hacia el ápice; las alas son membranáceas, hialinas, cubren menos del 50% de la lámina; haces de fibras y filopodios ausentes. Estomas presentes. Esporangios basalmente ubicados, de 5.0-8.0 mm de longitud y menos de 1.0 mm de ancho. El velum es incompleto, de 4.0 mm sobre el margen superior del esporangio. Lígula deltoide, de 1.9 mm de longitud y 1.8 mm de ancho. Labium inconspicuo.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 23)

Las megasporas son triletes, blancas, de 353 a 400 μm de diámetro ecuatorial (Lámina 23, Figs. A, B, C). La forma es subtriangular a globosa en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Las lesuras, son elevadas, rectas y macizas, de ápice redondeado, se prolongan hasta la “zona” ecuatorial y se fusionan a la misma. Tienen una longitud de 195 μm , 21 μm de ancho y una altura de 10.5 μm . La ornamentación es rugulada, con rúgulas cortas en toda la superficie de la espora. La ornamentación de base presenta gránulos y escasas perforaciones (Lámina 23, Fig. A). Las rúgulas se encuentran mas marcadas en la cara distal (Lámina 23, Figs. C, D). La “zona” ecuatorial poco desarrollada, de 11 μm de ancho y 5 μm de altura. La diferenciación sub-ecuatorial o “girdle” no está diferenciada, presenta igual ornamentación que el resto de la espora (Lámina 23, Figs. C).

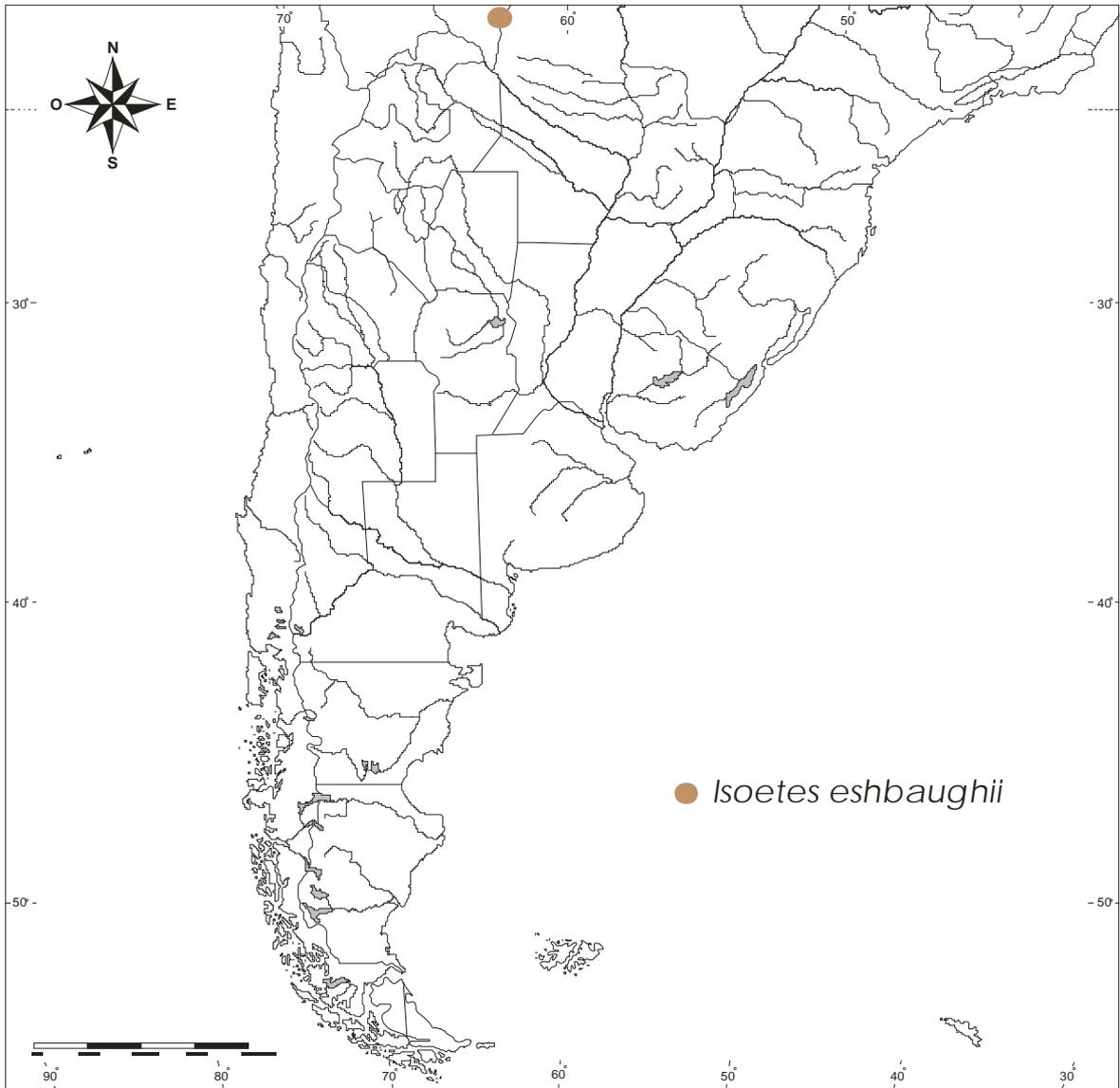
La esporodermis está constituida por una cubierta silíceas (Lámina 23, Fig. D), de 10-12 μm de espesor, con una estructura homogénea, constituida por elementos estructurales circulares en sección, con distintas orientaciones que forman una malla tridimensional densa, con escasos espacios (Lámina 23, Fig. D).

MICROSPORAS (Lámina 24)

Las microsporas son monoletes; de 35 a 40 μm de longitud y 24 a 25 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 24, Fig. B). En vista ecuatorial biconvexas (Lámina 24, Fig. A); con una expansión supra-lesural de 3 μm de altura (Lámina 24, Figs. B). La lesura, recta, de 33 μm de longitud y 4 μm de ancho (Lámina 24, Fig. B). La ornamentación es equinada en toda la superficie, aunque existe una diferencia de tamaño en la ornamentación entre ambas caras. Así, se definen como equinas los elementos distales y como equínulas los proximales (Lámina 24, Figs. A, B). La ornamentación de base está representada por perforaciones (Lámina 24, Fig. C). Una proyección ecuatorial es evidente (Lámina 24, Fig. A).

La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 10

Lámina 23. *Isoetes eshbaughii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras macizas, se prolongan hasta la zona en el ecuador. La ornamentación es rugulada, observándose rúgulas cortas en toda la superficie. La ornamentación de base presenta gránulos (flecha) y escasas perforaciones. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. La ornamentación distal es similar a la proximal y está integrada por rúgulas cortas, distribuidas en toda la superficie. Los gránulos constituyen la ornamentación basal. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. El polo proximal está orientado hacia la derecha de la figura. La banda sub-ecuatorial o girdle, presenta igual ornamentación que el resto de la superficie. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de fractura de la cubierta silíceea (Si) de la esporodermis. Cubierta y elementos estructurales internos de dicha cubierta. Escala: 10 μm . Hickey & Eshbaugh 824 (GH).

Lámina 24. *Isoetes eshbaughii*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista ecuatorial. Esta vista nos permite apreciar que existe una diferencia en la ornamentación entre ambas caras. La ornamentación es equinada en toda la superficie. Se definen como espinas los elementos distales y como equínulas los proximales. La proyección ecuatorial es evidente (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. B.** Hay varias microsporas que nos ofrecen todas las vistas, proximal, distal y ecuatorial. En algunas se evidencia claramente la expansión supralesural (flecha). En otras vistas se observa una expansión que marca el ecuador. Escala 100 μm . **Fig. C.** Detalle de superficie distal que muestra equinas, equínulas y perforaciones (flechas) de la ornamentación de base. Escala: 10 μm . Hickey & Eshbaugh 824 (GH).

11. *I. fusco-marginata* H. P. Fuchs Fl. Illustr. Catarin. Isoetaceae. 1986

Tipo: Estado de Río Grande do Sul, Sao Francisco de Paula, in paludoso loco, 900 m.s.m., 1949, A. *Sehnem* 4122 (PACA).

I. isabellocensis sensu Fuchs Procds. Loninki. Nederld. Akad. Wetensch.

I. ramboi sensu Fuchs Rev. Sudamer. Bot. 8 (1-2): 19.

Análisis morfológico

Cormo bilobado, de 1 cm. de ancho y 0.7 cm de alto; raíces dicotómicamente ramificadas, filiformes. Los licofilos se presentan en número de 15 a 20 aproximadamente, de color verde amarillento, de 14 a 22 cm de longitud, 7.0 mm de ancho en la base y de 0.5-1 mm de ancho en la parte media del licofilo, el ápice se observa terminado en un mucrón; las alas son membranáceas, de margen blanco amarillento, de 2.5 mm de ancho a la altura del esporangio y 9 mm en la base, extendiéndose hacia el ápice del licofilo de 2.5 a 4.5 cm; Estomas ausentes. Esporangios oval-elongados, basalmente ubicados, de 6.0 mm de longitud y 4.0 mm de ancho. El velo, cubre el extremo superior del esporangio hasta 2 mm y luego se continúa lateralmente hasta 0.6 mm. Lígula ovalada, castaña rojiza, el extremo superior irregular. Labium de forma triangular, color blanquecino, de 1.5 mm o mas de longitud y 0.6 mm de ancho.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 25)

Las megasporas son triletes, de 638 a 670 μm de diámetro ecuatorial (Lámina 25, Fig. A). La forma es subtriangular en vista polar. La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 25, Fig. B). Las lesuras son rectas y delgadas, se continúan hasta la "zona" en el ecuador. Tienen una longitud de 351 μm y un ancho de 21 μm a 32 μm . La ornamentación es reticulada heterobrochada en toda la superficie. Los lúmenes del centro de las facetas proximales son de un diámetro mayor (Lámina 25, Fig. A). Igualmente, el retículo distal posee lúmenes de mayor diámetro en la zona central y disminuyen hacia la zona ecuatorial (Lámina 25, Fig. C). Los diámetros de los lúmenes varían de 53 a 64 μm . En los márgenes de los muros se observan equínulas (Lámina 25, Figs. D). La zona ecuatorial, es delgada y difícilmente distinguible de la ornamentación (Lámina 25, Fig. B). La banda sub-ecuatorial o girdle no está diferenciada (Lámina 25,

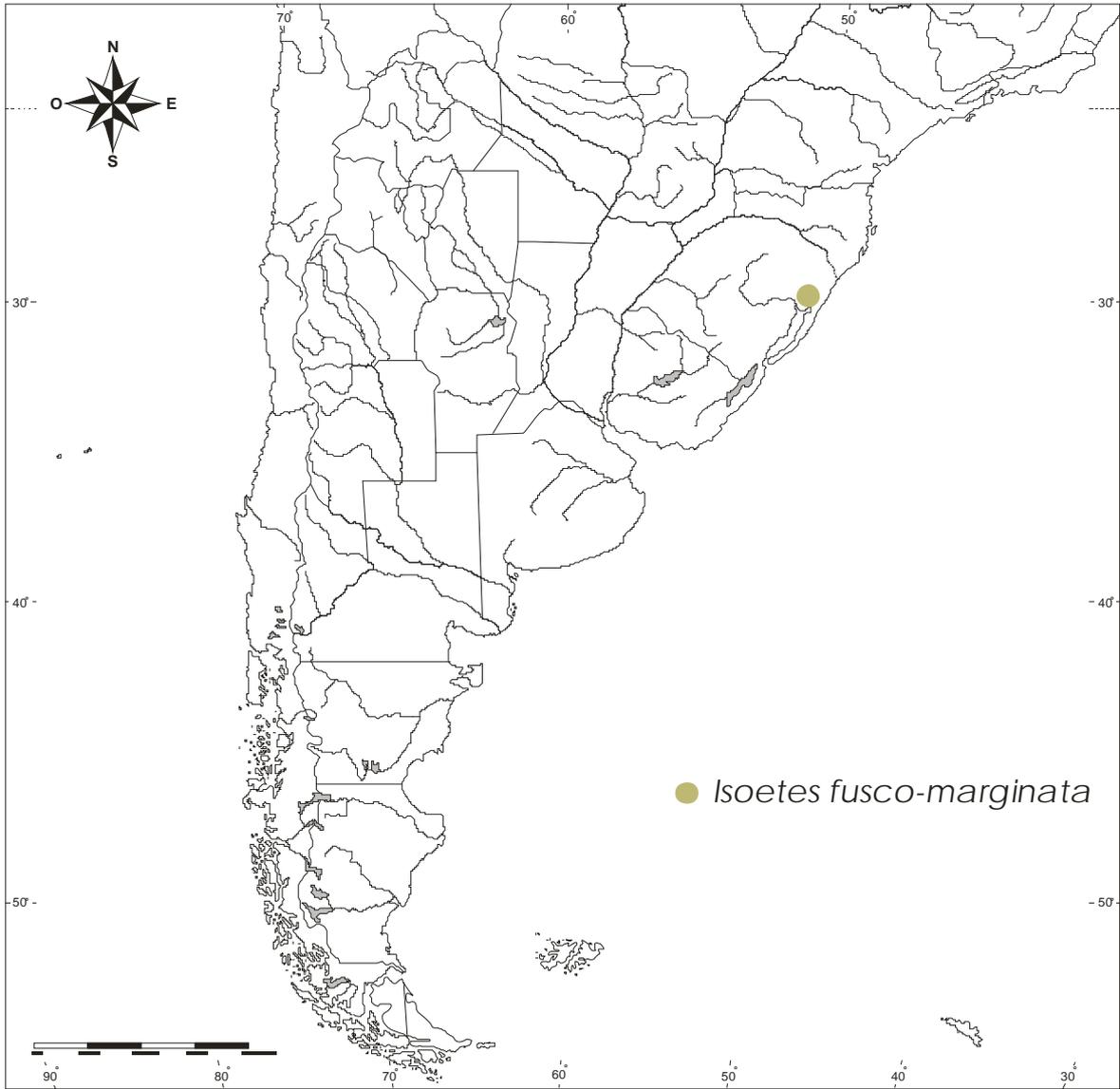
Fig. B). La esporodermis está compuesta por una cubierta silíceea, exosporio, para-exosporio y endosporio.

MICROSPORAS (Lámina 26)

Las microsporas son monoletes; de 32 μm de longitud y 22 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 26, Fig. A). En vista ecuatorial, biconvexas (Lámina 26, Fig. B); con una expansión supra-lesural bien desarrollada de 4 μm de altura (Lámina 26, Fig. B). La lesura, recta, de 29 μm de longitud y 5 μm de ancho, presenta en sentido perpendicular una expansión o “swelling” simétrica a ambos lados de la lesura (Lámina 26, Fig. B). La ornamentación es rugulada incluso sobre la lesura (Lámina 26, Fig. A). En la superficie distal se observan rúgulas y equínulas sobre una ornamentación de base perforada (Lámina 26, Fig. C). Una proyección ecuatorial es evidente (Lámina 26, Fig. B).

La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 11

Lámina 25. *Isoetes fusco-marginata*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras, rectas y delgadas, se continúan hasta la “zona” en el ecuador. La ornamentación es reticulada heterobrochada, los lúmenes del centro de las facetas son de diámetro mayor. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La ornamentación es reticulada en toda la superficie. La “zona” es delgada y difícilmente distinguible de la ornamentación. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista distal. El retículo distal posee lúmenes de mayor diámetro en la zona central y disminuyen hacia la zona ecuatorial. Los muros presentan equínulas en los márgenes. Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle superficie distal. Se observan lúmenes con una ornamentación de base representada por perforaciones. Los muros con equínulas en su superficie. Escala: 100 μm . Rambo 44875 (LIL).

Lámina 26. *Isoetes fusco-marginata*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La lesura es recta, en sentido perpendicular a la lesura se observa una expansión o “swelling” simétrica a ambos lados de la lesura (flecha). La ornamentación está compuesta por rúgulas en toda la superficie, incluso en la lesura. La superficie de las rúgulas es equinulada. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. En el polo proximal (izquierda de la figura) se observa una expansión supra-lesural bien desarrollada y una proyección ecuatorial evidente (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle de superficie distal. Se observan rúgulas y equínulas sobre una ornamentación de base perforada (flecha). Escala: 10 μm . Rambo 44875 (LIL).

12. *I. gardneriana*. Kunze ex Mett. Fil. Lechleri 2: 36. 1859

Tipo: Brasil, Prov. Goyaz, *Gardner 3536* (B). Isotipos: B, BM, G, P, S.

Calamaria gardneriana (Mett.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 828. 1891-1893

Análisis morfológico

Cormo globoso, trilobado, de 30 mm de alto y 35 mm de ancho. Raíces dicotómicamente ramificadas. Licofilos no acuminados, incoloros en la base y verdes en el ápice. En número de 30 a 50, de 20.0 a 24.0 cm de longitud y de 5 a 7 mm de ancho en la base; 1.0 a 1.3 mm de ancho en la porción media del licofilo y 1.0 a 2.0 mm en el ápice; el ala membranacea, dilatada hacia la base del licofilo, se extiende del 20 al 30% del licofilo, con una longitud aproximada de 60 mm, de 1.8 a 3 mm de ancho a la altura del esporangio; subula cuadrangular de ápice trigonal, verde brillante; no se observan fibras; estomas presentes, ordenados en fila en los márgenes del licofilo; las escamas y filopodios no se observaron. Los esporangios son elípticos, sus paredes de color marrón oscuro, de 7.5 a 8.5 mm de longitud y 4.0 a 6.0 mm de ancho, están ubicados en la porción basal del licofilo. El velum no se observa. No presenta lígula. El labium es aovado a cordado, de 3.5 a 4.5 mm de ancho y 2.0 a 2.5 mm de alto.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Láminas 27, 28)

Las megasporas son triletes, de 353 μm a 400 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 27, Fig. A). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 28, Fig. C). Las lesuras, de aspecto laminar, se unen a la “zona” en el ecuador. Tienen una longitud de 200 a 215 μm y 10 μm de ancho y 10 a 30 μm de altura. La ornamentación está integrada por conos distribuidos en toda la superficie de la espora. Los procesos ornamentales son reducidos en altura en el área central en el punto de unión de las lesuras y en los laterales de las mismas. Varían en altura desde 10 μm a 26 μm . Están constituidos por cordones anastomosados (Lámina 27, Fig. B). La ornamentación de base está integrada por una malla constituida por cordones de diferentes diámetros similares a los que forman los procesos anastomosados dejando amplios espacios abiertos a la superficie. Aquellos cordones que tienen sus extremos libres forman espínulas delgadas en la superficie y en los procesos de mayor tamaño (Lámina 27, Figs. B, C). Algunos conos distales (Lámina 28, Fig. B) se encuentran fusionados lateralmente formando tubérculos. La “zona” ecuatorial es delgada y apenas

distinguible de la ornamentación en los lados, sin embargo, es mas ancha y notoria en los ángulos (Lámina 28, Figs. A, C). La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta la misma ornamentación que el resto de la superficie, esto es, varios procesos fusionados formando tubérculos (Lámina 28, Fig. C).

MICROSPORAS (Lámina 29)

Las microsporas son monoletes, de 32 μm a 35 μm de longitud y 21 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 29, Fig. A) y biconvexas en vista ecuatorial mayor; con una expansión supra-lesural de 4.2 μm de altura (Lámina 29, Fig. C). La lesura, recta, de 29 μm de longitud y un ancho de 3 μm (Lámina 29, Fig. A). La superficie del perisporio es rugulada. La ornamentación consiste de rúgulas y verrugas en toda la superficie (Lámina 29, Fig. B; Lámina 8, Fig. A). Proyección ecuatorial presente (Lámina 29, Figs. A, C).

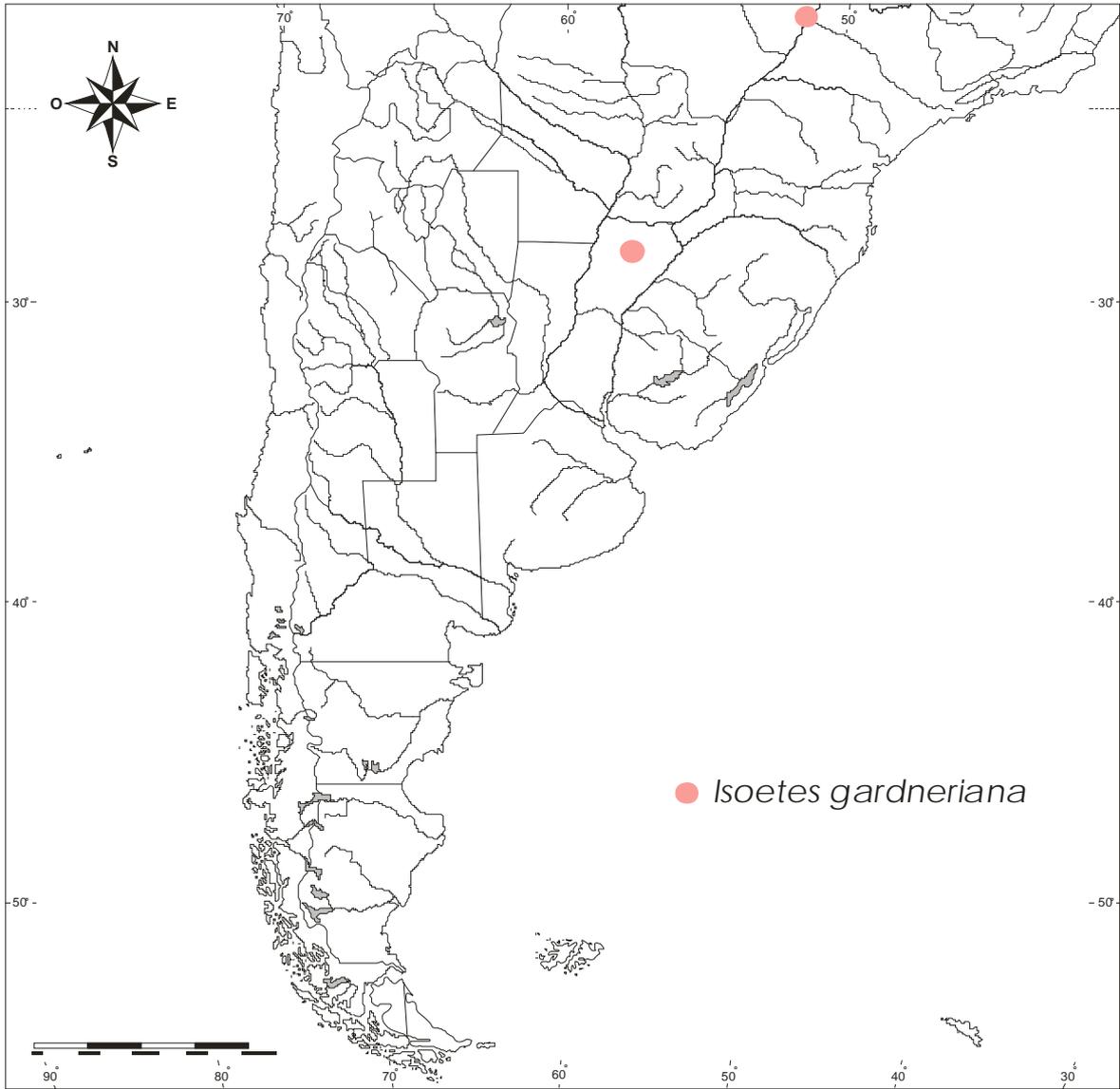
MICROSPORAS. Análisis al MET. (Láminas 30, 31)

El perisporio consiste de tres estratos externo, medio e interno. El externo es delgado y presenta elementos ornamentales alargados radialmente (báculos, equínulas y procesos capitados) (Lámina 30, Fig. B). El estrato medio presenta dos niveles de estructura lacunosa (Lámina 30, Fig. D). La capa media consiste de cordones cortos de sección circular los cuales tienen un centro menos contrastado y una cubierta oscura, estos muestran continuidad con los estratos externo e interno. Estos se fusionan constituyendo una estructura laxa. El estrato interno es de menor espesor que el externo y se apoya sobre las barras del para-exosporio (Lámina 30, Fig. D).

El para-exosporio, por dentro del perisporio, consiste de barras alargadas tangencialmente, fusionadas y distribuidas en distintos niveles (Lámina 31, Figs. A, D). El exosporio es evidente por dentro del para-exosporio (Lámina 31, Figs. C, D). La estructura del exosporio es homogénea y presenta dos zonas pluriestratificadas a ambos lados de la lesura (Lámina 30, Figs. B, C). Un espacio o gap se observa entre el para-exosporio y el exosporio (Lámina 30, B). El endosporio se encuentra desarrollado. En la zona abertural, el perisporio y el para-exosporio (Pex) intervienen en la formación de la cámara supra-abertural. El perisporio muestra continuidad en esta zona (Lámina 30, Fig. C). La ornamentación está constituida por el estrato externo del perisporio y consiste de elementos alargados radialmente. Algunos están fusionados por sus bases. Sobre el estrato externo del perisporio se observan discontinuidades y procesos ornamentales

formados por uno o varios cordones. En este último caso los mismos se encuentran unidos por su base y sus extremos distales son divergentes (Lámina 30, Fig. C). El para-exosporio muestra discontinuidad en esta zona. Se observan continuidades entre elementos del para-exosporio y del exosporio, (Lámina 31, Fig. D). Las barras del para-exosporio tienen espesor irregular y se bifurcan dejando espacios que están rellenos de cordones similares a los del perisporio. El exosporio está compuesto por dos estratos. El estrato interno es homogéneo con un margen irregular y el estrato externo es delgado y fuertemente contrastado (Lámina 31, Fig. A). El endosporio sobre el citoplasma es grueso, presenta una estructura compleja, formada por una malla tridimensional. (Lámina 31, Figs. B, D).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 12

Lámina 27. *Isoetes gardneriana*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son delgadas y elevadas y se prolongan hasta la “zona” ecuatorial. La ornamentación está formada por conos. Los procesos ornamentales son reducidos en altura en el área central en el punto de unión de las lesuras y en los laterales de las mismas. En esta vista puede apreciarse que la zona ecuatorial es más ancha en los ángulos. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Detalle de superficie ecuatorial donde se observan dos procesos ornamentales constituidos por cordones anastomosados. La ornamentación de base está constituida por una malla constituida por cordones similares a los que constituyen los procesos anastomosados dejando amplios espacios abiertos a la superficie. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle de superficie distal. No puede definirse la forma de los elementos que constituyen la ornamentación al ser vistos superficialmente. La ornamentación de base presenta cordones de diferentes diámetros. Aquellos cordones que tienen sus extremos libres forman espínulas delgadas en la superficie y en los procesos de mayor tamaño. Apoyada sobre esta superficie se observa una microspora en vista distal (estrella). Escala: 10 μm . Gardner 3563 (G).

Lámina 28. *Isoetes gardneriana*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras altas y delgadas, se prolongan hasta el ecuador y se unen a la zona que es más ancha en los ángulos. La ornamentación está integrada por conos. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. Los conos se observan distribuidos regularmente en toda la superficie. Algunos conos se encuentran fusionados lateralmente formando tubérculos. Algunos procesos han sido removidos y muestran en su base su organización interna (flecha), presentan un área central menos contrastada que el margen o pared. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. La cara proximal está ubicada hacia la parte inferior de la figura. La lesura se observa elevada. La zona es delgada y apenas distinguible de la ornamentación en los lados, sin embargo es más ancha y notoria en los ángulos (estrella). La banda sub-ecuatorial o girdle presenta la misma ornamentación que el resto de la superficie. Sobre la cara distal, en la parte superior de la figura se observan varios procesos fusionados formando tubérculos (punta de flecha). Sobre la faceta de la cara proximal puede verse una microspora ecuatorial (flecha). Escala: 100 μm . Gardner 3563 (G).

Lámina 29. *Isoetes gardneriana*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La lesura es recta. La superficie del perisporio es rugulada. Es visible en esta vista una

proyección ecuatorial (flecha) y una expansión supra-lesural bien desarrollada. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Detalle de la escultura distal que muestra rúgulas y gránulos. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial que muestra sobre la cara proximal ubicada hacia la parte inferior de la figura una expansión supra-lesural y proyección ecuatorial (flecha). La ornamentación es rugulada en toda la superficie. Escala: 10 μm . Gardner 3563 (G).

Lámina 30. *Isoetes gardneriana*. Microsporas al MEB y MET. **Fig. A.** Vista distal. La ornamentación consiste de rúgulas y verrugas en toda la superficie. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Microspora en sección. La cara proximal está orientada hacia el ángulo superior derecho de la figura. El perisporio consiste de tres estratos, Po (externo), Pm (medio) y Pi (interno). El Pe es delgado y presenta elementos ornamentales alargados radialmente (báculos, equínulas, procesos capitados). El Pm presenta dos niveles de estructura lacunosa. El Pi es tan grueso como el perisporio externo. El para-exosporio (Pex), por dentro del perisporio, consiste de barras alargadas tangencialmente, fusionadas y distribuidas en distintos niveles. El exosporio (E) es evidente por dentro del para-exosporio. La estructura del exosporio es homogénea y presenta zona pluriestratificadas (zp) a uno de los lados de la lesura, hacia el lado derecho de la figura. El endosporio (En) se encuentra desarrollado. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Sección a través de la esporodermis en la zona abertural. El perisporio (P) y el para-exosporio (Pex) intervienen en la formación de la cámara supra-abertural. El perisporio muestra continuidad en esta zona. La ornamentación está constituida por el estrato externo del perisporio y consiste de elementos alargados radialmente. Algunos están fusionados por sus bases. Los elementos de la capa media del perisporio están separados producto de la preparación. El para-exosporio muestra discontinuidad en esta zona. El exosporio (E) es homogéneo con un margen irregular y una cubierta mas contrastada. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Detalle de la esporodermis en la expansión ecuatorial. El perisporio (P) posee tres estratos, el estrato externo presenta discontinuidades (flecha); el estrato medio posee estructura lacunar y el estrato interno es grueso, de margen irregular y está adherido a los elementos del para-exosporio. Las trabéculas que forman el estrato medio muestran continuidad con el estrato interno. Los elementos del para-exosporio (Pex) presentan una cubierta contrastada. Entre el para-exosporio y el exosporio se encuentran elementos delicados con notable similitud a los de la capa media del perisporio. Escala: 1 μm . Gardner 3563 (G).

Lámina 31. *Isoetes gardneriana*. Sección de la esporodermis de microsporas vistas al MET. **Fig. A.** El perisporio (P) está compuesto por tres estratos. El estrato externo es delgado, el estrato medio comprende la mayor parte de la pared y el estrato interno se apoya sobre los elementos de la capa más externa del para-exosporio (Pex). Sobre el estrato externo del perisporio se observan discontinuidades (punta de flecha) y procesos ornamentales formados por uno o varios cordones. En este último caso los mismos se encuentran unidos por su base y sus extremos distales son divergentes (flecha). La capa media consiste de cordones cortos de sección circular los cuales tienen un centro menos contrastado y una cubierta oscura, estos muestran continuidad con los estratos externo e interno. Se fusionan constituyendo una estructura laxa. El estrato interno es de menor espesor que el externo y se apoya sobre las barras del para-exosporio. Las barras del para-exosporio (Pex) tienen espesor irregular y se bifurcan dejando espacios que están rellenos de cordones similares a los del perisporio. El exosporio (E) es homogéneo y está compuesto por dos estratos, uno interno de mayor espesor y menor contraste y uno externo fuertemente contrastado. Escala: 1 μm . **Fig. B.** Detalle de la parte interna de la esporodermis. Se observan barras en sección circular, las cuales poseen una cubierta de contraste similar a la del exosporio y están fusionadas con la cubierta oscura del exosporio (flecha). La superficie del estrato interno del exosporio es irregular. El endosporio (En) es claramente evidente. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Sección de la esporodermis que muestra en detalle el área a partir de la unión de la parte media e interna del perisporio el cual está desprendido de su estrato interno. El perisporio (P) está formado de elementos cortos. El para-exosporio (Pex) y el exosporio (E) muestran un margen de mayor contraste. La superficie del estrato interno del exosporio es irregular. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Sección a través de la parte más interna de la esporodermis. Se observan continuidades entre elementos del para-exosporio (Pex) y del exosporio (E). El endosporio (En) es grueso, presenta una estructura compleja, formada por una malla tridimensional sobre el citoplasma (cy). Escala: 1 μm . Gardner 3563 (G).

13. *I. herzogii* Weber. Hedwigia 63: 250. 1922.

Tipo: Bolivia, Tunari, 4300m, Herzog 2083 (M). Isotipos: L, M, US.

Análisis morfológico

Corno bilobado, de 5 a 10 mm de ancho y 15 a 25 mm de alto; raíces dicotómicas. Los licofilos, erectos, se presentan en número de 10 a 40 aproximadamente, de 4.0 a 20.0 cm de longitud, 3.0 a 10.0 mm de ancho en la base y de 1.5 a 3.0 mm de ancho en la mitad del licophilo; las alas son membranáceas, verde oscuro a marrones, de 1.0 a 2.0 mm de ancho a la altura del esporangio, de 15 a 70 mm de longitud (cubren del 38 al 45% de la lámina); subula terete, verde brillante a verde oscuro, el ápice atenuado, córneo; haces de fibras, filopodios y estomas ausentes. Esporangios ovados a elípticos, basalmente ubicados, hialinos, de 2.0-4.5 mm de longitud y de 1.5 a 2.8 mm de ancho. El velum cubre completamente el esporangio. Lígula deltoide, cordada, efímera, delicada, de mm de 1.0 a 2.0 mm longitud y 1.0 a 3.0 de ancho. Labium reducido.

Análisis Palinológico

MEGASPORAS (Lámina 32)

Las megasporas son triletes, de 395 a 430 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 32, Fig. A). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 32, Fig. C). Las lesuras son rectas, robustas y elevadas, se continúan hasta la “zona” en el ecuador. En sección la forma de la lesura es roma. Tienen una longitud de 216 μm y un ancho de 26 μm . La ornamentación proximal está representada por tubérculos, rúgulas y verrugas (Lámina 32, Figs. A, B, C). En la faceta distal se observan verrugas que se fusionan hacia el ecuador para formar rúgulas cortas (Lámina 32, Figs. B, C). La ornamentación de base está integrada por cordones delgados que constituyen prolongaciones de la malla tridimensional que forma la cubierta silíceo externa y que se abre a la superficie (Lámina 32, Fig. D). En el ecuador la “zona” es bien evidente en toda su extensión y es más ancha y pronunciada en los ángulos (Lámina 32, Figs. B, C), de 10.5 a 26 μm de ancho. La superficie de la zona está delicadamente ornamentada con elementos distribuidos uniformemente. La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta una microescultura representada por verrugas, ornamentación diferente al resto de la superficie (Lámina 32, Fig. C). La esporodermis está compuesta por una cubierta silíceo, exosporio y endosporio. La cubierta silíceo

(Lámina 32, Fig. E) está constituida por cordones gruesos anastomosados y que forman una malla tridimensional, abierta a la superficie, con grandes espacios.

MICROSPORAS (Lámina 33, 34, 35)

Las microsporas son monoletes, de 32-34 μm de longitud y 19-24 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 33, Figs. A, B). En vista ecuatorial la cara proximal es convexa y la distal es hemisférica; con una expansión supra-lesural de 3 μm (Lámina 33, Fig. A). La lesura, recta, de 26 μm de longitud y un ancho de 4.0-5.0 μm (Lámina 33, Fig. A). La ornamentación está integrada por elementos heterométricos y heteromórficos en ambas caras polares. En algunas esporas hay un predominio de equínulas en toda la superficie proximal incluyendo la lesura (Lámina 33, Fig. A). La ornamentación es más marcada y elevada distalmente (Lámina 33, Fig. B). Es heteromórfica, distinguiéndose equinas, equínulas, báculos, clábulas y lomos formados por la fusión de procesos menores (Lámina 33, Figs. B, C). La ornamentación proximal es heterornada, está integrada por equínulas, báculos y conos de variada altura algunos de ápice trunco y rúgulas. Hay una transición en la ornamentación en el área ecuatorial (Macluf et al. 2006a). En la superficie proximal-ecuatorial se observan equinas de escasa altura (Lámina 33, Fig. C). La escultura ecuatorial posee equinas densamente distribuidas.

La esporodermis en sección está compuesta por un perisporio, un paraexosporio, un exosporio y un endosporio.

