



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

**“Estudio anatómico del pecíolo de 15 especies de la subfamilia Polypodioideae
(Polypodiaceae) presentes en México”**

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestra en Biología

PRESENTA:

Biól. Sarahi Luis Enríquez

Director:

M. en C. Aniceto Casimiro Mendoza Ruiz

Asesores:

M. en C. Jacqueline Ceja Romero

M. en C. Felipe Ernesto Velázquez Montes

Marzo 2020

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de
Posgrados de Calidad del CONACyT.

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Sarahi Luis Enríquez

El día 12 de Marzo del año de 2020.

Comité Tutorial y Jurado

Director: M. en C. Aniceto Casimiro Mendoza Ruiz



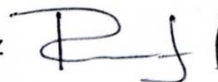
Asesor: M. en C. Jacqueline Ceja Romero



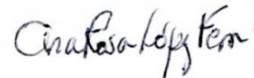
Asesor: M. en C. Felipe Ernesto Velázquez Montes



Sinodal: M. en C. Rosa María Fonseca Juárez

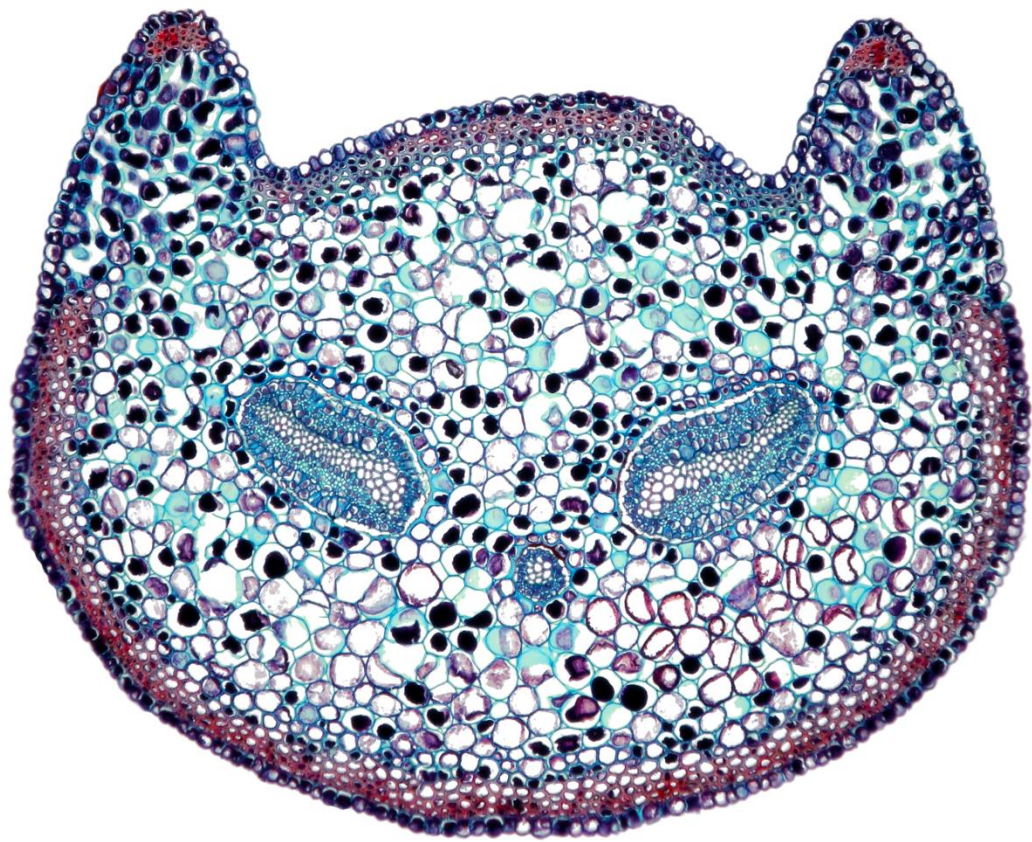


Sinodal: M. en C. Ana Rosa López Ferrari



Sinodal: Dra. Blanca Pérez García





«Nature made ferns for pure leaves to show what she could do in that line».

–Henry David Thoreau

Dedicado

*A mis padres Vidal Luis y Micaela Enríquez
por los grandes esfuerzos y sacrificios
que han hecho por nuestra familia.*

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca 636880 otorgada para la realización de este proyecto.

A los M. en C. Aniceto Mendoza y Jacqueline Ceja a quienes admiro; gracias por transmitirme desde la carrera la pasión e interés por la botánica, por la formación académica, y por su gran ayuda para la obtención del material y salidas al campo. Infinitamente gracias por el apoyo, la confianza y la paciencia que siempre me han tenido.

Al maestro Ernesto Velázquez por el tiempo otorgado para asesorías, revisiones y sugerencias durante la realización del proyecto.

A las M. en C. Ana Rosa López y Rosa María Fonseca y a la Dr. Blanca Pérez por aceptar ser parte de mi jurado y tomarse el tiempo de revisar la tesis, así también por sus sugerencias y comentarios que ayudaron a mejorarla.

A la Dra. Aurora Zlotnik por facilitarme la copia de su tesis, la cual fue de gran ayuda para el desarrollo del proyecto.

A los compañeros del laboratorio: Alejandra Castrejón, Felipe Gómez, Amparo Carpio y Araceli Moya por los consejos y ayuda que en su momento me pudieron brindar.

A Jonathan Jiménez por su amistad, compañía y apoyo.

Resumen

La familia Polypodiaceae es una de las más diversas dentro del grupo de los helechos, se divide en seis subfamilias de las cuales tres se presentan en México, Grammitidoideae, Loxogrammoideae y Polypodioideae, esta última es la mejor representada en el país, y aunque su circunscripción taxonómica ha variado recientemente, aún persisten problemas en la delimitación de sus géneros.

Los estudios anatómicos del pecíolo han mostrado su importancia en la resolución de problemas taxonómicos, por lo que el objetivo de este trabajo fue realizar el estudio anatómico descriptivo y comparativo de las regiones basal, media y apical del pecíolo de 8 géneros y 15 especies pertenecientes a la subfamilia Polypodioideae (Polypodiaceae): *Campyloneurum amphostenon*, *C. costatum*, *Microgramma lycopodioides*, *M. percussa*, *Niphidium crassifolium*, *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*, *P. ferruginea*, *Phlebodium decumanum*, *Pleopeltis astrolepis*, *P. madrensis*, *P. thyssanolepis*, *P. villagranii*, *Polypodium hartwegianum*, *P. puberulum* y *Serpocaulon dissimile*, con el propósito de identificar caracteres que puedan ser útiles para mejorar su delimitación taxonómica. Para lo anterior se elaboraron preparaciones permanentes de cortes transversales, a partir de muestras de ejemplares recolectados en diferentes localidades, las cuales fueron procesadas con la técnica de inclusión en parafina y teñidas con safranina-azul astra. Así mismo, se realizaron pruebas histoquímicas para conocer la naturaleza química de los tejidos y sus contenidos. Los cortes fueron observados, analizados y fotografiados. La información obtenida fue utilizada para elaborar las descripciones anatómicas de las

distintas regiones del pecíolo de cada una de las especies, y realizar dos análisis numéricos uno de agrupamientos y otro de componentes principales.

Todas las especies estudiadas presentaron como características comunes: una epidermis uniestratificada, un sistema de aeración, un córtex diferenciado en externo e interno y haces vasculares con distribución tipo *Polypodium*. No obstante, también se encontraron variaciones en algunos de los caracteres como: el contorno del pecíolo, el tipo de derivados epidérmicos, la presencia o no de nectarios y de alas o aeróforos, las características del córtex externo del cual se determinaron cuatro tipos, el número de haces vasculares y las características de la banda circumendodermal. Los resultados confirmaron la utilidad de la información anatómica en la delimitación y determinación de los taxa, ya que permitieron distinguir a los géneros y a la mayoría de las especies. También se discuten y comparan los resultados con lo reportado para otras especies de la subfamilia, y se incluyen dos claves de identificación, una a nivel genérico y otra a nivel específico elaboradas con base en los caracteres anatómicos del pecíolo.

Abstract

The Polypodiaceae family is one of the most diverse among the group of ferns, which is divided into six subfamilies, three of them Grammitidoideae, Loxogrammoideae and Polypodioideae occur in Mexico. The latter is the best represented in this country, and although its taxonomic circumscription has varied recently, the problems in the taxonomic delimitation of its genera are even present.

The anatomical studies of the petiole are important in the resolution of taxonomic problems, hence the objective of this work was to perform the descriptive and comparative anatomical study of the basal, middle and apical regions of the petiole of 8 genera and 15 species of the subfamily Polypodioideae (Polypodiaceae): *Campyloneurum amphostenon*, *C. costatum*, *Microgramma lycopodioides*, *M. percussa*, *Niphidium crassifolium*, *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*, *P. ferruginea*, *Phlebodium decumanum*, *Pleopeltis astrolepis*, *P. madreensis*, *P. thyssanolepis*, *P. villagranii*, *Polypodium hartwegianum*, *P. puberulum* and *Serpocaulon dissimile*, in order to recognize useful characters and to attempt to improve their taxonomic delimitation. For this purpose, permanent slides of cross-sections were made, from samples of specimens collected from different localities, processed with the paraffin inclusion technique and stained with safranin-astra blue. Histochemical tests were performed to know the chemical nature of the tissues and their contents. The cuts were observed, analyzed and photographed. With the information obtained the anatomical descriptions of the different regions of the petiole of each species were

elaborated, and two numerical analyzes were carried out, a cluster analysis and a principal component analysis.

All species analyzed share common characteristics: as unistratified epidermis, an aeration system, cortex differentiated in external and internal, and vascular bundles with *Polypodium* type distribution. However, there was also variation in some of the characters, such as: the outline of the petiole, the type of epidermal derivatives, the presence of nectaries, of wings or aerophores, the characteristics of the external cortex of which four types were determined, the number of vascular bundles, and the characteristics of the circumendodermal band.

The results confirmed the usefulness of anatomical information in the delimitation and determination of taxa, since they allowed to distinguish genera and most species. The results also are discussed and compared with what is reported for other species in the subfamily, and two Identification keys were constructed, one a generic level and another specific level based on anatomical characters of the petiole.

Índice general

Introducción.....	1
Antecedentes y justificación	3
Pregunta de investigación	8
Hipótesis.....	8
Objetivo general	8
Objetivos específicos	8
Métodos	9
Resultados	
Pruebas histoquímicas.....	21
Córtex externo	23
Contornos	24
Análisis de los datos	30
Clave para los géneros de Polypodioideae considerados en este trabajo.....	44
Clave para las especies de Polypodioideae consideradas en este trabajo	46
Descripciones anatómicas	49
Discusión.....	94
Conclusiones.....	129
Bibliografía	131
Anexos	
Anexo I.....	xiv
Anexo II.....	xxi

Índice de cuadros

Cuadro 1. Lista de especies y datos del material de respaldo para el estudio anatómico.....	10
Cuadro 2. Caracteres anatómicos considerados, en los pecíolos de helechos	16
Cuadro 3. Formas consideradas para los contornos del pecíolo	18
Cuadro 4. Tipos de córtex externo observados en las especies en estudio.....	23
Cuadro 5. Descripción de contornos en las dos caras, córtex externo, número de haces vasculares y configuración del xilema en los haces vasculares de mayor tamaño, de las especies estudiadas.....	25
Cuadro 6. Coeficientes de correlaciones de Spearman entre algunas variables para las tres regiones	31
Cuadro 7. Coeficientes de correlaciones de Spearman, entre algunas variables para las tres regiones, en las especies con córtex externo tipo 1 y 2	32
Cuadro 8. Análisis de componentes principales.....	40

Índice de figuras

Fig. 1. Plantas de las especies de helechos estudiadas, en su hábitat.....	6
Fig. 2. Plantas de las especies de helechos estudiadas, en su hábitat.....	7
Fig. 3. Esquema de las zonas y tejidos considerados para el estudio del pecíolo	17
Fig. 4. Pruebas histoquímicas en cortes transversales del pecíolo	22
Fig. 5. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de las tres regiones del pecíolo	33

Fig. 6. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de la región basal del pecíolo	36
Fig. 7. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de la región media del pecíolo	37
Fig. 8. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de la región apical del pecíolo	38
Fig. 9. Gráfica del primer y segundo componente principal	41
Fig. 10. Gráfica del primer y tercer componente principal	42
Fig. 11. Grafica tridimensional de los tres primeros componentes principales	43
Fig. 12. Cortes transversales del pecíolo de <i>Campyloneurum amphostenon</i>	51
Fig. 13. Cortes transversales del pecíolo de <i>Campyloneurum costatum</i>	54
Fig. 14. Cortes transversales del pecíolo de <i>Microgramma lycopodioides</i>	57
Fig. 15. Cortes transversales del pecíolo de <i>Microgramma percussa</i>	60
Fig. 16. Cortes transversales del pecíolo de <i>Niphidium crassifolium</i>	63
Fig. 17. Cortes transversales del pecíolo de <i>Pecluma alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>	66
Fig. 18. Cortes transversales del pecíolo de <i>Pecluma ferruginea</i>	69
Fig. 19. Cortes transversales del pecíolo de <i>Phlebodium decumanum</i>	72
Fig. 20. Cortes transversales del pecíolo de <i>Pleopeltis astrolepis</i>	75
Fig. 21. Cortes transversales del pecíolo de <i>Pleopeltis madrensis</i>	78
Fig. 22. Cortes transversales del pecíolo de <i>Pleopeltis thyssanolepis</i>	81
Fig. 23. Cortes transversales del pecíolo de <i>Pleopeltis villagranii</i>	84
Fig. 24. Cortes transversales del pecíolo de <i>Polypodium hartwegianum</i>	87
Fig. 25. Cortes transversales del pecíolo de <i>Polypodium puberulum</i>	90

Fig. 26. Cortes transversales del pecíolo de <i>Serpocaulon dissimile</i>	93
Fig. 27. Cortes longitudinales de la lámina de <i>C. amphostenon</i> a nivel del nectario	100
Fig. 28. Patrones en la fusión/división de haces vasculares a lo largo del pecíolo ..	118
Fig. 29. Filogenia sintetizada a género de la subfamilia Polypodioideae	125

Introducción

Los helechos forman parte del grupo de plantas vasculares que se reproducen por esporas; se les puede considerar parte de las traqueofitas primitivas que precedieron a las gimnospermas y a las angiospermas (Reyes y Pérez-García, 1998). A nivel mundial las pteridofitas (helechos y licofitas) están representadas por 11 916 especies, agrupadas en 337 géneros y 51 familias (Bharati *et al.*, 2013; PPG I, 2016), de las cuales, la familia Polypodiaceae J. Presl & C. Presl, es una de las más diversas, ya que, como se circunscribe actualmente, comprende 1 652 especies distribuidas en 65 géneros y seis subfamilias: Drynarioideae Crabbe, Grammitidoideae Parris & Sundue, Loxogrammoideae H. Schneid., Microsoroideae B. K. Nayar, Platycerioideae B. K. Nayar y Polypodioideae Sweet (PPG I, 2016).

Los representantes de esta familia se distribuyen en todo el mundo, principalmente en las zonas tropicales y subtropicales de Asia (Hovenkamp, 1998). La mayoría de las especies son plantas epífitas o epipétricas y unas pocas terrestres; presentan rizomas horizontales cortos a largamente-rastreros, dictiostélicos, cubiertos con escamas; pecíolos articulados cerca de su base o no articulados, con un corto filopodio; láminas monomórficas o dimórficas, en su mayoría simples a pinnatífidas o 1-pinnadas (raramente más divididas), glabras, con pelos, escamas o glándulas; las venas a menudo anastomosadas o reticuladas, a veces las aréolas con venillas incluidas, o venas libres; soros abaxiales exindusiados (raramente marginales), redondos, oblongos o alargados, elípticos, o esporangios acrosticoides, profundamente embebidos y cuando jóvenes cubiertos por escamas deciduas;

esporangios por lo general largamente pedunculados, con parafisos en la cápsula o sobre el receptáculo; esporas monoletes, hialinas a amarillentas, perina generalmente delgada, ligeramente alada o crestada; en su mayoría X= 35, 36, 37, entre otros (Smith *et al.*, 2006b).

En México la familia Polypodiaceae está representada por tres subfamilias: 1) Grammitidoideae, con 13 géneros: *Alansmia* M. Kessler, *Ascogrammitis* Sundue, *Ceradenia* L. E. Bishop, *Cochlidium* Kaulf., *Enterosora* Baker, *Galactodenia* Sundue & Labiak, *Lellingeria* A. R. Sm. & R. C. Moran, *Leucotrichum* Labiak, *Melpomene* A. R. Sm. & R. C. Moran, *Moranopteris* R. Y. Hirai & J. Prado, *Mycopteris* Sundue, *Stenogrammitis* Labiak y *Terpsichore* A. R. Sm.; 2) Loxogrammoideae con *Loxogramme* (Blume) C. Presl; y 3) Polypodioideae con 8 géneros: *Campyloneurum* C. Presl, *Microgramma* C. Presl, *Niphidium* J. Sm., *Pecluma* M. G. Price, *Phlebodium* (R. Br.) J. Sm., *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Polypodium* L. y *Serpocaulon* A. R. Sm. La mayor parte de las 129 especies de Polypodiaceae presentes en el país (70%), pertenecen a esta última subfamilia (Mickel y Smith, 2004; PPG I, 2016).

Antecedentes y justificación

Entre los caracteres utilizados tradicionalmente en la clasificación de los helechos, están los proporcionados por la anatomía del rizoma y del pecíolo, el patrón de venación de la lámina, el tipo de indumento, el tipo de esporas y su ornamentación, el tipo de esporangios, la capacidad esporangial, la posición y forma del anillo del esporangio, el número cromosómico, la morfología de gametofitos y los caracteres anteridiales y arquegoniales (Smith *et al.*, 2008).

El estudio de la estructura interna de la planta se ha empleado en el reconocimiento de géneros y especies, sobre todo cuando la identificación basada sólo en las características morfológicas externas es complicada (Metcalf y Chalk, 1950; Ogura, 1972), habiéndose generado a lo largo del tiempo numerosos trabajos sobre el tema (Gwynne-Vaughan, 1901; Chrysler, 1910; Walker, 1968; Sen y Sen, 1971; Ogura, 1972; White, 1974; Velázquez-Montes, 1983; Guantay y Hernández, 1990; Herrera-Monsiváis, 1993; Pérez-García *et al.*, 1995; White y Turner, 1995; Strehl y Miranda, 1997; Roux y Van Wyk, 2000; Hernández-Hernández, 2003; Hernández-Hernández *et al.*, 2006, 2007; Srivastava y Chandra, 2009; Hernández y Rodríguez, 2010; Hernández *et al.*, 2011; Nor-Ezzawanis, 2011; Noraini *et al.*, 2012; Ummu-Hani *et al.*, 2013; Nopun *et al.*, 2016; Resmi *et al.*, 2016a; Vasheka *et al.*, 2016; Neira *et al.*, 2017; Lagoria *et al.*, 2018). En particular, diversos autores han señalado que los caracteres anatómicos del pecíolo, como el número, forma, arreglo y configuración del xilema en los haces vasculares y la presencia de la banda circumendodermal alrededor de estos, pueden tener valor taxonómico y contribuir en

la delimitación de grupos (Keating, 1968; Troop y Mickel, 1968; Sharma, 1971; Lucansky y White, 1974; Lin y De Vol, 1977, 1978; Woodhouse y Nobel, 1982; Barrington, 1983; Khare y Shankar, 1987; Saiki *et al.*, 1988; Srivastava, 2008; Hernández-Hernández *et al.*, 2012; Martínez y Vilte, 2012; Meerabai, 2012; Zenkteler y Jêdrzejczyk, 2012; Ummu-Hani *et al.*, 2013; Klepsch *et al.*, 2016; Resmi *et al.*, 2016b; Palacios-Rios *et al.*, 2019).

La circunscripción taxonómica de la familia Polypodiaceae, subfamilia Polypodioideae ha variado recientemente, Smith *et al.* (2006a) con base en evidencia molecular y morfológica segregaron a *Serpocaulon* de *Polypodium*, Smith y Tejero-Díez (2014) redefinieron el género *Pleopeltis*, añadiendo a éste las especies de polipodios con escamas peltadas en las hojas, y Assis *et al.* (2016) con datos moleculares recircunscribieron al género *Pecluma* e incorporaron cuatro especies del grupo de *Polypodium dulce* Poir. Lo anterior muestra que aún persisten problemas en la definición de los géneros de la subfamilia y pone de manifiesto la importancia que los estudios anatómicos pueden tener en aportar información para su resolución.

Se cuenta con varios trabajos sobre la anatomía del pecíolo de algunas especies de la subfamilia Polypodioideae que crecen en México (Zlotnik, 1987, 1991; Ferrari, 2009; Tejero-Díez *et al.*, 2010; Hernández *et al.*, 2012; Hernández-Hernández *et al.*, 2012), en los que se reportan diferencias en el número, forma y fusión de los haces vasculares, sin embargo, aún hace falta complementar la información que se tiene, procesando y describiendo aquellos taxa que aún no se han estudiado, como los considerados en este trabajo: *Campyloneurum amphostenon* (Kunze ex Klotzsch) Fée, *Campyloneurum costatum* (Kunze) C. Presl,

Microgramma lycopodioides (L.) Copel., *Microgramma percussa* (Cav.) de la Sota, *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger, *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis* (A. M. Evans) A. R. Sm., *Pecluma ferruginea* (M. Martens & Galeotti) M. G. Price, *Phlebodium decumanum* (Willd.) J. Sm., *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) E. Fourn. *Pleopeltis madrensis* (J. Sm.) A. R. Sm. & Tejero, *Pleopeltis thyssanolepis* (A. Braun ex Klotzsch) E. G. Andrews & Windham, *Pleopeltis villagrani* (Copel.) A. R. Sm. & Tejero, *Polypodium hartwegianum* Hook., *Polypodium puberulum* Schldl. & Cham. y *Serpocaulon dissimile* (L.) A. R. Sm. (Figs. 1, 2), (salvo *N. crassifolium*), además es importante integrar y analizar la información ya existente, para determinar su utilidad en el reconocimiento de géneros y/o especies.



Fig. 1. Plantas de las especies de helechos estudiadas, en su hábitat. A-C. *Campyloneurum amphostenon*: A. planta completa, B. detalle de la cara abaxial de la lámina. C. detalle del peciolo. D-F. *Campyloneurum costatum*: D. planta completa, E. detalle de la cara abaxial de la lámina. F. detalle del peciolo. G. *Microgramma lycopodioides*. H. *Microgramma percussa*. I. *Niphidium crassifolium*. J. *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*. K. *Pecluma ferruginea*. ne= nectario.



Fig. 2. Plantas de las especies de helechos estudiadas, en su hábitat. A. *Phlebodium decumanum*. B. *Pleopeltis astrolepis*. C. *Pleopeltis madrensis*. D. *Pleopeltis thyssanolepis*. E. *Pleopeltis villagrani*. F-G. *Polypodium hartwegianum*: F. planta completa, G. detalle del pecíolo. H. *Polypodium puberulum*. I. *Serpocaulon dissimile*. ae= aeróforo.

Pregunta de investigación

¿Pueden los caracteres anatómicos del pecíolo de las especies a estudiar, contribuir a delimitar taxonómicamente a algunos géneros y especies de la subfamilia Polypodioideae presentes en México?

Hipótesis

Si la anatomía del pecíolo de los distintos géneros a estudiar muestra que existen diferencias entre ellos, entonces tales diferencias podrían ser de utilidad en la delimitación taxonómica de dichos taxa.

Objetivo general

Realizar el estudio anatómico descriptivo y comparativo de la región basal, media y apical del pecíolo de 15 especies de helechos de los géneros *Campyloneurum*, *Microgramma*, *Niphidium*, *Pecluma*, *Phlebodium*, *Pleopeltis*, *Polypodium* y *Serpocaulon*, pertenecientes a la subfamilia Polypodioideae, con la finalidad de identificar caracteres que puedan ser útiles en la delimitación taxonómica de los géneros y/o especies estudiadas.

Objetivos específicos

- Realizar la descripción anatómica del pecíolo de cada una de las especies a estudiar en este trabajo.
- Determinar la presencia de caracteres anatómicos del pecíolo con valor taxonómico.
- Contribuir al conocimiento anatómico de la familia Polypodiaceae.

Métodos

1. Se recopiló literatura relacionada con el tema de anatomía de helechos en general y de la familia Polypodiaceae en particular, la cual se revisó y analizó para elaborar la introducción, los antecedentes y la discusión de este proyecto.
2. Con la finalidad de conocer la morfología y obtener los datos de distribución geográfica de las 15 especies en estudio, se revisaron alrededor de 540 ejemplares, depositados en los herbarios ENCB, FCME, MEXU y UAMIZ (Thiers, 2019). Con la información obtenida, se generó una base de datos, que se complementó con la información disponible en línea de páginas electrónicas como: CONABIO (2018), SEINet (2018), TROPICOS (2018) y UNAM (2018). Los datos de distribución sirvieron para la programación de rutas al campo para la recolección del material botánico.
3. Se recolectaron ejemplares de respaldo de cada una de las especies en estudio, mismos que se herborizaron, e identificaron con las claves de Mickel y Smith (2004) y de Moran y Riba (1995); además la nomenclatura se actualizó de acuerdo con la propuesta del PPG I (2016). El material recolectado y los datos de colecta se detallan en el Cuadro 1. Posteriormente el material herborizado se procesó y se depositó en el Herbario Metropolitano “Ramón Riba y Nava Esparza” (UAMIZ), de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa.

Cuadro 1. Lista de especies y datos del material de respaldo para el estudio anatómico.

Abreviaturas: Colectores, ACC, Amparo Cerón Carpio; AMR, Aniceto Mendoza Ruiz; JCR, Jacqueline Ceja Romero; RAC, Rubén Camacho; SLE, Sarahi Luis Enríquez. Tipo de vegetación: BC, bosque de coníferas; BE, bosque de encino; BEP, bosque de encino-pino; BMM, bosque mesófilo de montaña; BP, bosque de pino; BPE, bosque de pino-encino; BTP, bosque tropical perennifolio, VS, vegetación secundaria (Tipos de Vegetación según Rzedowski, 1978). re= muestras rehidratadas.

Género	No. colecta	Localidad	Vegetación, altitud (msnm)	Hábito	# Indiv. muestr.
Especie					
<i>Campyloneurum</i>	SLE 69	5 km después de La Trinidad rumbo a Talea de Castro, Mpio. Santiago Xiacui, Oaxaca.	BPE, 2537	Epífito	2
<i>C. amphostenon</i>					
<i>C. amphostenon</i>	AMR 2502	5 km después de La Trinidad rumbo a Talea de Castro, Mpio. Santiago Xiacui, Oaxaca.	BPE, 2537	Epífito	2
<i>C. costatum</i>	SLE 82	Las Nubes, Mpio. Maravilla Tenejapa, Chiapas.	BTP, 265	Epífito	4
<i>Microgramma</i>	SLE 57	7 km después de Península Moreno rumbo a Coxcoapan, Mpio. Catemaco, Veracruz.	Restos de BTP, 325	Epífito	2
<i>M. lycopodioides</i>					
<i>M. lycopodioides</i>	AMR 2474	7 km después de Península Moreno rumbo a Coxcoapan, Mpio. Catemaco, Veracruz.	Restos de BTP, 325	Epífito	2
<i>M. percussa</i>	AMR 170	6.9 km delante de San Fernando, rumbo a Chicoasén, Mpio. Chicoasén, Chiapas.	VS con encinos, 1010	Epífito	2 (re)
<i>M. percussa</i>	SLE 83	Las Nubes, Mpio. Maravilla Tenejapa, Chiapas.	BTP, 265	Epífito	1
<i>M. percussa</i>	SLE 87	Alrededores de Plan de Ayutla, a 2.4 km de Francisco I. Madero, Mpio. La Trinitaria, Chiapas.	VS, 1400	Epífito	1
<i>Niphidium</i>	SLE 44	Entre Nuevo Necaxa y Xicotepec, Mpio. Juan Galindo, Puebla.	BMM, 1245	Epífito	1
<i>N. crassifolium</i>					
<i>N. crassifolium</i>	SLE 60	1.7 km antes de puerto Antonio, carretera Tuxtepec-Ixtlán, Mpio. Santiago Comaltepec, Oaxaca.	BMM, 1136	Epífito	3
<i>Pecluma</i>	SLE 18	Río Malila, Mpio. Molango de Escamilla, Hidalgo.	BMM, 1507	Epífito	2
<i>P. alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>					
<i>P. alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>	SLE 19	Río Malila, Mpio. Molango de Escamilla, Hidalgo.	BMM, 1507	Epífito	1
<i>P. alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>	JCR 2331	Alrededores de Apulco, Mpio. Zacapoaxtla, Puebla.	Restos de BMM, 1400	Epífito	1 (re)

<i>P. ferruginea</i>	AMR 2507	El Plan, Mpio. Tlayacapan, Morelos.	BE con leguminosas , 1710	Rupícola	2
<i>P. ferruginea</i>	SLE 77	En el camino al cerro El Tepozteco, Mpio. Tepoztlán, Morelos.	BPE, 1700	Epífito	1
<i>P. ferruginea</i>	SLE 80	Alrededores del camino a la zona arqueológica El Tepozteco, Mpio. Tepoztlán, Morelos.	BPE, 1700	Epífito	1
<i>Phlebodium</i>	SLE 48	42.1 km después de La Tinaja a Cosamaloapan, Mpio. Cotaxtla, Veracruz.	Potrero, 15	Epífito	2
<i>P. decumanum</i>	SLE 49	18 km después de la desviación Isla-Santiago Tuxtla, Mpio. Tesechoacán, Veracruz.	Potrero, 1	Epífito	2
<i>Pleopeltis</i>	ACC s/n	Estación de Biología los Tuxtlas, Mpio. San Andrés Tuxtla, Veracruz.	Bosque derivado de BTP, 147	Epífito	1
<i>P. astrolepis</i>	SLE 50	2 km después de Coyame rumbo a Península Moreno, Mpio. Catemaco, Veracruz.	VS, 385	Epífito	1
<i>P. astrolepis</i>	SLE 56	7 km después de Península Moreno rumbo a Coxcoapan, Mpio. Catemaco, Veracruz.	Restos de BTP, 325	Epífito	1
<i>P. astrolepis</i>	SLE 72	Estación de Biología los Tuxtlas, Mpio. San Andrés Tuxtla, Veracruz.	BTP, 163	Epífito	1
<i>P. madrensis</i>	AMR 2361	Ca. 1 km después de Benito Juárez rumbo a Cuajimoloyas, Mpio. Capulálpam de Méndez, Oaxaca.	BC, 3012	Epífito	1
<i>P. madrensis</i>	RAC 9	Los Capulines, Mpio. Chilchotla, Puebla.	BPE, 2916		1
<i>P. madrensis</i>	SLE 13	San Antonio Tecómitl, a 100 m del CEAT, Mpio. Milpa Alta, CDMX.	BP, 2340	Epífito	1
<i>P. madrensis</i>	SLE 14	Entre la desviación de la Cruz de Cadena a El Contadero, Mpio. Mineral del Chico, Hidalgo.	BE con Abies, 2678	Epífito	1
<i>P. thyssanolepis</i>	AMR 2353	Centro recreativo Los Molinos, Mpio. Capulálpam de Méndez, Oaxaca.	BMM, 2004	Epífito	1
<i>P. thyssanolepis</i>	AMR 2405	Parador Santa Martha, Ejido El Madroño, Mpio. Landa de Matamoros, Querétaro.	BEP, 1635	Rupícola	1
<i>P. thyssanolepis</i>	SLE 11	San Antonio Tecómitl, a 1.5 km después de la segunda caseta hacia la Troje, Mpio. Milpa Alta,	Vegetación derivada de BP, 2340	Rupícola	2

		CDMX.			
<i>P. villagranii</i>	AMR 2202	Mirador de Ahila, Mpio. Pahuatlán, Puebla.	BPE, 1866	Epífito	1 (re)
<i>P. villagranii</i>	SLE 20	Río Malila, Mpio. Molango de Escamilla, Hidalgo.	BMM, 1507	Epífito	1
<i>P. villagranii</i>	SLE 32	2.6 km antes de llegar a San Bartolo Tutotepec, Mpio. San Bartolo Tutotepec, Hidalgo.	BMM, 855	Epífito	1
<i>P. villagranii</i>	SLE 46	Entre Nuevo Necaxa y Xicotepec, Mpio. Juan Galindo Puebla.	BMM, 1245	Epífito	1
<i>Polypodium</i>	SLE 57	1.6 km antes de El Mirador, sobre la carretera Tuxtepec-Ixtlán, Mpio. Santiago Comaltepec, Oaxaca.	BPE, 2843	Rupícola	3
<i>P. hartwegianum</i>					
<i>P. hartwegianum</i>	AMR 2501	1.6 km antes de El Mirador, sobre la carretera Tuxtepec-Ixtlán, Mpio. Santiago Comaltepec, Oaxaca.	BPE, 2843	Rupícola	1
<i>P. puberulum</i>	RAC 18	Ayahualulco, Mpio. Ayahualulco, Veracruz.	BPE, 2500		4
<i>Serpocaulon</i>	SLE 88	Alrededores de Plan de Ayutla, a 2.4 km de Francisco I. Madero, Mpio. La Trinitaria, Chiapas.	VS, 1400	Epífito	2
<i>S. dissimile</i>					

4. En el campo, se cortaron fragmentos de 0.5 cm de longitud, de la región basal, media y apical del pecíolo de hojas maduras y en buen estado, los cuales se fijaron durante 48 horas en FAA (formaldehído 37-40%, ácido acético glacial, alcohol 95% y agua, en proporción 5:5:45:45). Para cada especie se obtuvieron 4 repeticiones (excepto para *Serpocaulon dissimile*, debido a que las localidades en las que se reportaba estaban alteradas y no fue posible recolectar más ejemplares), cada una con las tres regiones del pecíolo consideradas; en el Cuadro 1 se indican los individuos de los cuales se tomaron las muestras.
5. En el laboratorio, las muestras fijadas se lavaron con agua corriente para retirar el fijador y se almacenaron en GAA (glicerol, alcohol y agua, en una proporción 1:2:2) hasta su procesamiento.

6. Para tres de las especies (Cuadro 1) se obtuvieron pecíolos de ejemplares herborizados, los cuales se rehidrataron con la técnica de lactofenol (Peña y Saralegui, 1982). Una vez rehidratados, se cortaron los fragmentos de las tres regiones, se fijaron en FAA y se procesaron de igual manera que el resto de las muestras.
7. Para la obtención de laminillas, los fragmentos almacenados en GAA se procesaron siguiendo las técnicas histológicas de Johansen (1940), Kraus y Arduin (1997), Ruzin (1999) y Sass (1958), las cuales se describen a continuación.
 - Deshidratación: las muestras se deshidrataron en una serie de cambios de alcohol ter-butílico (TBA) en concentraciones progresivas: 30%, 50%, 70%, 85%, 95% hasta 100%; cada cambio se realizó transcurridas al menos cuatro horas.
 - Infiltración: los frascos con las muestras se colocaron en una incubadora a 60°C y se les fue agregando paulatinamente una mezcla de Parafina-Paraplast (1:1) cada dos horas, hasta duplicar el volumen inicial. Después se destaparon los frascos para que se evaporara el TBA y se dejaron en la incubadora al menos dos días.
 - Inclusión: cada muestra se orientó verticalmente en un molde con parafina fundida y sobre este se colocó un casete de inclusión, se dejaron solidificar, se refrigeraron y desmoldaron.

- Cortes: los casetes con las muestras se colocaron en un micrótopo de rotación marca Leica AR25 para obtener listones de cortes transversales de 12-20 μm de grosor.
 - Adhesión de los cortes: los listones obtenidos se adhirieron a los portaobjetos, con una fina película de adhesivo de Haupt (Ruzin, 1999). Para permitir que los listones se extendieran, se agregaron unas gotas de formalina al 3%, se colocaron las muestras sobre una parrilla de calentamiento digital a 55 °C durante algunos minutos, posteriormente se decantó la formalina, y se pasaron a una canastilla de acero inoxidable que se colocó en la incubadora a 58 °C, por aproximadamente dos días, para eliminar el excedente de parafina.
 - Desparafinación de los cortes: se realizaron cambios de CitriSolv puro y CitriSolv-alcohol (1:1) durante 30 y 20 minutos respectivamente.
 - Rehidratación de los cortes: para iniciar con la técnica de tinción, las muestras se pasaron a través de cambios en concentraciones graduales de alcohol etílico de 100%, 95%, 70% hasta 50%, cada 20 minutos.
 - Tinción: los cortes se tiñeron siguiendo la técnica de Safranina-azul de Astra (Kraus y Arduin, 1997).
 - Montaje: los cortes se montaron con Entellant.
 - Limpieza y etiquetado: se retiró el exceso de Entellant de las preparaciones, se limpiaron con alcohol al 70%, y se etiquetaron con su información respectiva: nombre de la especie, familia, región del pecíolo, tinción y número de colecta.
8. Adicionalmente se realizaron pruebas histoquímicas para conocer la naturaleza química de los tejidos y sus contenidos, utilizando los siguientes reactivos:

- Floroglucina - ácido clorhídrico: tiñe la lignina en rojo.
 - Lugol: tiñe los almidones en color azul oscuro.
 - Yodo en cloruro de zinc: tiñe celulosa en azul; lignina, suberina y cutina de amarillo o anaranjado.
 - Cloruro férrico al 10 %: tiñe taninos dependiendo de su naturaleza, en color azul verdoso los taninos hidrolizables (Curtis, 1986) y en rojo oscuro o marrón rojizo los flobafenos (taninos condensados) (Johansen, 1940).
 - Solución de Fehling: para determinación de azúcares reductores en nectarios, una coloración rojo brillante es positivo a la presencia de estos (Díaz-Castelazo *et al.*, 2005).
9. Las preparaciones fueron observadas, analizadas, medidas y fotografiadas en un microscopio Olympus BX41 y una cámara Olympus C5060.
10. A partir de la observación de las laminillas, complementada con información bibliográfica, se obtuvo una lista con 19 caracteres cualitativos con sus respectivos estados de carácter y 9 cuantitativos (Cuadro 2), los cuales fueron evaluados en las regiones consideradas (basal, media y apical) de cada especie, en el caso de los caracteres cuantitativos se registró el promedio de 5 mediciones. Con los datos obtenidos se creó una matriz básica de datos (Anexo I), la cual se empleó en los análisis estadísticos.

Cuadro 2. Caracteres anatómicos considerados, en los pecíolos de helechos.

Caracteres cualitativos	Estados de carácter
1. Surco dorsal	0= ausente; 1= presente
2. Alas del pecíolo	0= ausentes; 1= presentes
3. Aeróforos	0= ausentes; 1= presentes
4. Nectarios	0= ausentes; 1= presentes
5. Forma de las células epidérmicas	1= cuadradas; 2= isodiamétricas; 3= isodiamétricas y cuadradas
6. Células de la epidermis esclerosadas	1= no; 2= si
7. Derivados epidérmicos	0= ausentes; 1= pelos; 2= escamas; 3= pelos y escamas
8. Tipo de córtex externo (Cuadro 4)	1= tipo 1; 2= tipo 2; 3= tipo 3; 4= tipo 4
9. Contenido celular en córtex interno	0= sin contenido; 1= taninos; 2= almidones; 3= ambos
10. Banda circumendodermal (BC)	0= ausente; 1= presente
11. Continuidad de la BC	0= sin BC; 1= continua; 2= discontinua
12. Depósitos de taninos en la BC	0= ausentes; 1= presentes
13. Ubicación de las paredes engrosadas de la BC	0= sin engrosamientos; 1= periclinales internas (casquete); 2= periclinales internas y anticlinales (forma de U)
14. Proporción de engrosamiento de la pared de la BC con respecto al lumen celular	0= sin engrosamiento; 1= $\frac{1}{4}$ del lumen; 2= $\frac{1}{4}$; 3= $\frac{1}{2}$; 4= $\frac{3}{4}$; 5= total del lumen; 6= más de una capa de células con las paredes engrosadas
15. Forma de los haces vasculares de mayor tamaño	1= circular; 2= oblata; 3= ocho; 4= obovado comprimido; 5= triangular; 6= osiforme
16. Fusión de los haces vasculares de mayor tamaño	1= sin fusionar; 2= parcialmente fusionados; 3= totalmente fusionados
17. Estratos del periciclo (el número máximo de estratos que se indican se presentan hacia las regiones cóncavas del xilema de los haces vasculares mayores)	1= 1; 2= 1-2; 3= 1-3; 4= 1-4
18. Configuración del xilema de los haces vasculares de mayor tamaño.	1= lineal; 2= arqueado; 3= forma de X; 4= mariposa; 5= forma de V; 6= forma de T; 7= hongo
19. Configuración del xilema de los haces vasculares de menor tamaño.	0= sin haces menores; 1= lenticular; 2= lineal
Caracteres cuantitativos	
20. Diámetro del pecíolo en eje lateral (mm).	