MICROSPORAS. Análisis al MET. (Láminas 34 y 35)

El perisporio presenta un espesor de 1 a 2 μm en la cara proximal y 0.8 a 1.2 μm en la cara distal. Tiene tres estratos, en sección, externo, medio e interno. El estrato externo tiene discontinuidades (Lámina 34, Fig. C). Las dos caras polares difieren por la presencia de conos de diferente altura. Los conos distales varían de 2 a 2.4 μm de altura (Lámina 34, Fig. B). El estrato medio consiste de cordones cortos, fusionados y circulares en sección, los que forman una estructura lacunar (Lámina 34, Fig. C; Lámina 35, Fig. B). Los elementos del estrato medio muestran continuidad con los estratos externo e interno (Lámina 34, Fig. C; Lámina 35, Fig. A). Los elementos de la ornamentación están formados por los estratos externo y medio (Lámina 34, Fig. B; Lámina 35, Fig. A). No se observa diferenciación a nivel ecuatorial (Lámina 34, Fig. B). Los elementos del para-exosporio están distribuidos en un espacio que varía en

espesor, entre 280 y 430 nm. El para-exosporio en sección está compuesto por elementos estructurales alargados y aplanados de 56 nm de grosor (Lámina 34 Figs. C, D; Lámina 35, Figs. C, D). Cada elemento presenta un centro menos contrastado y un margen más oscuro. Estos elementos están fusionados con otros a distintos niveles (Lámina 34, Figs. C, D). El para-exosporio se encuentra adherido al estrato más interno de perisporio y está desprendido en su mayor parte del exosporio, salvo en un espacio estrecho en el área proximal. El exosporio, de 150-200 nm de espesor, presenta una estructura compacta y de margen liso. En su superficie se observa una cubierta de contraste oscuro, de 44 a 89 nm de espesor (Lámina 35, Figs. C, D). El exosporio totalmente desprendido del para-exosporio acompaña al contenido protoplasmático que adquiere en este estadio, forma de media luna (Lámina 34, Fig. B).

En una microspora completa en vista ecuatorial menor (Lámina 34, Fig. B) se observa en la cara proximal la cámara supra-abertural. El área abertural está constituida por el perisporio. A ambos lados de la abertura se presentan las zonas pluriestratificadas del exosporio (Lámina 34, Fig. D). Es evidente una separación ecuatorial-distal entre el para-exosporio y el exosporio (Lámina 34, Fig. D; Lámina 35, Figs. C, D). El para-exosporio muestra discontinuidad en el ápice de la cámara supra-abertural (Lámina 34, Fig. D). Dentro de la cámara supra-abertural, se encuentran cordones fusionados al estrato externo más contrastado del exosporio (Lámina 34, Fig. D). Inmediatamente debajo del exosporio se observa el endosporio que presenta un grosor de 0.2-0.4 μm de espesor y está constituido por una malla tridimensional compleja en la cual se observan bandas de contrastes diferentes (Lámina 35, Figs. C, D). El endosporio se ubica adyacente al contenido celular (Cy) (Lámina 35, Fig. D).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 13

Lámina 32. *Isoetes herzogii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son robustas y elevadas y se prolongan hasta la zona en el ecuador. La ornamentación está constituida por tubérculos, rúgulas y verrugas. Los tubérculos y rúgulas son más bajos en las facetas proximales. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. La ornamentación está integrada, en esta espora, por verrugas que se fusionan hacia el ecuador para formar rúgulas cortas. La zona es bien evidente en toda su extensión en el ecuador y muestra que es más ancha y pronunciada en los ángulos. La superficie de la misma está delicadamente ornamentada con elementos distribuidos en forma uniforme. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. En la cara distal, ubicada en la parte superior de esta figura, se observan verrugas que se fusionan hacia el ecuador para formar rúgulas cortas. Una banda sub-ecuatorial o girdle con diferente ornamentación es evidente (flecha). Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle de la superficie de base en el área polar proximal. Se observan cordones delgados que son las prolongaciones de la malla tridimensional que forma la cubierta externa de la espora y que se abre a la superficie. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de superficie proximal. Malla tridimensional de cordones que constituye la cubierta silíceo. Escala: 10 μm . Hickey & Eshbaugh 822 (GH).

Lámina 33. *Isoetes herzogii*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación integrada por elementos heterométricos y heteromórficos. En esta espora hay un predominio de equínulas en toda la superficie proximal incluyendo la lesura. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista distal. La ornamentación es más marcada y elevada en esta cara. Es heteromórfica, distinguiéndose equinas, báculas delgadas, clábulas y lomos formados por la fusión de procesos menores. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle de superficie distal-ecuatorial. Muestra equinas densamente distribuidas, báculas, clábulas y lomos. Escala: 10 μm . Hickey & Eshbaugh 822 (GH).

Lámina 34. *Isoetes herzogii*. Microsporas vistas al MEB y MET. **Fig. A.** Vista ecuatorial donde se observa claramente la expansión supra-lesural. La ornamentación es diferencial, rugulada proximalmente y tuberculada distalmente. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Sección de una microspora entera en vista ecuatorial menor. El polo proximal está orientado hacia la parte superior de la figura. En la cara proximal se observa una cámara supra-abertural (estrella). El perisporio posee diferente espesor según el área de la espora. Este es mayor sobre la lesura, delgado en la cara proximal y aumenta en las áreas ecuatorial y distal. Los elementos esculturales del perisporio son más altos

distalmente y están formados por expansiones de los estratos medio y externo (cabeza de flecha). El para-exosporio (Pex) cubre el exosporio en todo el contorno de la espora y muestra una discontinuidad en la cámara supra-abertural. El exosporio (E) se encuentra en conexión con el paraexosporio solo en una reducida región de la faceta proximal y desprendido en el resto de su extensión acompañando el contenido celular. Posee dos estratos: el estrato interno es el más grueso y el externo delgado y fuertemente contrastado. El interno posee una estructura homogénea y compacta a excepción de las zonas pluriestratificadas (Zp) a ambos lados de la abertura. El endosporio (E) se ubica adyacente al contenido celular (cy). Escala: 1 μm . **Fig. C.** Detalle de la parte superior del área abertural donde se observa una elevación de la pared que deja un vestíbulo central de forma cónica. La pared en esta región está compuesta por, el perisporio (P) constituido por tres estratos de los cuales el estrato medio es el más espeso y posee estructura lacunar. El mismo es poco desarrollado en la parte superior de la elevación. El estrato más interno se encuentra apoyado sobre el para-exosporio (Pex) el cual, en sección, se observa compuesto por elementos largos y superpuestos, los que se fusionan en diferentes direcciones. El para-exosporio muestra una discontinuidad en el ápice de la cámara supra-abertural. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Detalle del área abertural en su parte media y profunda. En la parte superior de la figura se observan el perisporio, para-exosporio y vestíbulo. En el ángulo inferior derecho de la figura se observan las áreas pluriestratificadas (Zp) del exosporio a ambos lados de la región abertural. Se observan gran cantidad de cordones del para-exosporio, los más internos, fusionados al exosporio (flecha). Inmediatamente debajo del exosporio se observa en el endosporio (En). Escala: 1 μm . Hickey & Eshbaugh 822 (GH).

Lámina 35. *Isoetes herzogii*. Sección de la esporodermis de microsporas vistas al MET. **Fig. A.** Sección de la esporodermis que incluye al perisporio y elementos del para-exosporio. El perisporio (P) ha sido seccionado a través de un tubérculo. Se observan el estrato externo (Po), el estrato medio (Pm) y el interno (Pi). Este último, sobre un elemento del para-exosporio. El estrato medio del perisporio consiste de cordones y presenta una estructura lacunosa. Escala: 1 μm . **Fig. B.** Detalle de una porción del perisporio a través del estrato externo y parte del estrato medio. El estrato externo es delgado y compacto. Los cordones del estrato medio (flecha) muestran continuidad con la parte interna del estrato externo y son circulares en sección. Estos al fusionarse determinan una estructura lacunosa. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Sección a través de la

esporodermis. Se observa el perisporio con sus tres estratos. El estrato medio (Pm) consiste de cordones que se fusionan formando una estructura lacunosa. El estrato interno del perisporio se apoya sobre los cordones del para-exosporio. Se evidencia un espacio o gap (G) entre el para-exosporio (Pex) y el exosporio (E). Los elementos estructurales del para-exosporio y el exosporio presentan una cubierta más oscura. Por debajo del exosporio y en contacto con el citoplasma (Cy) se observa el endosporio (En) con una zona central mas contrastada. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Sección de la esporodermis. El perisporio (P) presenta una estructura lacunosa, mientras que el para-exosporio (Pex) en sección está constituido de elementos aplanados. El exosporio (E) es homogéneo y presenta dos estratos: el estrato interno es grueso, compacto y el externo es delgado y contrastado. El endosporio (En), en contacto con el citoplasma (Cy) posee una zona central de mayor contraste. Escala: 1 μm . Hickey & Eshbaugh 822 (GH).

14. *I. hieronymii* U. Weber. Nova Hedwigia 63. 1922.

Tipo: Argentina, Prov. Córdoba, Sierra Achala, laguna de la Cumbre del Cerro Potrerillos, *Hieronymus 774* (US, GH). Isotipos: US, UC, JE, B.

Isoëtes argentina A.A. Eaton ex Palmer, nom. nud.

Isoëtes karsteni auct. non A. Braun

Isoëtes lechleri auct. non Mett.

Isoëtes socia auct. non A. Braun

Análisis Morfológico

Corno globoso, de 5.0 a 12.0 mm de diámetro, bilobado. Raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos, totalmente verdes, erectos, aproximadamente de 5 a 25, de 2.0 a 7.5 cm de largo; de 3 a 5 mm de ancho en la base, a mitad de la altura, 0.9 a 1.2 mm. Las alas son membranáceas, hialinas, de 1.0 a 2.0 mm de ancho a la altura del esporangio y 5.0 a 15.0 mm de longitud extendiéndose hacia el ápice del licofilo (12-15% de la longitud total del licofilo), cada ápice de las alas se observan atenuados. Haces de fibras ausentes. Estomas presentes. Esporangios globosos a elípticos, basalmente ubicados, de 2.0 a 4.0 mm de longitud y 1.5 a 3.0 mm de ancho. El velo, incompleto, cubre el extremo superior del esporangio hasta 0.5 mm. Lígula delicada y efímera, triangular elongada, de 0.9 a 1.1 mm de ancho y 0.5 a 0.8 mm de longitud. Labium ovalado, amarillento, de 0.2 mm de longitud y 0.1 mm de ancho.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 36)

Las megasporas son triletas, de 360 a 410 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 36, Figs. A, C). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 36, Fig. E). Las lesuras son delgadas, rectas y sus paredes están ornamentadas con equínulas. Ocupan el radio total de la espora y se unen a la “zona” ecuatorial. Tienen una longitud de 210 μm y 28.4 μm de ancho (Lámina 36, Fig. A). La ornamentación es reticulada, heterobrochada, en toda la superficie de la espora, con lúmenes irregulares y muros altos con equínulas en los márgenes. La ornamentación de base de los lúmenes está constituida por una malla de cordones densamente distribuidos y anastomosados (Lámina 36, Fig. B). En la cara distal, los muros son más altos en los brocha centrales y de menor altura hacia el ecuador (Lámina 36, Fig. C). La “zona” ecuatorial de 27 μm de ancho está enmascarada

por la ornamentación (Lámina 36, Figs. C, E). La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta equínulas en su superficie (Lámina 36, Figs. C, F). En la superficie ecuatorial, la ornamentación de base está representada por cordones anastomosados que forman una malla densamente apretada (Lámina 36, Fig. F).

MICROSPORAS (Lámina 37)

Las microsporas son monoletes; de 34 μm de longitud y 24 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 37, Figs. B, D). En vista ecuatorial, biconvexas (Lámina 37 Figs. E, F); con una expansión supra-lesural bien desarrollada de 5.5 μm de altura (Lámina 37, Figs. E, F). La lesura, recta, de 26 μm de longitud y de 4 a 5 μm de ancho (Lámina 37, Fig. D). La expansión perpendicular a la lesura (o “swelling”) es evidente (Lámina 37, Figs. A, D, E). La ornamentación es equinada en toda la superficie además de la lesura (Lámina 37, Fig. D). Puede apreciarse que la cara proximal posee procesos en menor número y de menor altura (Lámina 37, Fig. E). En toda la superficie distal existen además de las equinas, procesos de forma variada tales como perforaciones, gránulos, verrugas y báculos de menor altura en la ornamentación de base (Lámina 37, Figs. B, C). Una proyección ecuatorial es evidente con la misma ornamentación que el resto (Lámina 37, Fig. F).

La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 14

Lámina 36. *Isoetes hieronymii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación es reticulada, con lúmenes irregulares y muros altos con equínulas en los márgenes. Las lesuras son rectas, delgadas y se prolongan hasta la zona ecuatorial. Presentan equínulas dispuestas a lo largo de los márgenes. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Detalle de la superficie proximal. Se observa la ornamentación de base del lumen de una faceta proximal. La superficie de base está constituida por una malla constituida por cordones densamente distribuidos y anastomosados. A la izquierda de la figura se observa parte de la lesura con equínulas en su superficie. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista distal. La ornamentación es reticulada, heterobrochada, de muros altos con márgenes con proyecciones delicadas. Estos son más altos en los brocha centrales y de menor altura hacia el ecuador. Se observa la banda sub-ecuatorial o girdle con equínulas en su superficie (flecha). Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle de superficie distal. Malla tridimensional de cordones que forma la ornamentación de base. En la superficie se observan proyecciones alargadas radialmente de escasa altura. Escala: 2 μm . **Fig. E.** Vista ecuatorial. La cara proximal se encuentra orientada hacia el ángulo inferior izquierdo de la figura. La zona es delgada y es enmascarada por la ornamentación. La banda sub-ecuatorial o girdle está formada por equínulas. Escala: 100 μm . **Fig. F.** Detalle de superficie ecuatorial. Se observan cordones anastomosados que forman una malla densamente apretada. Sobre la superficie, proyecciones alargadas radialmente. Escala: 2 μm . Hieronymus s/n (BA).

Lámina 37. *Isoetes hieronymii*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Microsporas en distintas vistas. En la vista ecuatorial (flecha) se observa claramente la expansión supralesural y la proyección ecuatorial. En la vista proximal-ecuatorial (estrella), la expansión o swelling perpendicular a la lesura es evidente. Escala: 20 μm . **Fig. B.** Vista distal. Se observan equinas uniformemente distribuidas en toda la superficie y en la ornamentación de base se distinguen gránulos. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle vista distal. Se observan las equinas y procesos de forma variada tales como gránulos, verrugas y báculos de menor altura en la ornamentación de base (background). Escala: 2 μm . **Fig. D.** Vista proximal. Se observa la lesura recta que en superficie es mucho más ancha en la zona media. La expansión supralesural está bien desarrollada. La ornamentación es equinada en toda la superficie. Escala: 5 μm . **Fig. E.** Vista ecuatorial menor donde el polo proximal se encuentra orientado hacia el ángulo inferior izquierdo. Se observa una expansión supralesural desarrollada y la proyección ecuatorial bien

diferenciada (flecha). La ornamentación es equinada en toda la superficie además de la lesura. Puede apreciarse que la cara proximal posee procesos en número menor y de menor altura Escala: 5 μ m. **Fig. F.** Vista ecuatorial mayor. La proyección ecuatorial (flecha) evidente, con la misma ornamentación que el resto. Escala: 5 μ m. Hieronymus s/n (BA).

15. *I. itaboensis* Fuchs-Eckert 1981, nomen nud.

Locus class: Paraguay: Río Itabó, near mouth of Río Paraná (cfr. Desfayes, 2008)

Análisis morfológico

Corno globoso, de 3.0 a 7.0 mm de diámetro, bilobado. Raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos, totalmente verdes, erectos, aproximadamente de 10 a 20, de 4.0 a 10 cm de largo; de 1 a 3 mm de ancho en la base, a mitad de altura, 1.0 a 1.5 mm. Las alas son membranáceas, hialinas, de 0.5 a 1.0 mm de ancho a la altura del esporangio y 15.0 a 50.0 mm de longitud extendiéndose hacia el ápice del licofilo (20-50% de la longitud total del licofilo), cada ápice de las alas se observan atenuados. Haces de fibras ausentes. Estomas presentes. Esporangios globosos a elípticos, basalmente ubicados, de 1.0 a 3.0 mm de longitud y 2.0 a 2.5 mm de ancho. El velo, incompleto, cubre el extremo superior del esporangio hasta 1.0 mm. Lígula efímera, de 0.7 a 1.0 mm de ancho y 0.4 a 0.9 mm de longitud. Labium ovalado, de 0.3 mm de longitud y 0.2 mm de ancho.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 38)

Las megasporas son triletes, de 590 a 610 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 38, Figs. A, B). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 38, Fig. D). Las lesuras son bajas, de sección cónica de base amplia, con ornamentación compuesta de equínulas, se fusionan a la “zona” ecuatorial. Tienen una longitud de 290 μm y 32 μm de ancho (Lámina 38, Fig. A). La ornamentación es reticulada. Las facetas proximales presentan un retículo de muros elevados y margen irregular (Lámina 38, Fig. A). La ornamentación distal se caracteriza por un retículo heterobrochado, con muros bajos y margen irregular (Lámina 38, Fig. B). Microretículo formado por cordones que son los mismos que constituyen la trama por debajo de la superficie (Lámina 38, Fig. C). En el ecuador se observa la “zona” de sección cónica con base amplia e inmediatamente debajo la banda subecuatorial o “girdle”, presenta una ornamentación reticulada mas compacta que el resto de la superficie (Lámina 32, Figs. D, E) con cordones largos de margen irregular y equínulas en el margen de los muros. La “zona” tiene un espesor de 32 μm (Lámina 38, Fig. D).

La esporodermis está constituida por una cubierta silíceea, constituida por cordones que forman una malla tridimensional abierta a la superficie, algunos de los cordones se proyectan hacia la superficie (Lámina 38, Figs. C, E).

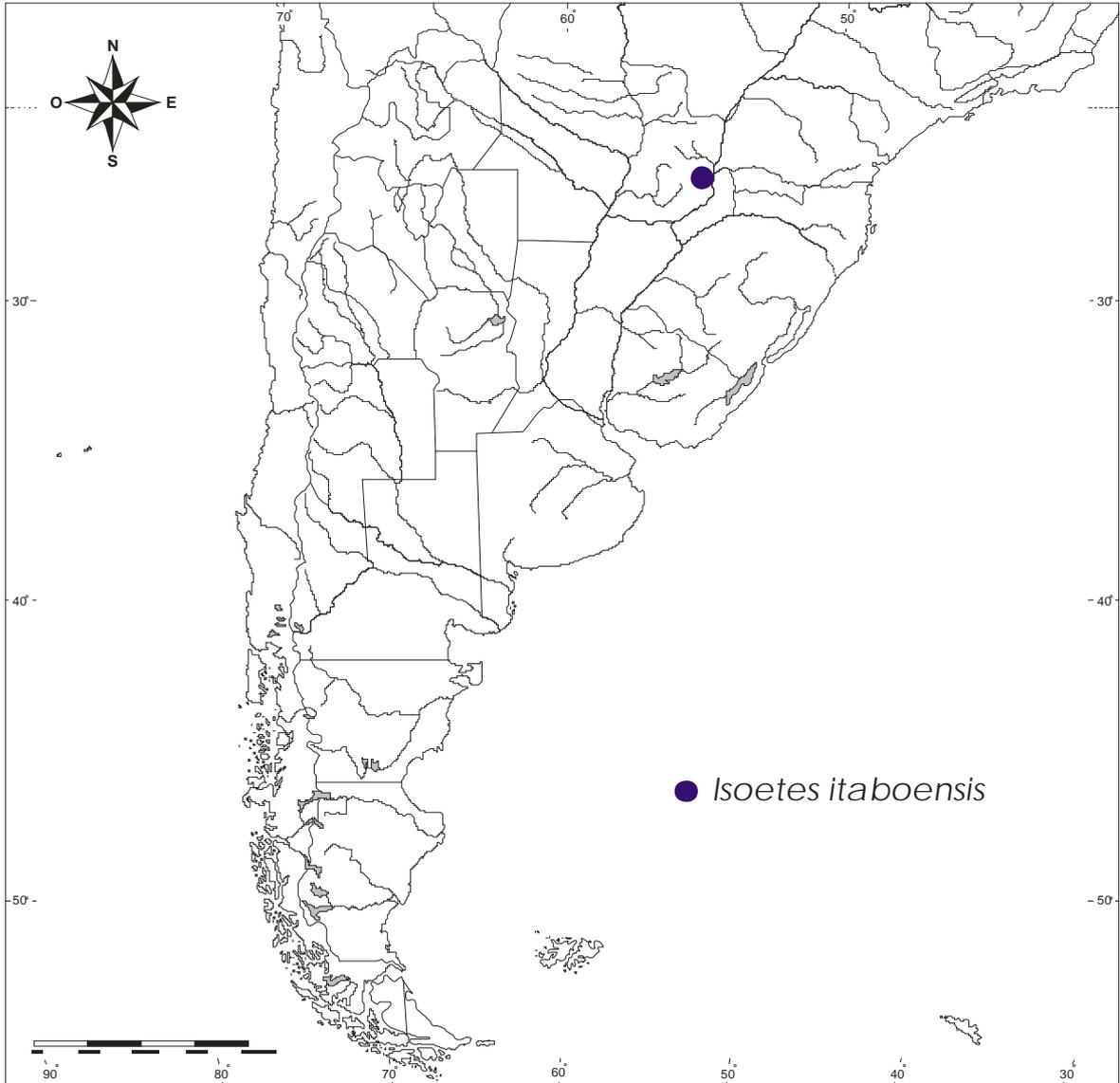
MICROSPORAS (Láminas 39, 40)

Las microsporas son monoletes; de 26 A 29 μm de longitud y 20 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 39, Figs. A, D; Lámina 34, Fig. A). En vista ecuatorial, biconvexas (Lámina 39, Fig. B; Lámina 40, Fig. A); la expansión supra-lesural está presente, de 3-4 μm de altura formando una especie de vestíbulo (Lámina 39, Fig. B; Lámina 40, Figs. A, C). La lesura, recta, maciza de 23 μm de longitud y 5 μm de ancho (Lámina 39, Fig. A). La expansión perpendicular a la lesura (o swelling) es evidente (Lámina 39, Fig. B). La ornamentación es rugulada en toda la superficie, incluso en la lesura (Lámina 39, Fig. A) y es más marcada y densa en la cara distal (Lámina 39, Fig. B; Lámina 40, Fig. C), con gránulos y perforaciones en toda la superficie (Lámina 39, Fig. C). Una proyección ecuatorial es evidente con la misma ornamentación que el resto (Lámina 39, Fig. B).

La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio. El perisporio, delgado y los elementos constitutivos del estrato medio del perisporio son cordones delgados, alargados radialmente y se encuentran fusionados a distintos niveles. Los mismos muestran continuidad con el estrato externo de la misma pared (Lámina 40, Figs. B, D). El exosporio es 0.2-05 μm de espesor. En sección tiene margen liso y estructura compacta.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).

Esta especie es citada por Fuchs (1982), pero sin incluir descripción ni material tipo, por lo que no puede considerarse como válida. La validación del nombre de esta especie será publicada próximamente.



Mapa 15

Lámina 38. *Isoetes itaboensis*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son bajas, de sección cónica de base amplia, con ornamentación compuesta de equínulas, se fusionan con a la zona ecuatorial. Las facetas proximales presentan un retículo de muros elevados y margen irregular. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. La ornamentación se caracteriza por un retículo heterobrochado, con muros bajos y margen irregular. En el interior de diversos lúmenes se distinguen numerosas microsporas. Nótese la diferencia de tamaño respecto de la megaspóra. Hacia el ecuador (flecha) se observa la banda sub-ecuatorial o girdle, con ornamentación mas compacta. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Detalle de un lumen distal con microsporas en su interior. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial. La “zona” es de sección cónica con base amplia, inmediatamente debajo, la banda sub-ecuatorial o girdle, que presenta una ornamentación reticulada pero mas compacta que el resto de la superficie. Escala: 100 μm . **Fig. E.** Detalle vista ecuatorial. Cordones largos de margen irregular del girdle. Comparar con la ornamentación de base en el ángulo inferior izquierdo de la figura. Escala: 10 μm . Shade s/n (CTES).

Lámina 39. *Isoetes itaboensis*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La lesura, recta y maciza. La ornamentación es rugulada en toda la superficie, incluso en la lesura. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la izquierda de la figura. La expansión supra-lesural (estrella) es evidente así como la proyección ecuatorial (flecha). Perpendicular a la lesura se aprecia una expansión o “swelling”. La ornamentación es más marcada y densa en la cara distal. **Fig. C.** Detalle de la vista ecuatorial. Se observan rúgulas y gránulos en la superficie. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Vista distal. Se observan rúgulas en toda la superficie, además de gránulos menos contrastados. Escala: 10 μm . Shade s/n (CTES).

Lámina 40. *Isoetes itaboensis*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Microsporas en distintas vistas. En el ángulo inferior izquierdo de la figura, se observa una microspóra en vista ecuatorial con la cara proximal orientada hacia la parte inferior de la figura. La expansión supra-lesural bien desarrollada. En el ángulo superior izquierdo se observa una microspóra en vista distal con ornamentación rugulada en toda la superficie. En la microspóra en vista proximal ubicada en el extremo derecho de la figura, se evidencia la proyección ecuatorial (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. B.** Detalle de fractura de la

superficie. Se observan los elementos que conforman el estrato medio del perisporio. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial menor. La vista polar proximal orientada hacia la parte inferior de la figura, con una expansión supra-lesural evidente. Puede apreciarse que la ornamentación distal aunque delicada es más marcada. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de fractura de la superficie. Hacia la derecha de la figura se observa el estrato externo del perisporio (Pe), delgado y, hacia la izquierda los elementos constitutivos del estrato medio del perisporio (Pm). Los cordones que integran el estrato medio (Pm) son delgados, alargados radialmente y se encuentran fusionados a distintos niveles. Los mismos muestran continuidad con el estrato externo (Pe) de la misma pared (punta de flecha). Escala: 10 μm . Shade s/n (CTES).

16. *I. lechleri* Mett. Fil Lechl.2: 36, 1859.

Tipo: Perú, “in laguna Cacuminis, Cordler.pr. Agapata”. *Lechler 1937* (B). Isotipos G, UPS, frag. S.

Isoetes socia A. Br. Verth. Bot. Ver. Brandenb. 4: 332. 1862.

Isoetes glacialis Asplund Ark. Bot. 20 A: 34-35. 1926.

Isoetes laevis Weber Hedwigia 63: 252. 1922.

Isoetes peruviana Weber Hedwigia 63: 246. 1922.

Análisis morfológico

Corno globoso, lateralmente elongado, de 15.0 a 44.0 mm de ancho por 2.0 a 5.0 mm de alto, bilobado. Raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos, erectos, aproximadamente de 20 a 40, de 9.0 a 16 cm de largo; de 8.0 a 19 mm de ancho en la base, a mitad de la altura de 2.0 a 3.0 mm. Las alas son membranáceas, color verde oscuro, de 2.0 a 3.5 mm de ancho a la altura del esporangio y 20 a 55 mm de longitud extendiéndose hacia el ápice del licofilo (45-75% de la longitud total del licofilo), cada ápice de las alas se observan atenuados. Haces de fibras ausentes. Estomas ausentes. Esporangios globosos a elípticos, basalmente ubicados, de 4.0 a 19.0 mm de longitud y 3.5 a 4.0 mm de ancho. El velo, completo a casi completo, se extiende del 75 al 100% sobre el esporangio. Lígula delicada y efímera, ovalada con la base auriculada, de 0.8 a 2.0 mm de ancho y 1.2 a 1.8 mm de longitud. El labium no se observa.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 41)

Las megasporas son triletes, de 470 a 520 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 41, Figs. A, B). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 41, Fig. C). Las lesuras, rectas, bien marcadas y de superficie granular, de sección cónica de base amplia, se fusionan a la “zona” ecuatorial. Tienen una longitud de 286 μm , 25 μm de ancho y 29 μm de altura (Lámina 41, Figs. A, C). La ornamentación es rugulada en toda la superficie de la espora. Las rúgulas se disponen en la superficie distal en forma concéntrica. Se observan rúgulas cortas en el centro y largas hacia la periferia. La ornamentación de base en la superficie proximal está constituida por una malla apretada, formada por cordones anastomosados, que determinan pocos espacios abiertos a la superficie (Lámina 41, Fig. D). En la ornamentación de base distal, los cordones estructurales de la capa externa se prolongan

y fusionan formando arcos y báculos con sus extremos libres (Lámina 41, Fig. D). En el ecuador se observa la “zona” (Lámina 41, Fig. C) de 14 μm de ancho y 25 μm de alto. Presenta mayor desarrollo en los ángulos (Lámina 41, Fig. A) y la ornamentación es lisa. La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta la misma ornamentación que el resto de la superficie (Lámina 41, Fig. C). La esporodermis está constituida por una cubierta silíceea (Si) de 16 a 18 μm de espesor (Lámina 41, Figs. F, G) y un exosporio de 9.0 a 11.0 μm de espesor (Lámina 41, Fig. G). La Si está formada por elementos silíceos que constituyen una red tridimensional muy densa. En el exosporio se distingue un área externa impregnada de sílice y un área interna sin impregnación (Lámina 41, Fig. G). Entre los elementos del exosporio se distingue un espacio o “gap” (G) de posición distal-ecuatorial (Lámina 41, Fig. F). Por debajo, el endosporio de estructura fibrilar.

MICROSPORAS (Láminas 42, 43)

Las microsporas son monoletes; de 29 a 36 μm de longitud y 24 a 26 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 43, Figs. A, C). En vista ecuatorial, biconvexas (Lámina 42, Figs. A, B); la expansión supra-lesural está presente, de 4 μm de altura (Lámina 42, Fig. B). La lesura, recta, de 28 μm de longitud y 4 μm de ancho (Lámina 42, Fig. C; Lámina 43, Fig. A). La expansión perpendicular a la lesura (o swelling) es evidente (Lámina 43, Fig. A). La ornamentación es diferencial, la cara proximal es equinulada y la cara distal es tuberculada (Lámina 42, Figs. A, B, C). Las equínulas proximales se distribuyen incluso en la lesura, y la ornamentación de base está representada por perforaciones y rúgulas (Lámina 43, Fig. B). Algunos tubérculos distales se fusionan y forman elementos mayores (Lámina 43, Fig. C). Los tubérculos varían de 3.0 a 4.0 μm de altura. La ornamentación de base distal está compuesta de perforaciones, equínulas y cordones (Lámina 43, Figs. D, E). Una proyección ecuatorial es evidente (Lámina 43, Fig. A).

La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 16

Lámina 41. *Isoetes lechleri*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son rectas, macizas, de margen romo y superficie granular y se prolongan hasta la “zona” ecuatorial. La ornamentación es rugulada en todas las facetas. La zona tiene mayor desarrollo en los ángulos. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. Las rúgulas se disponen en toda la superficie en forma concéntrica. Se observan rúgulas cortas en el centro y largas hacia la periferia. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. El polo proximal está orientado hacia la base de la figura. La zona ecuatorial es angosta, de poco espesor y lisa. En el polo proximal se observan las lesuras macizas y elevadas. La banda sub-ecuatorial o girdle (punta de flecha) presenta la misma ornamentación del resto de la espora. Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle vista proximal. La superficie de base está constituida por una malla apretada, formada por cordones anastomosados, que determinan pocos espacios abiertos a la superficie. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de superficie distal. Los cordones estructurales de la capa externa se prolongan y fusionan formando arcos y báculos con sus extremos libres. Escala: 10 μm . **Fig. F.** Corte de megaspora entera. Se observa un espacio distal-ecuatorial o “gap” (G) entre los elementos del exosporio. Escala: 100 μm . **Fig. G.** Sección de esporodermis. Cubierta silíceo (Si) orientada hacia el ángulo superior izquierdo de la figura. Está constituida por elementos de naturaleza silíceo que forman una red tridimensional muy densa y apretada. Inmediatamente debajo se observa el exosporio (E) donde se distinguen dos zonas, una externa con impregnación de sílice y una interna sin sílice. Escala: 10 μm . Solomon 15590 (LP).

Lámina 42. *Isoetes lechleri*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Dos esporas dispuestas según su vista ecuatorial mayor donde la cara proximal está orientada hacia la parte superior de la figura. Esta vista nos permite apreciar que la ornamentación distal es tuberculada y la proximal es equinulada incluyendo la expansión supra-lesural. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial menor. La cara proximal se encuentra orientada hacia la parte inferior de la figura. La diferencia en la ornamentación entre las dos superficies polares es evidente. Los tubérculos distales provienen de la fusión de 2 o más elementos en la cara distal (flecha). La ornamentación de base es equinulada y se observan numerosas perforaciones de gran tamaño. La expansión supra-lesural se observa desarrollada (estrella). Hay un límite neto entre ambas caras en la zona ecuatorial. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial de distintas esporas. En todos los casos se observa claramente la proyección ecuatorial bien desarrollada y la ornamentación

diferencial entre ambas caras polares. En estas microsporas se observa que la ornamentación proximal está compuesta por espínulas y rúgulas, incluso sobre la superficie de la lesura. Escala: 10 μm . Solomon 15590 (LP).

Lámina 43. *Isoetes lechleri*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La superficie es equinulada. La lesura es recta y maciza, con la misma ornamentación que el resto de la superficie. La proyección ecuatorial (flecha) y la expansión supra-lesural son evidentes. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Detalle de la escultura del perisporio proximal. A la derecha de la figura se observa la lesura. La ornamentación, incluyendo la lesura, es equinulada, también se observan perforaciones (cabeza de flecha) y rúgulas. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista distal. La ornamentación es tuberculada. Algunos tubérculos se fusionan y forman elementos mayores. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de superficie distal. Tubérculos fusionados, la ornamentación de base está compuesta de perforaciones, equínulas y cordones. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de superficie distal. Se observan tubérculos y una ornamentación de base compuesta de equínulas y cordones. Escala: 10 μm . Hickey & Eshbaughi 821 (GH).

17. *Isoetes maxima* Hickey, Macluf & Link-Perez. Am. Fern J. 99 (3): 194-199, 2009.

Tipo: Brazil, Cambará, Fortaleza, Aparados, in aqua rivi in campo, 1200 m, 2/5/70, A. *Sehnem 10960* (PACA 74904). Isotipo: FHS.

Análisis morfológico

Cormo erecto, bilobado, 25 a 30 mm de diámetro. Numerosas raíces oscuras, suculentas, ramificadas dicotómicamente. Licofilos en número de 30-50, de 45 cm de longitud aproximadamente, erectos y rectos, de 1.5 a 2.0 mm de ancho en la parte media, de 8 a 10 mm de ancho a la altura de la base; alas verde oscuro a marrón, 2.0 mm de ancho a la altura del esporangio, se extiende de 100 a 250 mm a lo largo del licofilo (20-50 % de la longitud total), ápice atenuado; subula verde oscuro, erecta, aparece como semi-terete, ápice atenuado; haces de fibras presentes; estomas ausentes; labium triangular, 850-875 μm de alto y 475-500 μm de ancho. Lígula grande, masiva, auriculada; "cushion" oscuro, persistente y triangular, 2 mm de longitud y 1.5 mm de ancho. Velum incompleto, se extiende hacia abajo y cubre 30-50% del esporangio; está presente también un velum inferior que cubre 5-10% del esporangio. Esporangio elíptico, hialino de posición basal, de 5-6 mm de longitud y 2-4 mm de ancho.

Observaciones: La especie fue válidamente descrita en Hickey et al. (2009).

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Láminas 44, 45)

Las megasporas son triletes, de 525 a 650 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 44, Figs. A, C). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 44, Fig. C). Las lesuras, rectas, bien marcadas, de sección cónica de base amplia, se fusionan a la "zona" ecuatorial. Tienen una longitud de 300 μm , 30 μm de ancho y 40 μm de altura. Presentan un microrretículo en superficie (Lámina 44, Fig. A). La superficie distal es tuberculada a lomada y la ornamentación de base está formada por un microretículo irregular de cordones, abierto a la superficie (Lámina 44, Fig. C). Los cordones que conforman esta malla tridimensional son de sección circular, y presentan constricciones o marcas. Están aislados o reunidos en grupos (Lámina 44, Fig. E). La superficie proximal es levigada a rugulada (Lámina 44, Fig. A). La "zona" ecuatorial tiene 30 μm de ancho, se ensancha en los ángulos y presenta la misma ornamentación que las lesuras pero con elementos mas bajos (Lámina

44, Fig. B). La banda sub-ecuatorial o “girdle” (g) es microreticulada a diferencia de la ornamentación distal (Lámina 44, Figs. B, F).