21. Diámetro del pecíolo en eje dorsiventral (mm).
22. Grosor del córtex interno en eje lateral (mm).
23. Grosor del córtex interno en eje dorsiventral (mm).
24. Grosor del córtex externo (mm). Tomado como el promedio de la zona adaxial, abaxial y lateral (Mahley <i>et al.</i> , 2018).
25. Largo de las alas del pecíolo (mm).
26. Grosor de la epidermis (µm)
27. Grosor de la cutícula (µm)
28. Número de haces vasculares

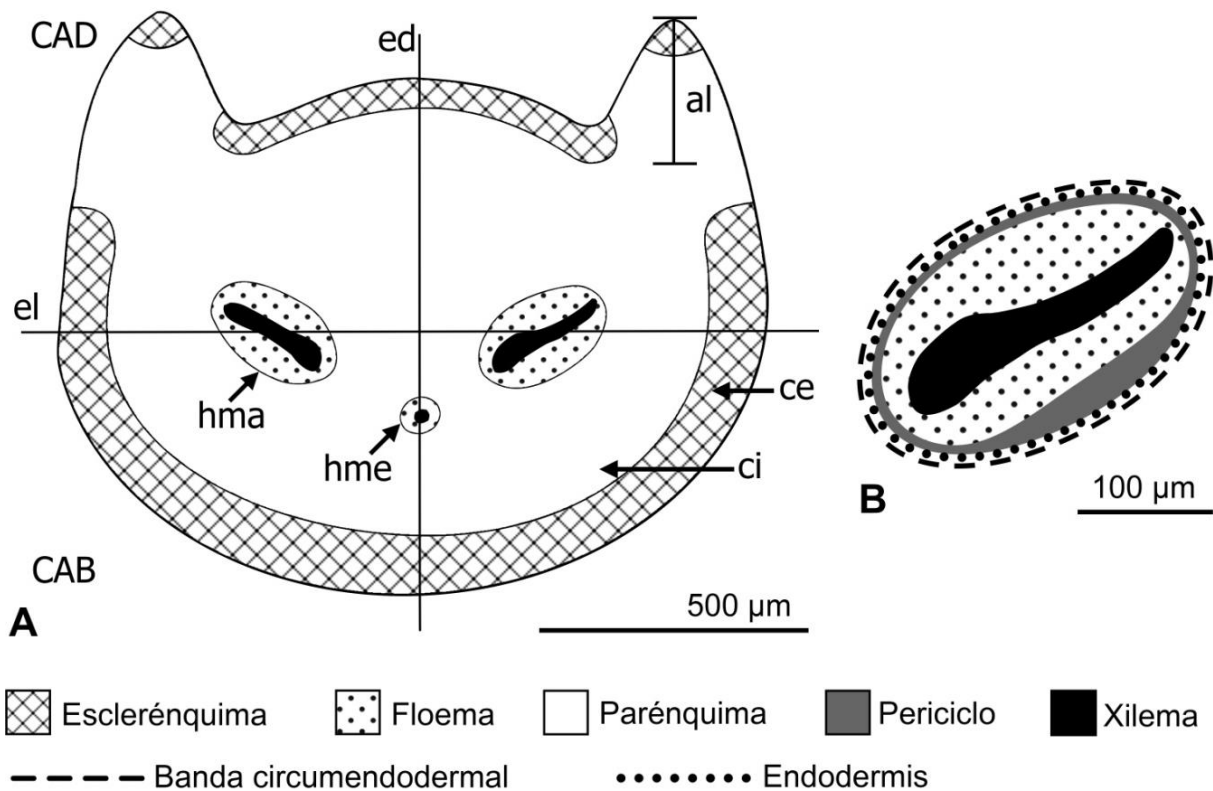



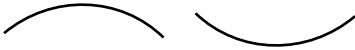

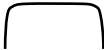


Fig. 3. Esquema de las zonas y tejidos considerados para el estudio del pecíolo. A. sección transversal de la región apical del pecíolo de *Pleopeltis thyssanolepis*. B. detalle del haz vascular. CAD= cara adaxial o dorsal; CAB= cara abaxial o ventral; el= eje lateral; ed= eje dorsiventral; al= largo del ala; ce= córtex externo; ci= córtex interno; hma= haz vascular mayor; hme= haz vascular menor.

11. Se realizaron ilustraciones de las zonas y tejidos considerados del pecíolo (Fig. 3), así como del contorno de la región basal, media y apical de esta estructura para cada especie (Cuadro 5).

Para describir los contornos, se siguió la propuesta de Ummu-Hani *et al.* (2013); determinando de manera independiente la forma en la cara adaxial y la abaxial, de acuerdo al Cuadro 3, y delimitando ambas superficies a partir de la presencia de alas o aeróforos.

Cuadro 3. Formas consideradas para los contornos del pecíolo.

Semicircular	
$\frac{3}{4}$ de círculo	
Arco convexo	
Ampliamente convexo	
Estrechamente convexo	
$\frac{1}{2}$ de cuadrado	

12. Con la información obtenida en los puntos anteriores, se realizaron los siguientes análisis estadísticos con el software NCSS 12.

- Estadística descriptiva

Para los caracteres cuantitativos se obtuvieron los estadísticos de resumen (media, desviación estándar, mínimo y máximo) (Anexo II), información que fue empleada en las descripciones.

- Análisis de correlación

Con el fin de determinar si existía asociación entre los caracteres observados, se realizaron análisis de correlación. Primero se evaluó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro Wilks con un nivel de confianza de 95%, posteriormente, debido a que los datos no cumplieron con el supuesto de normalidad, se realizaron correlaciones de Spearman (prueba no paramétrica).

- Análisis numéricos

Se realizaron un análisis de agrupamientos y un análisis de componentes principales, el primero para conocer cómo se agrupan los individuos con base en la semejanza de los caracteres que presentan y el segundo para determinar cuáles de estos caracteres son los más importantes en su diferenciación (Crisci y López-Armengol, 1983), para ello se empleó la matriz básica de datos (Anexo I), la cual se estandarizó con la finalidad de igualar la contribución de los caracteres cualitativos y cuantitativos, se excluyó el carácter No. 15 de la región basal ya que es invariable entre los individuos, y los caracteres del diámetro del pecíolo y el grosor del córtex interno se presentaron como una proporción (eje lateral/eje dorsiventral), esto para evitar que estén sobre-expresados ya que éstas variables resultaron correlacionadas. Se consideraron los individuos muestreados como OTUs.

Para el análisis de agrupamientos se empleó el método de distancia euclidiana como índice de similitud y la técnica de ligamiento de las medias aritméticas no ponderadas (UPGMA, por sus siglas en inglés), y se obtuvo el coeficiente de correlación cofenética. Para el método de ordenación se realizó un análisis de

componentes principales obteniendo así los eigen-valores y los eigen-vectores, los primeros proporcionan un porcentaje de la variación total de las OTUs que cada componente aporta, y los segundos son el aporte de cada carácter a un componente.

13. Con la información obtenida, se elaboraron dos claves de identificación, una a nivel genérico y otra a nivel específico, basadas en los caracteres anatómicos del pecíolo, y se realizaron las descripciones anatómicas de las distintas regiones del pecíolo de cada especie, ilustrándolas con láminas que se realizaron con el software Adobe Photoshop CS6 Versión: 13.0.1.

Resultados

Pruebas histoquímicas

La aplicación de las pruebas histoquímicas permitió reconocer los contenidos citoplasmáticos y la composición química de las paredes celulares de los diferentes tejidos que se presentan en el pecíolo. Con la prueba de floroglucinol acidificado, se determinó la presencia de lignina en el córtex externo y en la epidermis de algunas especies (Fig. 4A), en los ápices de las alas de las especies de *Pleopeltis* con excepción de *P. villagranii* (Fig. 4B), y en el xilema en los haces vasculares (Fig. 4C). El lugol evidenció granos de almidón en el córtex interno de todas las especies (Fig. 4D) a excepción de *Polypodium puberulum*. Con la prueba de yodo en cloruro de zinc también se evidenció la lignina, la cutina y la celulosa en la epidermis de algunas especies (Fig. 4E), de igual manera con esta prueba se determinó la constitución celulósica de los engrosamientos de las paredes periclinales internas, que también llegan a ocurrir en las anticlinales, de la banda circumendodermal (BC), que es la capa de células que rodea los haces vasculares en la mayoría de las especies (Hernández-Hernández *et al.*, 2012) (Fig. 4F). La prueba de cloruro férrico dio positivo para taninos impregnados en las paredes engrosadas de la BC (Fig. 4G) y en las paredes de las células del córtex externo tipo 3 (Fig. 4J) y tipo 4 (Fig. 4K), también se observaron taninos en el interior de las células del córtex externo tipo 1 (Fig. 4I) y en el córtex interno de *Niphidium crassifolium* (Fig. 4H). La prueba de Fehling reveló la presencia de azúcares en los nectarios encontrados en el pecíolo de *Campyloneurum amphostenon* (Fig. 4L).

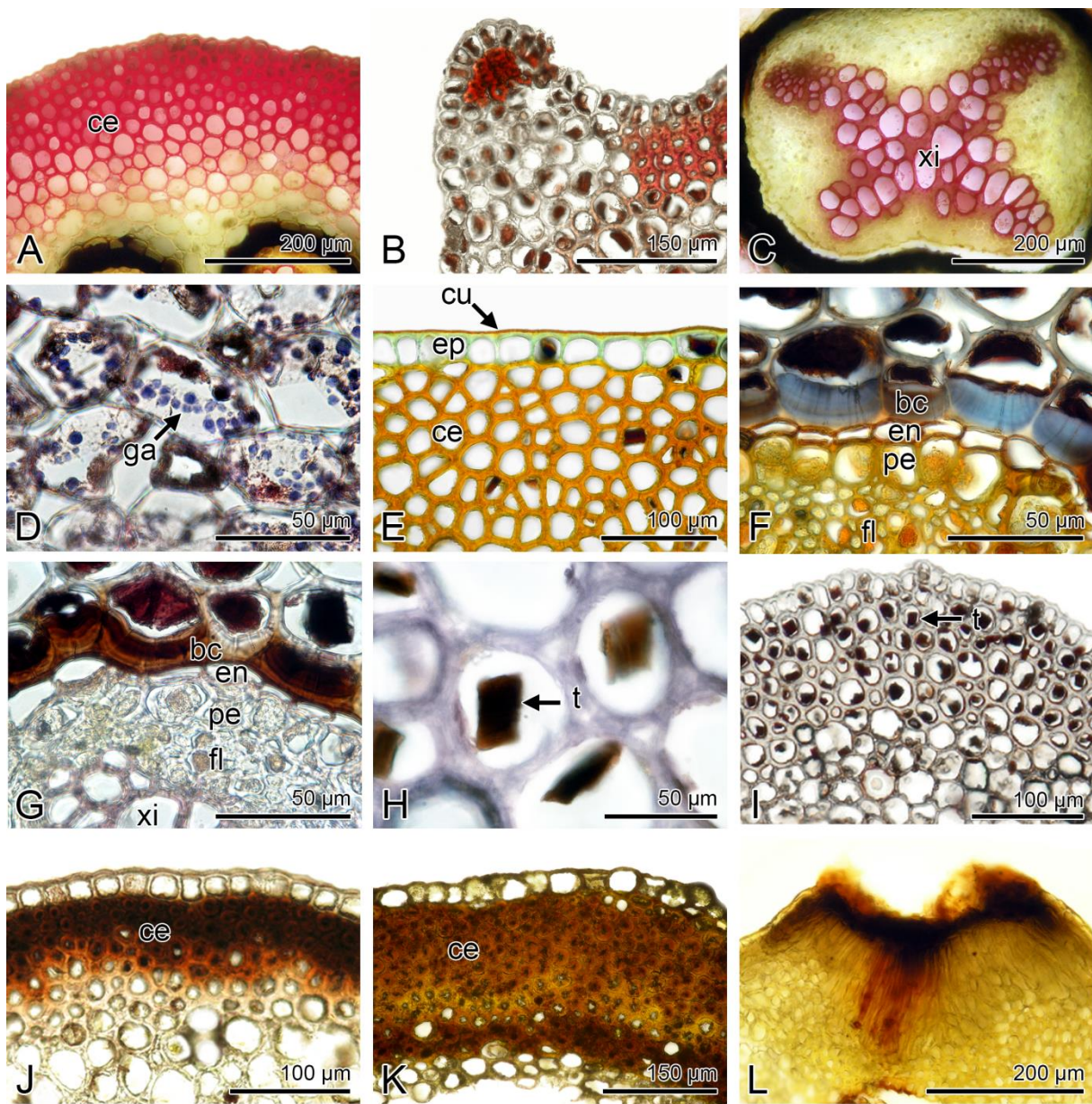


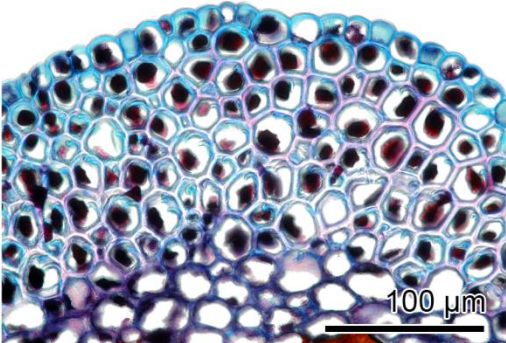
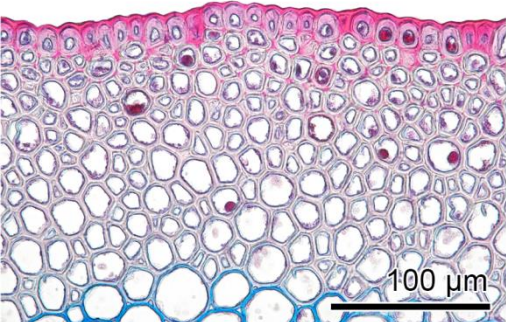
Fig. 4. Pruebas histoquímicas en cortes transversales del pecíolo. A-C. prueba de floroglucina-ácido clorhídrico, en rojo lignina. D. prueba de lugol, granos de almidón en azul. E-F. prueba de yodo en cloruro de zinc, evidenciando celulosa en azul, y cutina y lignina en anaranjado. G-K. prueba de cloruro férrico, en café taninos y depósitos de taninos. L. prueba de Fehling, mostrando en rojo reacción positiva a azúcares. A y C. *Serpocaulon dissimile*: A. epidermis y córtex externo, C. haz vascular. B, F y G. *Pleopeltis thyssanolepis*: B. ala, F y G. detalle del haz vascular. D. *Pecluma ferruginea*, córtex interno. E y H. *Niphidium crassifolium*: E. epidermis y córtex externo, H. córtex interno. I. *Microgramma lycopodioides*, córtex externo. J. *Pleopeltis astrolepis*, córtex externo. K. *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*, córtex externo. L. *Campyloneurum amphostenon*, nectario. bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; cu= cutícula; en= endodermis; ep= epidermis; fl= floema; ga= granos de almidón; pe= periciclo; t= taninos; xi= xilema.

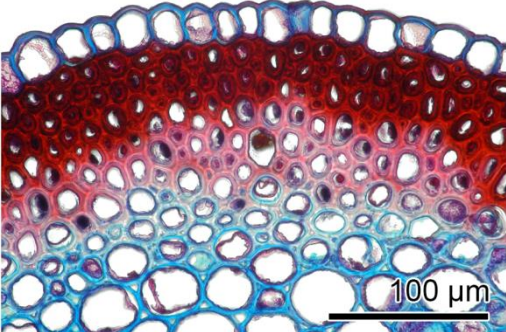
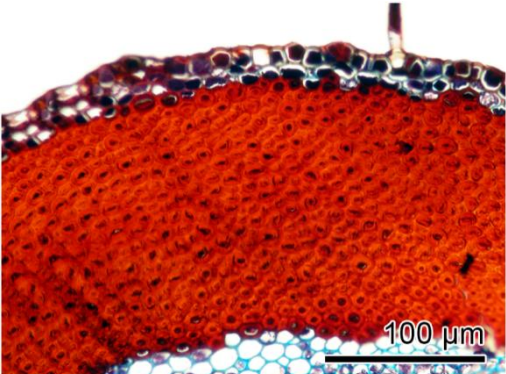
Córtex externo

El análisis de las laminillas permitió caracterizar cuatro patrones de córtex externo, los cuales se determinaron como tipo 1, 2, 3 y 4 (Cuadro 4), para ello, en las especies que presentaban un mismo tipo de córtex se midió: el diámetro de las células y del lumen y el grosor de la pared, de las células adyacentes a la epidermis y al córtex interno. Estos tipos fueron empleados en las descripciones y como estados de carácter en los análisis estadísticos.

Cuadro 4. Tipos de córtex externo observados en las especies en estudio.

DC= diámetro de la célula (μm); DL= diámetro del lumen (μm); GP= grosor de la pared (μm).

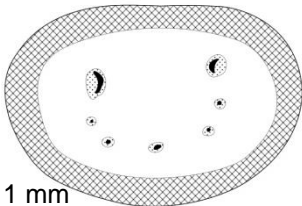
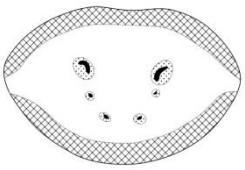
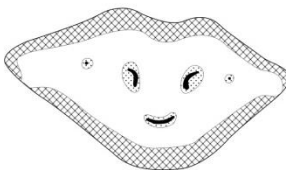
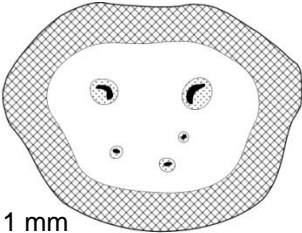
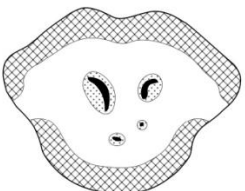
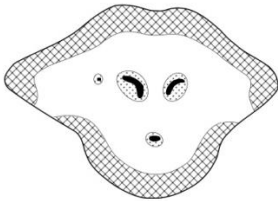
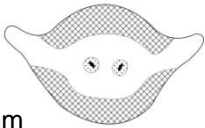
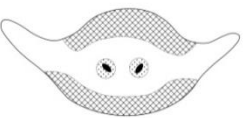
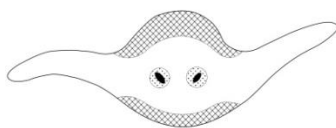
Tipo 1		
 <p>DC= 27.8 ← DL= 23 GP= 2.4</p> <p>DC=29.7 ← DL= 24.6 GP= 2.9</p> <p><i>Microgramma lycopodioides</i></p>	<p>Las células presentan tamaño de lumen celular uniforme, paredes ligeramente engrosadas y lignificadas, así como taninos en su interior. El cambio al córtex interno es súbito.</p>	
Tipo 2		
 <p>DC= 12.4 ← DL= 6.7 GP= 3.1</p> <p>DC= 27.8 ← DL= 22.8 GP= 2.4</p> <p><i>Campyloneurum. amphostenon</i></p>	<p>Las células presentan gradación en su tamaño: las adyacentes a la epidermis son pequeñas y van aumentando de tamaño hacia el interior del pecíolo. La lignificación de las paredes va disminuyendo en el mismo sentido, mostrándose así una transición gradual hacia el córtex interno.</p>	

Tipo 3		
 <p><i>Pleopeltis madrensis</i></p>	<p>DC= 15.2 ← DL= 0.4 GP= 7.4</p> <p>DC= 32.2 ← DL= 24.6 GP= 3.7</p>	<p>Las células presentan una gradación en tamaño y grosor de las paredes secundarias: las adyacentes a la epidermis son pequeñas, con las paredes engrosadas, que generalmente obliteran el lumen y con taninos impregnados; hacia el interior del pecíolo las células van aumentando de tamaño, y el grosor de la pared y la lignificación va disminuyendo, mostrándose una transición gradual hacia el córtex interno.</p>
Tipo 4		
 <p><i>Pecluma alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i></p>	<p>DC= 18.4 ← DL= 0 GP= 9.2</p> <p>DC= 19.1 ← DL= 0 GP= 9.8</p>	<p>Las células son homogéneas de paredes muy engrosadas que obliteran el lumen y con taninos impregnados. El cambio al córtex interno es súbito.</p>

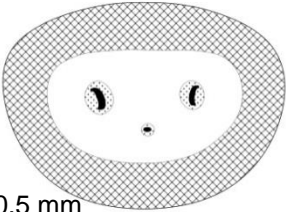
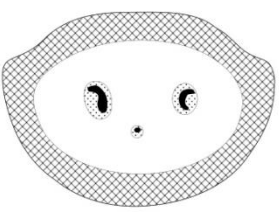
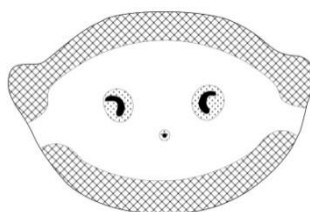
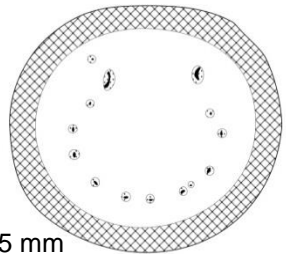
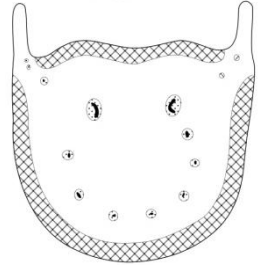
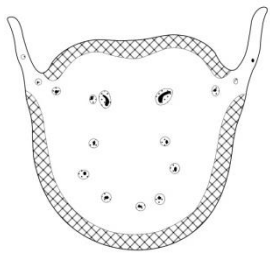
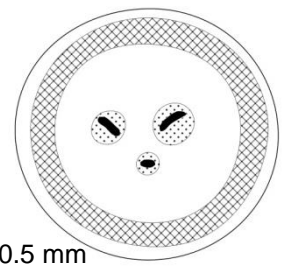
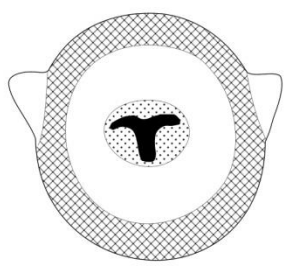
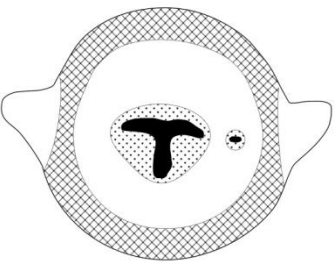
Contornos

La información resultante del análisis de las laminillas para algunos caracteres se ilustra y describe en el Cuadro 5.

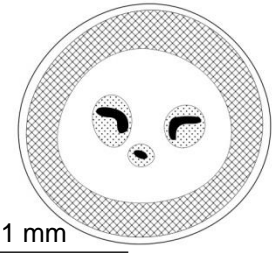
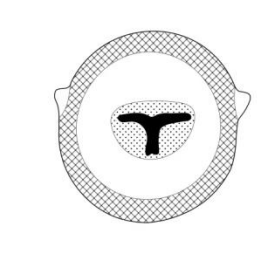
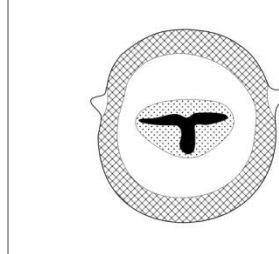
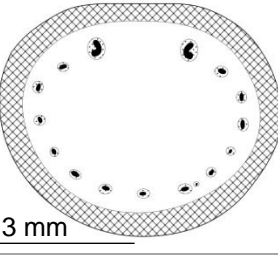
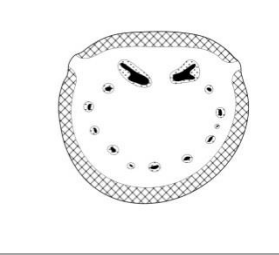
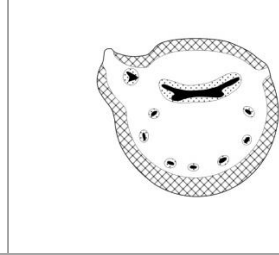
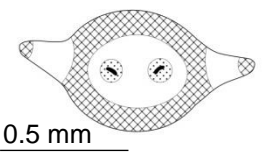
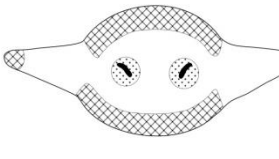
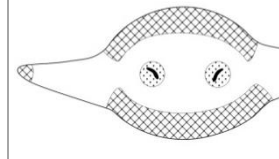
Cuadro 5. Descripción de contornos en las dos caras, córtex externo, número de haces vasculares y configuración del xilema en los haces vasculares de mayor tamaño, de las especies estudiadas.

Género	Región basal	Región media	Región apical
Especie			
<i>Campyloneurum</i>			
<i>C. amphostenon</i>			
Contorno	Adaxial: ampliamente convexo con un surco tenue Abaxial: $\frac{3}{4}$ de círculo	Adaxial: ampliamente convexo con un surco Abaxial: semicircular	Adaxial: convexo con un surco Abaxial: arco convexo
Córtex ext.	Tipo 2, continuo	Tipo 2, discontinuo	Tipo 2, discontinuo
# haces	5-7	5-6	3
Config. del xilema	Arco	Arco	Arco
<i>C. costatum</i>			
<i>C. costatum</i>			
Contorno	Adaxial: arco convexo con un surco tenue Abaxial: semicircular	Adaxial: arco convexo con un surco Abaxial: semicircular	Adaxial: arco convexo con un surco Abaxial: semicircular
Córtex ext.	Tipo 2, continuo	Tipo 2, discontinuo	Tipo 2, discontinuo
# haces	4-5	3-4	3
Config. del xilema	Arco	Arco	Arco o en X
<i>Microgramma</i>			
<i>M. lycopodioides</i>			
Contorno	Adaxial: arco convexo Abaxial: semicircular	Adaxial: arco convexo Abaxial: ampliamente convexo	Adaxial: estrechamente convexo Abaxial: ampliamente convexo
Córtex ext.	Tipo 1, discontinuo	Tipo 1, discontinuo	Tipo 1, discontinuo
# haces	2	2	2
Config. del xilema	Lineal	Lineal	Lineal

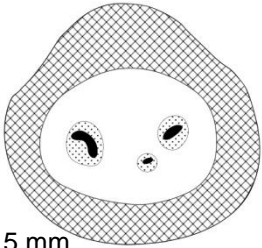
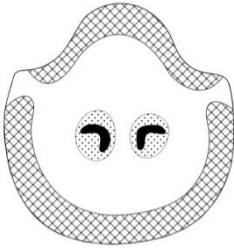
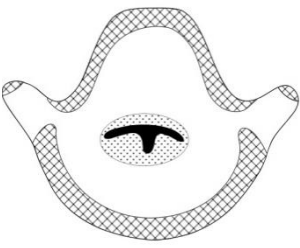
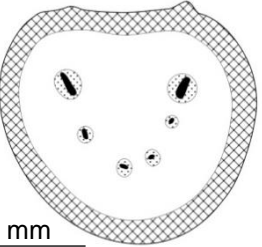
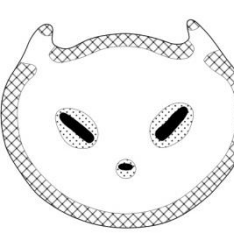

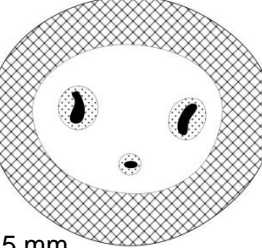
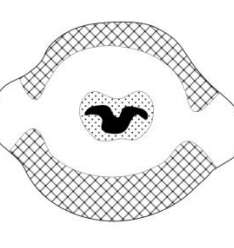
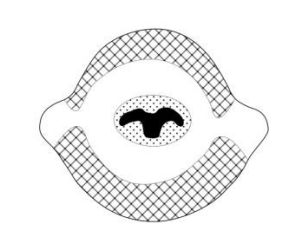
Continuación del Cuadro 5.

Género	Región basal	Región media	Región apical
<i>M. percussa</i>	 0.5 mm		
Contorno	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: semicircular	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: semicircular
Córtex ext.	Tipo 1, continuo	Tipo 1, continuo	Tipo 1, discontinuo
# haces	2-3	2-3	2-3
Config. del xilema	Arco	Arco	Arco
<i>Niphidium</i>	 5 mm		
Contorno	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular	Adaxial: ampliamente convexo con surco Abaxial: forma de U	Adaxial: ampliamente convexo con surco Abaxial: forma de U
Córtex ext.	Tipo 1, continuo	Tipo 1, discontinuo	Tipo 1, discontinuo
# haces	11-13	9-11	8-9
Config. del xilema	Arco	Arco	Arco
<i>Pecluma</i>	 0.5 mm		
Contorno	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular	Adaxial: arco convexo Abaxial: semicircular	Adaxial: arco convexo Abaxial: arco convexo
Córtex ext.	Tipo 4, continuo	Tipo 4, continuo	Tipo 4, continuo
# haces	2-3	1	1
Config. del xilema	Arco	V; T	T

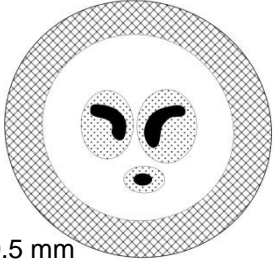
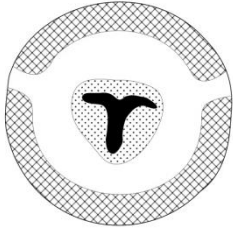
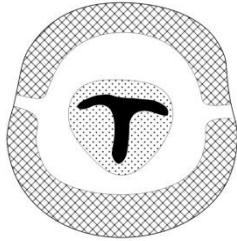
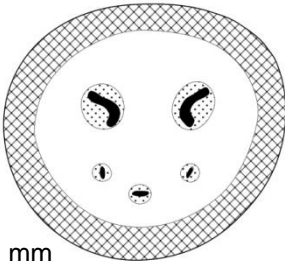
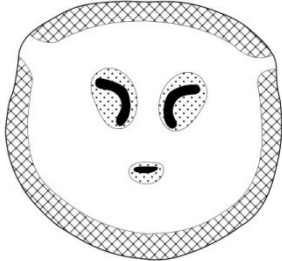
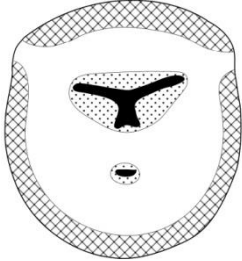
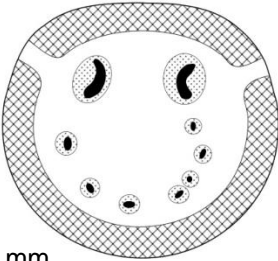
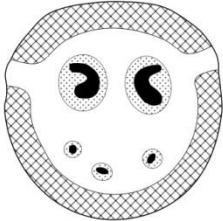
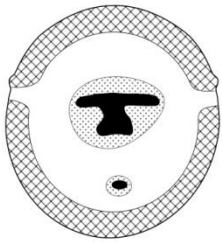
Continuación del Cuadro 5.

Género	Región basal	Región media	Región apical
Especie			
<i>P. ferruginea</i>			
Contorno	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular	Adaxial: semicircular Abaxial: ¾ de círculo
Córtex ext.	Tipo 4, continuo	Tipo 4, continuo	Tipo 4, continuo
# haces	2-3	1	1
Config. del xilema	Arco	X; T	T
<i>Phlebodium</i>			
<i>P. decumanum</i>			
Contorno	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo
Córtex ext.	Tipo 2, continuo	Tipo 2, discontinuo	Tipo 2, discontinuo
# haces	12-20	10-13	6-9
Config. del xilema	Arco	Y horizontal	X
<i>Pleopeltis</i>			
<i>P. astrolepis</i>			
Contorno	Adaxial: arco convexo Abaxial: arco convexo	Adaxial: arco convexo Abaxial: ampliamente convexo	Adaxial: arco convexo Abaxial: ampliamente convexo
Córtex ext.	Tipo 3, continuo	Tipo 3, discontinuo	Tipo 3, discontinuo
# haces	2	2	2
Config. del xilema	Arco	Arco	Arco

Continuación del Cuadro 5.

Especie	Región basal	Región media	Región apical
<i>P. madreensis</i>	 0.5 mm		
Contorno	Adaxial: estrechamente convexo Abaxial: $\frac{3}{4}$ de círculo	Adaxial: estrechamente convexo Abaxial: $\frac{3}{4}$ de círculo	Adaxial: $\frac{1}{2}$ de cuadrado Abaxial: semicircular
Córtex ext.	Tipo 3, continuo	Tipo 3, discontinuo	Tipo 3, discontinuo
# haces	2-3	2	1
Config. del xilema	Arco	Arco	T
<i>P. thyssanolepis</i>	 1 mm		
Contorno	Adaxial: plano Abaxial: forma de U	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: $\frac{3}{4}$ de círculo	Adaxial: arco convexo Abaxial: semicircular
Córtex ext.	Tipo 3, continuo	Tipo 3, discontinuo	Tipo 3, discontinuo
# haces	3-6	2-3	2-3
Config. del xilema	Lineal	Lineal	Lineal
<i>P. villagrani</i>	 0.5 mm		
Contorno	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular	Adaxial: arco convexo Abaxial: arco convexo	Adaxial: semicircular Abaxial: arco convexo
Córtex ext.	Tipo 3, continuo	Tipo 3, discontinuo	Tipo 3, discontinuo
# haces	2-3	1	1
Config. del xilema	Arco	Arco; mariposa; V; T	T

Continuación del Cuadro 5.

Género	Región basal	Región media	Región apical
Especie			
<i>Polypodium</i>	 <p>0.5 mm</p>		
<i>P. hartwegianum</i>			
Contorno	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular	Adaxial: semicircular Abaxial: semicircular
Córtex ext.	Tipo 2, continuo	Tipo 2, discontinuo	Tipo 2, discontinuo
# haces	3	1	1
Config. del xilema	Arco	T	T
<i>P. puberulum</i>	 <p>1 mm</p>		
Contorno	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: forma de U
Córtex ext.	Tipo 2, continuo	Tipo 2, discontinuo	Tipo 2, discontinuo
# haces	4-5	3-4	2
Config. del xilema	Arco	Arco	X
<i>Serpocaulon</i>	 <p>1 mm</p>		
<i>S. dissimile</i>			
Contorno	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo	Adaxial: ampliamente convexo Abaxial: ¾ de círculo	Adaxial: semicircular Abaxial: ¾ de círculo
Córtex ext.	Tipo 2, discontinuo	Tipo 2, discontinuo	Tipo 2, discontinuo
# haces	7-9	3-5	2-3
Config. del xilema	Arco	Arco	X

Análisis de los datos

- Análisis de correlación

Entre las variables analizadas se obtuvieron coeficientes de correlación positivos y negativos con diferente grado de asociación: muy alta, >0.8 ; alta, >0.6 ; moderada, >0.4 ; baja, >0.2 ; y muy baja a nula de $0-0.19$ (Cuadros 6, 7).

Se encontró que entre la epidermis esclerosada (variable 6) y el tipo de córtex externo (8) existe una baja correlación negativa (Cuadro 6).

Entre el tipo de córtex externo (8) y las características de la BC como son la presencia de la banda (10), la presencia de depósitos de taninos (12), las paredes engrosadas (13) y la proporción de engrosamiento (14), existen correlaciones negativas de moderadas a muy altas, excepto con la continuidad de la BC (11) con la que no presenta asociación. De igual modo, entre el tipo de córtex externo con los diámetros del pecíolo (20 y 21) y el promedio del grosor del córtex externo (24), no hay correlación (Cuadro 6). Entre la presencia de la BC (10) y el número de haces vasculares (28) no se presentan correlaciones significativas, más que en la región apical y esta fue moderada. En cuanto a la proporción de engrosamiento de las paredes de la BC (14) se obtuvieron correlaciones negativas bajas a moderadas, con los diámetros del pecíolo (20 y 21), pero no así con el grosor del córtex externo (24) y el número de haces vasculares (28) (Cuadro 6).

Los diámetros del pecíolo en el eje lateral (20) y en el eje dorsiventral (21) presentan correlaciones positivas muy altas, entre ellos, y con el grosor del córtex externo (24) y el número de haces vasculares (28) aunque la fuerza de asociación con estas variables disminuyó hacia la región apical (Cuadro 6).

Cuadro 6. Coeficientes de correlaciones de Spearman entre algunas variables para las tres regiones.

El número de variable corresponde a la lista de caracteres del Cuadro 2. En rojo las correlaciones fuertes (<0.8); * nivel de significancia $p < 0.05$.

variables	Región basal	Región media	Región apical
6-8	-0.293*	-0.293*	-0.293*
8-10	-0.536*	-0.531*	-0.531*
8-11	0.075	0.216	0.158
8-12	-0.742*	-0.591*	-0.563*
8-13	-0.815*	-0.841*	-0.841*
8-14	-0.714*	-0.644*	-0.449*
8-20	-0.189	-0.242	-0.243
8-21	-0.137	-0.201	-0.229
8-24	-0.149	-0.214	-0.223
10-28	0.017	0.436	0.411*
14-20	-0.286*	-0.369*	-0.499*
14-21	-0.325*	-0.402*	-0.5*
14-24	-0.231	-0.217	-0.349*
14-28	-0.099	0.003	-0.066
20-21	0.961*	0.94*	0.93*
20-24	0.798*	0.733*	0.698*
20-28	0.807*	0.701*	0.654*
21-24	0.822*	0.807*	0.75*
21-28	0.829*	0.674*	0.581*
24-28	0.697*	0.461*	0.341*

Para observar con qué variables se asociaba la proporción de engrosamiento de la BC (14), se realizaron correlaciones con los datos de los individuos que presentaron un córtex externo de tipo 1 y 2. Se encontró que dicha variable tiene correlaciones negativas moderadas, con el tipo de córtex externo (8), y de altas a muy altas, con los diámetros del pecíolo (20 y 21), el grosor del córtex externo (24) y el número de haces vasculares (28) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Coeficientes de correlaciones de Spearman, entre algunas variables para las tres regiones, en las especies con córtex externo tipo 1 y 2.

El número de variable corresponde a la lista de caracteres del Cuadro 2. En rojo las correlaciones fuertes (<0.8); * nivel de significancia $p < 0.05$.

Variables	Región basal	Región media	Región apical
8-14	-0.365*	0.45*	0.45*
14-20	-0.739*	-0.714*	-0.696*
14-21	-0.806*	-0.792*	-0.78*
14-24	-0.642*	-0.658*	-0.689*
14-28	-0.809*	-0.704*	-0.539*

- Análisis numéricos

Como resultado del análisis de agrupamientos se obtuvo un dendrograma (Fig. 5), con una correlación cofenética de 0.9, en el que se pueden reconocer 2 grupos (I, II), 2 subgrupos (A, B), 4 conjuntos (1-4) y, con menos de 0.65 de distancia de similitud se forman 15 subconjuntos (a-o), que en su mayoría están integrados por las OTUs correspondientes a alguna especie.