La esporodermis de 34 μm de espesor, está constituida por una cubierta silíceo (Si) de 27 μm de espesor (Lámina 45, Fig. A) y un exosporio (E) de 7 μm de espesor (Lámina 45, Figs. A, B). La Si está formada por cordones de naturaleza silíceo, los que constituyen una red tridimensional muy densa (Lámina 45, Fig. C). Los cordones se distribuyen en distintas direcciones, son circulares en sección y dejan pocos espacios entre ellos (Lámina 45, Fig. C). En el exosporio se distingue un área externa impregnada de sílice (Ee) y un área interna sin impregnación (Ei) (Lámina 45, Figs. C, D). Esta pared está constituida por cordones anastomosados lateralmente, que forman estructuras laminares, con impregnación silíceo los ubicados por debajo de la cubierta silíceo. Los espacios se hallan obliterados por la sílice. El área interna del exosporio, carente de Si, presenta grandes espacios entre los elementos estructurales (Lámina 45, Fig. D).

MICROSPORAS (Lámina 46)

Las microsporas son monoletes; de 27 a 33 μm de longitud y 20 a 23 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 46, Figs. A, D). En vista ecuatorial, biconvexas (Lámina 46 Figs. B, C); la expansión supra-lesural es bien evidente, de 5 μm de altura (Lámina 46, Figs. B, C). La lesura, recta, maciza, presenta igual ornamentación que el resto de la espora (Lámina 46, Fig. A). De 30 μm de longitud y 10 μm de ancho (Lámina 46, Fig. A). Se observan equinas, equínulas de ápice agudo y perforaciones en toda la superficie proximal, además de cordones que forman una malla con espacios abiertos a la superficie (Lámina 46, Fig. A). Los elementos esculturales distales son de mayor altura, miden 4 μm de altura aproximada. La ornamentación de base está compuesta de equínulas y perforaciones (Lámina 46, Fig. F). La ornamentación es equinada en toda la superficie y la ornamentación de base está compuesta de equínulas distribuidas entre las equinas (Lámina 46, Fig. C). Algunas lateralmente unidas toman el aspecto de crestas. Se observan equinas con sus ápices fracturados en las que se distingue la estructura interna (Lámina 46, Fig. D). La expansión perpendicular a la lesura (o swelling) y una proyección ecuatorial se evidencian claramente (Lámina 46, Fig. A). La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio. Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 17

Lámina 44. *Isoetes maxima*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son rectas y anchas, se prolongan hasta la zona ecuatorial, presentan un micro retículo en superficie. La ornamentación en las facetas es levigada a rugulada, las rúgulas son poco marcadas. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte superior de la figura. En la cara distal la ornamentación es tuberculada a lomada. La zona ecuatorial es ancha y presenta la misma ornamentación que las lesuras pero con elementos de menor altura. La banda sub-ecuatorial o girdle (g) es microreticulada a diferencia de la ornamentación distal. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista distal. La ornamentación en estas esporas es en algunos casos es levigada a rugulada hacia el área central de la cara. La ornamentación de base comprende un microretículo constituido por delicadas fibrillas, abierto a la superficie. La zona se ensancha en los ángulos (flechas). Escala: 100 μm . **Fig. D.** Tétrade. Una de la megasporas ha sido removida para permitir apreciar la relación de los otros miembros de la tétrade. Así en las tres unidades expuestas se observa la ornamentación rugulada distal, la zona, maciza, y las facetas proximales lisas a levemente ruguladas. Las lesuras son elevadas y romas en sección. Un microretículo es evidente sobre la superficie de las lesuras y en la zona ecuatorial. Escala: 200 μm . **Fig. E.** Detalle de vista distal. Se observa un microretículo irregular de malla tridimensional abierta, constituida por cordones, de sección circular, que presentan a lo largo constricciones o marcas (flecha). La figura nos permite observar que los cordones internos son de diámetro menor (cabeza de flecha). Escala: 5 μm . **Fig. F.** Detalle del área ecuatorial (flecha). Se observa parte de una faceta proximal, la zona, la banda sub-ecuatorial o girdle (g) y la ornamentación distal en la parte inferior de la figura que en esta espora está constituida de tubérculos. Escala: 5 μm . Sehnem 10960 (PACA).

Lámina 45. *Isoetes maxima*. Esporodermis de megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Sección de una megaspora entera. La cara proximal orientada hacia la derecha de la figura. La cubierta silíceo (Si) presenta una estructura densa con pocos espacios. Se observa un espacio en el seno del exosporio (E) que está ubicado por debajo de la cubierta silíceo. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Detalle de esporodermis. Cubierta silíceo de estructura cerrada, constituida de cordones que forman una malla tridimensional (flecha). Inmediatamente debajo, el exosporio, en donde se distinguen un área impregnada de sílice, en contacto con Si, y un área interna libre de sílice. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Detalle esporodermis. La cubierta silíceo (Si) formada de cordones

anastomosados en distintas direcciones que dejan pocos espacios entre ellos. Algunos más delgados que otros. A la izquierda de la figura se observa el exosporio (E) con impregnación silíceica y más internamente sin sílice. La estructura es abierta. Escala: 5 μm . **Fig. D.** Detalle de exosporio. A la derecha de la figura, el área externa del exosporio (Ee), con impregnación silíceica, de estructura densa y constituido de cordones circulares en sección, dispuestos en distintas direcciones. Hacia la izquierda de la figura se observa el área interna del exosporio (Ei) de estructura abierta, formado por cordones, sin impregnación de sílice, dispuestos en distintas direcciones. Algunos de ellos se fusionan lateralmente formando estructuras laminares. Escala: 2 μm .

Sehnem 10960 (PACA).

Lámina 46. *Isoetes maxima*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La lesura es recta, maciza y presenta igual ornamentación que el resto de la espora. Se observan equinas, equínulas de ápice agudo y perforaciones en toda la superficie proximal. Escala: 5 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial menor. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La expansión supra-lesural es bien evidente. La ornamentación está compuesta de equinas, las distales son de mayor altura. Escala: 5 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial mayor. La cara proximal está orientada hacia el margen lateral derecho de la figura. La ornamentación es equinada en toda la superficie y la ornamentación de base está compuesta de equínulas distribuidas entre las equinas. Escala: 5 μm . **Fig. D.** Vista distal. Las equinas se encuentran densamente distribuidas en toda la superficie. Algunas lateralmente unidas toman el aspecto de crestas (punta de flecha). Se observan equinas con sus ápices fracturados, en las que se distingue la estructura interna (flecha). Escala: 5 μm . **Fig. E.** Microsporas en diferentes vistas. En todas se observa la ornamentación equinada. Escala: 20 μm . **Fig. F.** Detalle de la ornamentación equinada en la cara distal. Se observa la ornamentación de base compuesta de equínulas y perforaciones (flecha). Escala: 2 μm .

Sehnem 10960 (PACA).

18. *I. panamensis* Maxon & Morton. Ann. Missouri Bot. Gard. 26:272-273. 1939.

Tipo: Panamá, Prov. Panamá, cerca de Bejuco, *Woodson et al.* 1685 (US). Isotipos: GH, NY.

Isoetes pacifica Svenson. Amer. Fern J. 34: 123. 1944.

Isoetes savanarum Gomez. Phytologia 49: 339. 1891.

Análisis morfológico

Cormo bi-trilobado, globoso, de 7 a 34 mm de diámetro; raíces dicotómicas. Los licofilos, erectos, acuminados, marrones hacia la base y verdes hacia el ápice. Se presentan en número de 50 aproximadamente, de 16 a 76 cm de longitud, 6.0 a 16.0 mm de ancho en la base y de 0.5 a 2.0 mm de ancho en la mitad del licofilo; las alas son hialinas, de naturaleza membranacea, de 2.0 a 4.0 mm de ancho a la altura del esporangio, de 35 a 185 mm de longitud (cubren menos del 40%); subula triquetre, verde brillante a verde azulado, el ápice atenuado hasta agudo; con haces de fibras, escamas foliares y estomas presentes. Esporangios ovados a elípticos, basalmente ubicados, de 6.0-12 mm de longitud y de 3.5 a 7.0 mm de ancho. El velum rudimentario, cubre los laterales del esporangio, con 0.2 a 0.5 mm de ancho. Lígula deltoide a triangular, efímera, de 3.0 a 4.0 mm longitud y 2.5 a 4.5 de ancho. Labium ovado, de borde dentado.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 47)

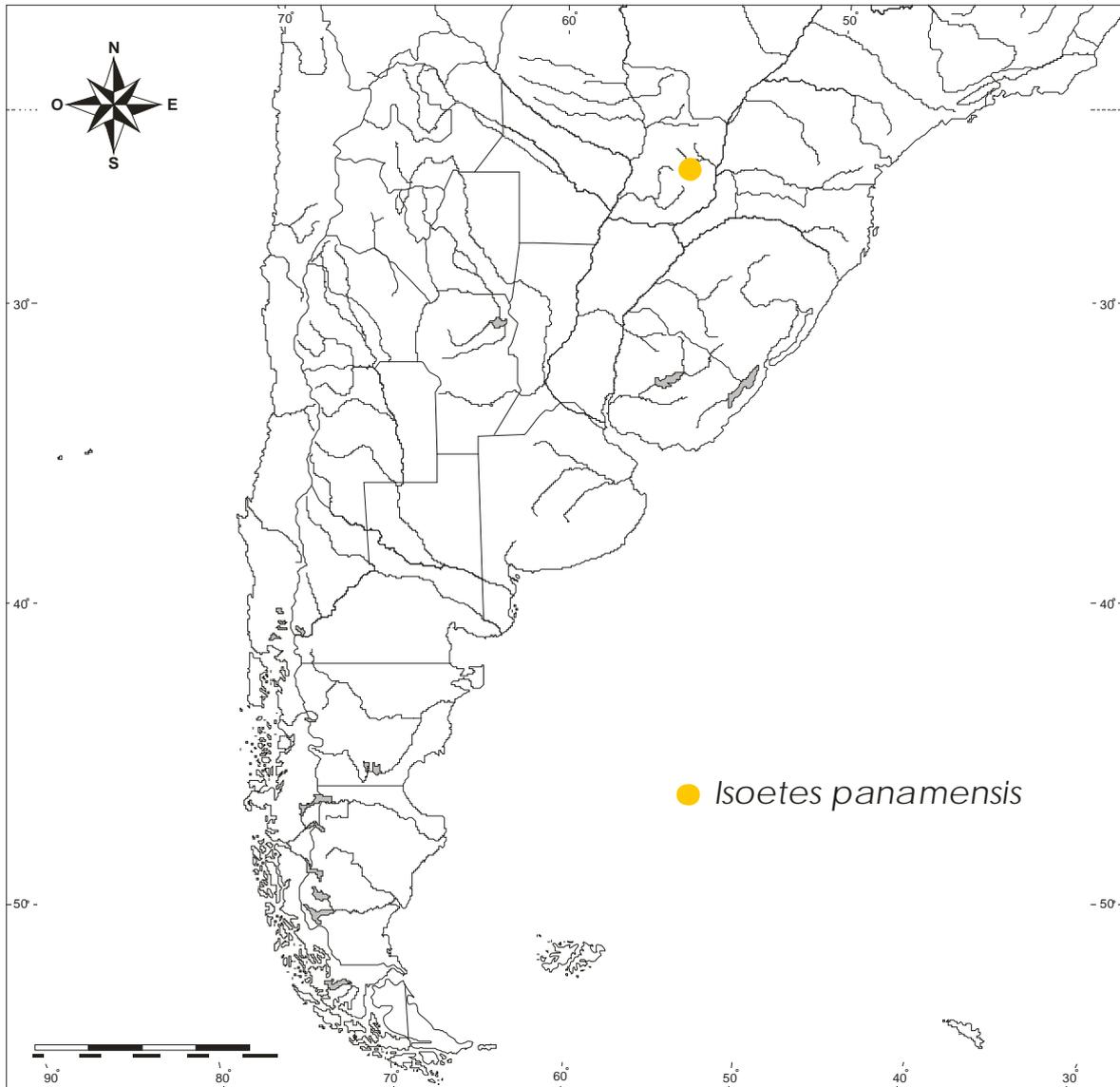
Las megasporas son triletas, de 428 a 570 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 47, Figs. A). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 47, Fig. B). Las lesuras son elevadas, rectas, macizas, de sección cónica de base amplia y elevadas, se prolongan hasta la "zona" en el ecuador (Lámina 47, Figs. A). Tienen una longitud de 242 μm , 29 μm de ancho y 39 μm de altura. La ornamentación es heteromórfica y heterométrica. Los elementos ornamentales se pueden definir como conos, báculos y clavos. Estos son de menor altura en cada faceta proximal donde las lesuras se unen. En la cara distal miden de 50 a 70 μm de altura y de 18 a 29 μm de diámetro. En sección los báculos presentan un centro más contrastado (Lámina 47, Figs. A, B, C). Los elementos ornamentales están espaciadamente distribuidos en toda la superficie. Algunos de ellos se encuentran fusionados. La ornamentación de base entre procesos está compuesta por cordones

entrelazados que forman una malla laxa, abierta a la superficie. Los extremos libres de algunos cordones se proyectan sobre la superficie. Algunas proyecciones son complejas formadas por la unión de varios cordones y presentan un ápice común (Lámina 47, Fig. D). En el ecuador se destaca la “zona”, de grosor uniforme y plegada, sobrepasa los elementos esculturales en el ecuador (Lámina 47, A, B, C) tiene 69 μm de ancho. La banda sub-ecuatorial o “girdle” no se distingue (Lámina 47, Fig. B). La esporodermis está compuesta por una cubierta silíceo, exosporio y endosporio. La cubierta silíceo está constituida por cordones dispuestos en distintas direcciones que forman una malla tridimensional abierta, con espacios de diferentes diámetros (Lámina 47, Fig. D).

MICROSPORAS (Lámina 48)

Las microsporas son monoletes; de 30 a 38 μm de longitud y 19 a 24 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 48, Figs. A, B). En vista ecuatorial mayor, biconvexas (Lámina 48, Fig. D); la expansión supra-lesural está presente, de 4.5 μm de altura (Lámina 48, Fig. D). La lesura, recta, maciza, de 30 μm de longitud y 4.5 μm de ancho (Lámina 48, Fig. A). La ornamentación está representada por rúgulas cortas en toda la superficie incluyendo la lesura (Lámina 48, Figs. A, B, C, D). Se observan rúgulas cortas y verrugas en toda la superficie distal. Los elementos del área polar distal son más evidentes y algunos se hallan seccionados en su base dejando observar que su interior es hueco. La ornamentación de base está compuesta de gránulos y perforaciones (Lámina 48, Fig. B). La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio.

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 18

Lámina 47. *Isoetes panamensis*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son rectas, macizas, de sección cónica de base amplia y elevadas, se prolongan hasta la zona en el ecuador. La ornamentación es heteromórfica y heterométrica. Los elementos ornamentales se pueden definir como conos, báculos, clavos. Estos son de menor altura en la zona de cada faceta donde las lesuras se unen. Algunos de los báculos se observan en sección, con un centro más contrastado (flecha). En el ecuador se destaca la zona, de grosor uniforme y plegada, que sobrepasa los elementos esculturales en el ecuador (estrella). Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. Las lesuras son elevadas. La zona es delgada, visiblemente plegada. La ornamentación es heteromorfa. Se observan algunos báculos en sección (flecha). Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista distal. Los elementos ornamentales están espaciadamente distribuidos en toda la superficie. Algunos de ellos se encuentran fusionados y otros se observan en sección (flecha). Escala: 100 μm . **Fig. D.** Detalle de la superficie proximal. En el nivel de base entre procesos se observan cordones entrelazados que forman una malla laxa, abierta a la superficie. Los extremos libres de algunos cordones se proyectan sobre la superficie. Se observan proyecciones complejas formadas por la unión de varios cordones con un ápice común. Escala: 10 μm . Balansa 3294 (G).

Lámina 48. *Isoetes panamensis*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La lesura es recta, maciza y ancha. La expansión supra-lesural es evidente. La ornamentación está representada por rúgulas cortas en toda la superficie incluyendo la lesura. En el sector superior izquierdo se observa un área en que la superficie del perisporio se encuentra corroída. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista distal. Se observan rúgulas cortas y verrugas en toda la superficie. Los elementos del área polar distal son más evidentes y algunos se hallan seccionados en su base dejando observar que su interior es hueco. Como ornamentación de base se observan gránulos y perforaciones. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial menor. La expansión supra-lesural se encuentra muy desarrollada y está orientada hacia la parte inferior de la figura. Las rúgulas se observan en toda la superficie, y gránulos en la ornamentación de base. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial mayor. La cara proximal se encuentra orientada hacia la derecha de la figura y la expansión supra-lesural es muy evidente. La ornamentación es rugulada en toda la superficie. Escala: 10 μm . Balansa 3294 (G).

19. *Isoetes pedersenii* H.P. Fuchs *ex* Meza T. & Macluf. An. Acad. Bras. Cienc. 82 (2): 353-359. 2010.

Holotipo: Argentina, Corrientes: Dep. Mburucuyá, Estancia Santa María, low generally flooded land, 18 March 1967, *Pedersen 8105* (CTES); Isotipos: A, C, LP, P, S.

Isoetes gardneriana sensu Pedersen. Fil. Lechl. 2: 36. 1859.

Análisis morfológico

Cormo erecto, bi a trilobado, de 18 mm de ancho y 11 mm de alto; raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos erectos, en número aproximado de 70 a 80, de 12 a 30 cm de longitud, 4.0 a 6.0 mm de ancho en la base y 1.0 a 6.0 mm de ancho en la parte media del licofilo; alas hialinas, membranáceas, de 3.0 mm de ancho a la altura del esporangio y 2.0 mm de ancho a mitad del licofilo, de 10 a 25 cm de longitud (cubre hasta 50% del total de la longitud del licofilo); haces de fibras presentes; subula triquetre, verde oscuro; estomas presentes; escamas y filopodios ausentes. Los esporangios basales, son elípticos a ovals, hialinos, de 5.0 a 8.0 mm de longitud, 3.0 a 5.0 mm de ancho. Velo ausente. Lígula deltoide, auricular en la base, de 1.3 mm de alto y 1.85 a 2.0 mm de ancho. Labium conspicuo, de 3.0 a 3.5 mm de longitud y 1.0 a 1.5 mm de ancho.

Observaciones: La especie fue válidamente descrita en Macluf et al. (2010).

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 49, 50)

Las megasporas son triletas, de 395 a 410 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 49, Figs. A, C). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Las lesuras son macizas y se prolongan hasta la “zona” ecuatorial, son de sección cónica de base muy amplia (Lámina 49, Fig. A). Tienen una longitud de 164 μm y 26 μm de ancho. La ornamentación es verrucosa, los elementos esculturales o verrucae miden de 21.3 a 43.4 μm de diámetro (Lámina 49, Fig. A). Las verrucae están formadas por la anastomosis de numerosos cordones (Lámina 49, Fig. B). La ornamentación de base está constituida por cordones entrelazados que forman una malla tridimensional abierta a la superficie (Lámina 49, Figs. B, C). La “zona” en el ecuador, tiene un ancho de 11 μm y se ensancha en los ángulos. La banda sub-ecuatorial o “girdle” no está diferenciada (Lámina 49, Fig. C).

MEGASPORAS. Análisis al MET. (Lámina 50)

La esporodermis de 10 μm de espesor aproximadamente, está constituida por una cubierta silíceo de 2.5 a 3.0 μm de espesor en sección. El exosporio, de 7 a 11 μm de espesor y el endosporio alrededor de 2 μm (Lámina 50 MET, Fig. A). La cubierta silíceo, en sección está fuertemente contrastada y presenta elementos lenticulares aplanados imbricados que forman cadenas (Lámina 50 MET, Fig. C). El exosporio presenta una separación ecuatorial-distal o “gap” (Lámina 50 MET, Fig. A). Está integrado por dos niveles o áreas, una externa compuesta de cordones anastomosados y tangenciales, y una interna, delgada, constituida de cordones fusionados. El endosporio presenta una estructura fibrilar, bandeada (Lámina 50 MET, Fig. A).

MICROSPORAS (Lámina 51, 52)

Las microsporas son monoletes; de 30 a 35 μm de longitud y 20 a 24 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 51, Figs. A, B). En vista ecuatorial mayor, biconvexas (Lámina 51, Fig. A; Lámina 52 MET, Fig. A); la expansión supra-lesural está presente, de 4,5 μm de altura, y presenta equínulas en la superficie (Lámina 51, Figs. A, C). La lesura, recta, de 24 μm de longitud y 5 μm de ancho (Lámina 51, Fig. A). Ornamentación está integrada por procesos irregulares aunque es predominantemente equinada. Las equinas varían de 1 a 3 μm de altura y 0.3 a 0.5 μm de diámetro en la base. Las equinas son más altas y están más densamente distribuidas en la cara distal (Lámina 51, Figs. A, B, C), algunas de las equinas se observan en sección, son de base ancha y están espaciadamente distribuidas. La ornamentación de base constituida por gránulos, algunos de los cuales se fusionan y forman cordones cortos (Lámina 51, Figs. C, D).

MICROSPORAS. Observación al MET. (Lámina 52)

La esporodermis en sección está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio (Lámina 52, Fig. B). El perisporio está compuesto de tres estratos: externo, medio e interno. El estrato externo (Po) es delgado; los elementos constitutivos del estrato medio (Pm) son cordones delgados, alargados radialmente y se encuentran fusionados a distintos niveles. Los mismos muestran continuidad con el estrato externo (Pe) (Lámina 52, Figs. B, D). El estrato externo del perisporio (Po) presenta discontinuidades y sobre su superficie se asientan elementos ornamentales complejos

integrados por varios procesos baculiformes fusionados por su base. El estrato medio (Pm) está dispuesto en dos niveles formando una estructura camerada y el estrato interno (Pi) está en contacto con el para-exosporio (Pex), (Lámina 52, Fig. E).

El perisporio (P) es más grueso distalmente y está constituido por barras que forman cámaras dispuestas en dos niveles. El para-exosporio (Pex) se ubica por encima del exosporio (Lámina 52, Fig. B). En el área abertural, el perisporio (P) y el para-exosporio (Pex) participan en la formación de la expansión supra-lesural. La estructura del perisporio (P) es camerada con dos niveles. En el interior de la cámara supra-abertural se observan numerosas barras algunas de los cuales se fusionan con la cubierta más contrastada del exosporio (Lámina 52, Fig. C). Varias barritas se encuentran en contacto con la cubierta del exosporio. Algunas de ellas se observan en sección y presentan un margen más contrastado (Lámina 52, Fig. D). El exosporio en el polo proximal a ambos lados de la lesura constituye las zonas pluriestratificadas (Zp) (Lámina 52, Fig. D).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 19

Lámina 49. *Isoetes pedersenii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son rectas, macizas y anchas, de sección cónica de base muy amplia, se prolongan hasta la zona ecuatorial. La ornamentación es verrucosa en todas las facetas. La base de las verrugas esta formada por delgados cordones dejando grandes espacios. Nótese la diferencia de tamaño con las microsporas dispuestas sobre la superficie en mayor número sobre la faceta izquierda en la parte superior. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Detalle de superficie proximal. En el ángulo superior derecho se observa parte de una lesura. La ornamentación de base está constituida por cordones entrelazados que forman una malla abierta a la superficie. La parte superior de las verrugas que constituyen la ornamentación están formadas por la anastomosis de numerosos cordones que forman un retículo de malla muy pequeña. Escala: 50 μm . **Fig. C.** Vista distal. Las verrugas se encuentran densamente distribuidas y los cordones que constituyen sus bases muestran continuidad. La banda sub-ecuatorial o girdle no se distingue de la ornamentación principal. En el ecuador, la zona está constituida por cordones y se ensancha visiblemente en los ángulos. Escala: 100 μm .

Pedersen 8105 (LP).

Lámina 50. *Isoetes pedersenii*. Megasporas vistas al MET. **Fig. A.** Esporodermis en sección. Cubierta silíceo (Si) orientada hacia la parte superior de la figura. Los elementos estructurales se observan fuertemente contrastados. Debajo el exosporio (E) diferenciándose en dos áreas, una externa y otra interna, esta última en contacto con el endosporio. Se observa un espacio o "gap" entre los elementos que lo constituyen. El área externa del exosporio está constituida por cordones de sección predominantemente circular, anastomosados, con orientación diferente según las zonas. Estos tienen orientación radial y convergente en el proceso de la ornamentación y con orientación tangencial a la superficie en la zona interna. Se observa una cámara de forma cónica debajo del proceso ornamental. En la zona interna del exosporio los cordones se encuentran fusionados formando una capa continua. Escala: 1 μm . **Fig. B.** Detalle de cubierta silíceo y exosporio. La Si se observa formada por elementos lenticulares aplanados. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Detalle de la cubierta silíceo, constituida por elementos de forma lenticular aplanados e imbricados que forman cadenas. Escala: 1 μm . Pedersen 8105 (LP).

Lámina 51. *Isoetes pedersenii*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal (arriba) y ecuatorial. La expansión supra-lesural bien desarrollada presenta equínulas en la superficie. La ornamentación es equinada en toda la superficie. Las equinas son más altas y están más densamente distribuidas en la cara distal. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal se encuentra orientada hacia la parte inferior de la figura. Se observa variabilidad en el tamaño y distribución de las equinas en las caras polares. Algunas equinas de la superficie distal se encuentran seccionadas mostrando que su interior es hueco. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial menor que muestra la expansión ecuatorial bien desarrollada, orientada hacia la parte inferior de la figura. Además de las equinas distribuidas en toda la superficie, se observan crestas de superficie equinulada y la ornamentación de base está constituida por gránulos. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de superficie ecuatorial. Algunas de las equinas se observan en sección. Son de base amplia y están espaciadamente distribuidas. Algunos de los gránulos de la ornamentación de base se fusionan y forman cordones cortos. Escala: 10 μm . Pedersen 8105 (LP).

Lámina 52. *Isoetes pedersenii*. Microsporas vistas al MET y MEB. **Fig. A.** Vista ecuatorial observada al MEB. La escultura está integrada por procesos irregulares aunque es predominantemente equinada. Las equinas proximales son más bajas que las distales. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Sección de una microspora en posición ecuatorial menor. El polo proximal está orientado hacia el ángulo superior izquierdo. El perisporio (P) es más grueso distalmente y está constituido de barras que forman cámaras dispuestas en dos niveles. El para-exosporio (Pex) se ubica por encima del exosporio (E). Escala: 1 μm . **Fig. C.** Detalle del área abertural. El perisporio (P) y el para-exosporio (Pex) participan en la formación de la expansión supra-lesural. La estructura del perisporio (P) es camerada con dos niveles. En el interior de la cámara supra-abertural se observan numerosas barras (flecha) algunas de las cuales se fusionan con la cubierta más contrastada del exosporio. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Detalle del área abertural que muestra la cámara supra-abertural (estrella). Varias barritas están en contacto con la cubierta del exosporio. Algunas de ellas se observan en sección y presentan un margen más contrastado (flecha). Las zonas pluriestratificadas (Zp) del exosporio se observan en el extremo inferior derecho de la figura. Escala: 1 μm . **Fig. E.** Sección transversal de esporodermis en la cual se observa el perisporio y el para-exosporio. El perisporio consiste de barras cortas fusionadas y está integrado por dos niveles. Está compuesto

por tres estratos: el estrato externo del perisporio (Po) presenta discontinuidades (cabeza de flecha) y sobre su superficie se asientan elementos ornamentales complejos (flecha) integrados por varios procesos baculiformes fusionados por su base. El estrato medio (Pm) está dispuesto en dos niveles formando una estructura camerada y el estrato interno (Pi) está en contacto con el para-exosporio (Pex). Escala: 1 μ m. Pedersen 8105 (LP).

20. *I. ramboi* Herter. Rev. Sudamer. Bot. 8: 19. 1949.

Tipo: Estado de Río Grande do Sul, Municipio Bom Jesus, Fazenda Bernardo Velho. 1947. *Rambo s/n* (Isotipos: ASSL, FHS, PACA).

Análisis morfológico

Cormo bilobado, de 10 mm de ancho y 0.6 a 0.7 mm de alto; raíces dicotómicas. Los licofilos, erectos, se presentan en número de 60 a 80 aproximadamente, de 18 a 32 cm de longitud, de 0.5 mm de ancho en la mitad del licofilo; las alas son membranáceas, amarilla a blancuzca, de 1 mm de ancho a la altura del esporangio, de 10 mm de longitud (cubren aproximadamente solo 5% de la lámina); subula filiforme, negra desde la base; haces de fibras, filopodios y estomas ausentes. Esporangios ovados a elípticos, basalmente ubicados, de 4.0 mm de longitud y de 3.0 mm de ancho. El velum cubre casi completamente el esporangio. Lígula ovoide a triangular, de 1.2 mm longitud y 1.2 de ancho. Labium reducido, rectangular.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 53)

Las megasporas son triletes, de 680 a 710 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 53, Figs. A, B). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 53, Fig. C). Las lesuras son rectas y delgadas, se continúan hasta la “zona” en el ecuador y poseen equínulas en la superficie (Lámina 53, Figs. B, D). En sección la forma de la lesura es roma. Tienen una longitud de 310 μm y un ancho de 13 μm . La ornamentación es reticulada heterobrochada (Lámina 53, Figs. A, B, C) en toda la superficie de la spora. Los muros son delgados y altos lo cual determina lúmenes profundos. Los lúmenes distales centrales son de mayor diámetro que aquellos cercanos al ecuador (Lámina 53, Figs. B, C). El ancho de los muros es de 13 μm aproximadamente. La ornamentación de base está constituida por cordones que forman una malla. Algunos de los cordones presentan sus extremos libres a la superficie (Lámina 53, Fig. D). En el ecuador la “zona” está poco marcada, es delgada y presenta equínulas en su superficie. La banda subecuatorial o “girdle” está integrado por un retículo con lúmenes de diámetro menor a los distales (Lámina 53, Fig. C).

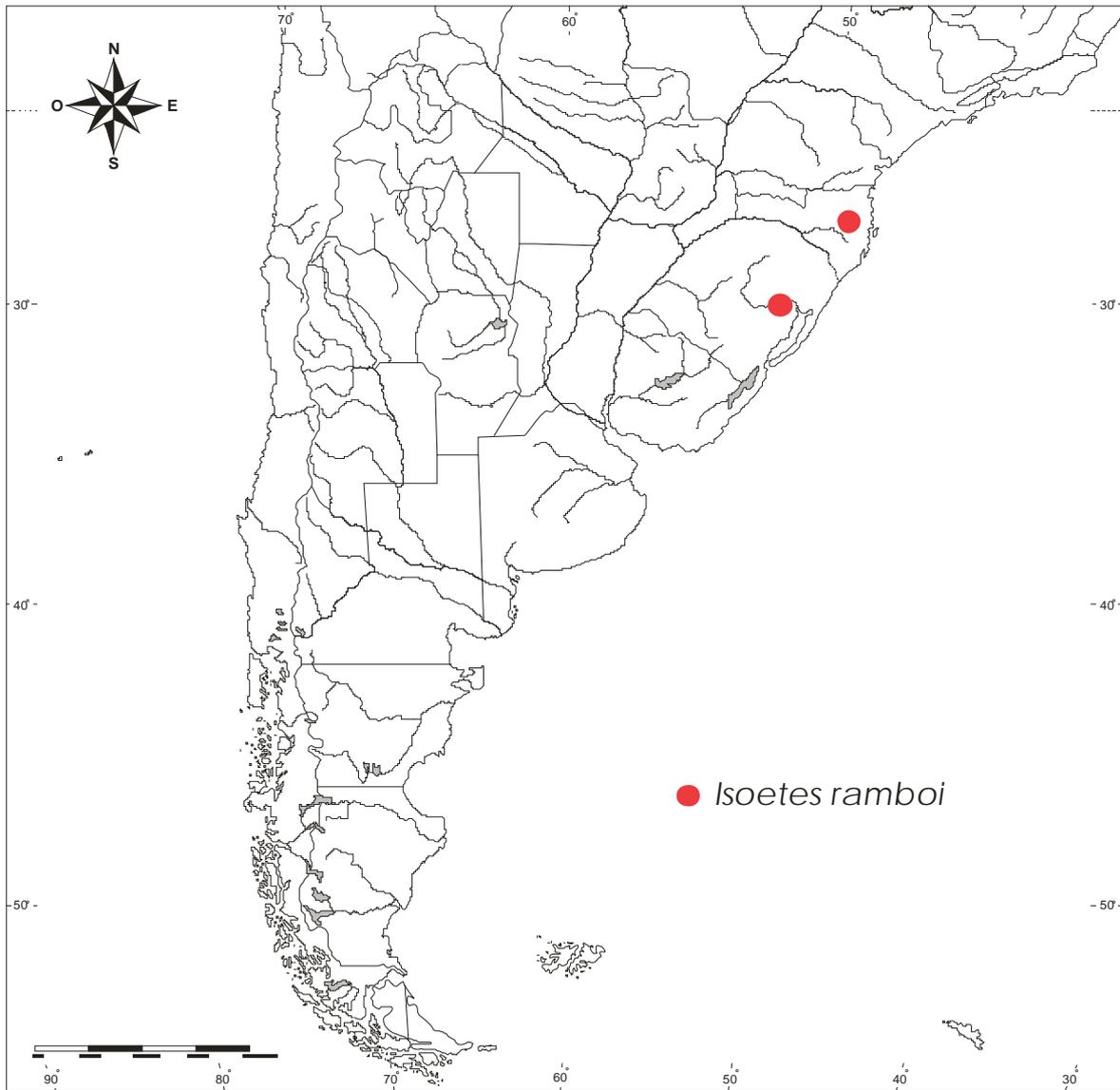
En sección, la esporodermis está compuesta por una cubierta silíceo, exosporio y endosporio. La cubierta silíceo (Lámina 53, Fig. E) está constituida por cordones cortos y gruesos, anastomosados, que forman una malla tridimensional, densa, cerrada a la

superficie. El exosporio está compuesto por cordones de distinto grosor, fusionados, que determinan un retículo con espacios de diferente diámetro (Lámina 53, Fig. E).

MICROSPORAS (Lámina 54)

Las microsporas son monoletes; de 30 a 32 μm de longitud y 21 a 25 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 54, Figs. A, C). En vista ecuatorial mayor, biconvexas (Lámina 54, Fig. B); la expansión supra-lesural bien desarrollada con rúgulas sobre su superficie además gránulos que constituyen la ornamentación de base (Lámina 54, Figs. B, C). La lesura, recta, de 22 μm de longitud y 3 μm de ancho (Lámina 54, Fig. A). La ornamentación es rugulada, con rúgulas levemente marcadas en toda la superficie (Lámina 54, Figs. A, B, C). La ornamentación de base está compuesta de gránulos y perforaciones (Lámina 54, Fig. A). La esporodermis, en sección, está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio. El perisporio está constituido por tres estratos. El externo, muy delgado, presenta un espesor aproximado de 0,1 μm (Lámina 54, Figs. D, E). El estrato medio, de 2 μm de espesor, consta de elementos estructurales o barras, dispuestos radialmente, los cuales se ramifican en contacto con el estrato externo (Lámina 54, Fig. E). Las barras son producto de la fusión de varios cordones hacia la base (Lámina 54, Fig. D). El exosporio tiene una estructura reticulada, con espacios reducidos, lo que evidencia una estructura densa y cerrada (Lámina 54, Fig. D).

Observaciones: las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2006a).