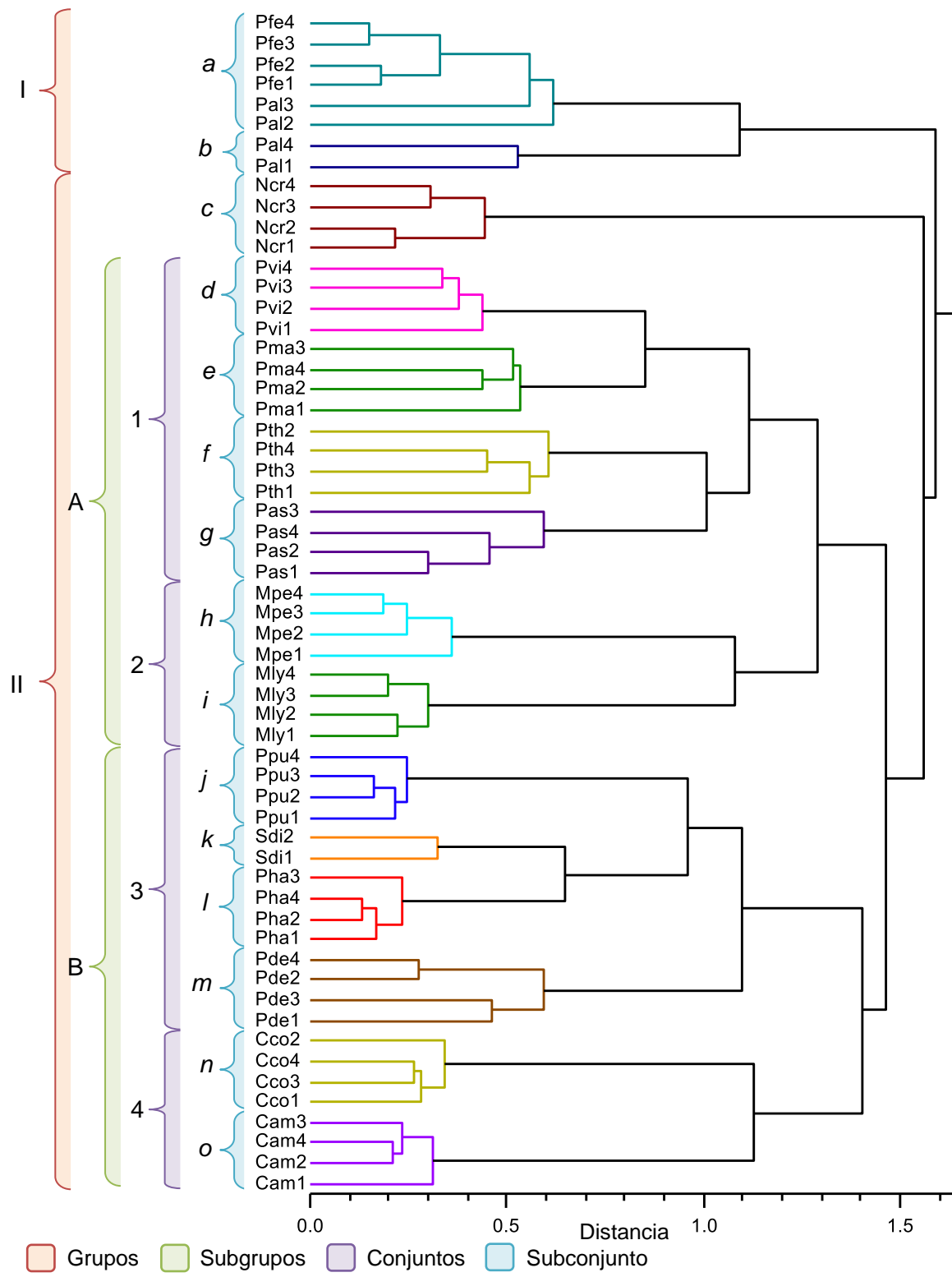


Fig. 5. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de las tres regiones del pecíolo.

El grupo I, conformado por los subconjuntos **a** y **b**, se diferencia del grupo II por no presentar BC, o presentarla sólo en una pequeña parte del haz (Fig. 171). En el subconjunto **a** se encuentran las OTUs que corresponden a *Pecluma ferruginea*, asociadas a dos OTUs de *P. alfredii* var. *cupreolepis*, la cuales no presentan la BC y en el subconjunto **b** están los otros dos representantes de esta última especie, los cuales si tienen BC. Los caracteres que comparten ambos subconjuntos son el córtex externo tipo 4, el número y fusión de los haces vasculares y la presencia de pelos.

El grupo II, en el cual todas las OTUs presentan BC, está conformado por dos subgrupos y un subconjunto aislado **c**, que corresponde a la especie de *Niphidium crassifolium*, ya que posee alas de mayor anchura. Los subgrupos A y B se diferencian entre ellos por presentar epidermis no esclerosada y epidermis esclerosada respectivamente.

El subgrupo A, está integrado por los conjuntos 1 y 2. Los representantes del conjunto 1 tienen en común el córtex externo tipo 3 y la BC discontinua con engrosamientos en las paredes periclinales internas; mientras que los del conjunto 2 tienen córtex externo tipo 1 y la BC continua con engrosamientos en las paredes periclinales internas y anticlinales. Dentro del conjunto 1 se encuentran los subconjuntos **d** (*Pleopeltis villagranii*) y **e** (*P. madrensis*), los cuales presentan los dos haces vasculares de mayor tamaño fusionados en la región apical, pero se diferencian por la continuidad de la banda en la misma región; por su parte los subconjuntos **f** (*P. thyssanolepis*) y **g** (*P. astrolepis*), se asocian por mantener los haces vasculares de mayor tamaño sin fusionar y difieren entre sí por el número de

haces y el diámetro del pecíolo. En el conjunto 2 se encuentran los subconjuntos **h** (*Microgramma percussa*) e **i** (*M. lycopodioides*), los cuales se separan por la presencia de derivados epidérmicos, número de haces vasculares y de estratos del periciclo, así como por la configuración del xilema.

El subgrupo B, está conformado por los conjuntos 3 y 4, el primero con aeróforos, y el segundo con alas y presencia de nectarios. Al conjunto 3, lo integran los subconjuntos **j** (*Polypodium puberulum*), **k** (*Serpocaulon dissimile*), **l** (*P. hartwegianum*) y **m** (*Phlebodium decumanum*): el subconjunto **j** se distingue por presentar la BC engrosada a $\frac{1}{2}$ del lumen; los subconjuntos **k** y **l** están estrechamente asociados por presentar granos de almidón en el córtex interno y la BC con engrosamientos de $\frac{3}{4}$ del lumen, sin embargo, se separan por el número de haces vasculares; el subconjunto **m** se separa por presentar un mayor número de haces vasculares y la BC más delgada que los otros tres. Finalmente, en el conjunto 4 se hallan los subconjuntos **n** (*Campyloneurum costatum*) y **o** (*C. amphostenon*), separados por la proporción de engrosamiento de la BC y el número de haces en la región basal.

Se realizó un análisis de agrupamientos para la región basal (Fig. 6), media (Fig. 7) y apical (Fig. 8), con la intención de apreciar la posible variación de los dendrogramas con respecto al que considera las tres regiones juntas (Fig. 5), además se obtuvieron índices de correlación cofenética de 0.88, 0.9 y 0.9 respectivamente. La comparación permitió observar que en las tres regiones se formaron los subconjuntos establecidos en el primer dendrograma, pero sólo en el caso de la región media se pudieron obtener también los subgrupos (Fig. 7).

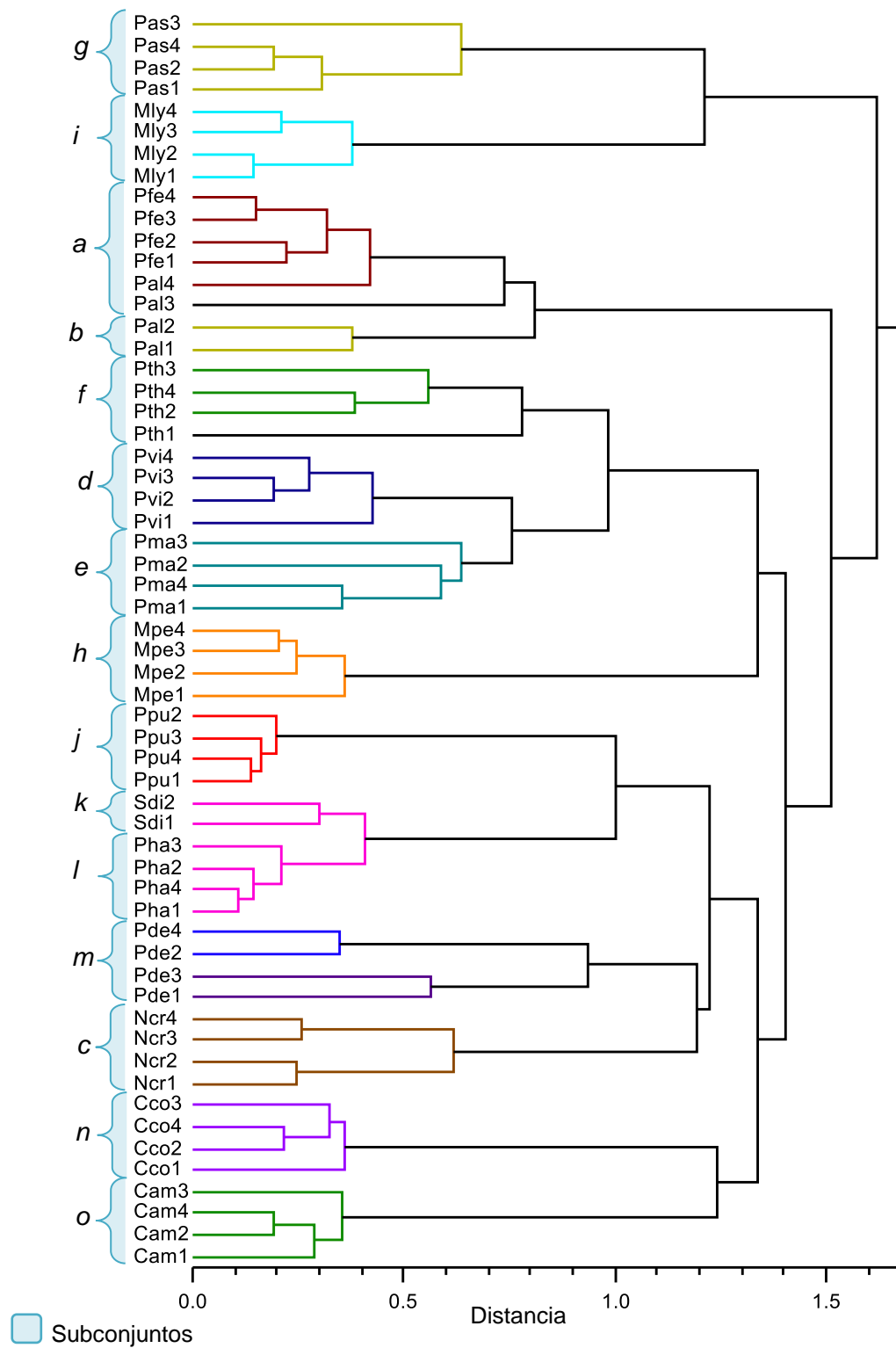


Fig. 6. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de la región basal del pecíolo.

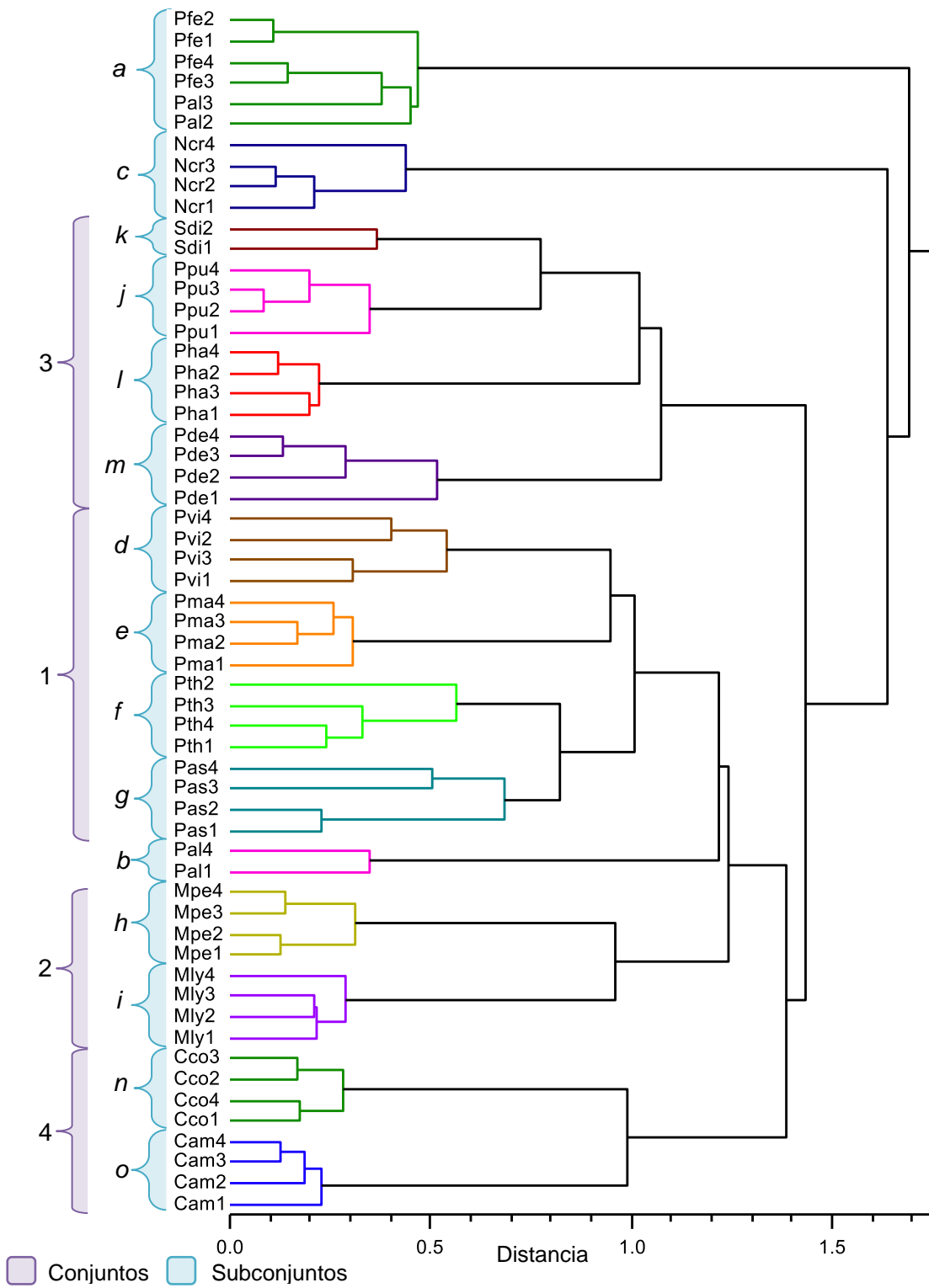


Fig. 7. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de la región media del pecíolo.

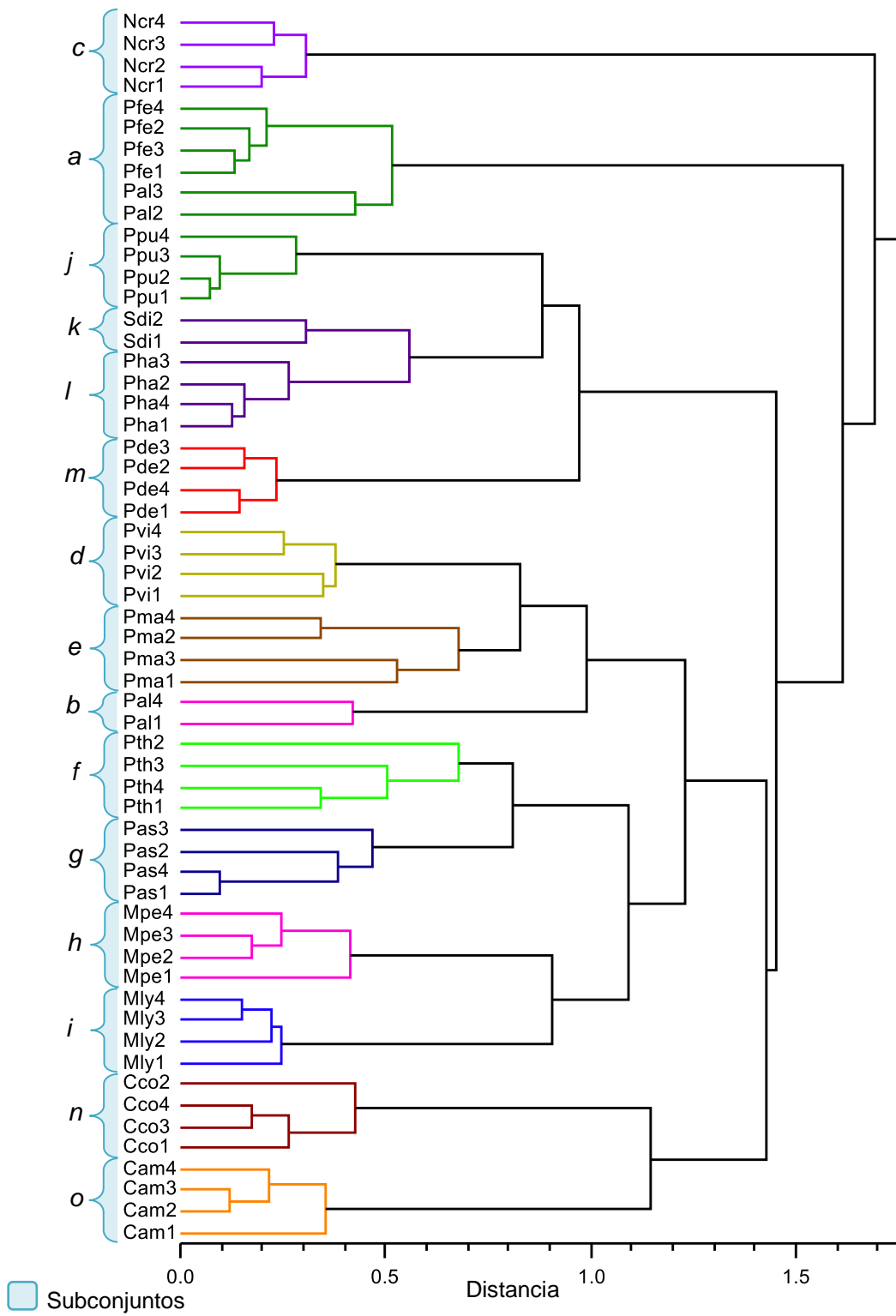


Fig. 8. Dendrograma, basado en los caracteres anatómicos de la región apical del pecíolo.

Por otro lado, a partir del análisis de componentes principales se obtuvo que los tres primeros componentes explican el 54.38 % de la variación total de las OTUs (Cuadro 8).

Con la información que aportan los caracteres a cada componente (Cuadro 8) se evidencia que los de mayor importancia en el primer componente son las paredes engrosadas de la BC en las tres regiones, la forma de los haces en la región media y apical y la fusión de los haces mayores en la región apical; para el segundo componente son la presencia de epidermis esclerosada en las tres regiones, el número de haces vasculares en la región basal y media y la configuración del xilema en los haces menores de la región apical; y para el tercer componente son la forma de las células epidérmicas en las tres regiones, el largo de las alas del pecíolo en la región media y apical y la presencia de aeróforos en la región media.

Cuadro 8. Análisis de componentes principales.

Contribución de los caracteres (eigen-vectores) y eigen-valores de los primeros tres componentes, para las 58 OTUs utilizando.

El número de los caracteres corresponden a la lista de caracteres del Cuadro 2 y la letra a la región del pecíolo: B= basal, M= media y A= apical. En rojo los seis caracteres que aportan más información a un componente.

Caracteres	1er. Comp.	2do. Comp.	3er. Comp.	Caracteres	1er. Comp.	2do. Comp.	3er. Comp.	Caracteres	1er. Comp.	2do. Comp.	3er. Comp.	
1 B	-0.022	0.061	0.047	1 M	-0.071	0.141	0.171	1 A	-0.071	0.141	0.171	
2 B	-0.021	-0.131	0.144	2 M	-0.104	-0.151	0.183	2 A	-0.104	-0.151	0.183	
3 B	0.063	0.061	-0.142	3 M	0.104	0.151	-0.183	3 A	0.104	0.151	-0.183	
4 B	-0.044	0.101	0.068	4 M	-0.044	0.101	0.068	4 A	-0.044	0.101	0.068	
5 B	0.025	0.058	0.214	5 M	0.025	0.058	0.214	5 A	0.025	0.058	0.214	
6 B	0.06	0.205	-0.113	6 M	0.06	0.205	-0.113	6 A	0.06	0.205	-0.113	
7 B	-0.037	-0.172	-0.14	7 M	-0.037	-0.172	-0.14	7 A	-0.037	-0.172	-0.14	
8 B	0.146	-0.166	0.001	8 M	0.146	-0.166	0.001	8 A	0.146	-0.166	0.001	
9 B	0.033	-0.068	0.038	9 M	0.033	-0.068	0.038	9 A	0.033	-0.068	0.038	
10 B	-0.166	0.065	-0.141	10 M	-0.147	0.102	-0.174	10 A	-0.147	0.102	-0.174	
11 B	-0.132	-0.072	-0.166	11 M	-0.105	-0.067	-0.168	11 A	-0.111	-0.053	-0.159	
12 B	-0.127	0.148	-0.029	12 M	-0.115	0.132	-0.083	12 A	-0.121	0.123	-0.119	
13 B	-0.196	0.058	0.003	13 M	-0.187	0.077	0.004	13 A	-0.187	0.077	0.004	
14 B	-0.153	0.073	-0.09	14 M	-0.147	0.052	-0.093	14 A	-0.154	0.004	-0.122	
16 B	0.106	-0.133	0.074	15 M	0.196	0.02	-0.038	15 A	0.188	0.077	-0.082	
17 B	0.135	0.137	-0.05	16 M	0.182	-0.062	0.019	16 A	0.205	0.005	-0.1	
18 B	0.09	0.066	-0.008	17 M	0.172	0.11	-0.004	17 A	0.172	0.110	-0.004	
19 B	0.124	0.080	0.010	18 M	0.157	-0.051	-0.007	18 A	0.183	-0.036	-0.093	
20 B	-0.155	-0.06	-0.004	19 M	-0.061	0.177	0.026	19 A	-0.046	0.179	-0.004	
22 B	-0.158	-0.075	-0.006	20 M	-0.138	-0.033	-0.036	20 A	-0.087	0.017	0.023	
24 B	0.077	0.150	0.116	22 M	-0.17	-0.064	-0.037	22 A	-0.155	-0.081	-0.017	
25 B	-0.113	-0.085	0.068	24 M	0.007	0.141	0.157	24 A	0.017	0.151	0.164	
26 B	-0.038	-0.097	0.181	25 M	-0.098	0.058	0.199	25 A	-0.104	0.064	0.194	
27 B	-0.015	0.011	-0.058	26 M	-0.085	-0.088	0.12	26 A	-0.092	-0.108	0.075	
28 B	0.03	0.185	0.064	27 M	-0.044	-0.024	-0.134	27 A	-0.052	-0.056	-0.112	
				28 M	-0.022	0.185	0.087	28 A	-0.047	0.16	0.117	
									Eigen-valor	17.602	14.935	9.335
									Porcentaje individual	22.86	19.4	12.12
									Porcentaje acumulado	22.86	42.26	54.38

Graficando el primer componente contra el segundo (Fig. 9), se aprecia claramente la cercanía entre las OTUs pertenecientes a una misma especie, que corresponderían a los subconjuntos establecidos en el dendrograma (Fig. 5). El primer componente separa a las OTUs de *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis* y *P. ferruginea* de las demás; mientras que el segundo componente separa a las de *Phlebodium decumanum*, *Polypodium hartwegianum*, *P. puberulum*, *Serpocaulon dissimile*, *Campyloneurum amphostenon* y *C. costatum* (subgrupo B del dendrograma) del resto de las especies.