Mapa 20

Lámina 53. *Isoetes ramboi*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación es reticulada. El retículo es heterobrochado. Los muros son delgados y altos lo cual determina lúmenes profundos. Las lesuras, son rectas, delgadas, se prolongan hasta la zona en el ecuador y poseen equínulas en la superficie. Escala: 1000 μm . **Fig. B.** Vista distal. La ornamentación es reticulada. Las brocha son variables en forma y tamaño. Los lúmenes centrales son de mayor diámetro que aquellos cercanos al ecuador. Escala: 1000 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La zona ecuatorial es poco marcada, delgada y presenta equínulas en su superficie. La banda sub-ecuatorial o “girdle” está integrada por un retículo con lúmenes de diámetro menor a los distales. Escala: 1000 μm . **Fig. D.** Detalle de superficie. A la izquierda de la figura se observa parte de una lesura con equínulas en la superficie. A la derecha, muros y lúmenes del retículo. Escala: 100 μm . **Fig. E.** Detalle de la esporodermis en sección. A la izquierda de la figura se observa la cubierta silíceá (Si) formada por cordones, cortos y entrelazados que forman una estructura de malla apretada. Se observan dos superficies del exosporio (E), la superficie del exosporio externo, inmediatamente debajo de la cubierta silíceá, y la superficie externa del exosporio interno expuesta en el GAP. En sección el exosporio muestra en todo su espesor sus elementos estructurales orientados tangencialmente a la superficie y de sección circular. Está compuesto por cordones de distinto grosor, fusionados, que determinan un retículo con espacios de diferente diámetro. Escala: 10 μm . Rambo 44875 (LIL).

Lámina 54. *Isoetes ramboi*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista distal. Se observan rúgulas levemente marcadas en toda la superficie. La ornamentación de base está compuesta de gránulos y perforaciones (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial mayor. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La expansión supra-lesural bien desarrollada es evidente. Sobre la cara distal se observa una fractura de la superficie (flecha) que permite apreciar la capa media del perisporio. Las rúgulas, poco marcadas están en toda la superficie, incluso en la expansión supralesural. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista proximal. La expansión supra-lesural bien desarrollada presenta la misma ornamentación que el resto. Se observan además gránulos que constituyen la ornamentación de base (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de fractura de esporodermis. Se distingue el perisporio (P) en vista superficial y en sección a la izquierda de la figura. Pueden apreciarse dos de los tres estratos que

conforman esta pared. El estrato externo es delgado y continuo. Debajo, el estrato medio, está formado por barras dispuestas radialmente. Escala: 10 μm . **Fig. E.** Detalle de fractura de la esporodermis. Se observa el perisporio en sección, el estrato externo (flecha) muy delgado, debajo, el estrato medio constituido de barras dispuestas radialmente y que se ramifican a diversas alturas. A la izquierda de la figura se observa el perisporio en superficie. Escala: 10 μm . Rambo 44875 (LIL).

21. *I. savatieri* Franchet. Bull. Soc. Bot. France 31: 395. 1884

Tipo: Argentina, Puerto Bueno, 15/2/1877, *Savatier s/n* (P)

Isoetes lechleri var. *savatieri* (Frnach.) L. D. Gómez

Calamaria savatieri (Franch.) Kuntze

Isoëtes savatieri Franch. subsp. *valdiviensis* H.P. Fuchs, nom. nud.

Análisis morfológico

Cormo globoso, bilobado, de 8.0 a 10.0 mm de altura y de 9 a 12 mm de ancho. Raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos, en número de 6 a 22 aproximadamente, erectos, o levemente recurvados, de 4.0 a 16 cm de largo; de 7.0 a 14 mm de ancho en la base, y a mitad de altura, 1.8 a 5.0 mm. Las alas son membranáceas, hialinas en la base y verde oscuro distalmente, de 1.0 a 3.5 mm de ancho a la altura del esporangio y 12 a 65 mm de longitud extendiéndose hacia el ápice del licofilo (30-65% de la longitud total del licofilo), cada ápice de las alas se observan obtusos. Haces de fibras, estomas y escamas ausentes. Esporangios globosos a elípticos, basalmente ubicados, de 3.0 a 9.5 mm de longitud y 3.5 a 6.2 mm de ancho. El velo, incompleto, cubre el extremo superior del esporangio hasta 2.5 mm. Lígula deltada a ovalada, delicada, de 1.8 a 3.0 mm de ancho y 2.5 a 3.0 mm de longitud. Labium inconspicuo, membranáceo y de color verde claro.

Analisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 55, 56)

Las megasporas son triletes, de 420 a 580 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 55, Figs. A, B). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 55, Figs. C, D). Las lesuras son macizas, rectas, con rúgulas levemente marcadas en la superficie, con el ápice redondeado en sección, se prolongan hasta la "zona" en el ecuador (Lámina 55, Fig. A). Tienen una longitud de 250 μm y 36 μm de altura. En algunos casos las lesuras presentan márgenes ondulados. La ornamentación de la cubierta silíceo consiste de rúgulas de 14 μm de altura y 21 μm de ancho, en algunos casos se encuentran fusionadas (Lámina 55, Fig. B). Las rúgulas están mas marcadas en la cara distal (Lámina 55, Fig. B). La escultura de la cubierta silíceo varía en distintas esporas desde rugulada y similar en toda la superficie, hasta diferenciada en ambas caras (tuberculada proximal y reticulada distal). En aquellas esporas donde predomina la ornamentación rugulada se observan además, tubérculos y

lomos. La ornamentación de base está constituida por una red tridimensional de cordones fusionados. La “zona” ecuatorial tiene 21 μm de ancho. En la cara distal adyacente a la zona ecuatorial se distingue la banda sub-ecuatorial o “girdle” que presenta la misma ornamentación que el resto de la espora (Lámina 55, Figs. C, D).

MEGASPORAS. Análisis al MET. (Lámina 56)

En las megasporas maduras, en sección, desde afuera hacia adentro, la esporodermis está compuesta de una cubierta silíceá, un exosporio y un endosporio bien desarrollado (Lámina 56, Fig. A). La cubierta silíceá es de 13 a 22 μm de espesor, con una sola capa, compuesto por barras cortas de sección circular, de 35 nm de diámetro y tienen marcas externas, estas se fusionan formando una estructura tridimensional donde las barras están asociadas en grupos de cuatro o cinco unidades en torno a un área central y a su vez fusionadas (Lámina 56, Fig. D). El exosporio, menos contrastado que la cubierta silíceá, es aparentemente laminar y existe una separación distal-ecuatorial de las láminas. La parte externa tiene 2.8 μm de espesor y la interna de 5.5 μm de espesor (Lámina 56, Fig. A). Cada lámina del exosporio está fusionada a otra de otro plano delimitando lagunas. Las lagunas más externas están rellenas con sílice (Lámina 56, Fig. B). El endosporio es grueso, de 2-7 μm de espesor aparentemente formado por dos zonas y su estructura es fibrilar (Lámina 56, Fig. C).

Observaciones: las descripciones de las megasporas fueron publicadas en Macluf et al. (2003).

MICROSPORAS (Lámina 57, 58)

Las microsporas son monoletes; de 35 a 40 μm de longitud y 24 a 29 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 57, Fig. B). En vista ecuatorial, biconvexas (Lámina 57, Fig. C); la expansión supra-lesural es bien evidente, de 7 μm de altura (Lámina 57, Fig. A) presenta igual ornamentación que el resto de la superficie de la espora. La lesura, recta, bien marcada (Lámina 57, Fig. B) de 32 μm de longitud y 6 μm de ancho (Lámina 57, Fig. B). La ornamentación distal-ecuatorial está constituida por verrugas poco marcadas y una ornamentación de base representada por equínulas distribuidas entre las verrugas (Lámina 57, Fig. A). La ornamentación proximal es equinulada (Lámina 57, Fig. B). Una proyección ecuatorial es evidente (Lámina 57, Fig. C).

MICROSPORAS. Observación al MET. (Lámina 58)

La sección del área abertural muestra que esta consiste en una elevación y diferenciación de las dos capas más externas de la pared: perisporio y para-exosporio formando una cámara de forma cónica y en la parte profunda exosporio y endosporio (Lámina 58, Fig. C). Dentro de la cámara supra-abertural se observan cordones algunos de los cuales están en contacto con la cubierta del exosporio (Lámina 58, Fig. C). Se observan cordones del para-exosporio fracturados en el área proximal y sobre la superficie del exosporio indicando una conexión previa entre ambas capas (Lámina 58, Fig. B).

La esporodermis en sección, está compuesta desde afuera hacia dentro por, perisporio compuesto por tres estratos, el cual se observa más grueso distalmente; para-exosporio exosporio y endosporio. Este último es fibrilar. En ciertas etapas de la maduración es evidente un espacio o gap entre el para-exosporio y el exosporio (Lámina 58, Figs. B, D, E, F).

El perisporio es 1.0-2.2 μm de espesor. El estrato externo, muestra discontinuidades, el estrato medio está compuesto por cordones circulares en sección, de 33 nm de diámetro que se ramifican varias veces determinando una estructura lacunosa (Lámina 58, Fig. E). La ornamentación del perisporio está formada por los estratos externo (Po) y medio (Pm). El estrato interno, se apoya sobre los cordones más externos del para-exosporio. El estrato medio del perisporio está modificado en espesor y forma en el ápice de la expansión supra-lesural, y se observa una interrupción del mismo en la región central dejando una estrecha comunicación o canal con la cámara interna (Lámina 58, Fig. C). El para-exosporio está constituido por elementos delgados, alargados, con orientación tangencial a la superficie del exosporio (Lámina 58, Figs. D, E, F). El exosporio tiene de 0.2 a 0.5 μm de espesor y está compuesto por dos estratos: el estrato interno es homogéneo y el externo es delgado y fuertemente contrastado (Lámina 58, Fig. D). El estrato interno tiene zonas pluriestratificadas a ambos lados de la abertura. En ciertas etapas de maduración el exosporio se encuentra totalmente desprendido del para-exosporio y se ubica por encima del endosporio (Lámina 58, Fig. D). Ambas capas acompañan al contenido celular de dimensiones reducidas en la cavidad central (Lámina 58, Fig. B). El endosporio tiene de 0.3 a 10 μm de espesor, se observa debajo del exosporio y forma un engrosamiento onciforme debajo de la abertura (Lámina 58, Fig. C).



Mapa 21

Lámina 55. *Isoetes savatieri*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La escultura de la cubierta silíceo en cada faceta está constituida de rúgulas, tubérculos y lomos. Las lesuras, altas y macizas, de sección ampliamente cónica con ápice redondeado, con rúgulas levemente marcadas en la superficie, se prolongan hasta la zona en el ecuador. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista distal. La escultura de la cubierta silíceo está representada por un retículo de muros bajos, delgados. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista ecuatorial. El polo proximal está orientado hacia la parte inferior de la figura. La zona (flecha) marca el ecuador y presenta la misma ornamentación que el resto de la superficie al igual que la banda sub-ecuatorial o girdle (punta de flecha). Escala: 100 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial. El polo proximal orientado hacia la parte inferior de la figura. La zona, bien evidente, marca el límite entre ambos polos. La ornamentación es tuberculada en el polo proximal y reticulada en el distal, aunque se evidencia mas marcada en el polo distal. Escala: 100 μm . Borge 110 (S).

Lámina 56. *Isoetes savatieri*. Megasporas vistas al MET. **Fig. A.** Sección a través de la esporodermis. La cubierta silíceo (Si) presenta una estructura homogénea. El exosporio (E) está compuesto de láminas que se fusionan para formar lagunas. Las lagunas más externas están rellenas con sílice. La zona interna del exosporio está compuesta de láminas más delgadas y espacios más estrechos entre ellas. El endosporio (En), grueso, presenta una estructura fibrilar. Escala: 1 μm . **Fig. B.** Esporodermis en sección. Detalle que muestra la cubierta silíceo (Si) y la zona externa del exosporio. Las lagunas están rellenas de sílice. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Detalle del endosporio (En) debajo de los elementos internos del exosporio. Presenta una estructura fibrilar y muestra dos zonas. La zona externa, adyacente a la superficie interna del exosporio, tiene una estructura mas laxa. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Detalle de la cubierta silíceo. De estructura abierta, formada por barras circulares en sección, unidas en grupos (flecha). Escala: 1 μm . Borge 110 (S).

Lámina 57. *Isoetes savatieri*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista ecuatorial menor, donde la expansión supra-lesural proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La proyección ecuatorial es evidente (flecha). La ornamentación distal-ecuatorial está constituida, en estas esporas, por verrugas poco marcadas y una ornamentación de base representada por equínulas distribuidas entre las verrugas (punta de flecha). Escala: 10 μm .

Fig. B. Vista proximal que muestra una ornamentación equinulada. La expansión supralesural es evidente y presenta la misma ornamentación que el resto de la cara proximal. Escala: 10 μm . **Fig. C.** Varias esporas en vistas, ecuatorial mayor y proximal (parte superior de la figura). La vista polar es de forma elíptica y la ecuatorial es convexa en la cara proximal y hemisférica en la cara distal. En la vista ecuatorial mayor se observa la expansión supralesural bien marcada. En la espora ubicada a la derecha de la figura se observa claramente la expansión supralesural y la proyección ecuatorial (flecha). Escala: 100 μm . Borge 110 (S).

Lámina 58. *Isoetes savatieri*. Microsporas vistas al MET y MEB. **Fig. A.** Vista ecuatorial mayor. La ornamentación consiste de equínulas y pequeños conos sobre una ornamentación de base representada por perforaciones. La expansión supralesural (estrella) presenta igual ornamentación que el resto de la superficie de la espora. Escala: 10 μm . **Fig. B.** Sección de una microspora completa en vista ecuatorial menor. El polo proximal está orientado hacia el lado izquierdo de la figura. El perisporio (P) es más grueso distalmente y presenta estructura lacunar. La ornamentación está formada por los estratos externo (Po) y medio (Pm) del perisporio. El para-exosporio (Pex) consiste de elementos delgados, dispuestos tangencialmente. El exosporio (E) se encuentra totalmente desprendido del para-exosporio y se ubica por encima del endosporio (En). Ambas capas acompañan al contenido celular de dimensiones reducidas en la cavidad central. Se observan cordones del para-exosporio fracturados en el área proximal y sobre la superficie del exosporio indicando una conexión previa entre ambas capas. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Sección longitudinal en el área abertural. Esta consiste en una elevación y diferenciación de las dos capas más externas: perisporio (P) y para-exosporio (Pex) que participan en la formación de la expansión supralesural y una cámara (estrella) de forma cónica donde se observan exosporio y endosporio en la parte profunda. El estrato medio del perisporio consiste de cordones ramificados y está modificado en espesor y forma, en el ápice de la expansión, se observa además una interrupción del mismo en la región central formando una estrecha comunicación o canal con la cámara interna. Dentro de la cámara supra-abertural se observan cordones algunos de los cuales están en contacto con la cubierta del exosporio. El exosporio está compuesto por dos estratos, el estrato interno tiene zonas pluriestratificadas a ambos lados de la abertura (Zp) y el externo es delgado y fuertemente contrastado. El endosporio (En) se observa debajo del exosporio y muestra un engrosamiento onciforme

(On) debajo de la abertura. Escala: 1 μm . **Fig. D.** Detalle de la esporodermis en sección. El perisporio (P) posee estructura lacunar. El estrato medio del perisporio (Pm) consiste de cordones que se ramifican varias veces. El estrato interno (Pi), se apoya sobre los cordones más externos del para-exosporio (Pex). El para-exosporio está constituido por elementos alargados con orientación tangencial a la superficie del exosporio. El exosporio (E) está compuesto por dos estratos: el estrato interno es homogéneo y el externo es delgado y fuertemente contrastado. El endosporio (En) es fibrilar. Es evidente un espacio o gap (G) entre el para-exosporio y el exosporio. Escala: 1 μm . **Fig. E.** Detalle de la esporodermis en sección. El perisporio está compuesto de tres estratos: Po, Pm y Pi. El Po muestra discontinuidades, el Pm está compuesto de cordones yuxtapuestos y fusionados, los que forman una estructura lacunar. El exosporio (E) está compuesto por dos estratos, el interno tiene estructura homogénea y el externo es delgado y contrastado. Un amplio espacio o gap (G) se observa entre el para-exosporio y el exosporio. Escala: 1 μm . **Fig. F.** Sección de la esporodermis en el área proximal. El perisporio (P) está compuesto por cordones circulares en sección, ramificados. Los elementos de la ornamentación están formados por los estratos Po y el Pm del perisporio. El estrato Pi está en contacto con el para-exosporio (Pex), el cual está formado por elementos largos, anastomosados. Se evidencia un espacio o gap (G) entre el para-exosporio y el exosporio. Escala: 1 μm . Borge 110 (S).

22. *I. sehnemii* H. P. Fuchs. Fl. Illustr. Catarin. Isoetaceae. 1986

Tipo: Brasil, Río Grande do Sul, Vacaria, Río dos Refugiados, 1976, A. *Sehnem 14987* (FHS). Isotipo: PACA.

Isoetes ekmanii sensu Sehnem. Hedwigia Organ. Kryptog. Phytopathol. 63 (5): 251.

Análisis morfológico

Cormo bilobado, de 10 mm de ancho y 0.5 mm de alto; raíces dicotómicas. Los licofilos, se presentan en número de 40 aproximadamente, de 5.0 a 6.0 cm de longitud, y de 0.25 mm de ancho en la mitad; las alas son membranáceas, de 3.0 mm de ancho en la base, 0.5 mm de ancho a la altura del esporangio, de 6.0 mm de longitud (cubren alrededor del 10% de la lámina); subula filiforme; estomas ausentes. Esporangios ovalados, basalmente ubicados, de 3.0 mm de longitud y 1.8 mm de ancho. El velum incompleto, cubre el margen superior del esporangio. Lígula mas pequeña que el labium, forma de medialuna, de 0.15 mm longitud y 0.65 mm de ancho. Labium ovalado, de 0.6 mm de largo y 0.6 mm ancho.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 59)

Las megasporas son triletas, de 350 a 450 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 59, Figs. A, E). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica. Las lesuras son bajas y de sección cónica con base amplia, rectas, delgadas, y con equínulas en la superficie, se prolongan hasta la zona en el ecuador (Lámina 59, Fig. A). Tienen una longitud de 200 μm y 25 μm de ancho. La ornamentación es reticulada en ambas caras. El retículo es heterobrochado (Lámina 59, Figs. A, B). Los muros distales son más elevados que los del retículo proximal (Lámina 59, Fig. E). La ornamentación de base está constituida de una malla tridimensional de cordones fusionados con un retículo apretado con espacios de diferentes diámetros (Lámina 59, Fig. D). Algunos cordones cuyos extremos son ahusados, se disponen libres en la superficie (Lámina 59, Fig. D). Los cordones que poseen sus extremos libres son de mayor diámetro y forman equínulas, formadas por la unión de varios cordones en sus bases (Lámina 59, Fig. G). En los muros se observan equínulas a ambos lados, con sus extremos orientados hacia los lúmenes (Lámina 59, Fig. H). La “zona” en el ecuador es muy delgada, está enmascarada por la ornamentación principal. La banda subecuatorial o “girdle”, no está diferenciada (Lámina 59, Fig. B).

MEGASPORAS. Análisis al MO. (Lámina 60)

La esporodermis en sección, muestra que la ornamentación está constituida de elementos estructurales elevados que se ramifican y que son parte de la cubierta silíceo (Lámina 60 MO, Fig. A). La cubierta silíceo es la capa de mayor grosor y sobre su superficie se proyecta la ornamentación. Inmediatamente debajo de la capa silíceo se encuentra el exosporio esporopolínico y debajo, el endosporio fibrilar. El exosporio interviene en la formación de la “zona” y de la lesura (Lámina 60 MO, Fig. A). Un espacio o “gap” (Lámina 60, Fig. B) existe entre la parte interna y externa del exosporio. El contenido citoplasmático ocupa prácticamente el espacio central y solo queda un espacio en forma de media luna en el área distal (Lámina 60 MO, Figs. A, C).

MEGASPORAS. Análisis al MET (Lámina 61 y Lámina 62)

La cubierta silíceo está constituida de elementos fusionados que forman barras que constituyen una estructura lacunar. Los elementos estructurales son rectangulares a lenticulares, fusionados entre sí, que dejan espacios (Lámina 61, Figs. B, C). Algunos se encuentran seccionados longitudinalmente y otros transversalmente. La sección transversal es circular. La ornamentación, está constituida de elementos estructurales elevados que se ramifican y que son parte de la cubierta silíceo o perisporio (Lámina 60 MO, Fig. A). Hacia el interior y próximos al exosporio se distingue un número mayor de elementos seccionados transversalmente. Estos rellenan los espacios más externos del exosporio a través de los espacios entre los elementos laminares del exosporio (Lámina 61, Figs. A, B, C; Lámina 62, Fig. B). La sílice rellena las lagunas del exosporio. Los elementos laminares del exosporio son alargados tangencialmente y anastomosados y, en sección, presentan una parte central menos contrastada con respecto a los márgenes (Lámina 61, Fig. C). Los elementos estructurales de esta pared son diferentes en su parte interna y externa. Así, los de la parte interna son delgados y de espesor uniforme y los de la externa son irregulares y de mayor grosor, se encuentran fusionados y están ubicados más espaciados (Lámina 61, Fig. A; Lámina 62, Fig. B). Se observa un espacio o gap entre los elementos internos del exosporio (Lámina 61, Fig. A, Lámina 62, Fig. A). Por dentro del exosporio se observa un endosporio con dos estratos, uno externo, compacto y con bandas de distinta densidad y margen interno irregular, y uno interno con espacios que se encuentra en contacto con el citoplasma (Lámina 62, Fig. A). Observaciones: las descripciones de las megasporas fueron publicadas en Macluf et al. (2010a).

MICROSPORAS (Lámina 63)

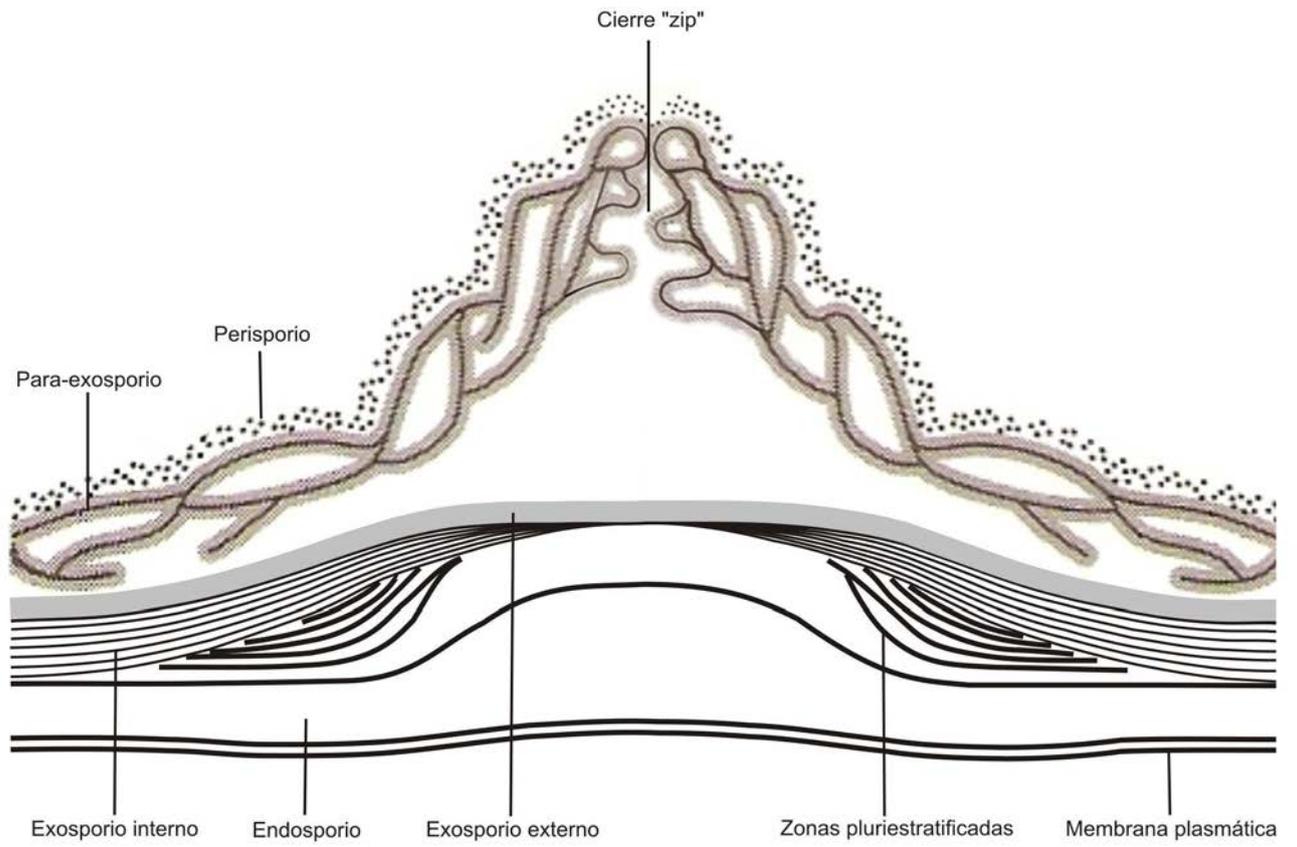
Las microsporas son monoletes; de 21 a 27 μm de longitud y 18 a 20 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 63, Fig. A). En vista ecuatorial mayor, biconvexas (Lámina 63, Figs. C, E); la expansión supra-lesural está bien desarrollada (Lámina 63, Figs. D, E). La lesura, recta, de 22 μm de longitud y 2.5 μm de ancho. La expansión perpendicular a la lesura (o swelling) es evidente (Lámina 63, Fig. A). La ornamentación es rugulada en ambas caras y la ornamentación de base está compuesta de gránulos (Lámina 63, Fig. B). Una proyección ecuatorial es evidente, tiene 4.5 μm de altura y presenta la misma ornamentación que el resto de la espora (Lámina 63, Fig. D).

MICROSPORAS. Análisis al MET (Lámina 64, 65)

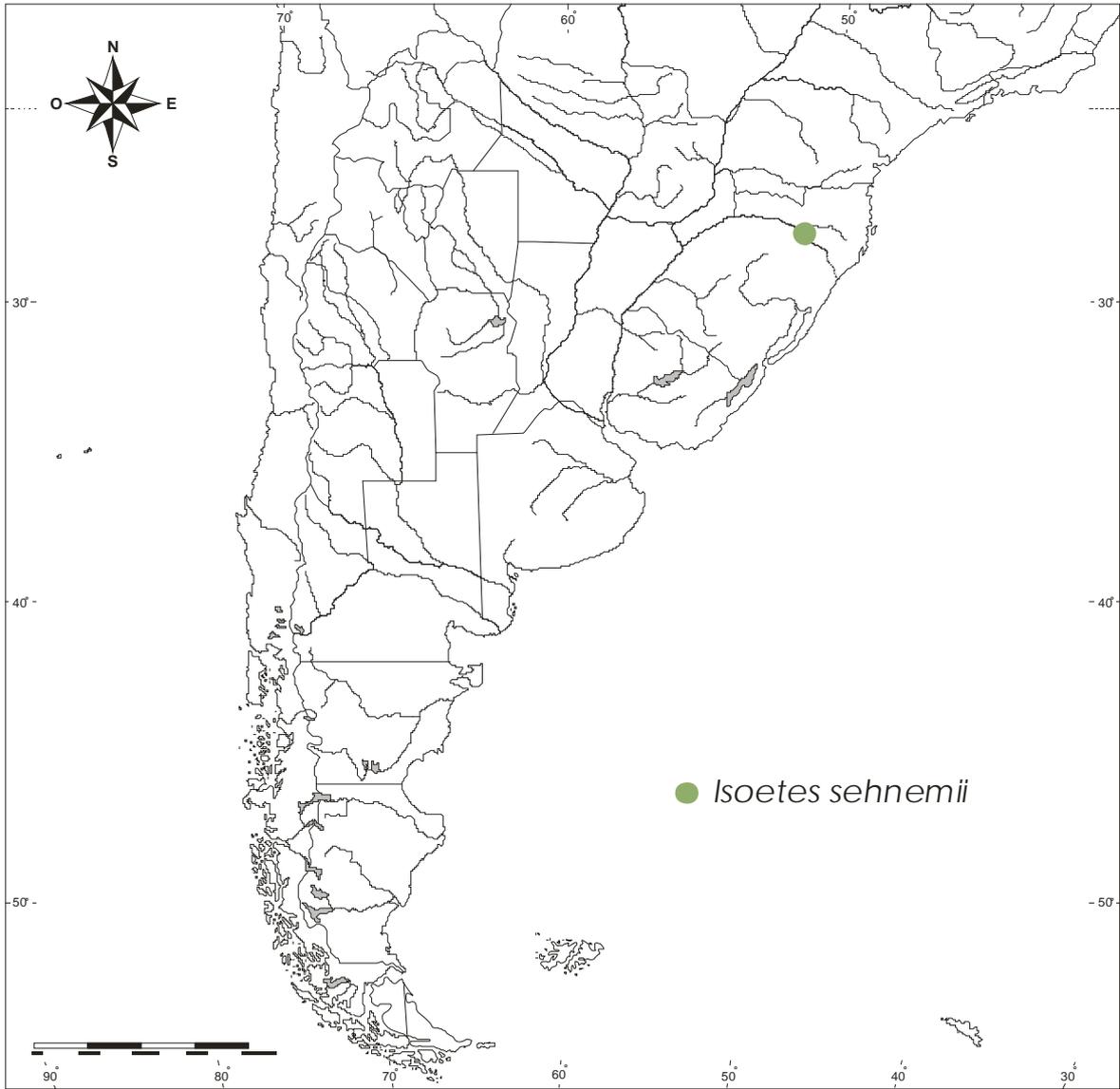
La esporodermis, en sección, está compuesta por perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio. En el área abertural, la expansión supra-lesural forma un vestíbulo por debajo (Lámina 64, Fig. B). El perisporio y los elementos externos del para-exosporio forman la expansión (Lámina 64, Fig. C). El perisporio tiene un mayor desarrollo en el área abertural, está integrado por una red de delgadas fibrillas (Lámina 65, Fig. A) y tiene un espesor de 0.4 a 3.5 μm . La distribución de los elementos externos del para-exosporio en la expansión, adquieren la forma de un cierre o zip (Lámina 64, Fig. C). El perisporio presenta una estructura lacunar con tres estratos (Lámina 65, Figs. B, C). El estrato externo con barras delgadas distribuidas laxamente, el estrato medio está formado por barras o cordones que se fusionan formando una estructura es lacunar y el interno, es delgado y está en contacto con el para-exosporio (Lámina 65, Fig. C; Lámina 63, Fig. F). El para-exosporio, de 0.3 a 0.6 μm de espesor, está compuesto de elementos tangencialmente dispuestos y presentan una parte interna menos contrastada que los márgenes. Un espacio o gap (g) es evidente entre el para-exosporio y el exosporio en la región ecuatorial-distal (Lámina 64, Figs. A, B). El exosporio, de 0.6 μm de espesor, está constituido por dos capas, la interna compacta y homogénea, y la externa es gruesa y de mayor contraste. El endosporio, en contacto con el citoplasma, de 0.2 μm de espesor, tiene estructura fibrilar (Lámina 65, Fig. A) con tres estratos de distinta estructura. La capa media del endosporio es la de mayor espesor (Lámina 65, Figs. B, C).

Observaciones: El contenido celular pasa por distintos estadios en los que se contrae.

Las descripciones de las microsporas fueron publicadas en Macluf et al. (2010a).



Transcorte de la pared en la región abertural de las microsporas (*I. sehnemii*)



Mapa 22

Lámina 59. *Isoetes sehnemii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son rectas, delgadas, bajas y de sección cónica con base amplia y con equínulas en la superficie, se prolongan hasta la zona en el ecuador. La ornamentación en las facetas es reticulada de tipo heterobrochada, y en algunos casos los muros no se unen. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La superficie es reticulada en ambas caras. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La zona ecuatorial muy delgada, enmascarada por la ornamentación principal. La banda subecuatorial o girdle, no está diferenciada, presenta la misma ornamentación que el resto. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Detalle de superficie proximal entre lesuras. La ornamentación de base está constituida de una malla tridimensional de cordones fusionados. Algunos cordones cuyos extremos son libres poseen extremos ahusados. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Detalle de superficie proximal que muestra la ornamentación de base constituida por un retículo apretado con espacios de diferentes diámetros. Los cordones que poseen sus extremos libres son de mayor diámetro y forman equinas formadas por la unión de varios cordones en sus bases. Escala: 2 μm . **Fig. E.** Vista distal. La ornamentación es reticulada. Los muros en esta cara son más elevados que los del retículo proximal. Escala: 100 μm . **Fig. F.** Detalle de la escultura distal, donde se observa un retículo heterogéneo. Los muros también se encuentran constituidos por cordones y sus extremos libres constituyen equinas. Escala: 20 μm . **Fig. G.** Detalle de la superficie distal. Ornamentación de base en un lumen consistente en una malla tridimensional de cordones. Algunos de ellos se fusionan y forman equinas que se proyectan sobre la superficie. **Fig. H.** Detalle de la superficie distal donde se observan equinas a ambos lados del muro, con sus extremos orientados hacia los lúmenes. Escala: 5 μm . Sehnem 17094 (PACA).

Lámina 60. *Isoetes sehnemii*. Megasporas vistas al MO. **Fig. A.** Sección longitudinal de una megaspora completa. En el polo distal ubicado en la parte inferior de la figura la ornamentación, está constituida de elementos estructurales elevados que se ramifican y que son parte de la cubierta silíceo o perisporio (Si). Inmediatamente debajo de la capa silíceo se encuentra el exosporio esporopolínico (Ex) y debajo de este el endosporio fibrilar (En). En el ecuador en la parte izquierda de la sección se distingue la proyección de la zona en el exosporio (flecha) y en el polo proximal en la parte superior de la figura se distingue la lesura en el exosporio (l). En esta megaspora madura, el contenido citoplasmático (Ci) ocupa prácticamente el espacio central y solo queda un espacio en

forma de media luna en el área distal. Escala: 40 μm . **Fig. B.** Detalle de la esporodermis en sección. La cubierta silíceca (Si) tiene estructura lacunar y está constituida de elementos aplanados y fusionados. El exosporio consiste de elementos tangencialmente elongados y anastomosados. Se observa una separación o gap (g) entre la parte interna y la externa de exosporio. El endosporio (En) es fibrilar. Internamente se observa el contenido citoplasmático (Ci) Escala: 40 μm . **Fig. C.** Detalle de la esporodermis en sección en la zona ecuatorial. La cubierta silíceca (Si) es la de mayor grosor y sobre su superficie se proyecta la ornamentación. Debajo de la misma se observa el Ex y la proyección en el mismo correspondiente a la zona (z), un espacio o “gap” existe entre la parte interna y externa del exosporio. Hacia el interior se observa el endosporio (En) y hacia el interior el contenido citoplasmático (ci). Escala: 20 μm . Sehnem 17094 (PACA).

Lámina 61. *Isoetes sehnemii*. Megasporas vistas al MET. **Fig. A.** Sección a través de la esporodermis. La cubierta silíceca está constituida de elementos fusionados que forman barras las que constituyen una estructura lacunar. El exosporio (Ex) está formado por unidades lamelares orientadas en sentido tangencial. Los elementos estructurales de esta pared son diferentes en su parte interna y externa. Así los de la parte interna son delgados y de espesor uniforme y los de la externa son irregulares y de mayor grosor que los internos, se encuentran fusionados y están ubicados más espaciados. La zona más externa del exosporio presenta lagunas que están rellenas con sílice de la misma naturaleza que la cubierta silíceca externa. Se observa un espacio o gap (g) entre los elementos internos del exosporio. Debajo del exosporio, se distingue el endosporio (En) que se encuentra en contacto con el citoplasma (ci). En el endosporio se distinguen claramente dos estratos uno externo (Ene) compacto y con bandas de distinta densidad y margen interno irregular, y uno interno (Eni) con espacios. Escala: 1 μm . **Fig. B.** Detalle de la estructura de la cubierta silíceca. Consiste de elementos estructurales rectangulares a lenticulares, fusionados entre sí. Algunos se encuentran seccionados longitudinalmente y otros transversalmente. La sección transversal es circular. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Sección a través de la esporodermis. La cubierta silíceca consta de elementos estructurales rectangulares a lenticulares que dejan espacios. Hacia el interior y próximos al exosporio se distingue un número mayor de elementos seccionados transversalmente. Estos rellenan los espacios más externos del exosporio a través de los espacios entre los elementos laminares del exosporio (flecha). La sílice rellena las

lagunas del exosporio. Los elementos laminares del exosporio en sección presentan una parte central menos contrastada con respecto a los márgenes. Escala: 1 μm .

Sehnem 17094 (PACA).

Lámina 62. *Isoetes sehnemii*. Megasporas vistas al MET. **Fig. A.** En esta figura se observa la parte interna de la pared donde se distinguen dos paredes el exosporio y el endosporio. Los elementos estructurales del exosporio son de mayor grosor en la parte externa y los espacios entre elementos son también mayores mientras que los de la parte interna son de menor grosor y se encuentran superpuestos sin dejar espacios. Entre los elementos del exosporio (Ex) se observa un espacio o gap (g). Los elementos del exosporio presentan un margen mas contrastado y se disponen en distintas direcciones. Varios se observan en sección (punta de flecha). Por dentro del exosporio se observa el endosporio (En) con dos estratos, uno externo (Ene), compacto y con bandas de distinta densidad y margen interno irregular, y uno interno (Eni) con espacios. Escala: 1 μm .

Fig. B. En esta figura se observa la parte media y externa de la pared. La cubierta silíceo (Si) formada por elementos estructurales cortos y anchos que se fusionan y está en contacto con el exosporio. Este último está compuesto de elementos alargados tangencialmente y anastomosados. La sílice impregna los espacios más externos del exosporio (Ee) y presenta los mismos elementos estructurales que la cubierta silíceo externa. Escala: 1 μm . Sehnem 17094 (PACA).

Lámina 63. *Isoetes sehnemii*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación es rugulada. La lesura es recta se evidencia una expansión supra-lesural y una expansión perpendicular a la lesura o swelling (flecha). Escala: 5 μm . **Fig. B.** Detalle de vista proximal. La ornamentación de base está compuesta de gránulos. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Vista distal. La superficie del perisporio está parcialmente desprendida. La ornamentación consiste de rúgulas. Escala: 5 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial menor. La lesura se encuentra orientada hacia la parte inferior de la figura. Se observa la expansión supra-lesural y la proyección ecuatorial (flecha). Escala: 5 μm . **Fig. E.** Vista ecuatorial mayor que muestra la expansión supra-lesural bien desarrollada. Escala: 5 μm . **Fig. F.** Detalle de fractura de la superficie que pone en evidencia el estrato externo y medio del perisporio. Este último compuesto por cordones radiales fusionados. Escala: 1 μm . Sehnem 17094 (PACA).

Lámina 64. *Isoetes sehnemii*. Microsporas vistas al MET. **Fig. A.** Sección transversal a lo largo del eje polar de una microspora. La cara proximal está orientada hacia el ángulo superior izquierdo de la figura. El perisporio (P) es contrastado y tiene distinto espesor en el contorno de la espora. Es más grueso en el polo distal y sobre la lesura y es más delgado en el resto de la cara proximal, esta compuesto por tres estratos, el estrato externo tiene mayor espesor sobre la lesura, el estrato medio consta de barras dispuestas en dos niveles constituyendo una estructura lacunar. El estrato interno está apoyado sobre el para-exosporio. El para-exosporio (Pex) consiste de elementos tangencialmente orientados. El exosporio es de grosor uniforme y estructura compacta con dos estratos distinguibles, uno interno y otro externo delgado más contrastado. Sobre el mismo, en la cara proximal, se observan remanentes de las barras fracturadas que constituyen el para-exosporio. El exosporio descansa sobre el endosporio (En). En este caso, distalmente es evidente un espacio o gap (g) entre el para-exosporio y el exosporio. Escala: 1 μ m. **Fig. B.** Sección a través del eje polar donde se muestra el polo proximal orientado hacia el ángulo superior derecho de la figura. Se observa la expansión supra-lesural, la cual forma un vestíbulo (v) por debajo y entre los elementos de para-exosporio. El perisporio (P) y los elementos externos del para-exosporio forman la expansión. El exosporio se ubica por encima del endosporio (En). Un espacio o gap (g) es evidente entre el para-exosporio y el exosporio en la región ecuatorial-distal. Escala: 1 μ m. **Fig. C.** Sección a través del área abertural. La expansión supra-lesural está formada por el perisporio (P) y los elementos externos del para-exosporio (Pex). La distribución de los elementos externos del Pex en la expansión, adquieren la forma de un cierre o zip (z). Escala: 1 μ m. Sehnem 17094 (PACA).

Lámina 65. *Isoetes sehnemii*. Microsporas vistas al MET. **Fig. A.** Sección a través del área abertural. El perisporio (P) y el para-exosporio (Pex) participan en la formación de la expansión supra-lesural. El perisporio está constituido por tres estratos en sección, el estrato externo presenta un mayor desarrollo en el área abertural y está integrado por una red de delgadas fibrillas; el estrato medio tiene un mayor desarrollo en el área abertural, está formado por barras o cordones que se fusionan formando una estructura lacunar y el estrato interno (Pi) es delgado y está en contacto con el para-exosporio. Los elementos estructurales del para-exosporio presentan una parte interna menos contrastada que los márgenes. El exosporio (Ex) se observa compacto y homogéneo, y presenta una cubierta gruesa de mayor contraste. El endosporio (En), en contacto con el

citoplasma (ci), tiene estructura fibrilar. Escala: 1 μm . **Fig. B.** Detalle de la figura anterior, donde se observan los elementos del para-exosporio (Pex) en el área abertural. Inmediatamente debajo, el exosporio (Ex) y el endosporio (En) con tres estratos de distinta estructura en contacto con el citoplasma (ci). La capa media del endosporio es la de mayor espesor. Escala: 1 μm . **Fig. C.** Detalle de la esporodermis en sección, a los lados del área abertural donde no se observa un espacio o gap. El perisporio presenta una estructura lacunar con tres estratos. El estrato externo (Pe) con barras delgadas distribuidas laxamente, y el estrato interno (Pi) con barras gruesas que se fusionan. El para-exosporio (Pex) está compuesto de elementos tangencialmente dispuestos. Debajo se observa el exosporio (Ex), compacto, con dos estratos: un estrato externo más contrastado y un estrato interno grueso, compacto, menos contrastado que se encuentra en contacto con el endosporio (En) de estructura fibrilar. Escala: 1 μm . Sehnem 17094 (PACA).

23. *I. smithii* Fuchs. H. P. Fuchs Fl. Illustr. Catarin. Isoetaceae. 1986

Tipo: Brasil, Estado de Santa Catarina, Municipio de Bom Retiro, 1956, *Smith et al* 7713 (MO)

Isoetes ramboi Herter. Rev. Sudamer. Bot. 8 (1-2): 19. 1949.

Isoetes gardneriana sensu Rosenstock. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenbg. 3/4: 330. 1962.

Isoetes martii sensu Brade. Fl. bras. 1 (1). 1884.

Análisis morfológico

Corno bilobado, de 15 mm de ancho y 15 mm de alto; raíces dicotómicas. Los licofilos, se presentan en número de 10 a 20 aproximadamente, de 12 a 17 cm de longitud, de 1.0 a 1.5 mm de ancho en la mitad del licofilo; las alas son membranáceas, hialinas, de 2 mm de ancho a la altura del esporangio y 1 mm de ancho a lo largo del licofilo y 3.5 cm de longitud (cubren aproximadamente un 20% de la lámina); subula filiforme; estomas ausentes. Esporangios ovalados a esferoidales, basalmente ubicados, de 3.5 mm de longitud y 3.3 mm de ancho. El velum cubre la mitad del esporangio. Lígula ovalada, de 1.2 mm longitud y 1.1 mm de ancho. Labium rectangular.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 66)

Las megasporas son triletas, de 640 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 66, Figs. A, C). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 66, Figs. B, D). Las lesuras son delgadas y se prolongan hasta la “zona” ecuatorial (Lámina 66, Fig. A). Tienen una longitud de 320 μm y 16 μm de ancho. La ornamentación es reticulada en ambos polos. Los brocha proximales son poligonales y de tamaño variable. Los muros son angostos y elevados (Lámina 66, Fig. A) y tienen un ancho de 15 μm . Los lúmenes presentan un diámetro que varía de 60 a 80 μm . En la ornamentación distal, en los lúmenes centrales el retículo está formado por brocha de mayor diámetro que los sub-ecuatoriales (Lámina 66, Fig. C). La “zona” de 22 μm de ancho, es difícilmente distinguible de la ornamentación. Presenta equínulas en la superficie (Lámina 66, Fig. D). La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta un retículo de similares características que los de la cara distal aunque integrado por lúmenes de menor diámetro (Lámina 66, Fig. B).

La esporodermis está constituida por una cubierta silíceea, un exosporio y un endosporio (Lámina 66, Fig. E). La cubierta silíceea, de 11 μm de espesor, presenta una estructura compacta, cerrada a la superficie, e inmediatamente debajo, el exosporio de estructura laminar, de 4 μm de espesor.

MICROSPORAS (Lámina 67)

Las microsporas son monoletes; de 28 a 30 μm de longitud y 18 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 67, Fig. A, C). En vista ecuatorial mayor, biconvexas (Lámina 67, Fig. B); la expansión supra-lesural mide 3 μm de altura (Lámina 67, Fig. B). La lesura, es recta y maciza, de 22 μm de longitud y 4.4 μm de ancho y presenta la misma escultura que el resto de la superficie. La expansión perpendicular a la lesura o “swelling” es evidente (Lámina 67, Fig. A). La ornamentación está integrada por rúgulas y nanoverrugos en toda la superficie (Lámina 67, Fig. C). La proyección ecuatorial es evidente, y presenta la misma ornamentación que el resto de la espora (Lámina 67, Fig. B).



Mapa 23

Lámina 66. *Isoetes smithii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras, delgadas, se prolongan hasta el ecuador y se fusionan a la zona. La ornamentación es reticulada en las tres facetas. Los brocha son poligonales y de tamaño variable. Los muros son angostos y elevados. Nótese la diferencia de tamaño con las microsporas que se observan sobre la superficie. Escala: 200 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La zona es muy delgada y es difícilmente distinguible de la ornamentación. Presenta proyecciones en la superficie. La banda sub-ecuatorial o girdle presenta un retículo de similares características que los de la cara distal aunque integrado por lúmenes de menor diámetro. Escala: 200 μm . **Fig. C.** Vista distal. La ornamentación es reticulada y el retículo es heterobrochado. En los lúmenes centrales el retículo está formado por brocha de mayor diámetro que los subecuatoriales. Los muros son elevados y delgados. Se observan microsporas en toda la superficie. Escala: 200 μm . **Fig. D.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. La zona, delgada, separa las dos caras polares. Se observan proyecciones en su superficie. Escala: 200 μm . **Fig. E.** Esporodermis en sección. La cubierta silíceo (Si) orientada hacia la derecha de la figura, de estructura compacta, compuesta por barras en sección y espacios. El exosporio, inmediatamente debajo y orientado hacia la izquierda de la figura, presenta una estructura laminar. Escala: 10 μm . Reitz 3305 (LIL).

Lámina 67. *Isoetes smithii*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. La ornamentación está integrada por rúgulas y nanoverrugos (gránulos). La lesura es recta y maciza y presenta la misma escultura que el resto de la superficie. En la parte media de la lesura es evidente una expansión transversal al eje mayor de la misma (=swelling). Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia el lado derecho de la figura. La ornamentación está integrada por rúgulas y nanoverrugos en toda la superficie. La proyección ecuatorial es bien evidente (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. C.** Vista distal. La ornamentación consiste de rúgulas y nanoverrugos. Escala: 10 μm . Reitz 3305 (LIL).

24. *I. spannagelii* H. P. Fuchs. Fl. Illustr. Catarin. Isoetaceae. 1986

Tipo: Estado de Santa Catarina, Lages, Vacas Gordas, 1923, *Spannagel 301*(NY)

Isoetes amazonica sensu Rosenstock. J. Bot. Britt. 18 (4): 109. 1880

Isoetes ramboi sensu Marttala. Rev. Sudamer. Bot. 8 (1-2): 19. 1949

Análisis morfológico

Corno bilobado, de 0.3 mm de ancho y 0.3 mm de alto; raíces dicotómicas. Los licofilos, se presentan en número de 8 a 20 aproximadamente, de 1.5 a 4 cm de longitud, de 0.25 a 0.5 mm de ancho en la mitad del licofilo; las alas son membranáceas, hialinas, de 3 mm de ancho a la altura del esporangio y 1 mm de ancho a lo largo del licofilo y 1 cm de longitud (cubren aproximadamente un 25% de la lámina); subula filiforme; estomas ausentes. Esporangios ovalados a elípticos, basalmente ubicados, de 2.0 mm de longitud y de 1.2 mm de ancho. El velum cubre casi completamente el esporangio. Lígula ovoide a triangular, de 0.4 mm longitud y 0.45 de ancho. Labium elongado rectangular.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Lámina 68)

Las megasporas son triletes, de 594.7 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular a globosa en vista polar (Lámina 68, Figs. A, D). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 68, Fig. B). Las lesuras son rectas, bajas, de sección cónica y cresta roma, se prolongan hasta la “zona” ecuatorial. (Lámina 68, Fig. A). Tienen una longitud de 270 μm y 50 μm de ancho. La ornamentación es reticulada heterobrochada hacia el centro de cada faceta. Los brocha situados en el ecuador son de diámetros reducidos e isodiamétricos. Los muros, son delgados y bajos y poseen equínulas en su superficie. La ornamentación de base de los lúmenes, está integrada por delgados cordones que se fusionan y forman una malla tridimensional de lúmenes pequeños de diferentes diámetros. Algunos cordones proyectan a la superficie sus extremos libres (Lámina 68, Fig. C). Los muros distales son delgados y poseen una superficie reticulada (Lámina 68, Fig. D). La “zona” tiene un espesor uniforme en toda su extensión (Lámina 68, Figs. A, B) mide 50 μm aproximadamente de altura. La banda sub-ecuatorial o “girdle” posee equínulas en su superficie diferenciándose del resto de la ornamentación distal (Lámina 68, Fig. B).

MICROSPORAS (Lámina 69)

Las microsporas son monoletes; de 30 μm de longitud y 18 μm de ancho. Elípticas en vista polar. En vista ecuatorial mayor, biconvexas. La ornamentación es rugulada en ambas caras.

Observaciones: Se cita la descripción original de Fuchs (1986, pg. 32). Todo el material analizado se encontraba desprovisto de microsporangios.



Mapa 24

Lámina 68. *Isoetes spannagelii*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras son rectas, bajas, de sección cónica y cresta roma, se prolongan hasta la zona ecuatorial. La ornamentación es reticulada heterobrochad. Los lúmenes son alargados hacia el centro de cada faceta. Los brocha situados en el ecuador son de diámetro reducido e isodiamétricos. Los muros, son bajos y poseen equínulas en su superficie. La zona es poco elevada, tiene espesor uniforme en toda su extensión y marca el contorno ecuatorial. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la izquierda de la figura. La lesura se observa poco elevada y se une a la zona ecuatorial, poco marcada, con equínulas en su superficie. La banda sub-ecuatorial o girdle (flecha) presenta equínulas en su superficie diferenciándose del resto de la ornamentación distal. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Detalle de la superficie distal que muestra la ornamentación de base de los lúmenes, está formada por una malla de delgados cordones fusionados que forman un retículo tridimensional. Los muros están formados por un retículo apretado con espacios de diferentes diámetros. Algunos de los cordones proyectan a la superficie sus extremos libres. Escala: 10 μm . **Fig. D.** Vista distal. La ornamentación es reticulada, heterobrochada. Los brocha son poligonales y de tamaño variable. En el área central el retículo está formado por brocha de mayor diámetro que los subecuatoriales. Los muros son delgados y bajos. La zona (flecha) de escaso espesor, apenas sobresale en los lados y ángulos de la espora en esta vista. Escala: 100 μm . Bueno 4471 (ICN).

Lámina 69. *Isoetes spannagelii*. Microsporas (ilustración). **Fig. A.** Vista ecuatorial. La ornamentación es rugulada en toda la superficie. **Fig. B.** Vista proximal. **Fig. C.** Vista distal. (Fuchs-Eckert, 1986).

25. *I. weberi* Herter. Hedwigia 63: 255. 1922

Tipo: Brasil, Río Grande do Sul, Porto Alegre, Viamas, 1912, *Herter 20639* (M).

Fototipo: BM.

Isoetes batistae H. P. Fuchs, nom nud., Proc. Konin. Neder. Akad. Wetensch. Ser. C. 85. 1982.

I. filiformis H. P. Fuchs, nom. nud., Proc. Lonin. Neder. Akad. Wetensch. Ser. C. 85. 1982.

I. gonzagensis H.P.Fuchs, nom. nud., Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch. Ser. C. 85. 1982.

I. herteri H.P. Fuchs, nom. nud., Proc. Konin. Neder. Akad. Wetensch. Ser. C. 85. 1982.

I. jsidis H.P. Fuchs, Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch. Ser. C. 85. 1982.

Análisis morfológico

Corno globoso, bilobado, de 5.0 a 11 mm de altura y de 10 a 20 mm de ancho. Raíces ramificadas dicotómicamente. Licofilos, en número de 15 a 40 aproximadamente, erectos, o raramente recurvados, de 15 a 30 cm de largo; de 6.0 a 10 mm de ancho en la base, y a mitad de altura, 0.5 a 1.0 mm. Las alas son membranáceas, de color verde oscuro, de 1.0 a 3.0 mm de ancho a la altura del esporangio y 40 a 200 mm de longitud extendiéndose hacia el ápice del licofilo (26-66% de la longitud total del licofilo), el ápice de las alas se observa atenuado. Subula terete verde con manchas rojizas. Haces de fibras y estomas presentes. Esporangios globosos a elípticos, basalmente ubicados, de 3.5 a 5.0 mm de longitud y 2.5 a 4.0 mm de ancho. El velo, incompleto, cubre el extremo superior del esporangio desde 0.4 a 1.5 mm. Lígula delicada y efímera, no observada. Labium inconspicuo, transparente.

Análisis palinológico

MEGASPORAS (Láminas 70, 71)

Las megasporas son triletes, de 316 a 440 μm de diámetro ecuatorial. La forma es subtriangular en vista polar (Lámina 70, Figs. A, C; Lámina 71, Fig. A). La cara proximal es convexa y la distal hemisférica (Lámina 70, Fig. B). Las lesuras son rectas, macizas de sección cónica con cresta roma y se prolongan hasta la "zona" ecuatorial (Lámina 70, Fig. A; Lámina 71, Fig. A). Tienen una longitud de 214 μm y 43 μm de

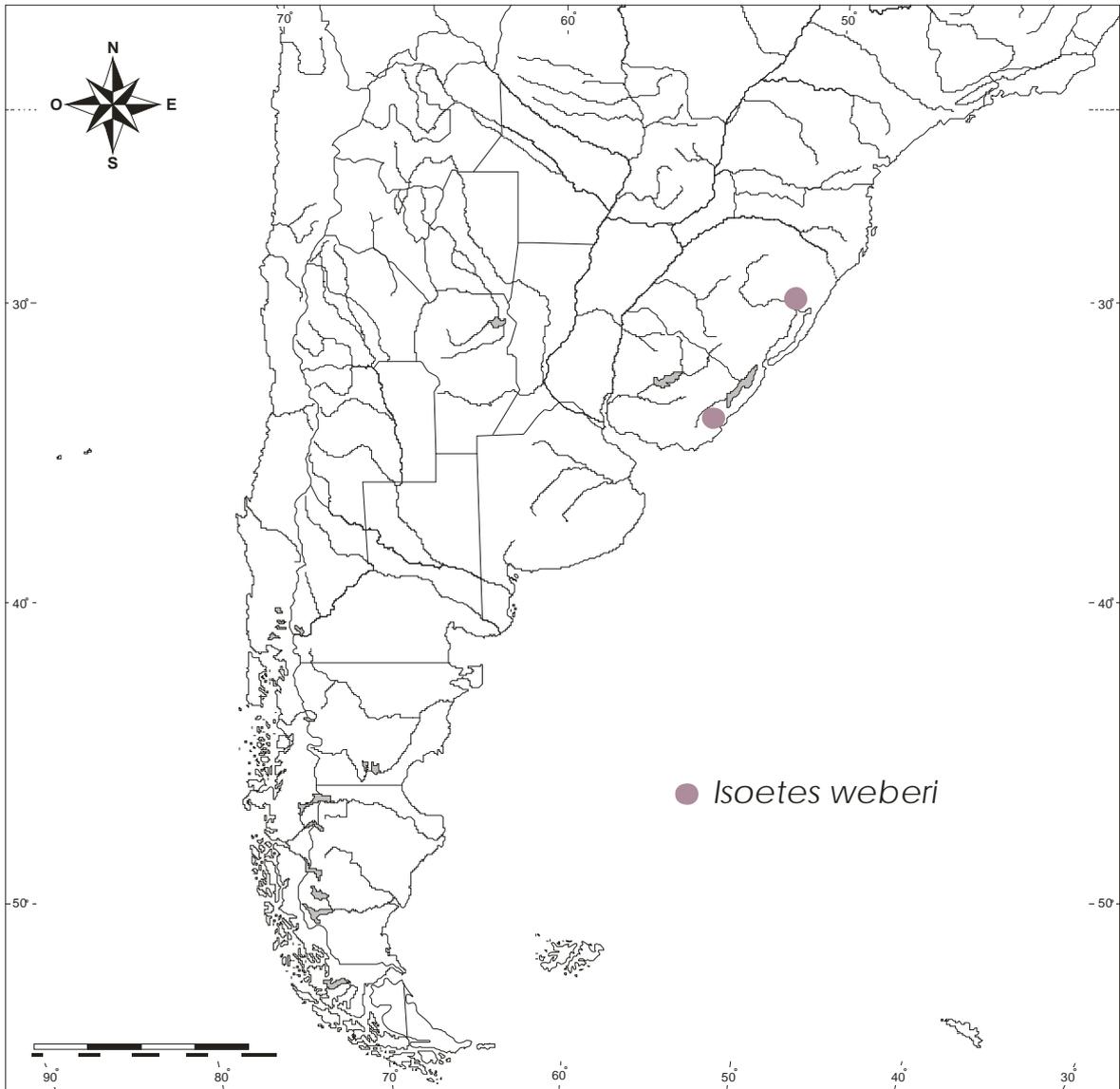
ancho. La ornamentación es rugulada en toda la superficie, con rúgulas levemente marcadas (Lámina 70, Fig. A). Las rúgulas de la cara distal son mas marcadas y cortas (Lámina 70, Fig. C). La ornamentación de base está constituida por un microretículo. Las barras que tienen sus extremos libres determinan una ornamentación equinulada (Lámina 70, Fig. C; Lámina 71, Fig. A). La “zona” en el ecuador (Lámina 70, Fig. B), tiene un ancho de 15 μm , es levigada, sobresale de la superficie y se ensancha en los ángulos (Lámina 70, Fig. C). La banda sub-ecuatorial o “girdle” presenta solo la ornamentación de base, es decir, es microreticulada en el nivel inferior y equinulada en el superior (Lámina 70, Fig. C).

La esporodermis está compuesta compuesta de afuera hacia adentro por, cubierta silíceo (Si) de 13 a 15 μm espesor, con una estructura constituida por barras en sección y espacios. Los espacios son de mayor diámetro hacia la superficie externa (Lámina 71, Figs. B, D). El exosporio es esporopolínico. Se observa una separación o “gap” entre el contenido celular y el exosporio (Lámina 71, Figs. B, C, D). La separación es más amplia en la región distal (Lámina 71, Fig. B).

MICROSPORAS (Lámina 72)

Las microsporas son monoletes; de 20 a 27 μm de longitud y 11 a 17 μm de ancho. Elípticas en vista polar (Lámina 72, Fig. A). En vista ecuatorial mayor, biconvexas (Lámina 72, Fig. B); la expansión supra-lesural está presente, de 5 μm de altura, y presenta equínulas en la superficie (Lámina 72, Figs. B). La lesura, recta, de 25 μm de longitud y 5 μm de ancho (Lámina 72, Fig. B). La ornamentación es diferente en ambas caras. La proximal es equinulada y la distal equinada. Las equinas están distribuidas espaciadamente en toda la superficie. La ornamentación de base es equinulada aunque se intercalan además procesos heteromorfos tales como pequeños báculos, conos y verrugas. Algunas equinas tienen sus ápices fracturados y se expone su estructura interna (Lámina 72, Figs. A, B). Las equinas no son regulares en forma, sus bases son amplias pero sus extremos son irregulares y muchos se encuentran fracturados demostrando la labilidad de la capa externa del perisporio que forma estas proyecciones. En el área ecuatorial existe una expansión notoria, la proyección ecuatorial, que marca el límite entre ambas áreas polares (Lámina 72, Fig. B).

La esporodermis en sección está compuesta por, un perisporio, un paraexosporio, un exosporio y un endosporio.



Mapa 25

Lámina 70. *Isoetes weberi*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras, rectas macizas, de sección cónica con cresta roma, se prolongan hasta el ecuador. La ornamentación es rugulada, con rúgulas levemente marcadas en las facetas. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial. La cara proximal está orientada hacia la parte inferior de la figura. Las rúgulas de la cara distal son mas marcadas, cortas. La banda sub-ecuatorial o girdle presenta solo la ornamentación de base es decir microreticulada en el nivel inferior y equinulada en el superior. La zona, es delgada y sin ornamentación. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Vista distal. Las rúgulas, muy marcadas, son cortas y están distribuidas en toda la superficie. La zona sobresale de la superficie y se ensancha en los ángulos. La ornamentación de base es microreticulada en la parte basal y equinulada en el nivel superior. Escala: 100 μm . Rambo s/n (LIL).

Lámina 71. *Isoetes weberi*. Megasporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista proximal. Las lesuras, rectas, macizas y anchas, de sección transversal cónica con cresta roma, se prolongan hasta la zona ecuatorial la que sobresale sobre la superficie. La ornamentación está constituida por rúgulas. La superficie de base está constituida por un microretículo. Las barras que tienen sus extremos libres determinan una ornamentación equinulada. Escala: 100 μm . **Fig. B.** Sección de una espora en vista ecuatorial. Se observa la lesura (l) orientada hacia la parte superior izquierda de la figura. En la región ecuatorial-distal, orientada hacia la derecha de la figura, se observa una separación o “gap” entre el contenido celular y el exosporio. La separación (G) es más amplia en la región distal. Se observa claramente la cubierta silíceo (Si) de gran espesor e inmediatamente debajo el exosporio (E) de estructura laminar y naturaleza esporopolínica. Escala: 100 μm . **Fig. C.** Fractura a nivel de la lesura. En el ángulo inferior izquierdo se observa el citoplasma (ci), inmediatamente por encima, el exosporio de estructura laminar (E) y naturaleza esporopolínica y la cubierta silíceo, de espesor considerable, con la cicatriz característica de la lesura en la porción media (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. D.** Sección a nivel de la zona (z). En el ángulo inferior derecho se observa el exosporio (E) en superficie y en corte de estructura es laminar. Hacia la superficie la cubierta silíceo (Si) es evidente con una estructura constituida por barras en sección y espacios. Los espacios son de mayor diámetro hacia la superficie externa. Escala: 10 μm . Rambo s/n (LIL)

Lámina 72. *Isoetes weberi*. Microsporas vistas al MEB. **Fig. A.** Vista distal. La ornamentación es equinada en toda la superficie y la ornamentación de base es equinulada aunque se intercalan además procesos heteromorfos tales como pequeños báculos, conos y verrugas. Algunas equinas tienen sus ápices fracturados y se expone su estructura interna (flecha). Escala: 10 μm . **Fig. B.** Vista ecuatorial mayor. La cara proximal esta orientada hacia la base de la figura. La ornamentación es diferente en ambas caras. La cara proximal es equinulada y la distal equinada. Las equinas no son regulares en forma, sus bases son amplias pero sus extremos son irregulares y muchos se encuentran fracturados demostrando la labilidad de la capa externa del perisporio que forma estas proyecciones. La superficie de base posee elementos variados desde equínulas a verrugas. En el área ecuatorial existe una expansión notoria, la proyección ecuatorial, que marca el límite entre ambas áreas polares. Escala: 10 μm . Rambo s/n (LIL).

Clave para la determinación de las especies de Isoetes que crecen en el Cono Sur de América de Sur

1. Megasporas reticuladas (2)
- 1'. Megasporas ruguladas/ tuberculadas (12)
2. Megasporas con “zona” bien desarrollada***I. itaboensis***
- 2'. Megasporas con “zona” delgada (3)
3. Microsporas equinadas (4)
- 3'. Microsporas ruguladas (5)
4. Licofilo hasta 7 cm longitud, con estomas. Lígula efímera.....***I. hieronymii***
- 4'. Licofilo hasta 28 cm longitud, sin estomas Lígula deltada..... ***I. chubutiana***
5. Licofilos hasta 12 cm longitud (6)
- 5' Licofilos mayores a 12 cm longitud (8)
6. Girdle con equínulas.....***I. spannagelli***
- 6' Sin girdle (7)
7. Licofilo de 4.5 a 15 cm longitud, con estomas. Esporangios de 5 mm largo x 7 mm ancho.....***I. ekmanii***
- 7'. Licofilo de 5 a 6 cm long sin estomas. Esporangios de 3 mm largo x 2 mm de ancho.....***I. sehnemii***
8. Megasporas con girdle reticulado (9)
- 8'. Megasporas sin girdle (10)
9. Esporangio con velo completo***I. ramboi***
- 9'. Esporangio con velo incompleto***I. smithii***
10. Lígula cordada. Labium inconspicuo. Licofilo con estomas.....***I. araucaniana***
- 10'. Lígula ovalada o en forma de botella. Labium evidente. Licofilos sin estomas (11)
11. Lígula ovalada. Labium blanquecino, triangular, 1.5 longitud x 0.6 mm ancho....
.....***I. fusco-marginata***
- 11'. Lígula en forma de botella. Labium blanco-amarillento membranáceo, 1 mm longitud x 1.6 mm ancho.....***I. brasiliensis***
12. Megasporas con elementos ornamentales de diversas formas (tubérculos, verrugas, conos, báculas, clavas) evidentes (13)
- 12'. Megasporas ruguladas-tuberculadas (16)

13. Megasporas con verrugas en toda la superficie y con una ornamentación de base formada por cordones que forman una malla.....***I. pedersenii***
- 13'. Megasporas con tubérculos, báculas, conos o clavav, sin cordones como ornamentación basal (14)
14. Megasporas con “zona” de ángulos engrosados. Licofilos de hasta 25 cm longitud.....***I. gardneriana***
- 14'. Megasporas con “zona” ondulada. Licofilos mayores a 25 cm (15)
15. Megasporas sin girdle, ornamentación de megasporas con conos, báculas y clavav. Lígula deltoide a triangular. Labium ovado con margen dentado. Licofilos con estomas..... ***I. panamensis***
- 15'. Megasporas tuberculadas, girdle con tubérculos de baja altura. Lígula ausente. Labium oval, castaño, con margen entero. Licofilos sin estomas.....
..... ***I. bradei***
16. Ruguladas - tuberculadas (17)
- 16'. Ruguladas (18)
17. Microsporas con ornamentación uniforme en toda su superficie, con “swelling” y proyección ecuatorial evidentes.....***I. maxima***
- 17'. Microsporas con ornamentación más marcada y elevada distalmente, sin “swelling” ni proyección ecuatorial***I. herzogii***
18. Microsporas equinadas (19)
- 18'. Microsporas tuberculadas (23)
19. Microsporas con espinas y crestas en cara distal y equínulas en cara proximal....
.....***I. escondidensis***
- 19'. Microsporas equinadas (20)
20. Licofilos mayores de 25 cm, lígula efímera.....***I. weberi***
- 20'. Licofilos menores a 15 cm, lígula evidente (21)
21. Megasporas con girdle de ornamentación granular. Lígula triangular a cordada....
..... ***I. andicola***
- 21'. Megasporas sin girdle. Lígula deltoide a ovalada (22)
22. Microsporas con espinas distales y equínulas. Lígula deltoide. Licofilos sin estomas.....***I. eshbaughii***
- 22'. Microsporas con equínulas y verrugas uniformes en tamaño en toda la superficie. Lígula deltada a ovalada. Licofilos con estomas..... ***I. savatieri***.

23. Ala del licofilo ocupa menos del 15 % de su longitud. Velo incompleto.....***I. alcalophila***
- 23'. Ala del licofilo ocupa más del 15 %. Velo completo o incompleto (24)
24. Licofilo de 9-16 cm con ala cubriendo más del 30% de su longitud, con estomas. Velo completo***I. lechleri***
- 24'. Licofilos menores, de hasta 12 cm de largo, ala cubriendo menos del 30% de su longitud, sin estomas. Velo incompleto.....***I. boliviensis***

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Como resultado de la revisión realizada sobre las especies de *Isoetes* que crecen en el Cono Sur de América del Sur, se determinaron especies nuevas y otros nombres de especies fueron válidamente publicados. Se localizaron poblaciones nuevas (provincia de Córdoba, Argentina) y se actualizó la información del hábitat para cada especie.

Se identificaron un total de 25 especies de *Isoetes* en el Cono Sur de América del Sur: *Isoetes alcalophila*, *I. andicola*, *I. araucaniana*, *I. boliviensis*, *I. bradei*, *I. brasiliensis*, *I. chubutiana*, *I. ekmanii*, *I. escondidensis*, *I. eshbaughii*, *I. fusco-marginata*, *I. gardneriana*, *I. herzogii*, *I. hieronymii*, *I. itaboensis*, *I. lechleri*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. pedersenii*, *I. ramboi*, *I. savatieri*, *I. sehnemii*, *I. smithii*, *I. spannagelli* e *I. weberi*.

Se describieron especies nuevas: *I. araucaniana* (parte del complejo *I. savatieri*), *I. chubutiana* (parte del complejo *I. savatieri*) e *I. maxima* (se cita y describe por primera vez). *Isoetes pedersenii* fue válidamente publicada.

En referencia a la distribución de las especies en el área de estudio se evidenció que la mayor concentración y diversificación de especies se encuentra en la región septentrional que comprende Norte de Argentina y Sur de Brasil, encontrándose un grupo reducido de especies (*Isoetes savatieri*, *I. araucaniana* e *I. chubutiana*) en la región más austral, mas exactamente los Andes centrales de Chile y Argentina y en las zonas costeras de Chile en las cercanías de Tierra del Fuego.

Con respecto al hábitat, de las especies estudiadas solo una es terrestre (*I. andicola*) y el resto son acuáticas. De estas, *I. ekmanii*, *I. eshbaughii*, *I. hieronymii* e *I. pedersenii* son anfibias o palustres, las cuales viven en las riveras de los espejos de agua y de los ríos, en fondos fangosos, en pajonales y juncales, en tierras bajas inundadas o en aguas correntosas donde las crecidas anegan periódicamente el terreno. Por otra parte, *I. sehnemii* vive arraigada semi-sumergida en corrientes rápidas y el resto de las especies crecen arraigadas totalmente sumergidas en lagos, lagunas, bañados, aguas poco correntosas, tierras inundadas de poca profundidad o entre rocas en aguas rápidas.

El análisis morfológico realizado permitió evidenciar que los caracteres vegetativos que mostraron variabilidad entre las especies son: longitud y ancho de los

licofilos, presencia o ausencia de estomas, longitud y ancho del ala, velo y tamaño de esporangios y morfología de la lígula.

Las características de la lígula permiten separar grupos de especies, triangular: *I. andicola*, *I. ekmanii*; cordada: *I. araucaniana*, *I. chubutiana*; ovalada: *I. boliviensis*, *I. fusco-marginata*, *I. lechleri*, *I. ramboi*, *I. spannagelii*, *I. smithii* y deltada: *I. eshbaughii*, *I. herzogii*, *I. panamensis*, *I. pedersenii*, *I. savatieri*.

Las dimensiones de los licofilos, principalmente la longitud, determinaron tres grupos de especies. Aquéllas con licofilos de hasta 12 cm de longitud: *I. alcalophila*, *I. andicola*, *I. boliviensis*, *I. eshbaughii*, *I. hieronymii*, *I. itaboensis*, *I. savatieri*, *I. sehnemii*, *I. spannagelli* e *I. ekmanii*. Un segundo grupo, con licofilos hasta 26 cm, que incluye a *I. araucaniana*, *I. brasiliensis*, *I. chubutiana*, *I. escondidensis*, *I. fusco-marginata*, *I. gardneriana*, *I. herzogii*, *I. pedersenii* e *I. smithii*. En el tercer grupo, las especies presentan licofilos de mas de 26 cm., estas son: *I. bradei*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. ramboi* e *I. weberi*.