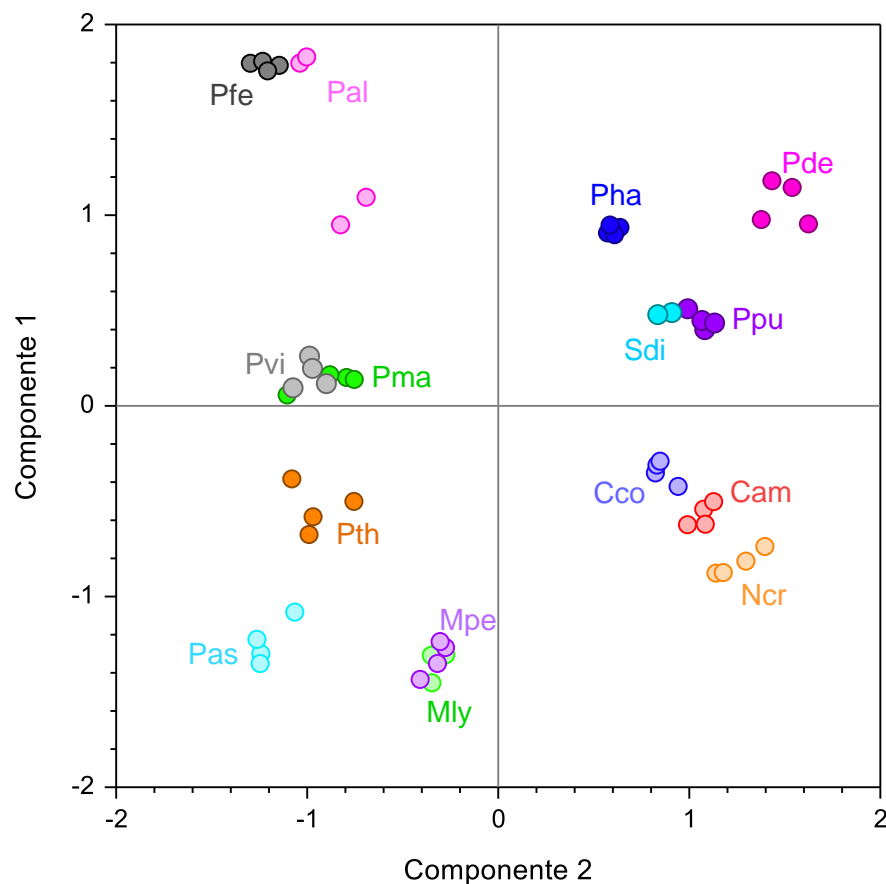


Fig. 9. Gráfica del primer y segundo componente principal, de los caracteres anatómicos del pecíolo para las 58 OTUs.

En la gráfica del primer componente contra el tercer componente (Fig. 10), también se observan las agrupaciones de los subconjuntos, en el que el tercer componente aísla a las OTUs de *Niphidium crassifolium* y *Pecluma* del resto.

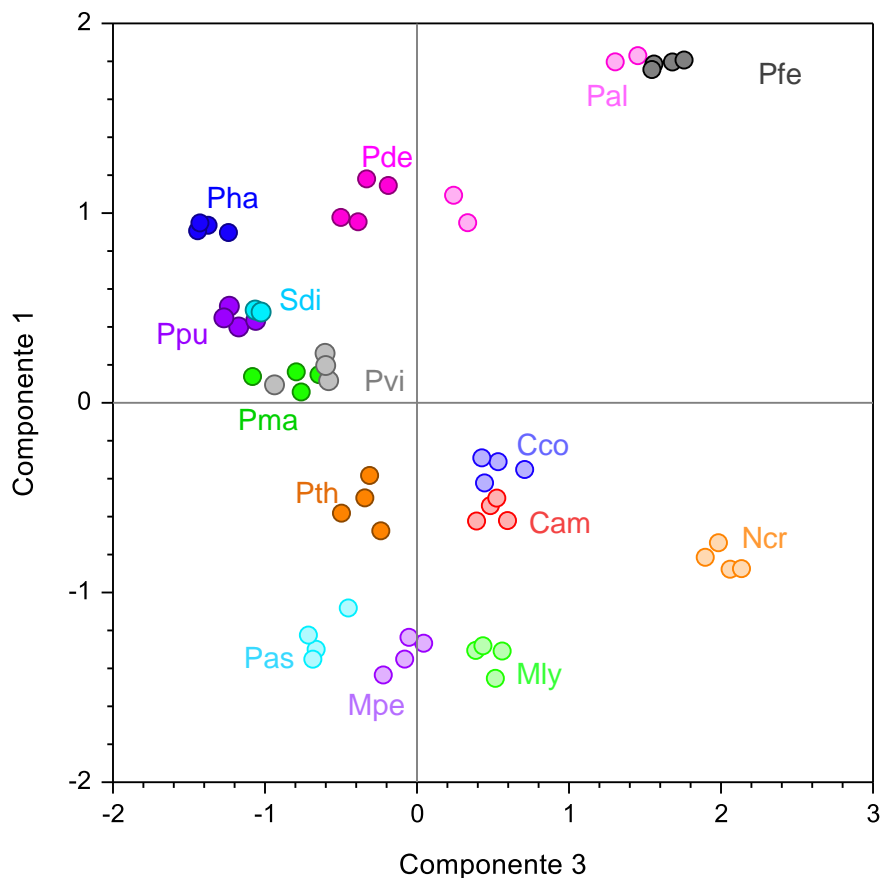


Fig. 10. Gráfica del primer y tercer componente principal, de los caracteres anatómicos del pecíolo para las 58 OTUs.

En una vista tridimensional de los tres componentes (Fig. 11) de igual manera se corroboran las agrupaciones de los subconjuntos, así como de los conjuntos 1-4 (establecidos en el dendrograma) los cuales corresponden a los géneros *Pleopeltis*, *Microgramma*, *Polypodium* con *Serpocaulon dissimile* y *Campyloneurum* respectivamente.

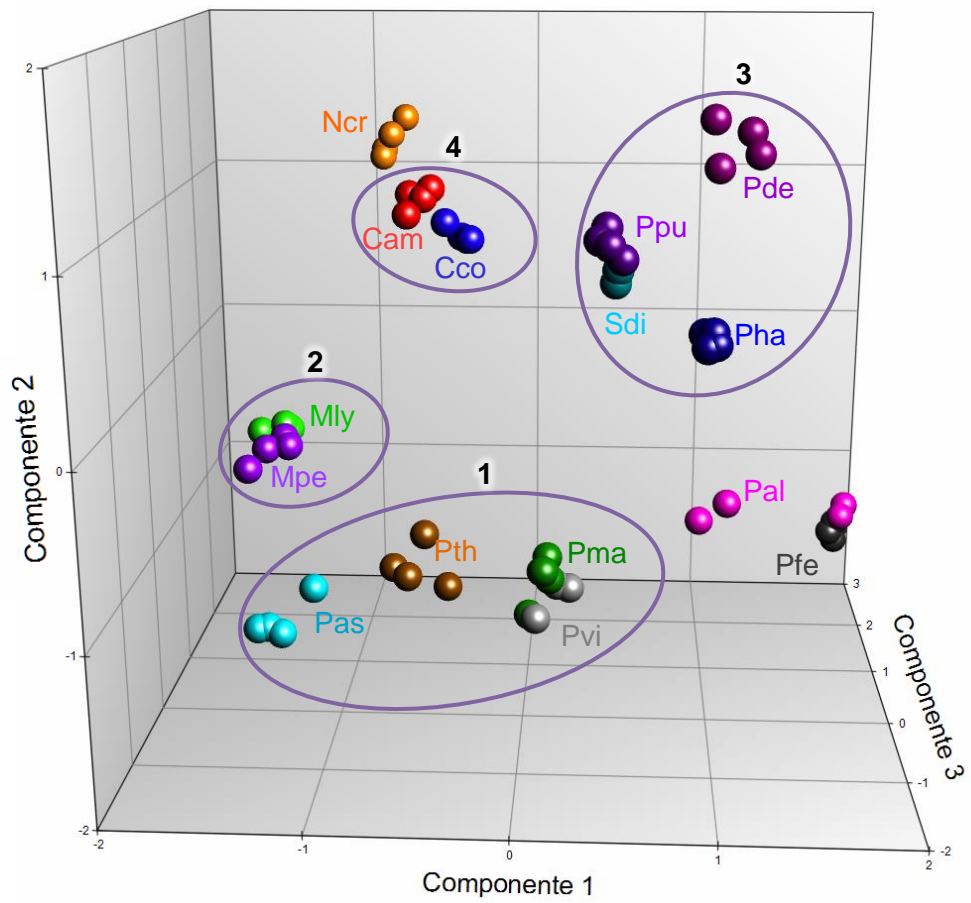


Fig. 11. Gráfica tridimensional de los tres primeros componentes principales, de los caracteres anatómicos del pecíolo para las 58 OTUs.

Clave para los géneros de la subfamilia Polypodioideae, considerados en este trabajo, con base en caracteres anatómicos del pecíolo

1. Pecíolos con aeróforos lineales formando alas.
 2. Pecíolos en la región basal >4 mm de diámetro en el eje lateral, con 11 o más haces vasculares ***Niphidium***
 2. Pecíolos en la región basal <4mm de diámetro en el eje lateral, con 8 o menos haces vasculares.
 3. Cara adaxial con surco; células de la epidermis de paredes esclerosadas ***Campyloneurum***
 3. Cara adaxial sin surco; células de la epidermis de paredes delgadas.
 4. Banda circumendodermal continua, con engrosamientos que abarcan más de $\frac{3}{4}$ del lumen celular ***Microgramma***
 4. Banda circumendodermal ausente o si presente discontinua, con engrosamientos que abarcan menos de $\frac{1}{2}$ del lumen.
 5. Alas del pecíolo con células esclerosadas en los ápices; escamas peltadas; córtex externo tipo 3 ***Pleopeltis***
 5. Alas del pecíolo sin células esclerosadas en el ápice; pelos multicelulares uniseriados; córtex externo tipo 4..... ***Pecluma***
1. Pecíolos con aeróforos lineales como dos líneas palidas que se extienden a lo largo del pecíolo.
 6. Pecíolo en la región basal con 12 o más haces vasculares; BC discontinua, con engrosamientos que abarcan menos de $\frac{1}{4}$ del lumen ***Phlebodium***

6. Pecíolo en la región basal con 10 o menos haces vasculares; BC continua, con engrosamientos que abarcan de $\frac{1}{2}$ a más del lumen.

7. Región basal del pecíolo con 5 o menos haces vasculares; grosor de la cutícula $>1 \mu\text{m}$ ***Polypodium***

7. Región basal del pecíolo con 7 a 9 haces vasculares; grosor de la cutícula $<1 \mu\text{m}$ ***Serpocaulon***

Clave para las especies de la subfamilia Polypodioideae, consideradas en este trabajo, con base en caracteres anatómicos del pecíolo

1. Córtez externo continuo; banda circumendodermal ausente o si presente sólo en algunas células ***Pecluma***
1. Córtez externo discontinuo; banda circumendodermal presente en todas las células.
 2. Pecíolos con aeróforos lineales formando alas.
 3. Región basal del pecíolo >4 mm de diámetro en el eje lateral; con 11 o más haces vasculares. ***Niphidium crassifolium***
 3. Región basal del pecíolo <4 mm de diámetro en el eje lateral; con 8 o menos haces vasculares.
 4. Células de la epidermis con paredes esclerosadas; con surco dorsal.
 5. Región basal del pecíolo con 6 a 7 haces vasculares; BC engrosada a $\frac{1}{4}$ del lumen. ***Campyloneurum amphostenon***
 5. Región basal del pecíolo con 4 a 5 haces vasculares; BC engrosada a más de $\frac{1}{2}$ del lumen. ***Campyloneurum costatum***
 4. Células de la epidermis con paredes no esclerosadas; sin surco dorsal.
 6. Córtez externo tipo 1; BC con engrosamientos en U, continua, engrosada a más de $\frac{3}{4}$ del lumen.
 7. epidermis glabra; 2 haces vasculares en todo el pecíolo; un estrato de periciclo; xilema con configuración lineal. ***Microgramma lycopodioides***

7. Pecíolos con escamas peltadas y pelos glandulares por debajo de éstas; de 3 a 4 haces vasculares en la región basal; dos estratos de periciclo en los haces mayores; xilema con configuración en arco.
 ***Microgramma percussa***
6. Córtez externo tipo 3; BC con engrosamientos en casquete, generalmente discontinua y engrosada menos de $\frac{3}{4}$.
8. Xilema con configuración lineal; de 3 a 6 haces vasculares en la región basal del pecíolo. ***Pleopeltis thyssanolepis***
8. Xilema con configuración en arco; de 2 a 3 haces vasculares en la región basa del pecíolo.
9. Haces vasculares sin fusionarse a lo largo del pecíolo.
 ***Pleopeltis astrolepis***
9. Haces vasculares fusionados sólo en la región apical.
10. Región apical del pecíolo con BC discontinua, engrosada a menos de $\frac{3}{4}$ del lumen. ***Pleopeltis madrensis***
10. Región apical del pecíolo con BC continua, engrosada más de $\frac{3}{4}$ del lumen. ***Pleopeltis villagranii***
2. Pecíolos con aeróforos lineales como dos líneas pálidas que se extienden a lo largo del pecíolo.
11. Región basal del pecíolo con 12 o más haces vasculares; BC discontinua, con engrosamientos que abarcan menos de $\frac{1}{4}$ del lumen. ***Phlebodium decumanum***

11. Región basal del pecíolo con 10 o menos haces vasculares; BC continua, con engrosamientos que abarcan de $\frac{1}{2}$ a más del lumen.
12. Región basal del pecíolo con 7 a 9 haces vasculares; grosor de la cutícula $<1 \mu\text{m}$ ***Serpocaulon dissimile***
12. Región basal del pecíolo con 5 a menos haces vasculares; grosor de la cutícula $>1 \mu\text{m}$.
13. Región basal del pecíolo con 3 haces vasculares; BC engrosada a $\frac{1}{2}$; región apical del pecíolo con todos los haces fusionados. ***Polypodium hartwegianum***
13. Región basal del pecíolo de 4 a 5 haces vasculares; BC engrosada más de $\frac{3}{4}$ del lumen; región apical del pecíolo con un haz vascular menor y no fusionado al haz vascular mayor... ***Polypodium puberulum***

Descripciones anatómicas

Campyloneurum amphostenon (Kunze ex Klotzsch) Fée

Región basal: Contorno adaxial ampliamente convexo con un surco tenue y contorno abaxial de $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 12A), de 3.3-4.2 x 2.4-3 mm (eje lateral x dorsiventral) de diámetro. Nectarios presentes, no vascularizados, los cuales son cavidades en la superficie del pecíolo (Figs. 1C, 4L, 12A, B). Epidermis uniestratificada de 15-26 μm de grosor, de células isodiamétricas, esclerosadas, sin derivados epidérmicos. Córtex externo de 0.1-0.3 mm de grosor, de tipo 2, continuo (Fig. 12C). Córtex interno de 2.9-3.7 x 2-2.5 mm (eje lateral x dorsiventral), de células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón, y células con forma de bumerán que crean espacios en el parénquima en forma de canales (Fig. 12D). Se encuentran de 6-7 haces vasculares de forma circular, dispuestos en U: dos adaxiales de mayor tamaño y el resto abaxiales de menor tamaño. Banda circumendodermal (BC), continua, de células cuadradas con la pared periclinal interna engrosada, cubriendo $\frac{1}{4}$ del lumen, con depósitos de taninos. Hacia el interior está la endodermis, seguida del periciclo con uno a tres estratos y el floema rodeando al xilema (Fig. 12E). Xilema en los haces vasculares mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos (Fig. 12F), y en los haces menores la configuración es lenticular.

Región media: Contorno adaxial ampliamente convexo con un surco y contorno abaxial semicircular (Cuadro 5, Fig. 12G), de 3.2-3.9 x 2.1-2.5 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.5 mm de largo, ubicadas en los laterales y completamente horizontales.

Nectarios presentes. Epidermis de 9-20 μm de grosor. Córtez externo de 0.2 mm de grosor, tipo 2, discontinuo por debajo de las alas. Córtez interno de 2.5-3 x 1.7-2.1 mm. Se presentan de 5-6 haces vasculares, por la fusión de algunos de los haces menores a los mayores. La BC similar a la región basal, de células rectangulares más largas que anchas (Fig. 12I). Estructura de los haces igual a la región basal (Fig. 12H).

Región apical: Contorno adaxial convexo con un surco y contorno abaxial arco convexo (Cuadro 5, Fig. 12J), de 3.9-4.5 x 1.9-2.3 mm de diámetro. Alas de 0.6-1.1 mm de largo (Fig. 12K). Nectarios presentes. Epidermis de 13-21 μm de grosor. Córtez similar a la región media: el externo de 0.2 mm de grosor y el interno de 2-2.5 x 1.5-1.8 mm. Generalmente con 3 haces vasculares, los dos de mayor tamaño y el tercero formado por la fusión de algunos de los de menor tamaño, este último es alargado con el xilema linear a ligeramente arqueado (Fig. 12L). La estructura de los haces y la BC es la misma que en las regiones anteriores. Trazas de la lámina presentes, originadas a partir de los haces vasculares de mayor tamaño.