La presencia o ausencia de estomas está directamente relacionado con el ambiente donde se desarrollan las plantas. Están generalmente ausentes en los licofilos de especies acuáticas, o si están presentes, no son funcionales (Jermy, 1990). También pueden estar ausentes en ciertas especies terrestres, como *Isoetes andicola*, que crece en ambientes con limitaciones de agua y esto sería una adaptación para evitar la pérdida de agua por parte de la planta.

En base al porcentaje que alcanza el ala con respecto a la longitud total del microfilo, se han conformado tres grupos de especies. Con un porcentaje inferior a 15% se reconocieron: *I. alcalophila*, *I. brasiliensis*, *I. ekmanii*, *I. escondidensis*, *I. hieronymii*, *I. ramboi* e *I. sehnemii*. Entre 15-30%: *I. araucaniana*, *I. boliviensis*, *I. chubutiana*, *I. fusco-marginata*, *I. gardneriana*, *I. smithii*, *I. spannagelli*. Y con un porcentaje superior al 30%: *I. andicola*, *I. bradei*, *I. eshbaughii*, *I. herzogii*, *I. lechleri*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. pedersenii*, *I. savatieri* e *I. weberi*.

El velo también presenta variabilidad, puede cubrir parcial o completamente la superficie adaxial del esporangio y son pocos los casos en los que está ausente. Seis de las especies estudiadas tienen un velo que cubre la pared total del esporangio. Las restantes presentan un velo que cubre menos de las $\frac{3}{4}$ partes del esporangio.

Con respecto al tamaño del esporangio, se separaron dos grupos en base a la longitud y el ancho. *I. andicola*, *I. araucaniana*, *I. brasiliensis*, *I. herzogii*, *I. hieronymii*, *I. ramboi*, *I. sehnemii*, *I. spannagelli*, *I. smithii* e *I. weberi*, con dimensiones

de hasta 5 mm de *longitud* y hasta 3 mm de ancho. Y el otro grupo incluye especies con esporangios de mas de 10 mm de longitud y mas de 3 mm de ancho, estas son: *I. boliviensis*, *I. bradei*, *I. chubutiana*, *I. ekmanii*, *I. eshbaughii*, *I. fusco-marginata*, *I. gardneriana*, *I. lechleri*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. pedersenii* e *I. savatieri*.

En general es común la presencia de fibras en los licofilos, con diversa ubicación y características. En *I. pedersenii* (Macluf et al. 2010), se observó tejido mecánico que consiste de seis haces de fibras, tres de ubicación adaxial, dos laterales y uno abaxial. Estas fibras tienen paredes gruesas, lignificadas y lumen reducido. Están inmersas en un tejido parenquimático sub-epidérmico. La presencia o ausencia, el número y ubicación de los haces de fibras se han considerado como caracteres diagnóstico por numerosos autores (Pfeiffer, 1922; Parker, 1943; Takamiya *et al.* 1997; Prada & Rolleri, 2003), no así por Hall (1971) y Kott & Britton (1985). La presencia de este tejido podría estar relacionada con el hábitat (Pfeiffer, 1922; Takamiya *et al.* 1997). Las especies acuáticas carecen de tejido mecánico mientras que en las especies terrestres y anfibias está bien desarrollado (Takamiya *et al.* 1997). Esto no puede confirmarse totalmente ya que en algunas especies acuáticas como *Isoetes echinospora* Durieu, se ha observado la presencia de fibras en el mesófilo (Prada, 1979).

En cuanto al análisis de microsporas, se observó escasa variabilidad en el tamaño general de las mismas. En base al elemento dominante en la ornamentación de las microsporas, se reconocieron tres grupos o patrones: equinado (*I. bradei*, *I. eshbaughii*, *I. hieronymii*, *I. pedersenii*, *I. weberi*, *I. escondidensis*, *I. chubutiana*, *I. savatieri*, *I. andicola*), rugulado (*I. brasiliensis*, *I. ekmanii*, *I. araucaniana*, *I. fusco-marginata*, *I. gardneriana*, *I. itaboensis*, *I. panamensis*, *I. ramboi*, *I. sehnemii*, *I. smithii*, *I. spannagelii*) y tuberculado (*I. alcalophila*, *I. boliviensis*, *I. herzogii*, *I. lechleri*).

En las megasporas se reconocieron tres grupos o patrones en base a la ornamentación principal: tuberculado, rugulado y reticulado. Tuberculadas: *I. bradei*, *I. gardneriana*, *I. herzogii*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. pedersenii*, Ruguladas: *I. alcalophhila*, *I. andicola*, *I. boliviensis*, *I. escondidensis*, *I. eshbaughii*, *I. lechleri*, *I. savatieri*, *I. weberi*. Reticuladas: *I. araucaniana*, *I. brasiliensis*, *I. chubutiana*, *I. hieronymii*, *I. itaboensis*, *I. ekmanii*, *I. fusco-marginata*, *I. smithii*, *I. ramboi*, *I. spannagelii*, *I. sehnemii*.

La ornamentación puede ser uniforme o diferente en ambas caras. La ornamentación diferente se da en aquellas especies que producen megasporas laevigadas a ruguladas. Dentro de las megasporas con ornamentación uniforme las más frecuentes

son las reticuladas. En el grupo Tuberculado se incluyen también unidades esculturales como conos, báculos, clábulas, clavos (*I. panamensis*).

En cada grupo de ornamentación principal se pueden establecer sub-agrupaciones en base a caracteres secundarios tales como: forma general, zona, ornamentación de base y banda sub-ecuatorial.

La forma general de las megasporas varía de acuerdo a las características de la “zona”: desarrollada o con escaso desarrollo, espesor, plegamiento y ornamentación. Dentro de la zona desarrollada se distinguieron con engrosamiento uniforme y con engrosamiento diferenciado (mayor en los lados que en los ángulos o con ángulos protruyentes o salientes) como se observó en *I. alcalophila*, *I. savatieri*, *I. pedersenii* e *I. weberi*, y con margen (liso u ondulado) por ejemplo en *I. panamensis* e *I. bradei*.

Esta variación morfológica puede ser de utilidad taxonómica para delimitar grupos de especies, con zona delgada (*I. andicola*, *I. araucaniana*, *I. boliviensis*, *I. brasiliensis*, *I. chubutiana*, *I. ekmanii*, *I. eshbaughii*, *I. fusco-marginata*, *I. gardneriana*, *I. hieronymii*, *I. lechleri*, *I. ramboi*, *I. sehnemii* e *I. smithii*) y con zona gruesa (*I. escondidensis*, *I. herzogii*, *I. itaboensis*, *I. maxima*, *I. savatieri* e *I. weberi*). Así, la presencia de una zona desarrollada, ondulada con engrosamiento uniforme en todo el contorno que determina un contorno subcircular, permite diferenciar a *I. bradei* e *I. panamensis* del resto de las especies. A su vez se puede distinguir entre ambas especies pues la “zona” es mas delgada en *I. panamensis*.

La banda sub-ecuatorial o “girdle”, característica de las megasporas de *Isoetes* muestra variabilidad en su ornamentación. Ello permite corroborar las observaciones realizadas en trabajos previos donde se destaca a esta característica con fines sistemáticos (Taylor et al., 1993; Macluf et al., 2003). De acuerdo a este estudio se observa que la ornamentación del girdle puede ser igual o distinta del resto de la espora.

Se determinaron los siguientes tipos de girdle: con gránulos, tubérculos, con verrugas, equinado y reticulado.

El agrupamiento de las esporas en cuanto al tipo de girdle se puede correlacionar con la morfología de megasporas y microsporas. Así, por ejemplo *I. bradei*, *I. herzogii* e *I. maxima* presentan megasporas tuberculadas y microsporas equinadas y un girdle con tubérculos bajos, verrugas y microretículo; *I. ramboi*, *I. smithii* e *I. spannagelli* presentan megasporas reticuladas y microsporas ruguladas y un girdle con microretículo y equínulas; *I. hieronymii* presenta megasporas reticuladas y microsporas equinadas y

un girdle con equínulas, por último, *I. andicola* e *I. weberi* producen megasporas ruguladas, microsporas equinadas y un girdle con gránulos.

Las características de la lesura de las megasporas en cuanto a forma en sección, altura, margen y ornamentación resultaron caracteres variables.

El estudio con MEB y MET de la esporodermis de las megasporas en sección permite diferenciar tres paredes: cubierta silíceo, exosporio y endosporio. El exosporio con distintas zonas: externa e interna, la externa impregnada por sílice. Hay un espacio en el exosporio, de posición ecuatorial-distal, en forma de media luna (= “gap”). El endosporio presenta dos capas.

Los elementos estructurales de la cubierta silíceo de las megasporas pueden ser de dos formas: barras cortas con constricciones laterales (por ejemplo, *I. savatieri*) o lenticulares, rectas de extremos cóncavos (por ejemplo, *I. sehnemii* e *I. pedersenii*).

En las microsporas se diferencian: una proyección supra-lesural, una expansión transversal (swelling) en la zona media de la proyección supralesural, y una proyección ecuatorial. En la esporodermis en sección, se identificaron desde la superficie hacia el interior, cuatro paredes: perisporio, para-exosporio, exosporio y endosporio. Se reconoció un espacio en forma de media luna (“gap”) entre exosporio y para-exosporio, con ubicación distal-ecuatorial y parte del área proximal.

La ultraestructura del perisporio en las microsporas está constituida principalmente por tres estratos de cordones fusionados.

Los estudios con MET demostraron que, tanto microsporas como megasporas poseen una ultraestructura constante a nivel genérico.

A través de este análisis se detectaron elementos constitutivos de las paredes similares en ambos tipos de esporas. Éstos son, los elementos estructurales del para-exosporio de microsporas, y los elementos estructurales del exosporio en megasporas. Estos son barras de sección transversal circular a plana fusionados a otros elementos en diferentes planos. Son similares además en ultraestructura y contraste: un centro menos denso y una cubierta externa contrastada.

En cuanto a las características ultraestructurales de las paredes de las especies estudiadas al TEM, se observó variabilidad en cuanto al número de estratos del perisporio en las microsporas y en la forma de los elementos constitutivos de la cubierta externa silíceo en las megasporas.

Se ha encontrado que existe una relación entre las características de la ornamentación de las megasporas y la distribución geográfica. Así, *I. brasiliensis*, *I.*

fusco-marginata, *I. ramboi*, *I. sehnemii*, *I. smithii* e *I. spannagelli*, con distribución en el Sur de Brasil, e *I. itaboensis* con distribución en Paraguay, presentan megasporas con ornamentación reticulada, igual que las megasporas de *I. ekmanii*, con distribución en el NE de Argentina. Este patrón reticulado es encontrado también en *I. hieronymii* una especie que crece en el centro de Argentina, en *I. araucaniana*, en el centro de Chile, y en *I. chubutiana*, en la región andina de la Patagonia en Argentina y Chile. Por otra parte, *I. bradei*, *I. gardneriana* e *I. weberi* que crecen en la zona más septentrional del Sur de Brasil (Sao Paulo, Goyaz), tienen megasporas con ornamentación tuberculada a rugulada.

Asimismo, las características de ornamentación de las megasporas no solo se corresponden con la distribución geográfica sino que también pueden relacionarse con las características de ornamentación de las microsporas. Así, las especies que presentan megasporas de ornamentación reticulada desarrollan microsporas de ornamentación rugulada en su mayoría (*I. araucaniana*, *I. brasiliensis*, *I. ekmanii*, *I. fusco-marginata*, *I. sehnemii*, *I. ramboi*, *I. smithii*, *I. spannagelii*, *I. itaboensis*), las especies de megasporas tuberculadas producen microsporas equinadas (*I. bradei*, *I. pedersenii*, *I. herzogii*, *I. maxima*).

Teniendo en cuenta la ornamentación se pudo determinar que las especies meridionales, producen megasporas con ornamentación rugulada (*I. savatieri*), en tanto, las megasporas de especies que crecen más al norte son típicamente reticuladas. Este último grupo está representado por: *I. araucaniana*, *I. brasiliensis*, *I. chubutiana*, *I. ekmanii*, *I. fusco-marginata*, *I. hieronymii*, *I. itaboensis*, *I. ramboi*, *I. sehnemii*, *I. smithii* e *I. spannagelii*. En todas estas especies con megasporas reticuladas, las microsporas correspondientes presentan una ornamentación de tipo rugulada. Sin embargo, dos de ellas, *I. chubutiana* e *I. hieronymii*, producen microsporas equinadas. La presencia de megasporas reticuladas en estas dos especies sugiere evidencia de convergencia y además cuestionaría la naturaleza monofilética de la Sección Terrestres (sensu Fuchs, 1982) la cual se basa únicamente en la presencia de megasporas reticuladas.

La distribución en grupos diferenciados basados en ornamentación, podría relacionarse con la variabilidad latitudinal, hábitat, ambiente o variaciones en el período de crecimiento.

Megasporas agrupadas en tétrades tal como se ha podido analizar en *I. maxima* demuestran que existen diferencias en la ornamentación entre los distintos componentes de la agrupación. Tal característica no estaría relacionada con el grado de maduración

ya que en tétrades completas que se han podido estudiar, todos los miembros habían alcanzado un tamaño uniforme. Futuros estudios sobre el desarrollo de las esporas permitirán analizar la forma de depositación de las paredes y las diferentes características de la ornamentación.

Información derivada del estudio de secciones gruesas de micro y megasporas con contenido, muestran que en ambos tipos de esporas el contenido protoplasmático se encuentra expandido generando distintas formas, en etapas tempranas de la maduración y que este aumenta en volumen hasta ocupar el espacio central en micro y megasporas maduras. En microsporas el exosporio interno se desprende del externo (también denominado para-exosporio) y contiene al contenido protoplasmático.

Dentro de las Lycopphyta se ha hallado similitud estructural entre las esporas de las Isoetales y Selaginellales (Morbelli & Rowley, 1993, 1999; Lugardon et al., 1999, 2000). Estos grupos producen megasporas que poseen espacios en el seno del exosporio durante el desarrollo. Las megasporas maduras de *Isoetes* y *Selaginella* no poseen ese espacio. Este puede considerarse un carácter constante en las megasporas de ambos géneros tanto en especies fósiles como actuales.

Los caracteres palinológicos referidos a las características de las lesuras, girdle, zona y ornamentación en las megasporas, y características de la proyección supralesural, de la proyección ecuatorial y la ornamentación en microsporas resultan diagnósticos a diferentes niveles taxonómicos. La variación en la forma de la lesura y la “zona” en las megasporas, no habían sido utilizadas frecuentemente como caracteres sistemáticos, sin embargo muchas de las especies estudiadas presentan variabilidad en esos caracteres. Por ejemplo, *I. brasiliensis* e *I. gardneriana* presentan lesuras diferentes del resto de las especies debido a que son extremadamente delgadas, de aspecto laminar. En especies morfológicamente similares como *I. alcalophila*, *I. itaboensis*, *I. lechleri*, *I. maxima*, *I. panamensis*, *I. pedersenii*, *I. sehnemii*, *I. spannagelli* e *I. weberi* las lesuras en sección son cónicas a triangulares.

En nuestro país los primeros registros fósiles de esporas de Lycopphyta con afinidad “isoetoidea”, datan del Jurásico (Morbelli, 1990) y Cretácico (Gamerro, 1975, 1977).

Las megasporas cretácicas estudiadas por Gamerro (1977) fueron asignadas al género *Isoetes* por las características morfológicas muy similares que presentaban: forma triangular a subtriangular, triletes, lesuras robustas, que se prolongan hasta el

ecuador uniéndose a la “zona” igualmente desarrollada, la ornamentación similar en ambas caras, de tipo equinada o reticulada. Otras evidencias que apoyarían esta asignación botánica es la gran cantidad de especímenes presentes en el sedimento (*Isoetes* es gran productor de megasporas) y que la mayoría de las megasporas no presenta deformaciones debido a que la rigidez de la pared está formada en gran parte por sílice amorfa. Las evidencias palinológicas apuntan un ambiente acuático o palustre, representado por cuerpos de agua de poca profundidad, temporales, similares a los de los actuales *Isoetes* con especies que crecen totalmente sumergidas o arraigadas en el barro costero de cuerpos de agua continentales hasta otras totalmente terrestres. Las especies que viven en charcos o lagunas temporales, atraviesan la estación seca con el corno enterrado sin sus licofilos, para brotar nuevamente durante la estación de lluvias. Posiblemente el clima reinante en nuestra Patagonia durante el Cretácico Inferior (Gamerro, 1977) era templado a templado-frío, con períodos o estaciones lluviosas y otras relativamente secas.

La distribución de las Isoetales en nuestro país durante el Cretácico, se circunscribió a las provincias de Neuquén, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego. En la actualidad, crecen en la Patagonia argentina y chilena, en la zona central del país (Córdoba), NO (Tucumán), NE (Corrientes, Misiones) y en la provincia de Buenos Aires.

Un análisis cladístico basado en datos de secuencias de rbcL de una muestra que abarca todos los continentes apoya la monofilia de dos clados en *Isoetes*. Uno incluye especies de Sudamérica (*I. bradei*) y de Africa Oriental (*I. kersii*, *I. schweinfurtii*) y el otro clado incluye especies de todos los continentes. Estos resultados están en conflicto con hipótesis previas basadas en la morfología, acerca de las relaciones basales de *Isoetes*. Los dos grandes clados incluyen especies de varios continentes, lo que implica que ambos grupos se establecieron antes de la separación del continente Gondwana (Rydin et al. 1999).

Estudios filogenéticos basados en genes de cloroplastos de *Isoetes* (Hoot & Taylor, 2001; Hoot et al. 2004; Hoot et al., 2006) han encontrado inconsistencia con estudios morfológicos previos. Las especies analizadas tienen distribución en África del Sur, Asia, América del Norte, América Central y Europa. Según estos autores, la falta de consistencia de los resultados es debida a la uniformidad morfológica y genética dentro de *Isoetes*.

Los resultados del presente estudio sobre el análisis palinológico y exomorfológico han permitido distinguir, grupos de especies e incluso subgrupos dentro del género.

De esta manera se puede concluir que los caracteres palinológicos sumados a los morfológicos/reproductivos resultan significativos en la sistemática del género y en la identificación de especies.

La ampliación de los estudios en especies de otras regiones de América permitirá especular sobre la historia evolutiva del grupo y su distribución actual en este continente. Se pretende continuar con estudios de ultraestructura y desarrollo de las paredes esporales con el fin de aportar más información para evaluar la significatividad de esta variabilidad estructural relacionada con la sistemática del grupo y la adaptación de las plantas a diferentes ambientes. Todos estos datos resultarán de gran valor para aportar a futuros estudios filogenéticos en Lycophyta y en particular en *Isoetes*.

TRABAJOS PUBLICADOS GENERADOS EN ESTA TESIS

-**Macluf**, C., M. Morbelli y G. Giudice, 2003. "Morphology and ultrastructure of megaspores and microspores of *Isoetes savatieri* Franchet (Lycophyta)". Review of Palaeobotany and Palynology 126 (3-4): 197-209. ISSN 0034-6667. Con referato.

-Hickey, R. J., C. **Macluf** and W. C. Taylor, 2003. "A Re-evaluation of *Isoetes savatieri* Franchet in Argentina and Chile". American Fern Journal 93 (3): 126-136. ISSN 0002-8444. Con referato.

-**Macluf**, C., M.A.Morbelli y G.E.Giudice, 2006. "Microspore Morphology of *Isoetes* (Lycophyta) species from Southern South America". The Botanical Review (USA), Vol. 72(2): 121-134. Con referato. ISSN 0006-8101.

-**Macluf**,C., M.A.Morbelli y G.E.Giudice, 2006. "Microspore Morphology of *Isoetes* species (Lycophyta) from Southern South America. Part II. TEM analysis of some selected types". The Botanical Review (USA), Vol. 72(2): 135-152. Con referato. ISSN 0006-8101.

-**Macluf**, C. and R. James Hickey, 2007. “*Isoetes araucaniana*, a New Species from Southern South America”. American Fern Journal (USA) 97 (4): 220-224. ISSN 0002-8444. Con referato.

-**Macluf**, C. & M. Ponce, 2008. Isoëtaceae. En F. Zuloaga et al. (eds.) “Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Volumen I. Pteridophyta, Gymnospermae y Monocotyledoneae”. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 107: 984 pp. MBG, Saint Louis. ISSN 0161-1542.

-R. James Hickey, C.C. **Macluf** and M. Link-Perez, 2009. “*Isoetes maxima*, a new species from Southern South America”. American Fern Journal (USA) 99 (3): 194-199. ISSN 0002-8444. Con referato.

-**Macluf**, C. C., E. I. Meza Torres y S. M. Solis, 2010. *Isoetes pedersenii*, a new species of *Isoetes* from Southern South America”. Annals of the Brazilian Academy of Sciences (Brasil) 82 (2): 353-359. ISSN 0001-3765.

-**Macluf**, C.C., M.A.Morbelli y G.E.Giudice, 2010. “Morphology and ultrastructure of megaspores and microspores of *Isoetes sehnemii* Fuchs (Lycophyta)”. Annals of the Brazilian Academy of Sciences (Brasil) 82 (2): 341-352. ISSN 0001-3765.

-**Macluf**, C. C. and M. Ponce de León Iglesias, 2009. Protohistoric VI-V Century b. C., *Isoetes*, in La Mata de Campanario, Badajoz, Extremadura, Spain. Enviado para publicar en Journal of Archaeological Science. ISSN 0305-4403. Con referato. En revisión.

-Giudice, G., J.P. Ramos Giacosa, M.L. Luna, C. **Macluf**, M. Ponce, G. Marquez y E. De la Sota, 2011. “Evaluación preliminar del grado de amenaza de los Helechos y Licofitas de Argentina”. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 46 (1-): 151-161. ISSN 0373-580X.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Arbo M. M. y S.G. Tressens, 2002. Flora del Iberá. Eudene. 613 pp.
- Baker, J.G., 1880. A synopsis of the species of *Isoetes*. J.Bot. 18 : 65-70.
- Braun, A., 1864. Les espèces d'Ile Sardaigne. Ann. Sci. Nat. Bot. V. 2 : 306-377.
- Britton, D. & D. Brunton, 1996. Spore morphology and cytology of *Isoetes azorica* (Pteridophyta Isoetaceae) and its affinity with North America. Fern Gaz. 15 (4) : 113-118.
- Brunton, D. y D. Britton, 1999. Rush quillwort (*Isoetes junciformes*, sp. Nov.), a New Pteridophyte from Southern Georgia. Am. Fern J. 89 (3) : 187-197.
- Cabrera, A.L. & E.M., Zardini, 1993. Manual de la Flora de los alrededores de Buenos Aires. Ed. Acme. Bs.As.: 22-23.
- Capurro, R. H., 1940 [1938]. Catálogo de las Pteridofitas argentinas. Anais Reuniao sul-amer. Bot. 2: 69-210.
- Capurro, R.H., 1961. Las Pteridofitas de la provincia de Buenos Aires e Isla Martín García. Anales Com.Inv. Cient. Prov. Buenos Aires 2: 57-320.
- Capurro, R.H., 1968. Isoetaceae. En: Flora de la provincia de Buenos Aires. Colección Científica: 134-136.
- Cox, P.A. & Hickey, R. J., 1984. Convergent megaspore evolution and *Isoetes*. American Naturalist 124: 437-441.
- Czaja, A., 1978. Structure of starch grains and the classification of vascular plant families. Taxon 27 (5/6): 463-470.
- D'Ambrogio de Argüeso, A., 1986. Manual de técnicas en Histología Vegetal. Cátedra de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, UBA.
- de la Sota, E.R., 1973. La distribución geográfica de las pteridofitas en el Cono Sur de América Meridional. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, Vol. XV (1): 23-34.
- de la Sota, E.R., L. Jankowski y M. Ponce, 1996. Isoetáceae. En: Plantas Hidrófilas de la Isla Martín García. Serie Informe N° 52.
- de la Sota, E.R., M. Ponce, M. Morbelli, L. Cassá, 1998. Pteridophyta. En: Flora Patagónica. Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu. 8, pp. 282-369.
- Desfayes, M., 2008. Bibliography and list of *Isoetes* species with complete synonymy, including fossils. www.michel-desfayes.org/isoetesbiblio&list.html.

- Eaton, A.A., 1900. The genus *Isoetes* in New England. Fernwort Papers 2: 1-16.
- Erdtman, G. 1943. An introduction to pollen analysis. Waltham Mass., 239 pp.
- Erdtman, G. 1946. Pollen morphology and plant taxonomy. VI. On pollen and spore formulae. Svensk Bot. Tidskrift, v. 40, no. 1, p. 70-76, Uppsala.
- Erdtman, G., 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almqvist & Wiksell, Stockholm. 553 pp.
- Erdtman, G., 1957. Pollen and spore morphology, plant taxonomy, Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta. (An introduction to palynology II). Almqvist & Wiksell, Stockholm. 151 pp.
- Fuchs-Eckert, H.P., 1982. Zur heutigen Kenntnis von Vorkommen und Verbreitung der südamerikanischen *Isoetes*-Arten. Proc. Ned. Akad. Wetensch. C 85: 205-260.
- Fuchs-Eckert, H.P., 1986. Isoetaceae. Pp: 1-42 in R. Reitz (Ed.). Flora Illustrada Catarinense. Santa Catarina, Brasil.
- Gamerro, J.C., 1975. Megasporas del Cretácico de Patagonia I. Ultraestructura de la pared megasporal en *Hughesisporites patagonicus* Archang. *Hortisporites feruglioi* Archang. *Ameghiniana* 12: 97-108.
- Gamerro, J.C., 1977. Megasporas del Cretácico de Patagonia III. Megasporas petrificadas del "Chubutense", prov. Del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 14: 100-116.
- Hall, J.B., 1971. Observations on *Isoetes* in Ghana. Bot. J. Linn. Soc. 64: 117-139.
- Halloy, S., 1979. Dos nuevos *Isoetes* (Lycopsida) de alta montaña con datos ecológicos de las Lagunas Muerta y Escondida (Cumbres Calchaquíes, Tucumán, Argentina). *Lilloa* XXXV: 2.
- Hassler, E., 1909. Contribuciones a la flora del Chaco argentine-paraguayo. La semana Médica. Trabajos del Museo de Farmacología 21.
- Hassler, E., 1928. *Pteridophytorum Paraguariensium et regionum argentinorum adjacentium conspectus criticus*. Enumeración de las Pteridofitas del Paraguay, misiones Argentinas y Gran Chaco conocidas hasta fines del año 1921. Trabajos del Instituto de Botánica y Farmacología N° 45. Buenos Aires.
- Hickey, R.J., 1984. Chromosome numbers of neotropical *Isoetes*. *Amer. Fern J.* 74: 8-13.
- Hickey, R.J., 1985. Revisionary studies of neotropical *Isoetes*. Ph.D. Dissertation. The University of Connecticut, Storrs, C.T.
- Hickey, R.J., 1986. *Isoetes* megaspore surface morphology: nomenclature variation and systematic importance. *Am.Fern J.* 76: 1-16.

- Hickey, R.J., 1994. Family Isoetaceae. 28. In: R.M. Tryon & R.G. Stolze. Pteridophyta of Peru. Part VI. 22. Marsileaceae-28. Isoetaceae. Fieldiana Bot. N.S. 34: 1-123.
- Hickey, R.J., C.C. Macluf y W. Carl Taylor, 2003. A re-evaluation of *Isoetes savatieri* Franchet in Argentina and Chile. American Fern Journal 93 (3): 120-136.
- Hickey, R.J., C.C. Macluf y M. Link-Pérez, 2009. *Isoetes maxima*, a new species from Brazil. American Fern Journal 99 (3): 194-199.
- Holmgren, P.K., N.H., Holmgren, L.C. Barnett, 1990. Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World. New York Botanical Garden.
- Hoot, S. and W. C. Taylor, 2001. The utility of nuclear ITS, a LEAFY homolog intron, and chloroplast *atpB-rbcL* spacer region data in phylogenetic analyses and species delimitation in *Isoetes*. American Fern Journal 93 (3): 166-177.
- Hoot, S. B. , W. C. Taylor and N. S. Napier, 2006. Phylogeny and Biogeography of *Isoetes* (Isoetaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. Systematic Botany 31 (3): 449-460.
- Kott L. & D.M. Britton, 1983. Spore morphology and taxonomy of *Isoetes* in Northeastern North America. Canad. J. Bot. 61: 3140-3163.
- Kott, L. and D.M. Britton, 1985. Role of morphological characteristics of leaves and sporangial region in the taxonomy of *Isoetes* in northeastern North America. Am. Fern J. 75: 44-55.
- Kremp, G. O.W., 1965. Morphologic Enciclopedia of Palynology. An international collection of definitions and illustrations of spores and pollen. The university of Arizona press, Tucson.
- Kremp, G. O. W., 1968. Morphologic Enciclopedia of Palynology. 2nd edition. The university of Arizona press, Tucson.
- Legrand, D. y A. Lombardo. 1958. Flora del Uruguay. I. Pteridophyta. Museo Nacional de Historia Natural: 67 pp.
- Lellinger, D. B. 2002. A Modern Multilingual Glossary for Taxonomic Pteridology. Pteridologia 3: 263 pp.
- Looser, 1939. Las Pteridofitas del Parque Nacional Nahuel huapi. Phycis (Buenos Aires) 15: 213-246.
- Looser, G., 1961. Los Pteridofitos o helechos de Chile (excepto Isla de Pascua). Apartado de la Revista Universitaria (Universidad Católica de Chile) Año XLVI, pp. 214-262.
- Luebke, N.T. and Budke, J. M., 2003. *Isoetes tennesseensis* (Isoetaceae) an octoploid

- quillwort from Tennessee. *American Fern Journal* 93 (4): 184-190.
- Lugardon, B., 1973. Palynologie. Nomenclature et structure fine des parois acéto-resistantes des microspores d'*Isoetes*. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Sér. D* 276: 3017-3020.
- Lugardon, B., 1975. Sur le sporoderme des isospores et microspores des Pteridophytes, et sur la terminologie appliquée a ses parois. *Bulletin de la Société botanique de France. Tomo 122* : 155-167.
- Lugardon, B., 1976. Sur la structure fine de l'exospore dans les divers groupes de Ptéridophytes actuelles (microspores et isospores). En : *The evolutionary significance of the exine. Linnean Society Symposium Series N. 1* : 231-250.
- Lugardon, B., 1986. Dones ultrastructurales sur la fonction de l'exospore chez les Pteridophytes (ultrastructural data of the exospore function in pteridohyte spores). Pp. 251-264 in S. Blackmore & I.K. Ferguson (Eds.), *Pollen and spores: form and function. Linnean Society Symposium Series N°12*, Academic Press, London.
- Lugardon, B., L. Grauvogel-Stamm and L. Dobruskina, 1999. The microspores of *Pleuromeia rossica* Neuburg (Lycopsida, Triassic): comparative ultrastructure and phylogenetic implications. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 329: 435-442.
- Lugardon, B., L. Grauvogel-Stamm y L. Dobruskina, 2000. Comparative ultrastructure of the megaspores of the Triassic lycopsid *Pleuromeia rossica* Neuburg. *C.R. Acad. Sci.* 330: 501-508.
- Macluf, C. C., M.A.Morbelli y G.E.Giudice, 2006a. "Microspore Morphology of *Isoetes* (Lycophyta) species from Southern South America". *The Botanical Review*, Vol. 72(2): 121-134.
- Macluf, C. C., M.A.Morbelli y G.E.Giudice, 2006b. "Microspore Morphology of *Isoetes* species (Lycophyta) from Southern South America. Part II. TEM analysis of some selected types". *The Botanical Review*, Vol. 72(2): 135-152.
- Macluf, C.C., M.A. Morbelli y G.E.Giudice, 2007. *Isoetes araucaniana*, a new species from Southern South America. *American Fern Journal* 97 (4): 220-224.
- Macluf, C. y M. Ponce, 2008. Isoëtaceae. En: F. Zuloaga et al. (eds.) "Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y

- Uruguay). Volumen I. Pteridophyta, Gymnospermae y Monocotyledoneae". Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 107: 984 pp. MBG, Saint Louis.
- Macluf, C.C., E. Meza Torres y S. Solís, 2010. *Isoetes pedersenii*, a new species from Southern South America. Anais da Academia Brasileira de Ciencias 82(2): 353-359.
- Marticorena, C. y R. Rodríguez, 1995. Flora de Chile. Vol. I. Pteridophyta-Gymnospermae: 129-136.
- Morbelli, M.A., 1980. Morfología de las esporas de Pteridophyta presentes en la región fuego-patagónica de la República Argentina. Opera Lilloana 28: 1-138.
- Morbelli, M.A., y J.R. Rowley, 1993. Megaspore development in *Selaginella*. I. "Wicks", their presence, ultrastructure and presumed function. Sex. Plant. Reprod. 6: 98-107.
- Morbelli, M.A., y J.R. Rowley, 1999. Megaspore development in *Selaginella*. The gap and the mesospore. Plant Systematic and Evolution 217: 221-243.
- Morbelli, M.A., 1990. Austral South American Jurassic megaspores. Review of Palaeobotany and Palynology 65: 209-216.
- Moore, D.M., 1983. Flora de Tierra del Fuego: 1-396. Missouri Bot. Garden, St. Louis.
- Motelay, L. & A. Vendryes, 1882. Monographie des Isoetaceae. Actes Soc. Linn. Bord. 36 : 309-406. T. 8-17.
- Musselman, L.J., 2003. Ornamentation of *Isoetes* (Isoetaceae, Lycophyta) microspores. Bot. Rev. 68: 474-484.
- Parker, D., 1943. Comparison of aquatic and terrestrial plants of *Isoetes engelmanni* in the Mountain Lake, Virginia area. Am. Midl. Nat. 30: 452-455.
- Pastore, A.L., 1936. Las Isoetaceas argentinas. Rev. Museo de La Plata (nueva serie) I, sección Botánica, pp. 3-30, pls. I-VI.
- Pettitt, J.M., 1966. Exine structure in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol. 13: 221-257.
- Pfeiffer, N.A., 1922. Monograph of the Isoeteceae. Ann. Mo. Bot. Gard. 9: 79-232.
- Ponce, M. M. 1996: Pteridophyta. In: Zuloaga F. O. y O. Morrone (eds.), Catálogo de

- las Plantas Vasculares de la República Argentina I: Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 60: 1-79.
- Prada Moral, C. & Saenz de Rivas, 1978. Estructura de la esporodermis en las especies españolas de los géneros *Isoetes* L. (Isoetales) y *Cheilanthes* Schwarz (Filicales). *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 35: 245-259.
- Prada, C., 1979. Estudio de la anatomía foliar de las especies españolas del género *Isoetes* L. *Lagascalia* 9: 107-113.
- Prada, C. and C. Rolleri, 2003. Caracteres diagnósticos foliares en taxones ibéricos de *Isoetes* L. (Isoetaceae, Pteridophyta). *Anales Jar. Bot. Madrid* 60. 371-386.
- Punt, W., P.P. Hoen, S. Blackmore, S. Nilsson and A. Le Thomas, 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143 (1-2). 1-81.
- Rydin, C., N. Wikstrom and P. Kenrick, 1999. Phylogeny of *Isoetes* (Lycopsida). Resolving basal relationships using RBCL sequences. Abstract 2719, XVI International Botanical Congress, USA.
- Ranker, T. & C. Haufler, 2008. *Biology and evolution of ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press. 502 pp.
- Robert, M.D., F. Roland-Heydacker, J. Denizot, J.Laroche, P. Fougeroux & L. Davignon, 1973. La paroi mégsporale de *L'Isoetes setaceae* Bosc., Ex Delile. Étude en microscopies photonique et électroniques. Localisation et nature de la silice entrant dans sa constitution. *Adansonia* 2: 313-332.
- Rowley, J.R. & S. Nilsson, 1972. Structural stabilization for electron microscopy of pollen from herbarium specimens. *Grana* 12: 23-30.
- Small & Hickey, 2001. Systematics of the northern Andean *Isoetes karstenii* complex. *Amer. Fern J.* 91: 41-69.
- Srivastava, G. K, P. Shukla & M. Srivastava, 1992. The spores of *Isoetes dixitei* Shende. *American Fern Journal* 82 (4): 162-170.
- Srivastava, G. K, D. Darshan Pant & P. Shukla, 1996. *Fern Gaz.* 15 (3): 101-108.
- Srivastava, G.K., M. Srivastava & S. Wagai, 2001. Quillworts of Sahyadris Hills (India). *Indian Fern J.* 18: 89-101.
- Takamiya, M., M. Watanabe and K. Ono, 1997. Biosystematic studies on the genus *Isoetes* (Isoetaceae) in Japan. IV. *Acta Phytotaxon et Geobotánica* 48 (2): 89-122.

- Taylor, W.A., 1992. Megaspore wall ultrastructure development in *Isoetes melanopoda*. Morphogenetic post-initiation changes accompanying spore enlargement. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 72: 61-72.
- Taylor, W.A., 1993. Megaspore wall ultrastructure in *Isoetes*. *Am.J. Bot.* 80: 165-171.
- Taylor, W.C. & R.J. Hickey, 1992. Habitat, evolution and speciation in *Isoetes*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 613-622.
- Taylor, W.C., N.T. Luebke, D.M. Britton, R.J. Hickey and D.F. Brunton, 1993. 4.Isoetaceae Reichenbach. Quillwort family. In: *Flora of North America. North of Mexico. Vol. 2.* New York Oxford. Oxford University Press.
- Taylor, W.A., 1993. Megaspore wall ultrastructure in *Isoetes*. *Am.J.Bot.* 80: 165-171.
- Troia, A. 2001. The genus *Isoetes* L. (Lycophyta, Isoetaceae): synthesis of karyological data. *Webbia* 56: 201-208.
- Tryon, A.F. & B., Lugardon, 1991. Spores of the Pteridophyta. Surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies. Springer, New York.
- Tryon, R.M. & R. Stolze, 1994. Pteridophyta of Peru. Part VI. 22. Marsileaceae- 28. Isoetaceae. *Fieldiana, Botany, new series* 34: 88-103.
- Tryon, R.M. & A.F. Tryon, 1982. Ferns and allied plants. Springer, New York.
- Uehara, K., S. Kurita, N.Sahashi & T.Ohmoto, 1991. Ultrastructural study on microspore wall morphogenesis in *Isoetes japonica* (Isoetaceae). *Am. J.Bot.* 78 : 1182-1190.
- Weber, U., 1922. Zur anatomie und Systematik der Gattung *Isoetes* L. *Nova Hedwigia* 63: 219-262.
- Zuloaga F. O. y O. Morrone, 1996. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina I: Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 60: 1-79.
- Zuloaga et al. 2008. "Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Volumen I. Pteridophyta, Gymnospermae y Monocotyledoneae". *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107: 984 pp. MBG, Saint Louis. ISSN 0161-1542

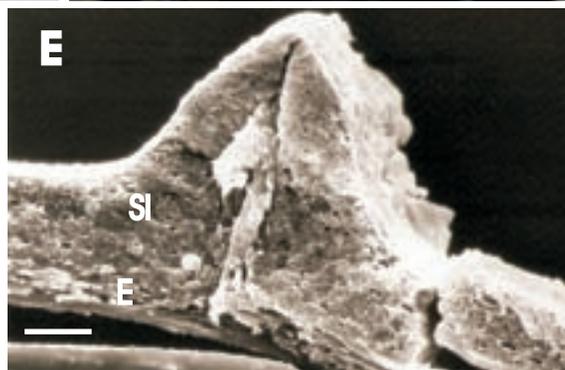
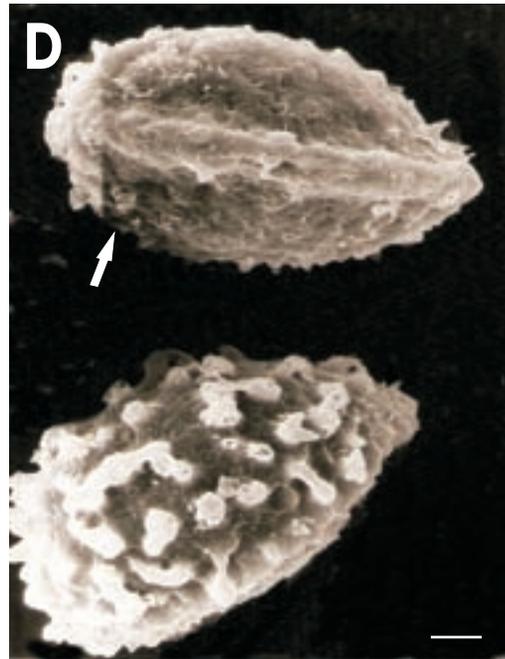
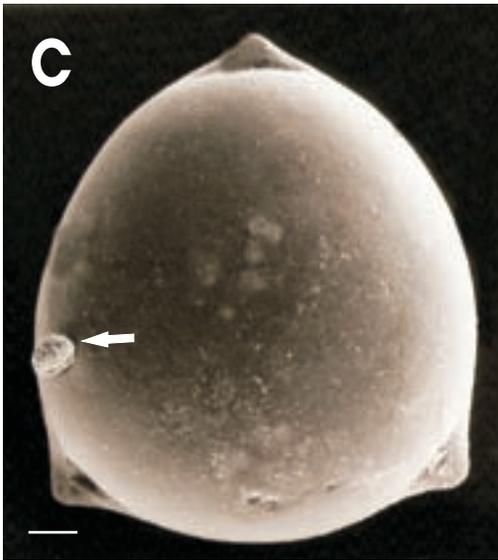
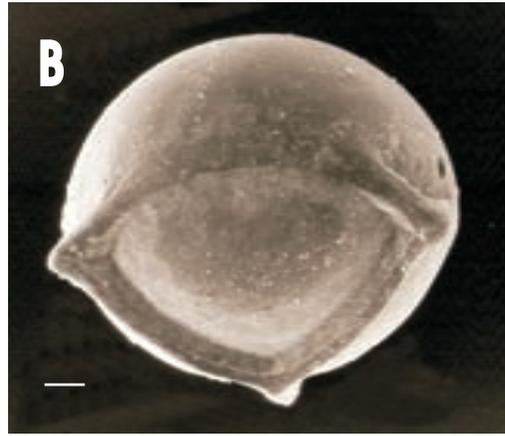
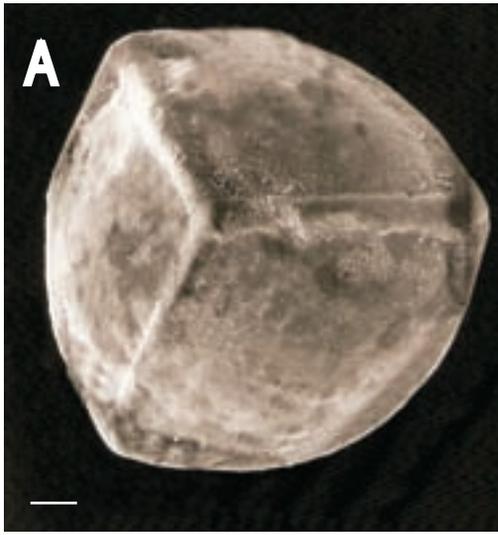


Lámina 1
Isoetes alcalophila

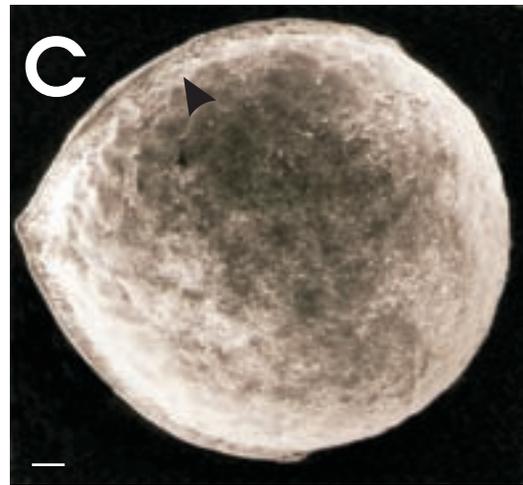
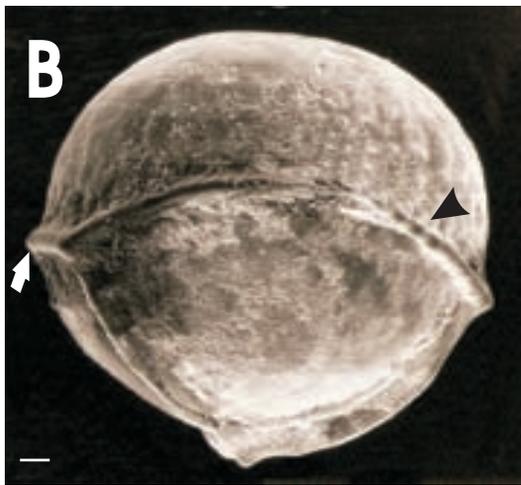
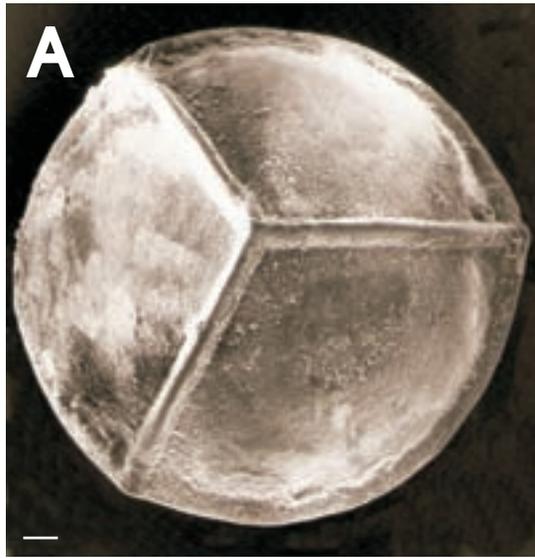


Lámina 2
Isoetes andicola

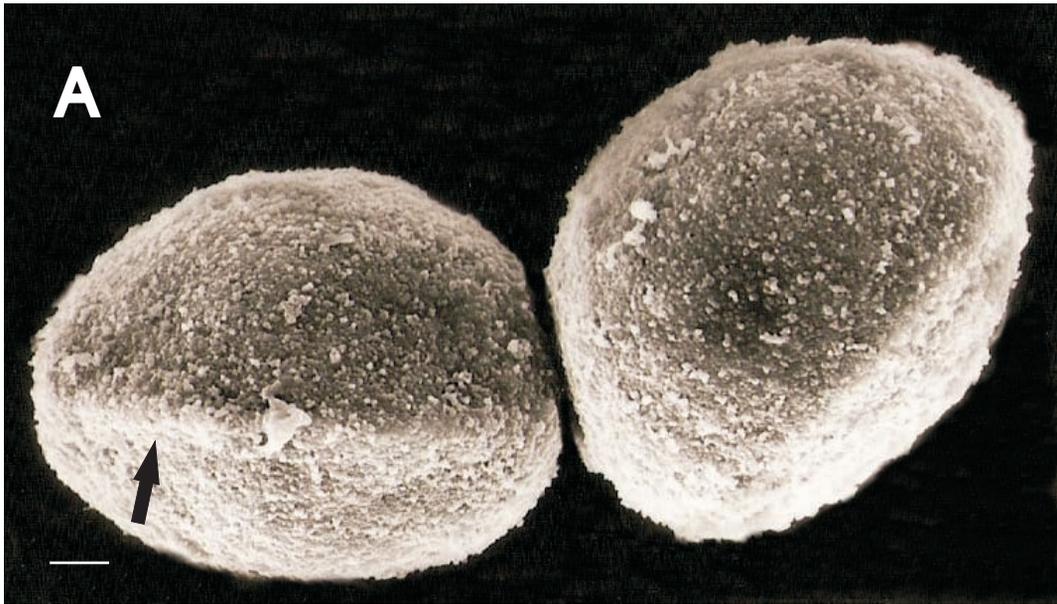


Lámina 3
Isoetes andicola

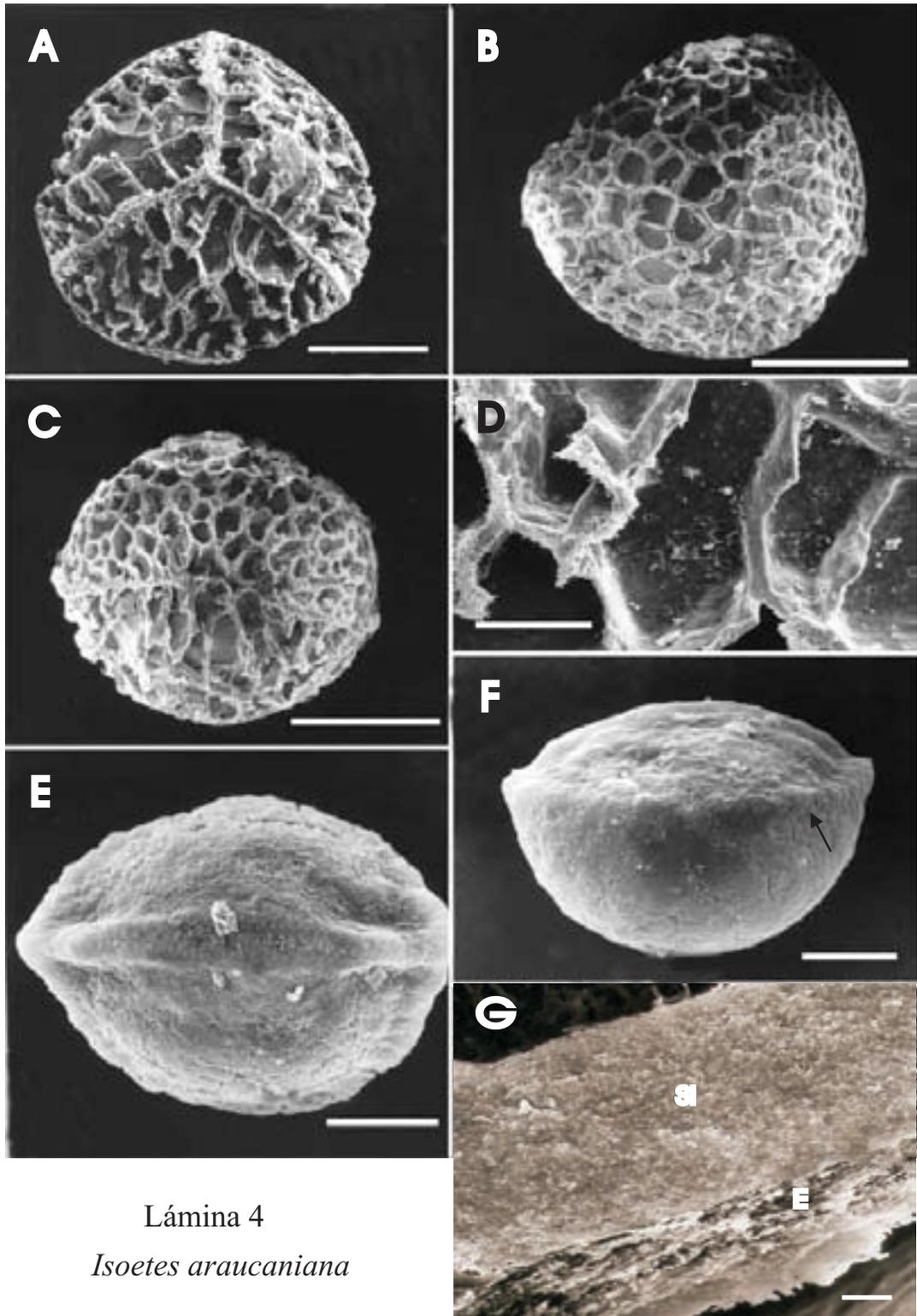


Lámina 4
Isoetes araucaniana

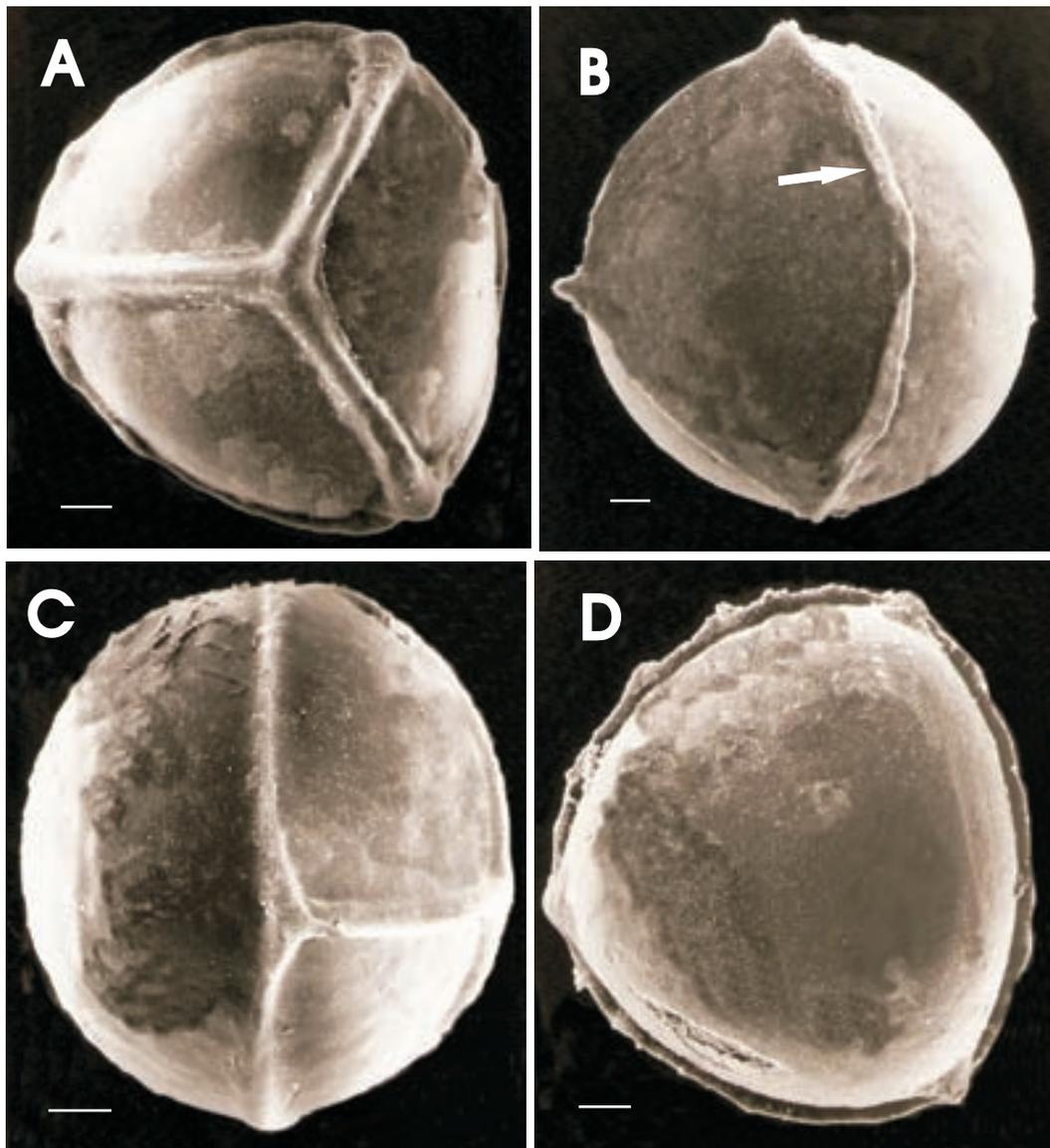


Lámina 5

Isoetes boliviensis

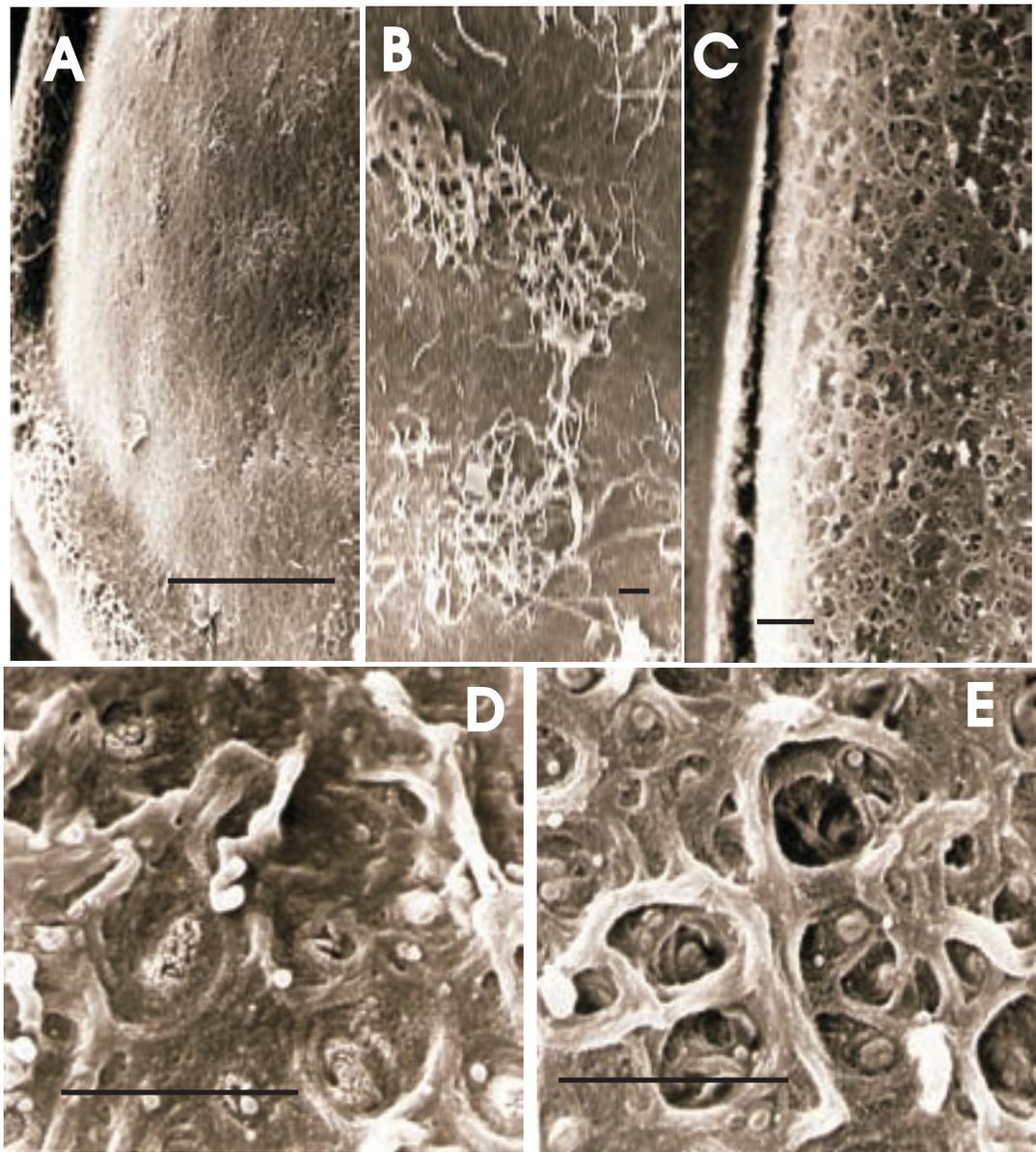


Lámina 6
Isoetes boliviensis

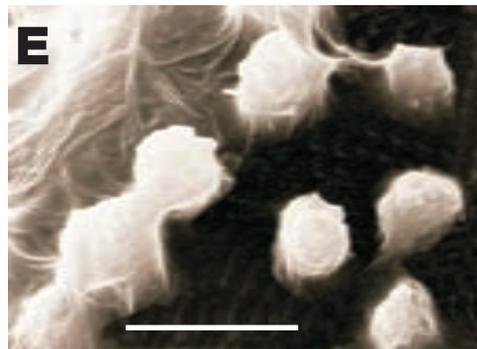
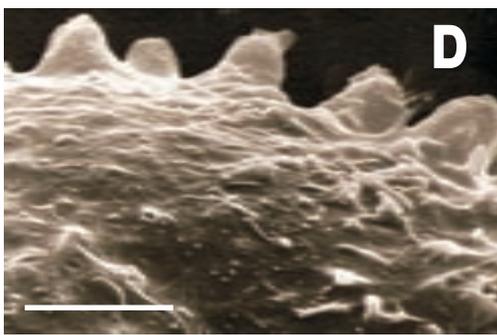
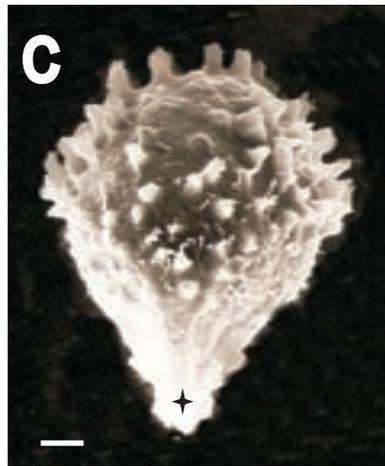
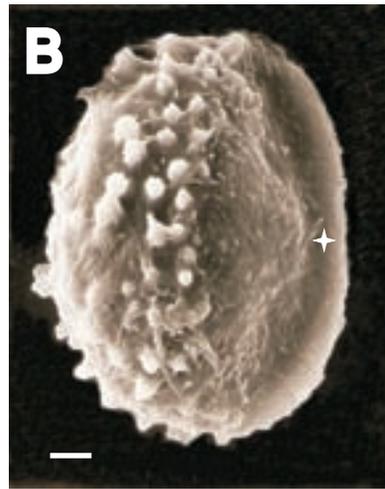


Lámina 7
Isoetes boliviensis

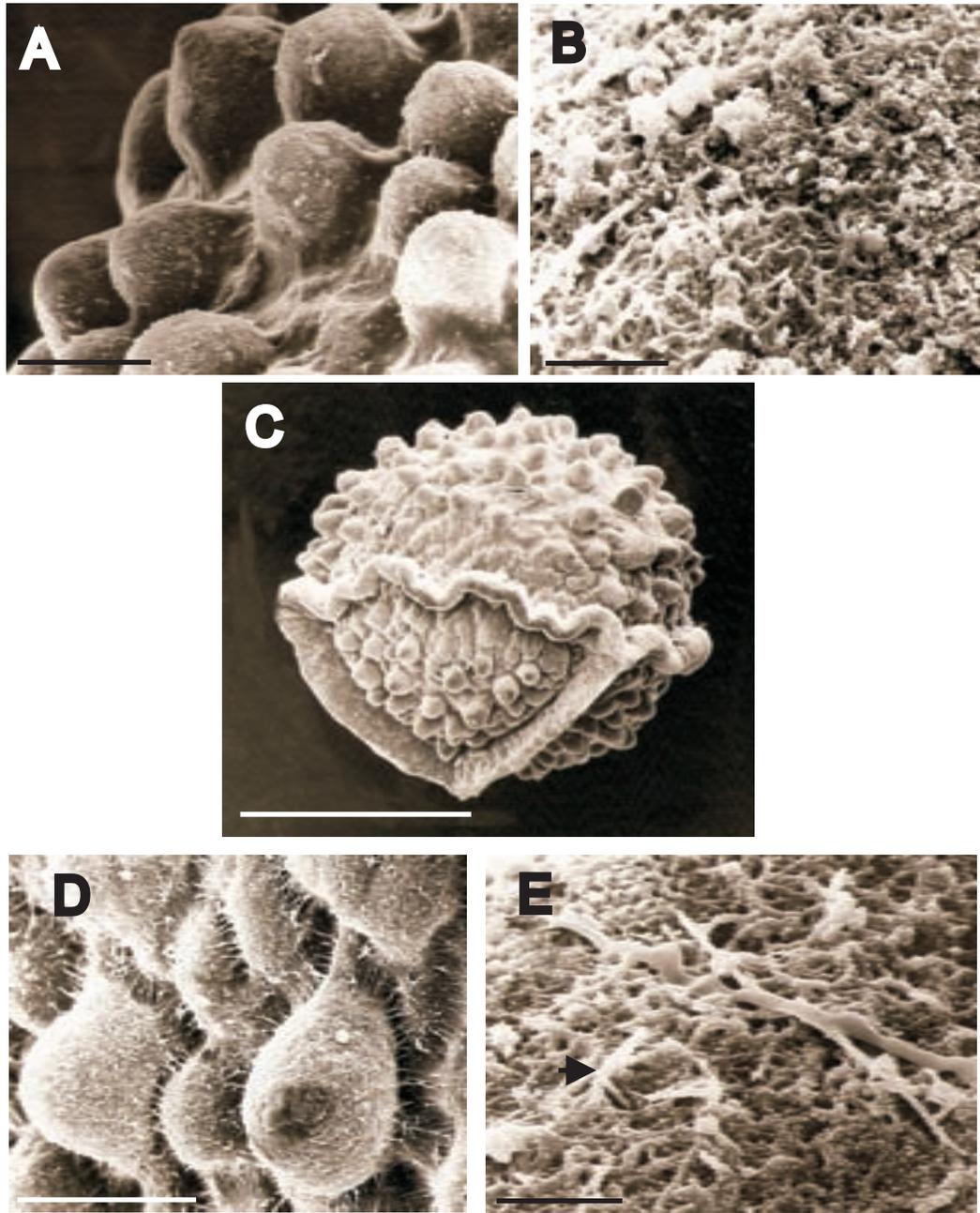


Lámina 8
Isoetes bradei

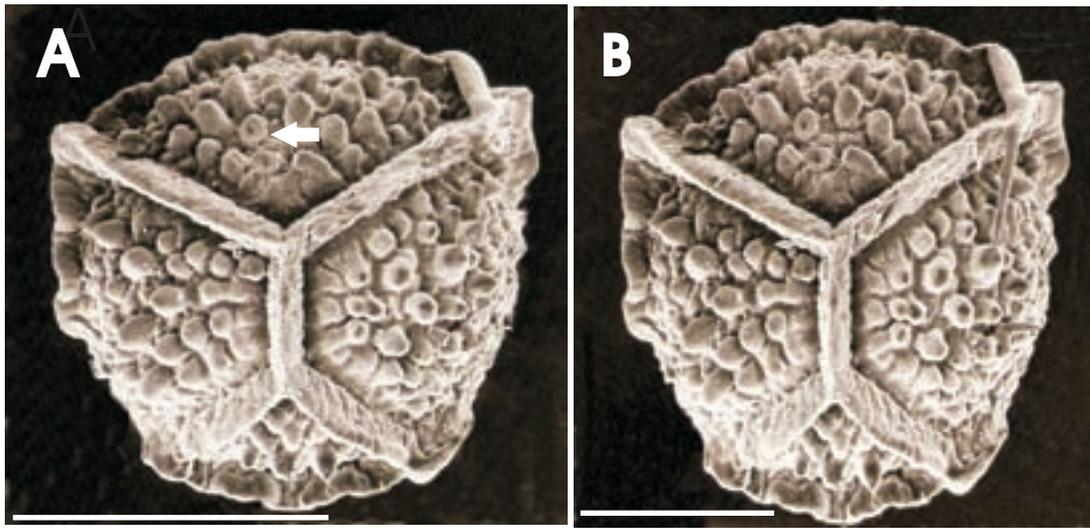


Lámina 9
Isoetes bradei

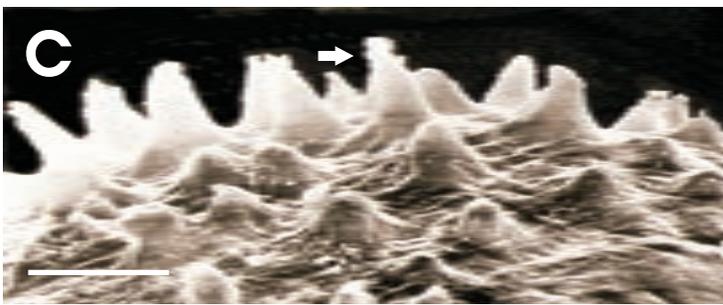
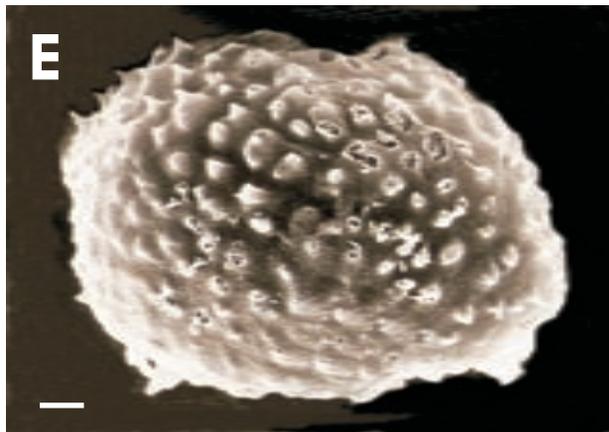
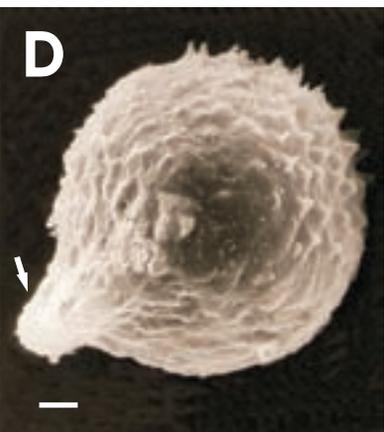


Lámina 10
Isoetes bradei



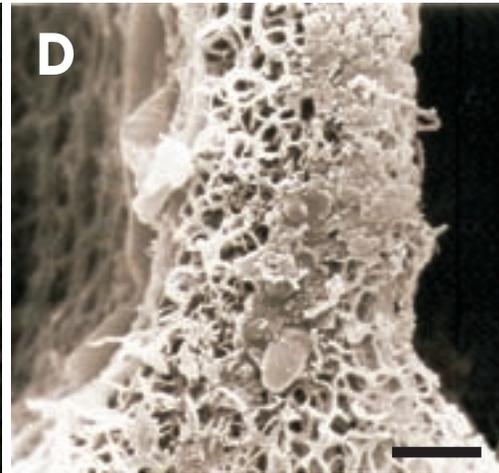
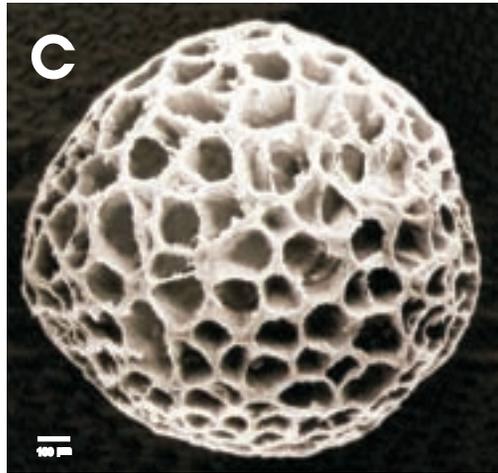
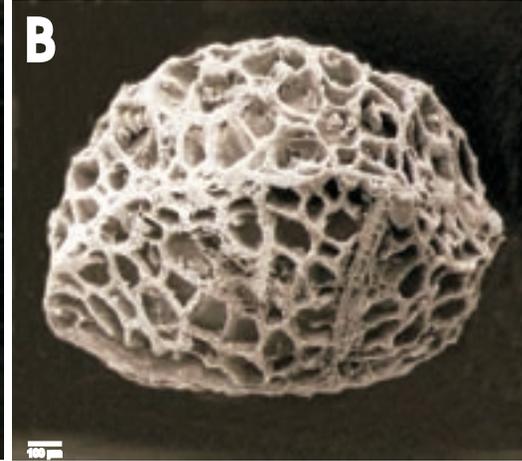
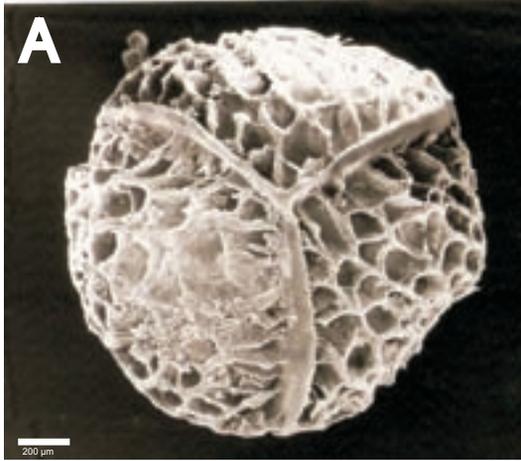