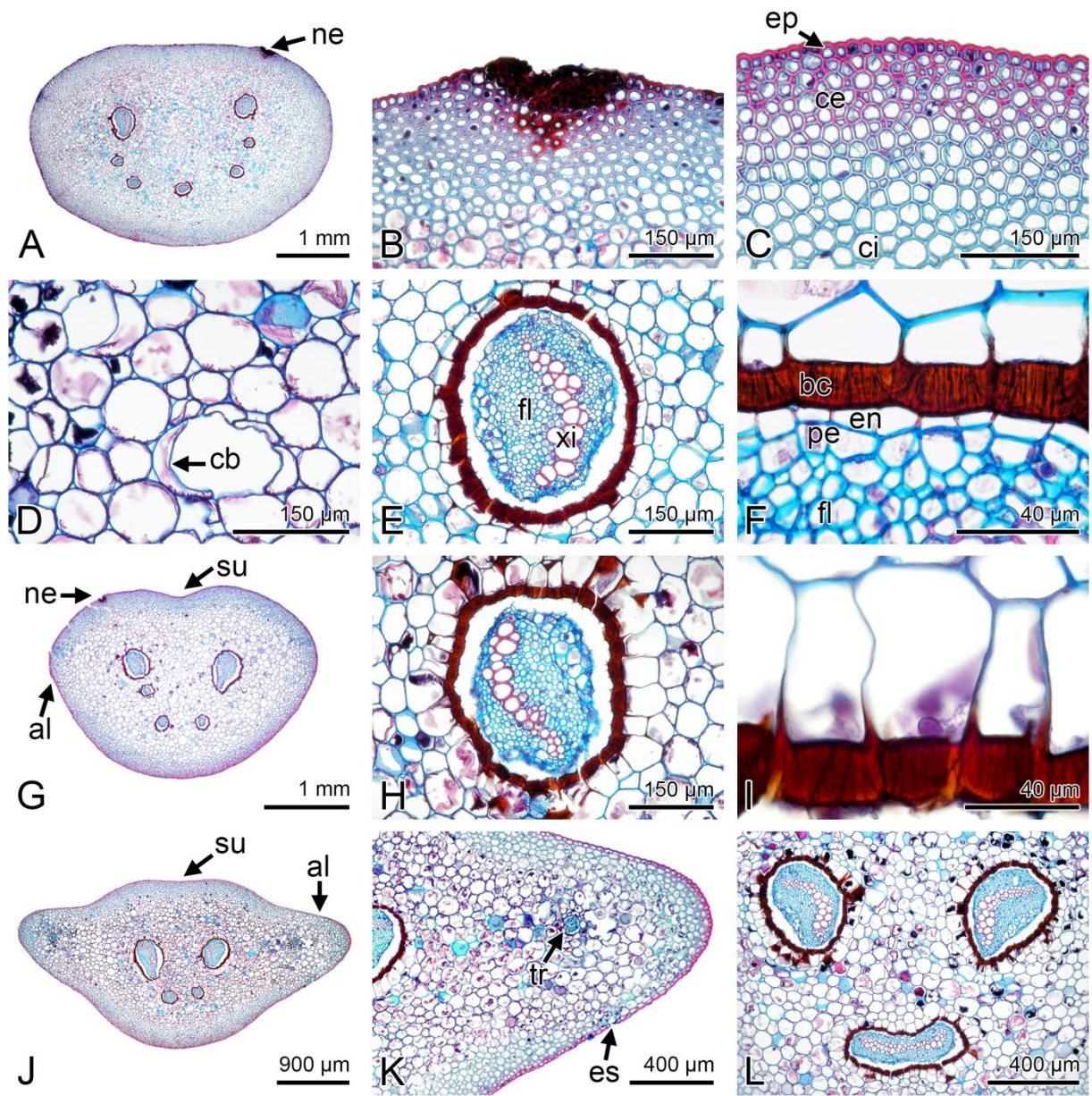


Fig. 12. Cortes transversales del peciolo de *Campyloneurum amphostenon*. A. región basal. B. detalle del nectario. C. epidermis y córtex externo. D. canal en el córtex interno. E. haz vascular mayor en la región basal. F. detalle del haz vascular. G. región media. H. haz vascular mayor en la región media. I. detalle de la BC. J. región apical. K. ala en la región apical. L. haces vasculares en la región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; cb= célula con forma de bumerán; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; fl= floema; pe= periciclo; ne= nectario; su= surco; tr= traza de la lámina; xi= xilema.

***Campyloneurum costatum* (Kunze) C. Presl**

Región basal: Contorno adaxial arco convexo con un surco tenue y contorno abaxial semicircular, de 1.1-1.7 x 1.1-1.5 mm de diámetro, con ensanchamientos hacia los laterales por las alas de 0.1-0.2 mm de largo (Cuadro 5, Fig. 13A). Nectarios presentes, no vascularizados, los cuales son cavidades en la superficie del pecíolo. Epidermis uniestratificada de 14-22 μm de grosor, de células isodiamétricas y esclerosadas, sin derivados epidérmicos. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 2, continuo (Fig. 13B). Córtex interno de 0.8-1.3 x 0.7-1 mm, de células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón (Fig. 13C). Se encuentran de 4-5 haces vasculares circulares: dos de mayor tamaño ubicados adaxialmente y el resto de menor tamaño, abaxiales. BC, continua, con depósitos de taninos, de células rectangulares con engrosamientos en las paredes periclinales internas, cubriendo de $\frac{1}{2}$ al total del lumen, en algunos sitios la BC se presenta también en la segunda hilera de células que rodean a los haces. Hacia el interior está la endodermis, el periciclo con uno a dos estratos y el floema rodeando al xilema (Fig. 13D, E). Xilema en los haces vasculares mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos, y en los haces menores la configuración es lenticular.

Región media: Contorno adaxial convexo con un surco y abaxial semicircular, y alas hacia los laterales (Cuadro 5, Fig. 13F), de 0.9-1.2 x 1.1-1.3 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.3 mm, ubicadas en los laterales y horizontales (Fig. 13G). Nectarios presentes. Epidermis de 15-23 μm de grosor. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 2, discontinuo por la presencia de las alas. Córtex interno parenquimatoso de 0.7-1 x

0.8-0.9 mm. Se presentan de 3-4 haces vasculares anficribales: dos de mayor tamaño y uno a dos de menor tamaño, en la misma disposición y forma que la región anterior. La BC y la estructura de los haces es similar que en la región basal (Fig. 13H).

Región apical: Contorno adaxial convexo con un surco y abaxial semicircular, con alas (Cuadro 5, Fig. 13I), de 0.9-1.2 x 1.1-1.4 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.3 mm de largo (Fig. 13J). Nectarios presentes. Epidermis de 15-25 μm de grosor. Córtez externo de 0.1-0.2 mm, tipo 2 y discontinuo. Córtez interno de 0.7-1 x 0.8-1.1 mm. Se presentan 3 haces vasculares como en la región anterior, o dos haces vasculares, de los cuales en uno se encuentran en fusión los dos haces de mayor tamaño formando así un único haz vascular hacia la cara adaxial, y el otro es un haz de menor tamaño el cual se ha conservado en su posición y forma (Fig. 13K). La BC y la estructura de los haces es la misma que en las otras regiones. Xilema en el haz de mayor tamaño con configuración en X (Fig. 13L). Se presentan las trazas de la lámina, estas se forman a partir del haz vascular mayor.

Aunque los nectarios no estuvieron presentes en las muestras cortadas, estos si estaban presentes en el pecíolo (Fig. 1F).

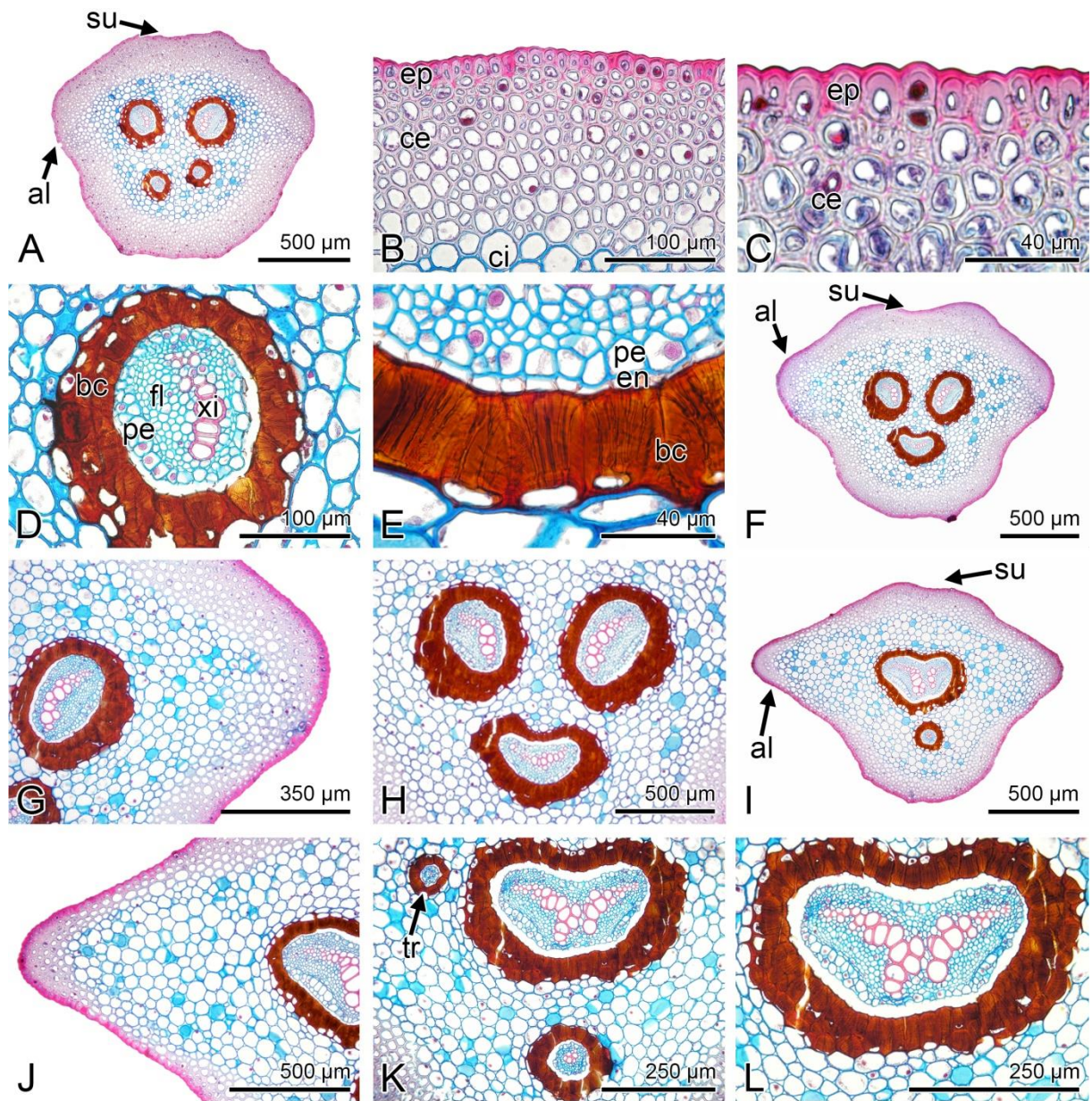


Fig. 13. Cortes transversales del peciolo de *Campyloneurum costatum*. A. región basal. B. epidermis y córtex externo. C. detalle de la epidermis y córtex externo. D. haz vascular mayor en la región basal. E. detalle del haz vascular. F. región media. G. ala en la región media. H. haces vasculares en la región media. I. región apical. J. ala en la región apical. K. haces vasculares en la región apical. L. haz vascular en la región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; fl= floema; pe= periciclo; su= surco; tr= traza de la lámina; xi= xilema.

***Microgramma lycopodioides* (L.) Copel.**

Región basal: Contorno adaxial arco convexo y contorno abaxial semicircular (Cuadro 5, Fig. 14A), de 0.6-0.9 x 0.5-0.6 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.3 mm de largo, ubicadas en los laterales y orientadas hacia la cara adaxial (Fig. 14B). Epidermis uniestratificada de 14-22 μm de grosor, de células cuadradas e isodiamétricas con paredes delgadas, sin derivados epidérmicos. Córtex externo de 0.1 mm de grosor, de tipo 1, con taninos en el interior de las células (Fig. 14C), discontinuo bajo las alas. Córtex interno de 0.4-0.6 x 0.2-0.3 mm, de células de parénquima con granos de almidón (Fig. 14D), en algunos individuos se presentó muy lignificado (Fig. 14E). Se presentan 2 haces vasculares circulares y dispuestos en el centro del pecíolo. BC continua, de células isodiamétricas con engrosamientos en las paredes periclinales internas y anticlinales, cubriendo de $\frac{3}{4}$ hasta el total del lumen de las células, con depósitos de taninos. Hacia el interior se encuentra la endodermis, el periciclo de un estrato y el floema que rodea al xilema. Xilema con configuración lineal y con dos polos de protoxilema en los extremos (Fig. 14F, G).

Región media: Contorno adaxial arco convexo y abaxial ampliamente convexo (Cuadro 5, Fig. 14H), de 0.5-0.8 x 0.5-0.6 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.6 mm de largo. Epidermis uniestratificada de 15-23 μm de grosor. Córtex externo de 0.1 mm de grosor, de tipo 1, con taninos y discontinuo bajo las alas. Córtex interno parenquimatoso de 0.4-0.5 x 0.2-0.3 mm. Igual que en la región basal, hay dos haces vasculares circulares, con la misma disposición, BC, estructura y configuración del xilema (Fig. 14I).

Región apical: Contorno adaxial estrechamente convexo y abaxial ampliamente convexo (Cuadro 5, Fig. 14J), de 0.4-0.6 x 0.5-0.6 mm de diámetro. Alas de 0.3-0.9 mm de largo (Fig. 14K). Epidermis de 16-24 μ m de grosor. Córtez externo de 0.1 mm de grosor similar a las otras regiones. Córtez interno de 0.4-0.5 x 0.3-0.4 mm. Se continúan conservando los dos haces vasculares, con la misma disposición, BC, estructura y configuración del xilema (Fig. 14L).

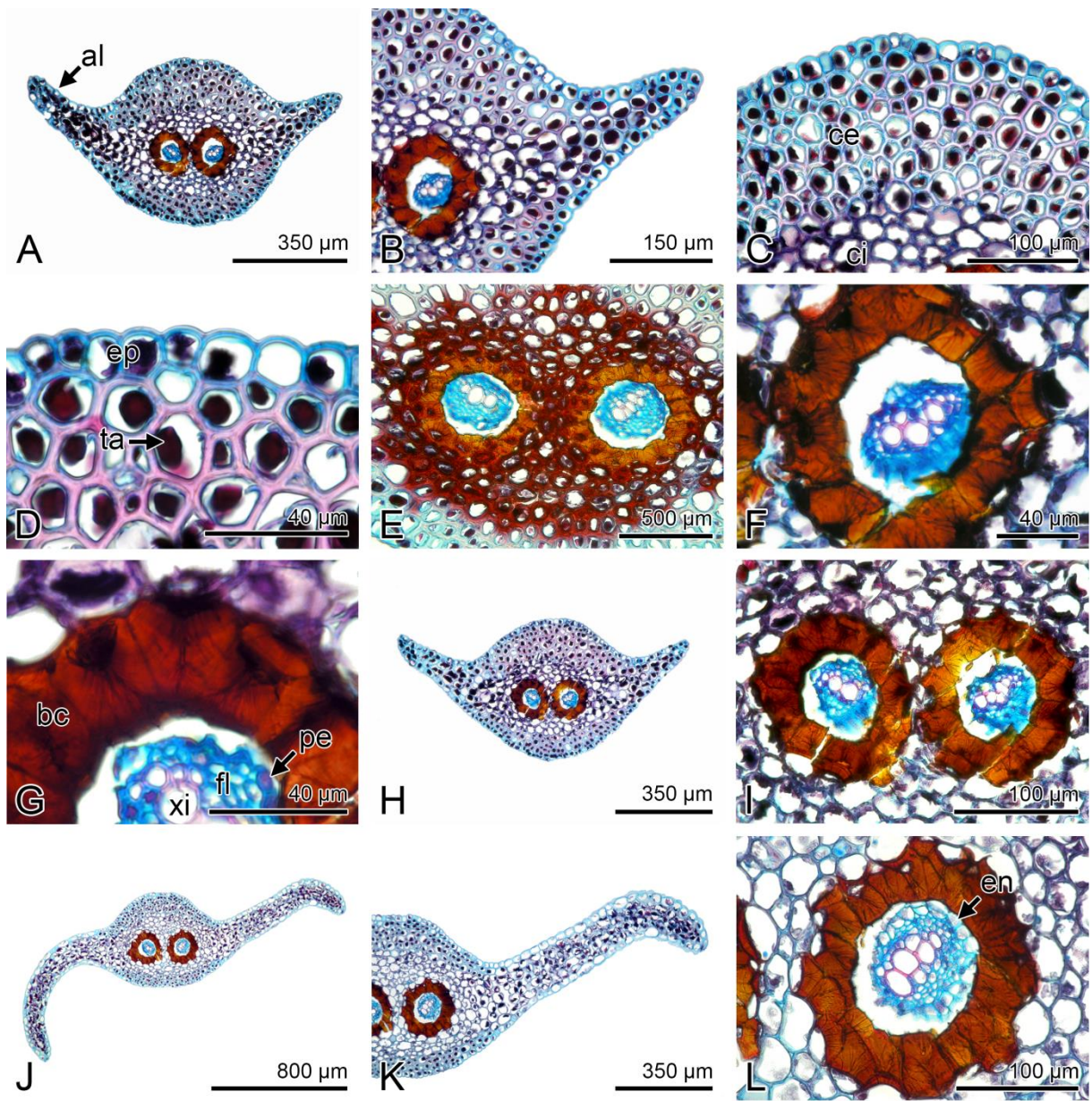


Fig. 14. Cortes transversales del peciolo de *Microgramma lycopodioides*. A. región basal. B. acercamiento de la región basal. C. epidermis y córtex externo. D. detalle de la epidermis y córtex externo. E. córtex interno lignificado. F. haz vascular en la región basal. G. detalle del haz vascular. H. región media. I. haces vasculares en la región media. J. región apical. K. acercamiento de la región apical. L. haz vascular en la región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; fl= floema; pe= periciclo; ta= taninos; xi= xilema.

Microgramma percussa (Cav.) de la Sota

Región basal: Contorno adaxial ampliamente convexo y contorno abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 15A), de 1.3-1.9 x 0.9-1.5 mm de diámetro. Epidermis uniestratificada de 18-34 μ m de grosor, de células cuadradas e isodiamétricas con paredes delgadas, con escamas peltadas y pelos glandulares que salen del mismo punto de inserción que las escamas, estos consisten de dos células; una basal y una apical globosa (Fig. 15B, C). Córtex externo de 0.1-0.3 mm de grosor, tipo 1, continuo, con taninos en el interior de las células (Fig. 15D). Córtex interno de 1-1.3 x 0.6-0.7 mm, de células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón, en algunos casos se pueden observar en el córtex interno de manera dispersa células con las paredes engrosadas y con depósitos de taninos (similares a las células de la BC) (Fig. 15E, F). Se presentan de 2 a 4 haces vasculares circulares: dos adaxiales de mayor tamaño y uno o dos abaxiales de menor tamaño (Fig. 15E, G). BC continua, de células rectangulares con engrosamientos en las paredes periclinales internas y anticlinales cubriendo la totalidad de la célula, con depósitos de taninos. Hacia el interior se encuentra la endodermis, el periciclo con uno a dos estratos y el floema rodeando al xilema (Fig. 15H, I). Xilema en los haces mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos, y en los haces menores la configuración es lenticular.

Región media: Contorno adaxial ampliamente convexo y abaxial semicircular (Cuadro 5, Fig. 15J), de 1.2-1.6 x 0.9-1.1 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.2 mm de largo, ubicadas hacia los laterales del pecíolo y orientadas hacia la cara adaxial (Fig.

15K). Epidermis de 18-30 μm de grosor, con escamas y pelos glandulares. Córtez externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 1, continuo. Córtez interno de 1-1.3 x 0.6-0.8 mm, igual que en la región basal. Se presentan de 2 a 3 haces vasculares: los dos de mayor tamaño y uno de menor tamaño. La BC y la estructura de los haces es la misma que la región basal.

Región apical: Contorno similar a la región media (Cuadro 5, Fig. 15L), de 1.2-1.5 x 0.9-1.1 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.5 mm. Epidermis de 20-33 μm de alto, con escamas peltadas y pelos glandulares por debajo de estas. Córtez externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 2, discontinuo bajo las alas. Córtez interno de 0.9-1.3 x 0.6-0.8 mm, igual que en las otras regiones. De igual forma se presentan de 2-3 haces vasculares. La BC y la estructura de los haces es la misma que en las dos regiones anteriores.

En las tres regiones de un mismo pecíolo el número de haces vasculares se presentan de manera variable de 2-3(4), ya que el haz vascular de menor tamaño se formaba y fusionaba nuevamente, de uno de los haces de mayor tamaño o de los dos (Fig. 15A, E, G).