Lámina 11
Isoetes brasiliensis



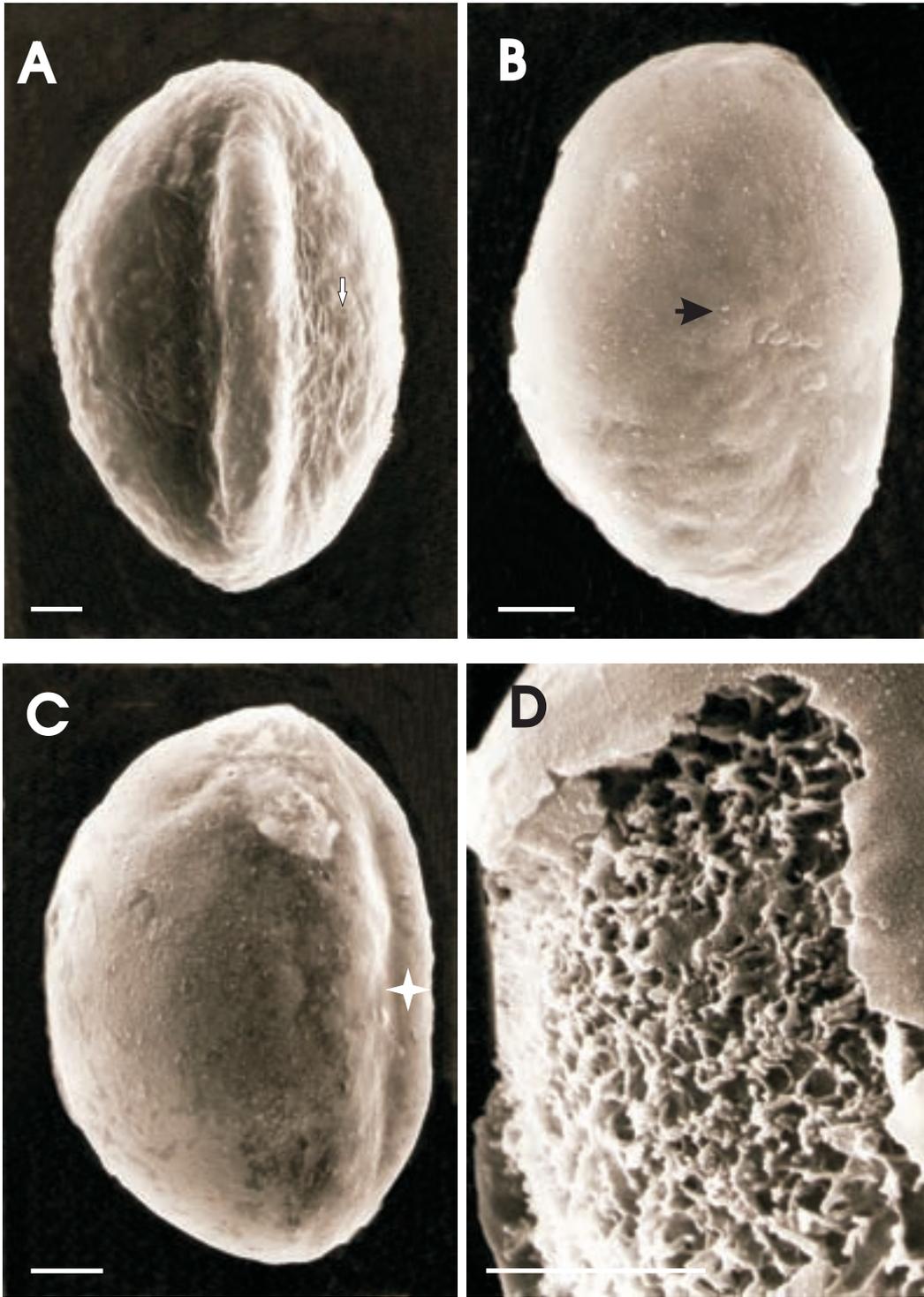


Lámina 12
Isoetes brasiliensis

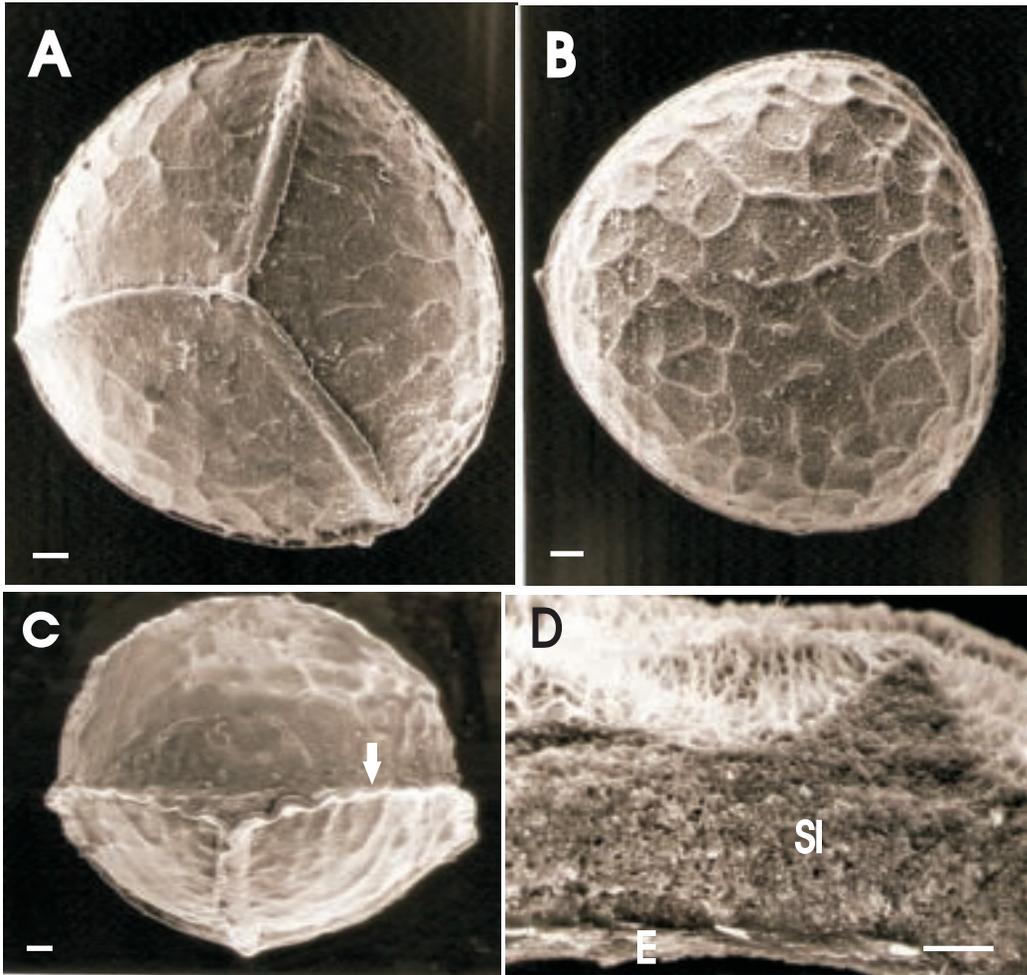


Lámina 13

Isoetes chubutiana

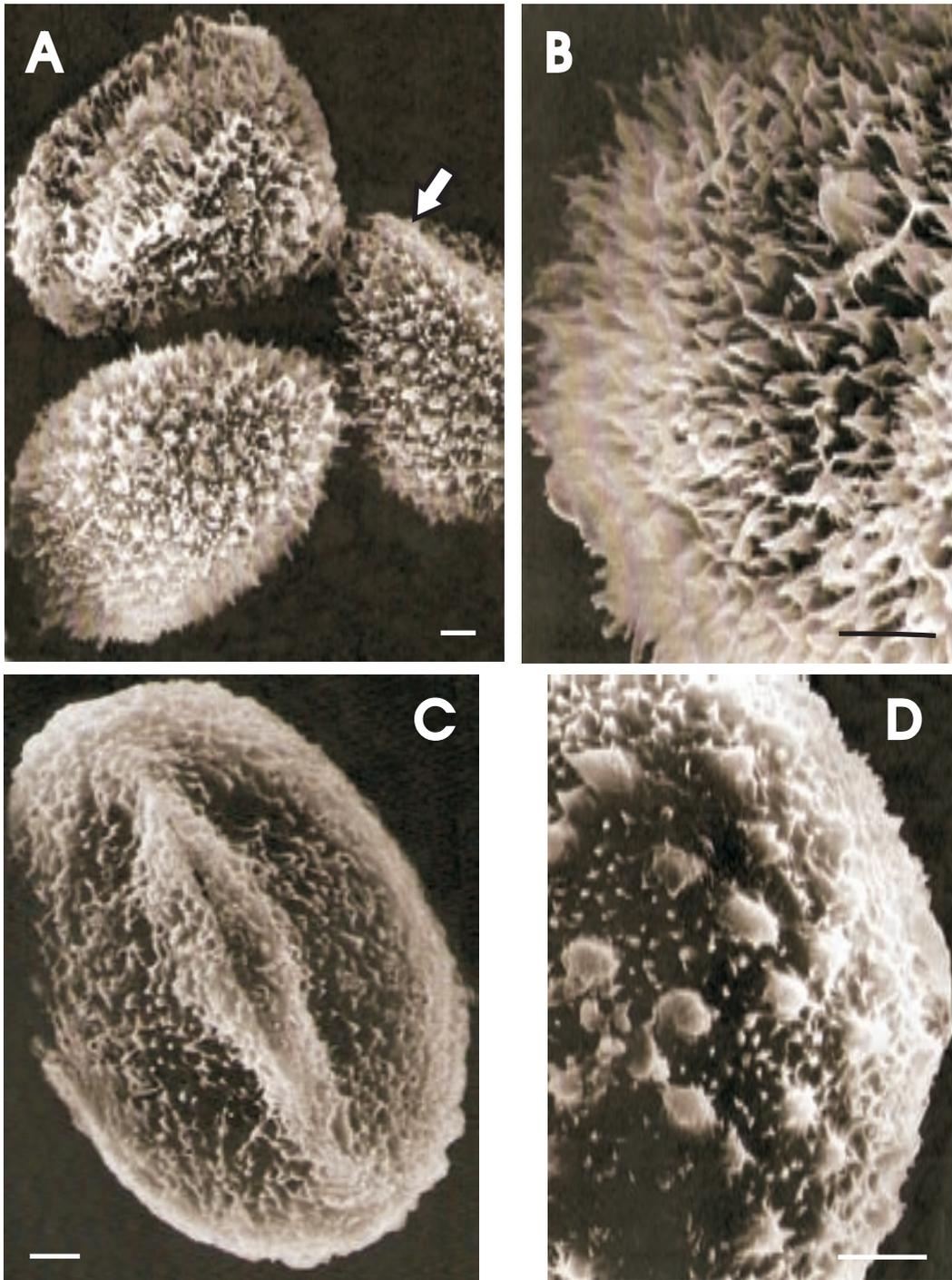


Lámina 14
Isoetes chubutiana

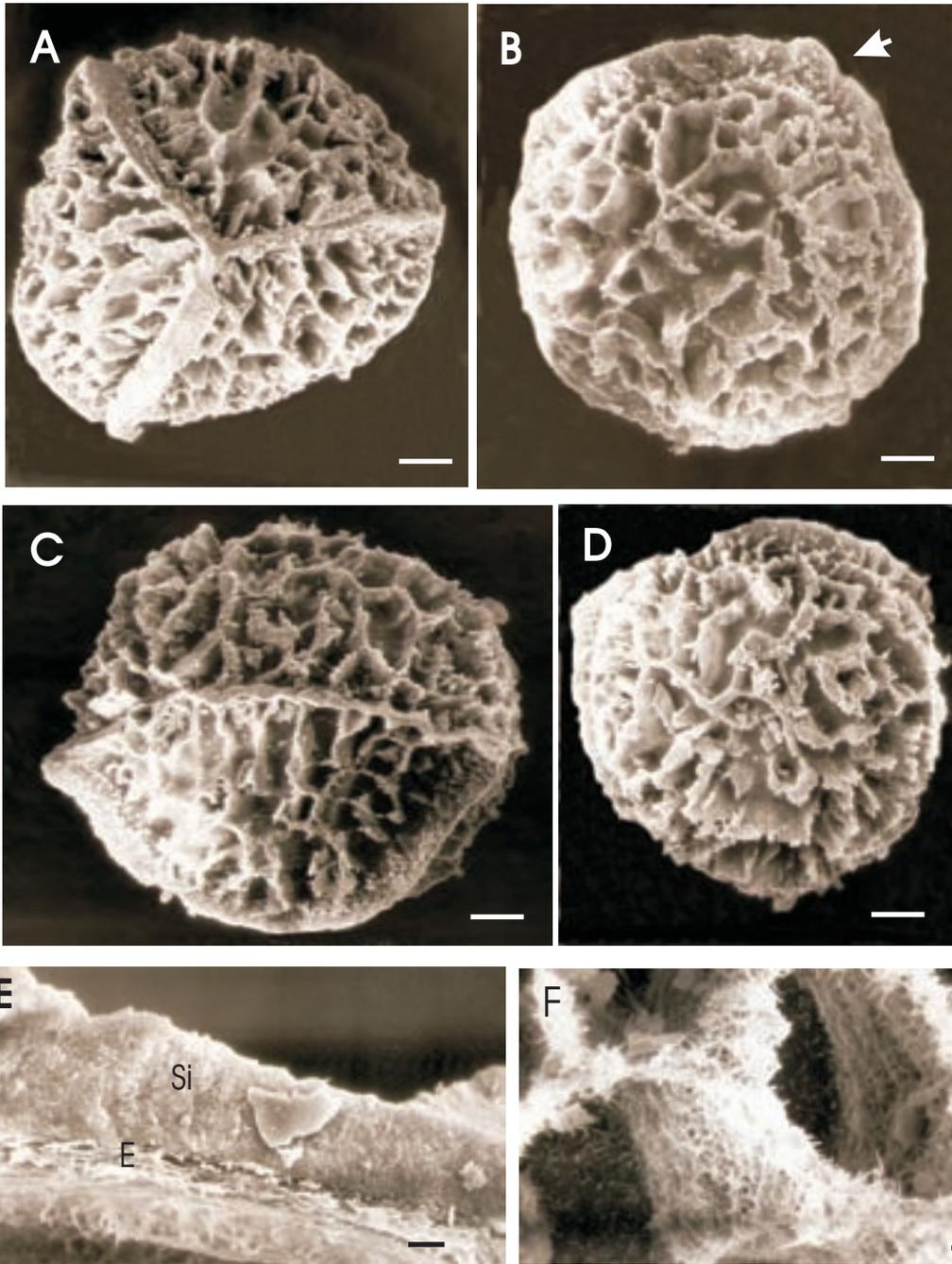


Lámina 15
Isoetes ekmanii

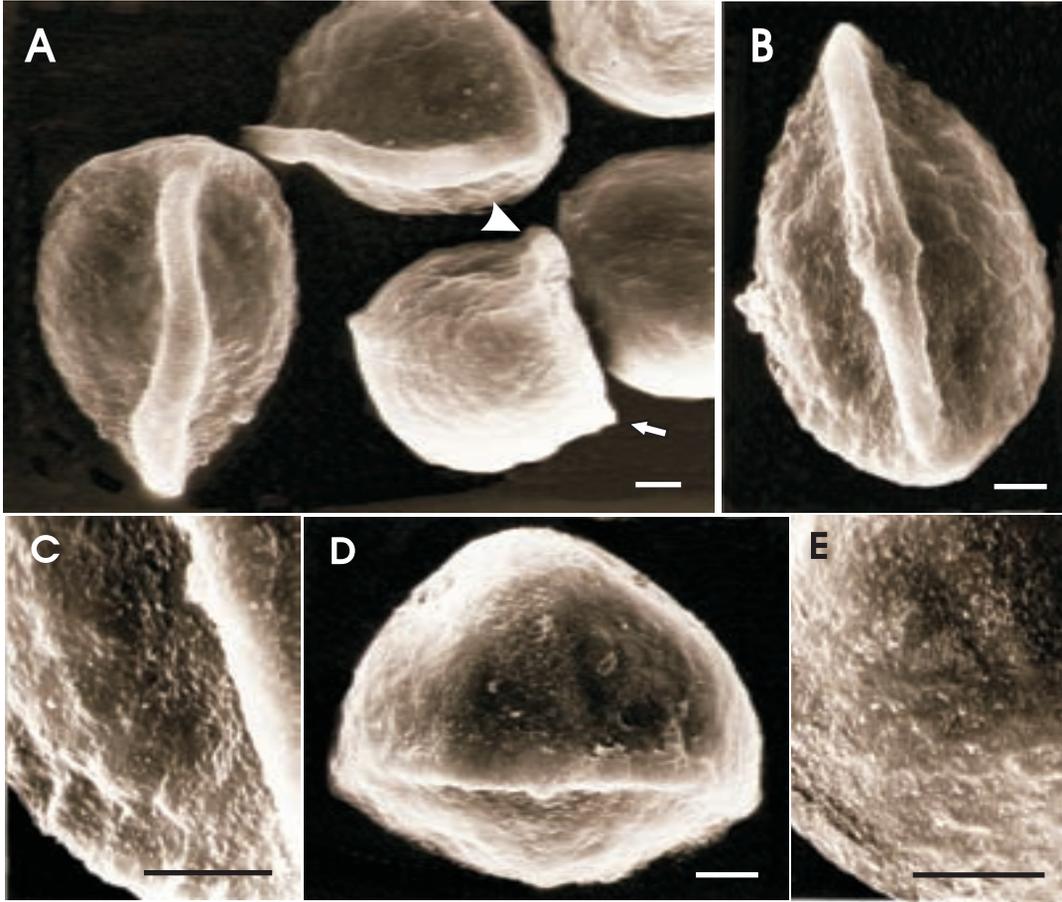


Lámina 16
Isoetes ekmanii

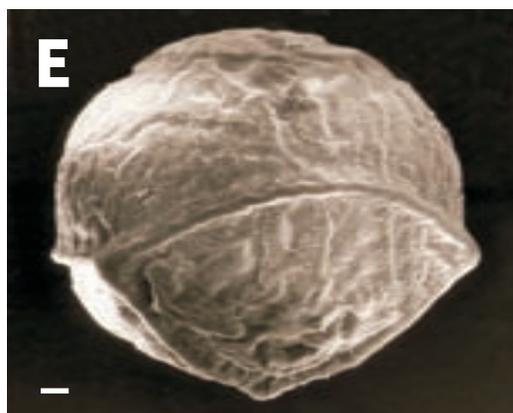
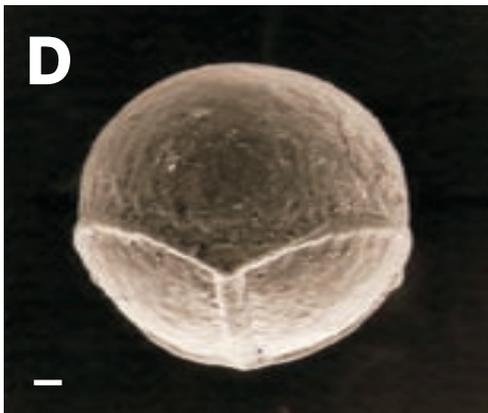
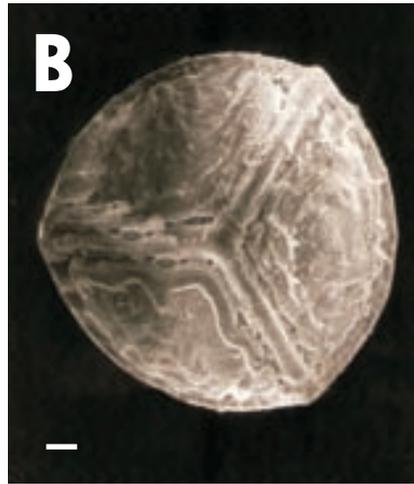
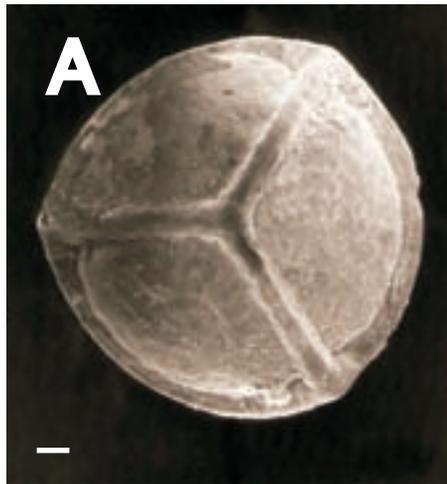


Lámina 17
Isoetes escondidensis

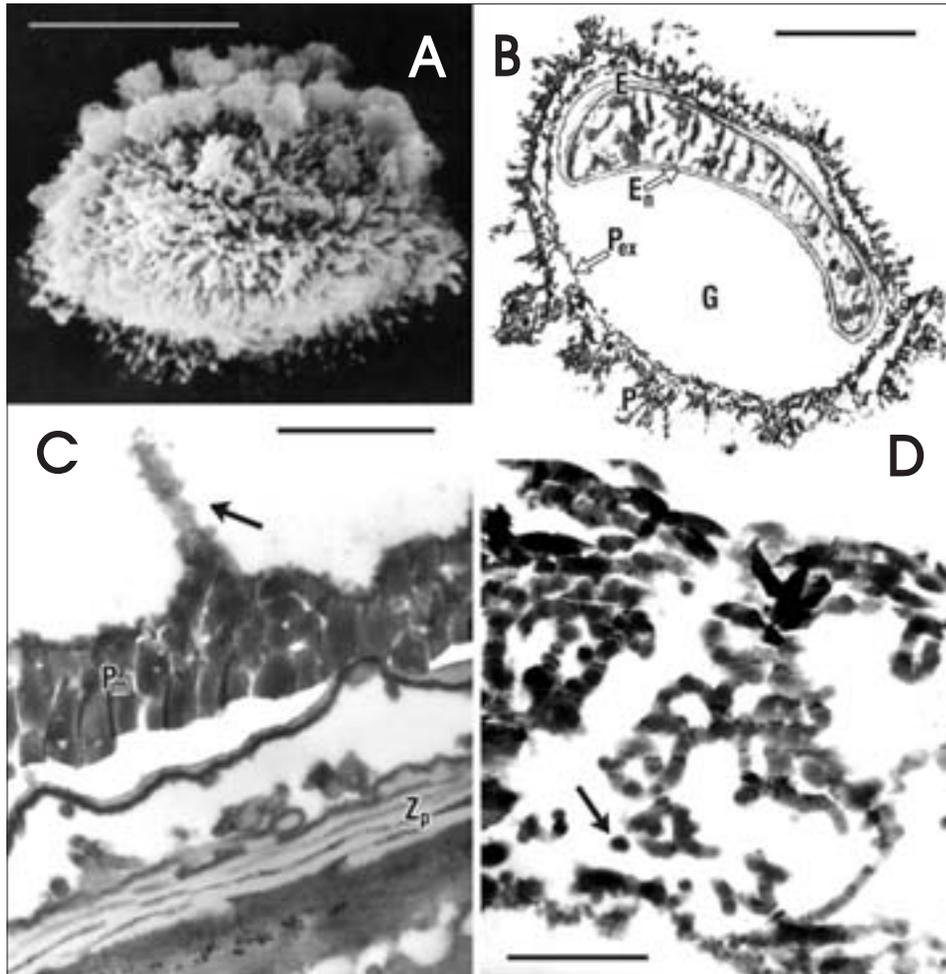


Lámina 21

Isoetes escondidensis

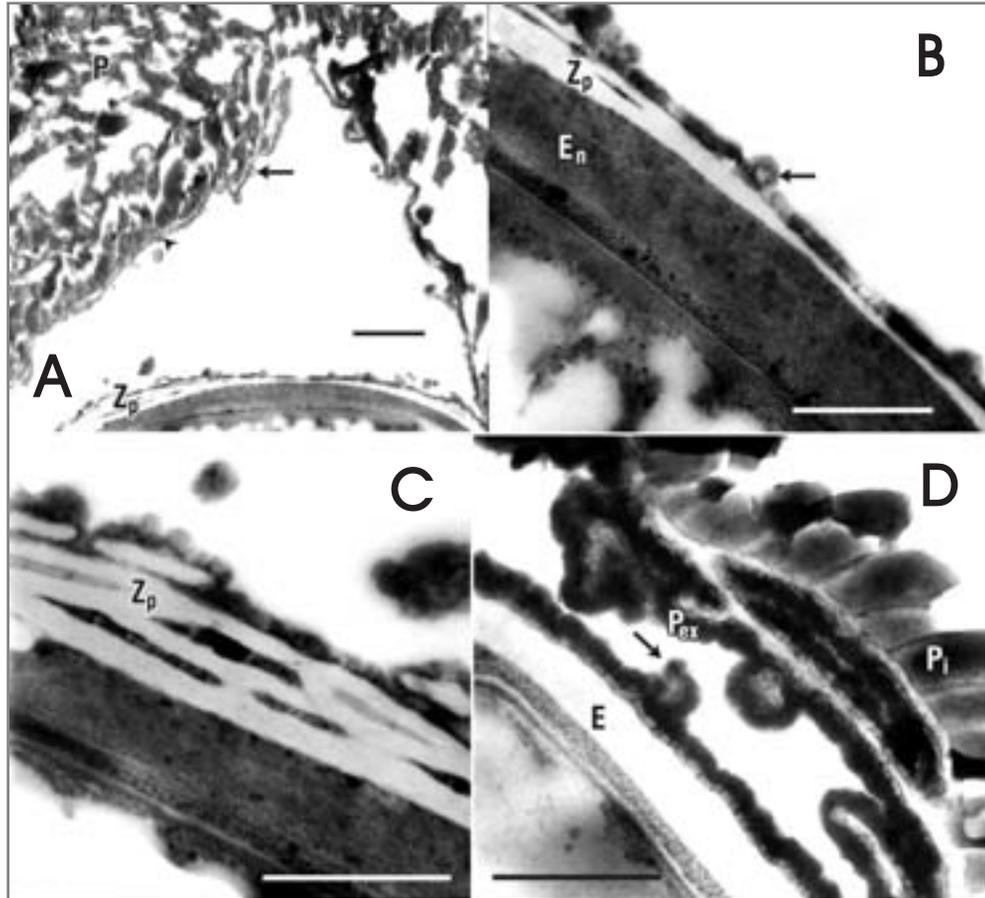


Lámina 22

Isoetes escondidensis

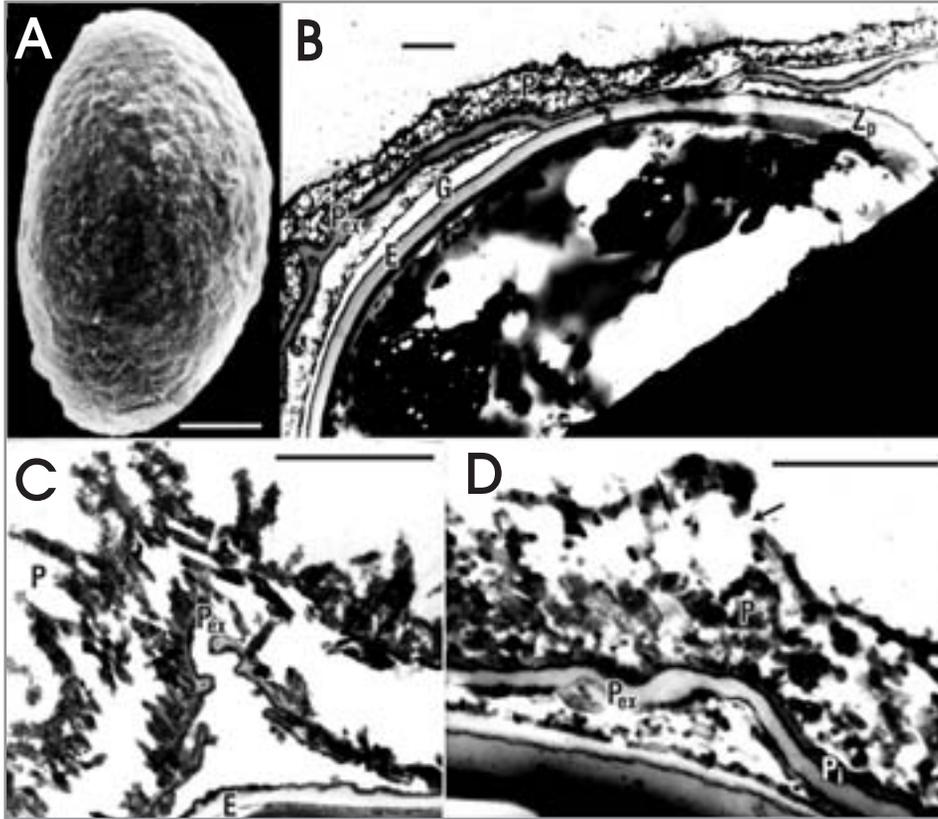


Lámina 30
Isoetes gardneriana

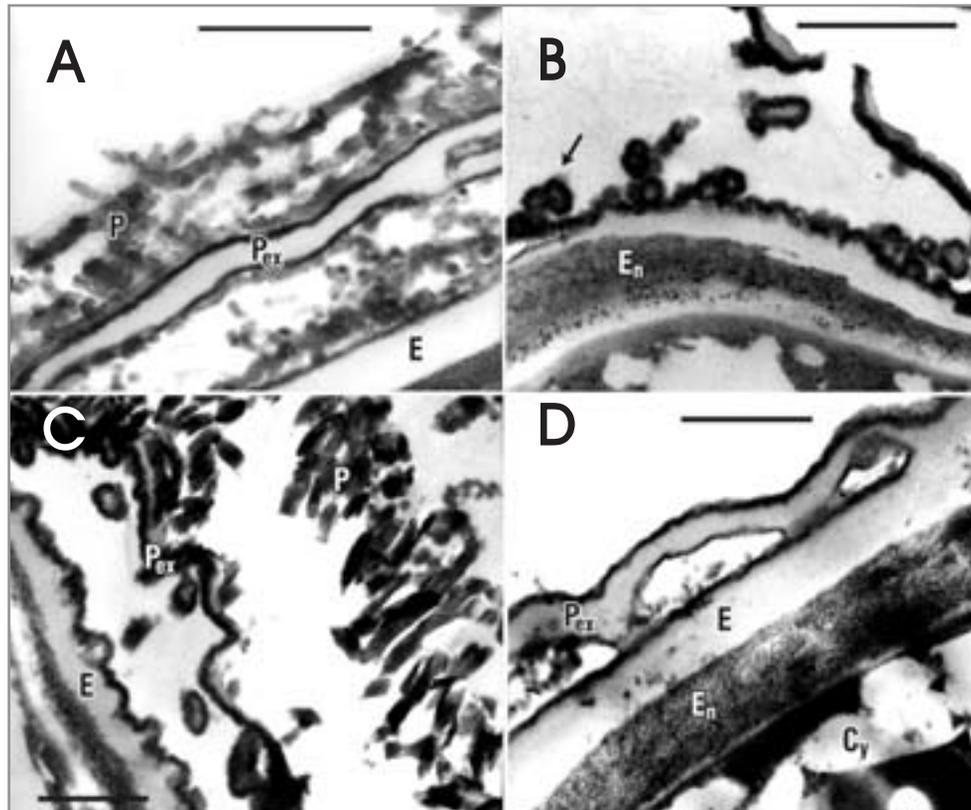


Lámina 31
Isoetes gardneriana

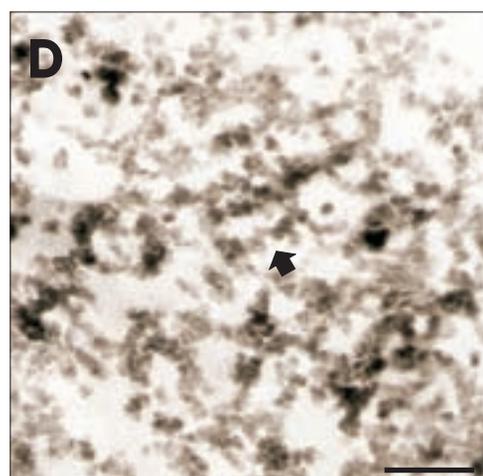
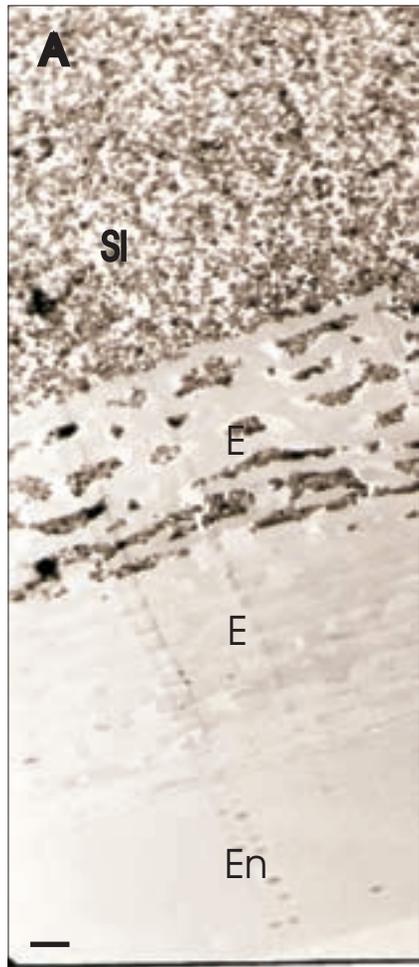


Lámina 56
Isoetes savatieri

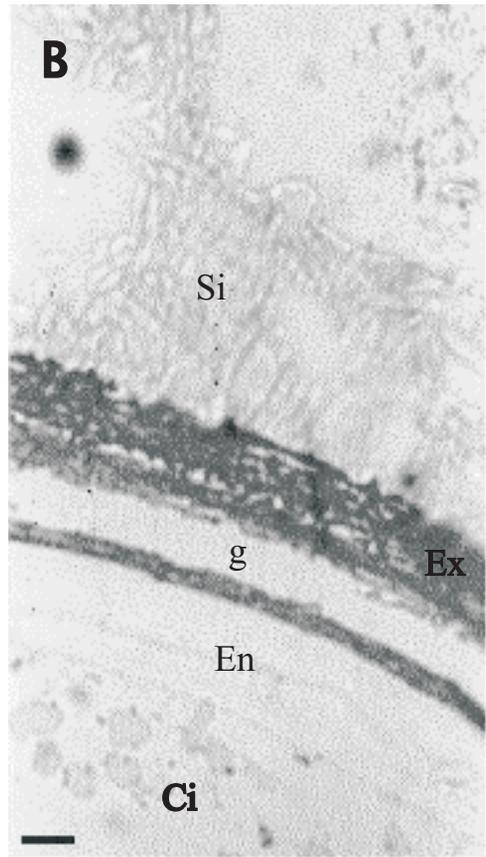
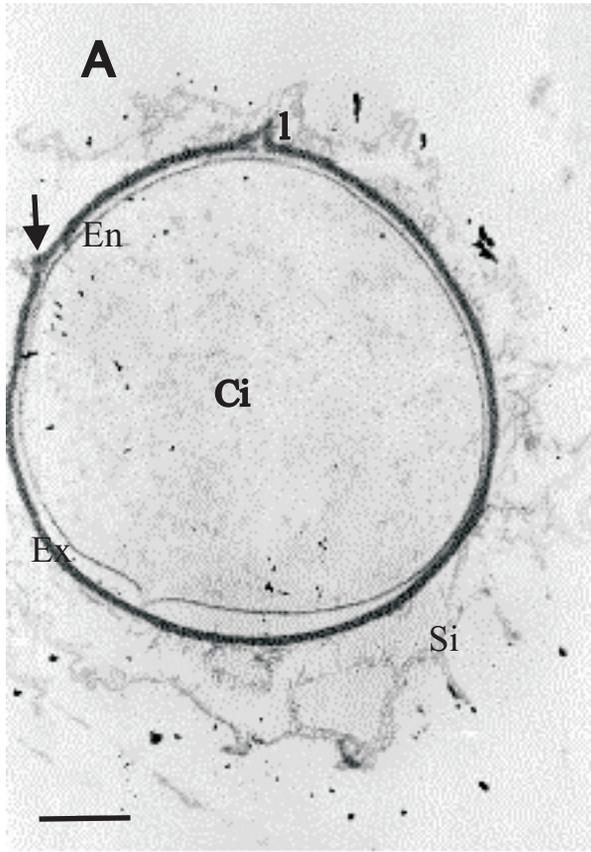


Lámina 60
Isoetes sehnemii