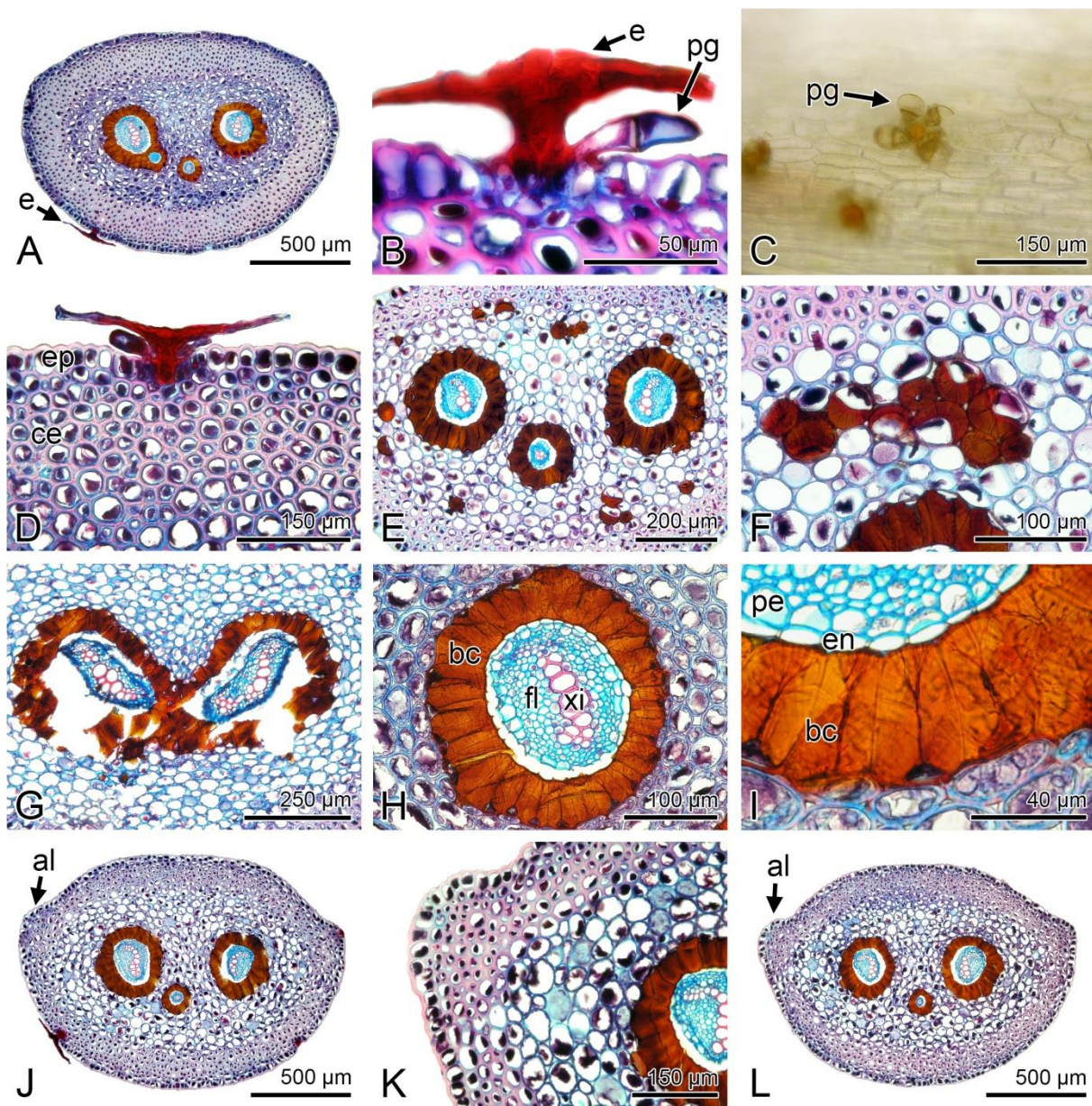


Fig. 15. Cortes transversales del peciolo de *Microgramma percussa* (excepto C). A. región basal. B. detalle de escama peltada con pelo glandular. C. vista superficial de los pelos glandulares. D. epidermis y córtex externo. E. haces vasculares en la región basal. F. células de paredes engrosadas en el córtex interno. G. formación de haz vascular menor. H. haz vascular mayor en la región basal. I. detalle del haz vascular. J. región media. K. ala en la región media. L. región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; ep= epidermis; e= escama; en= endodermis; fl= floema; pe= periciclo; pg= pelos glandulares; xi= xilema.

***Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger**

Región basal: Contorno adaxial y abaxial circular (Cuadro 5, Fig. 16A), de 5.5-7.6 x 5.1-6.8 mm de diámetro. En algunos individuos desde esta región ya se presentan las alas de 0.1-0.2 mm de largo, ubicadas en la cara adaxial y con las trazas que inervarán a la lámina (Fig. 16B). Epidermis uniestratificada de 19-35 μm de grosor, de células cuadradas e isodiamétricas con paredes delgadas y taninos en su interior. Córtex externo de 0.2-0.4 mm de grosor, de tipo 1, continuo (Fig. 16C, D). Córtex interno de 4.8-6.8 x 4.4-6 mm, las células que lo conforman son isodiamétricas de paredes ligeramente engrosadas y lignificadas, con taninos en su interior (Fig. 16E). Se presentan de 11-13 haces vasculares circulares dispuestos en forma de herradura: dos haces adaxiales de mayor tamaño y el resto de menor tamaño abaxiales. BC continua, de células rectangulares con engrosamientos en las paredes periclinales internas y anticlinales cubriendo $\frac{1}{4}$ del lumen, con depósitos de taninos. Hacia el interior de la banda se encuentra la endodermis, el periciclo de uno a tres estratos y el floema rodeando al xilema (Fig. 16F, G). Xilema en los haces vasculares mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos, y en los menores la configuración es lenticular.

Región media: Contorno adaxial ampliamente convexo con surco y contorno abaxial en forma de U (Cuadro 5, Fig. 16H), de 5-7.2 x 4.5-6.5 mm de diámetro. Alas de 1.4-2 mm de largo, con haces vasculares (Fig. 16I). Epidermis de 23-32 μm de grosor. Córtex externo de 0.3-0.5 mm de grosor, de tipo 1, discontinuo bajo las alas. Córtex interno de 4.2-6.3 x 3.8-5.5 mm de células de parénquima isodiamétricas con granos

de almidón. Algunos de los haces de menor tamaño se han fusionado entre sí o con alguno de los mayores, por lo que se presentan de 9-11 haces vasculares. BC similar que en la anterior región, con $\frac{1}{2}$ de la proporción de engrosamiento. La estructura de los haces vasculares y la configuración del xilema se mantienen igual. Continúan formándose más trazas a partir de los haces vasculares mayores.

Región apical: Contorno igual que en la región media (Cuadro 5, Fig. 16J), de 5.2-6.4 x 4.7-6.7 mm de diámetro. Las alas de 2-3.4 mm de largo (Fig. 16K). Epidermis de 18-28 μm de grosor. Córtez externo e interno igual que en la región media: de 0.3-0.4 mm y de 4.4-5.3 x 3.9-5.8 mm respectivamente. Continúan fusionándose los haces vasculares de menor tamaño, por lo que se presentan de 8-9 haces vasculares. La BC y la estructura de los haces es la misma que en las regiones anteriores (Fig. 16L).

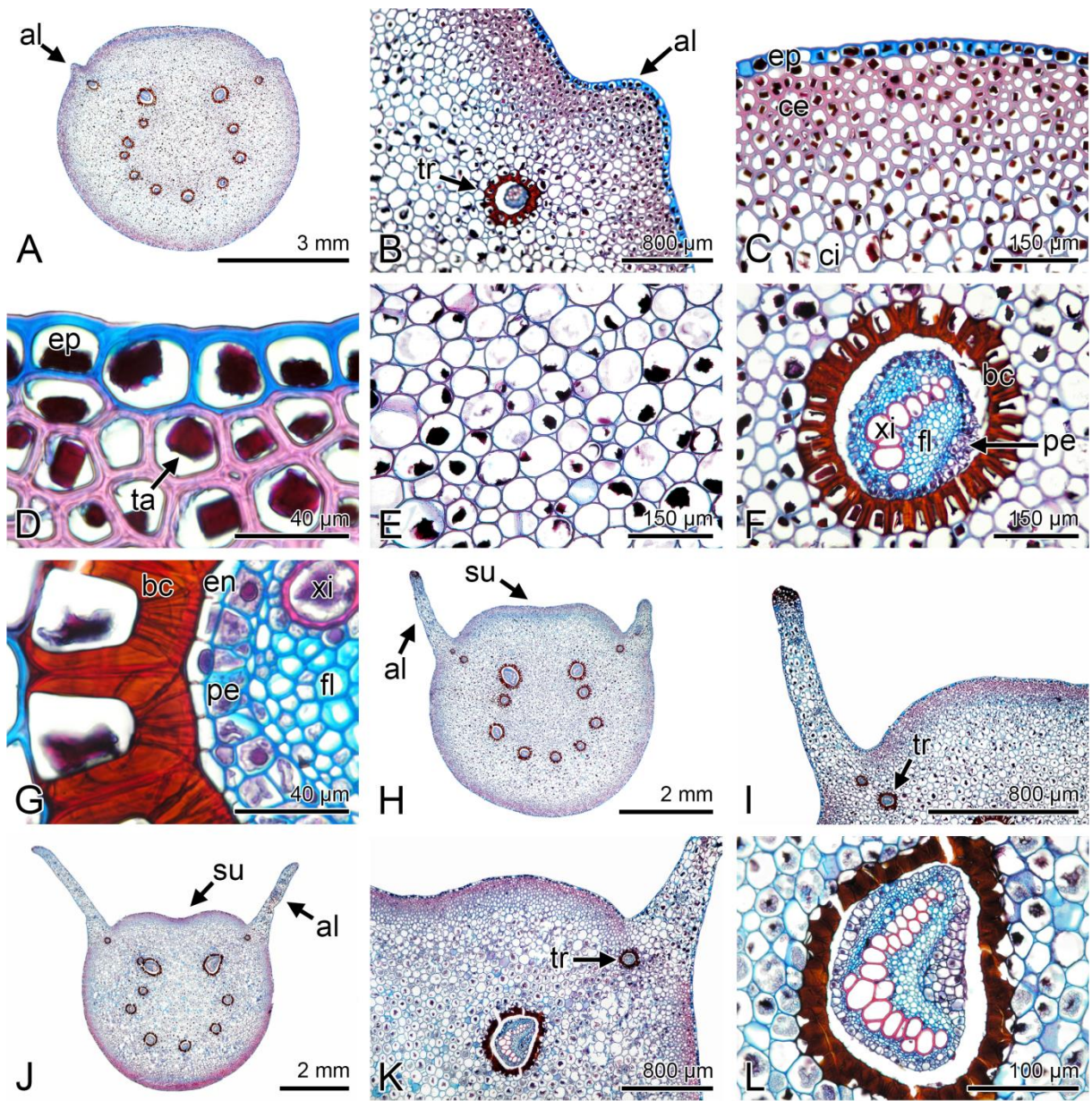


Fig. 16. Cortes transversales del peciolo de *Niphidium crassifolium*. A. región basal. B. detalle del ala en la región basal. C. epidermis y córtex externo. D. detalle de la epidermis y córtex externo. E. córtex interno. F. haz vascular mayor en la región basal. G. detalle del haz vascular. H. región media. I. ala en la región media. J. región apical. K. acercamiento de la región media. L. haz vascular mayor en la región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; fl= floema; pe= periciclo; su= surco; ta= taninos; tr= traza de la lámina; xi= xilema.

Pecluma alfredii* var. *cupreolepis (A. M. Evans) A. R. Sm.

Región basal: Contorno adaxial con abaxial circular (Cuadro 5, Fig. 17A), de 0.7-1.9 x 0.7-1.7 mm de diámetro. Alas presentes de <0.1 mm de largo, ubicadas en los laterales y orientadas hacia la cara adaxial. Epidermis uniestratificada de 12-33 µm de grosor, de células cuadradas e isodiamétricas de paredes delgadas, con pelos uniseriados multicelulares (Fig. 17B). Hacia el interior de la epidermis se observaban de 2-4 estratos de células de parénquima. Córtex externo de 0.1-0.4 mm de grosor, de tipo 4, continuo. Córtex interno de 0.5-1 x 0.4-1.1 mm, conformado por células de parénquima isodiamétricas con granos de almidón y por células con forma de bumerán que crean cavidades en el parénquima (Fig. 17D). Se presentan de 2-3 haces vasculares: dos de mayor tamaño circulares a oblatos, dispuestos adaxialmente y uno de menor tamaño circular, abaxial. BC ausente. En los haces vasculares la endodermis rodea al periciclo, este de uno a tres estratos, después se encuentra el floema rodeando al xilema (Fig. 17E). Xilema en los haces mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos (Fig. 17D), y en el haz menor la configuración es lenticular (Fig. 17C).

Región media: Contorno adaxial con abaxial circular (Cuadro 5, Fig. 17F), de 0.5-1.1 x 0.5-1.1 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.2 mm de largo (Fig. 17G). Epidermis de 9-21 µm de grosor, con pelos. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 4, continuo. Córtex interno de 0.3-0.7 x 0.3-0.7 mm de parénquima, con amplios espacios creados por las células en forma de bumerán. Al centro se presenta un único haz vascular de forma obovado comprimido, resultado de la fusión de todos los haces

vasculares. BC ausente o discontinua, sólo algunas células que rodean al haz presentan engrosamientos en sus paredes periclinales internas y con depósitos de taninos (Fig. 17I). La estructura del haz es la misma que en la región basal, con la configuración del xilema en V o T con tres polos de protoxilema, uno en cada extremo (Fig. 17H).

Región apical: Contorno similar a las regiones anteriores (Cuadro 5, Fig. 17J), de 0.5-1.2 x 0.5-1.1 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.3 mm de largo. Epidermis uniestratificada de 12-19 μm de grosor, con pelos. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 4, continuo. Córtex interno parenquimatoso de 0.3-0.8 x 0.3-0.7 mm, con amplios espacios formados por células en forma de bumerán (Fig. 17K). Se conserva el haz vascular central de forma obovado comprimido a oblato. La BC y la estructura del haz son iguales a la región media, con el xilema en configuración de T (Fig. 17L). Trazas de las pinnas presentes, estas se originan a partir de los brazos laterales del xilema.

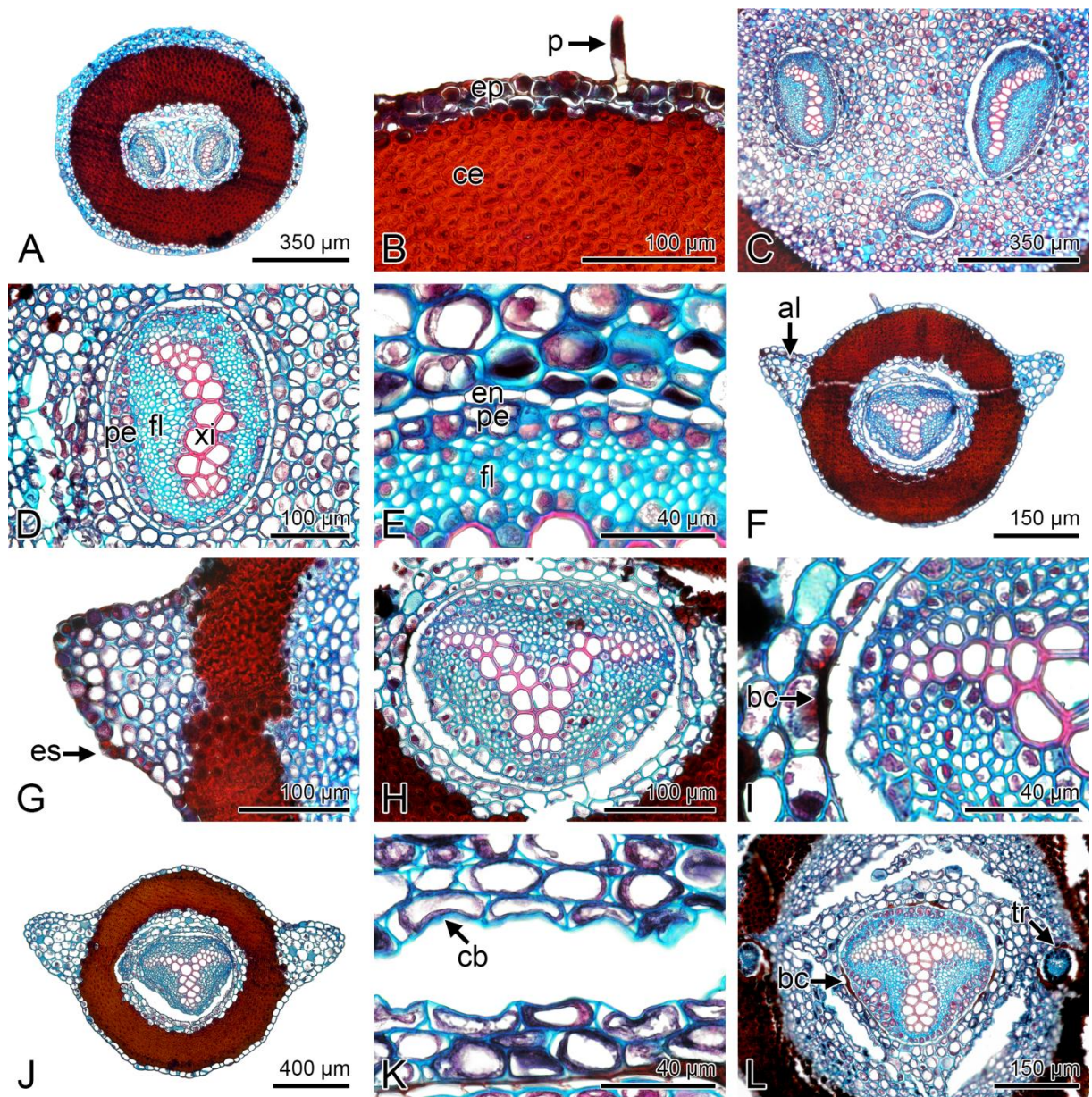


Fig. 17. Cortes transversales del peciolo de *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*. A. región basal. B. epidermis y córtex externo. C. detalle de los haces vasculares en la región basal. D. haz vascular mayor en la región basal. E. detalle del haz vascular. F. región media. G. detalle del ala. H. haz vascular en la región media. I. detalle del haz vascular. J. región apical. K. cavidad en córtex interno en la región apical. L. haz vascular y trazas de las pinnas en la región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; cb= célula en forma de bumerán; ce= córtex externo; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma; fl= floema; p= pelo; pe= periciclo; tr= traza de la pinna; xi= xilema.

Pecluma ferruginea (M. Martens & Galeotti) M. G. Price

Región basal: Contorno adaxial con abaxial circular (Cuadro 5, Fig. 18A), de 1.2-2 x 1.1-2 mm de diámetro. Alas de <0.1 mm de largo, ubicadas en los laterales y orientadas hacia la cara adaxial. Epidermis uniestratificada de 20-37 μm de grosor, de células cuadradas e isodiamétricas con paredes delgadas y con pelos uniseriados multicelulares (Fig. 18B). Hacia el interior de la epidermis se encuentran de 2-3 estratos de células de parénquima. Córtex externo de 0.2-0.3 mm de grosor, de tipo 4, continuo (Fig. 18C). Córtex interno de 0.8-1.6 x 0.6-1.5 mm, de células de parénquima isodiamétricas con granos de almidón y de células en forma de bumerán que crean cavidades en el parénquima (Fig. 18D). Se presentan de 2-3 haces vasculares: los dos de mayor tamaño de forma oblata, ubicados hacia la cara adaxial, y uno de menor tamaño circular, abaxial. BC ausente. Los haces vasculares delimitados por la endodermis y el periciclo con uno a tres estratos, rodeando al floema y este a su vez al xilema (Fig. 18E, F). Xilema en los haces vasculares mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema, y en el menor es lenticular.

Región media: Contorno similar a la región basal (Cuadro 5, Fig. 18G), de 1-1.8 x 1-1.8 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.2 mm de largo (Fig. 18H). Epidermis uniestratificada de 17-33 μm de grosor, con pelos. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 4, continuo. Córtex interno de 0.7-1.3 x 0.7-1.4 mm, parenquimatoso, con amplios espacios creados por las células en forma de bumerán (Fig. 18I). Al centro un único haz vascular, de forma obovado comprimido, resultado de la fusión

de todos los haces vasculares. BC ausente, la estructura del haz es la misma que en la región basal. Xilema con configuración en X o T, con un polo de protoxilema en cada extremo (Fig. 18J).

Región apical: Contorno adaxial semicircular y abaxial de $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 18K), de 0.9-1.6 x 1-1.8 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.2 mm de largo. Epidermis de 18-32 μm de grosor, con pelos. Córtez externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 4, continuo. Córtez interno de 0.7-1.2 x 0.7-1.3 mm parenquimatoso, con amplios espacios. El haz vascular se mantiene en la posición y forma que en la región media, al igual que su estructura (Fig. 18L). BC ausente. Xilema con configuración en T, con tres polos de protoxilema. Trazas de las pinnas presentes, las cuales se forman de los brazos laterales del xilema.

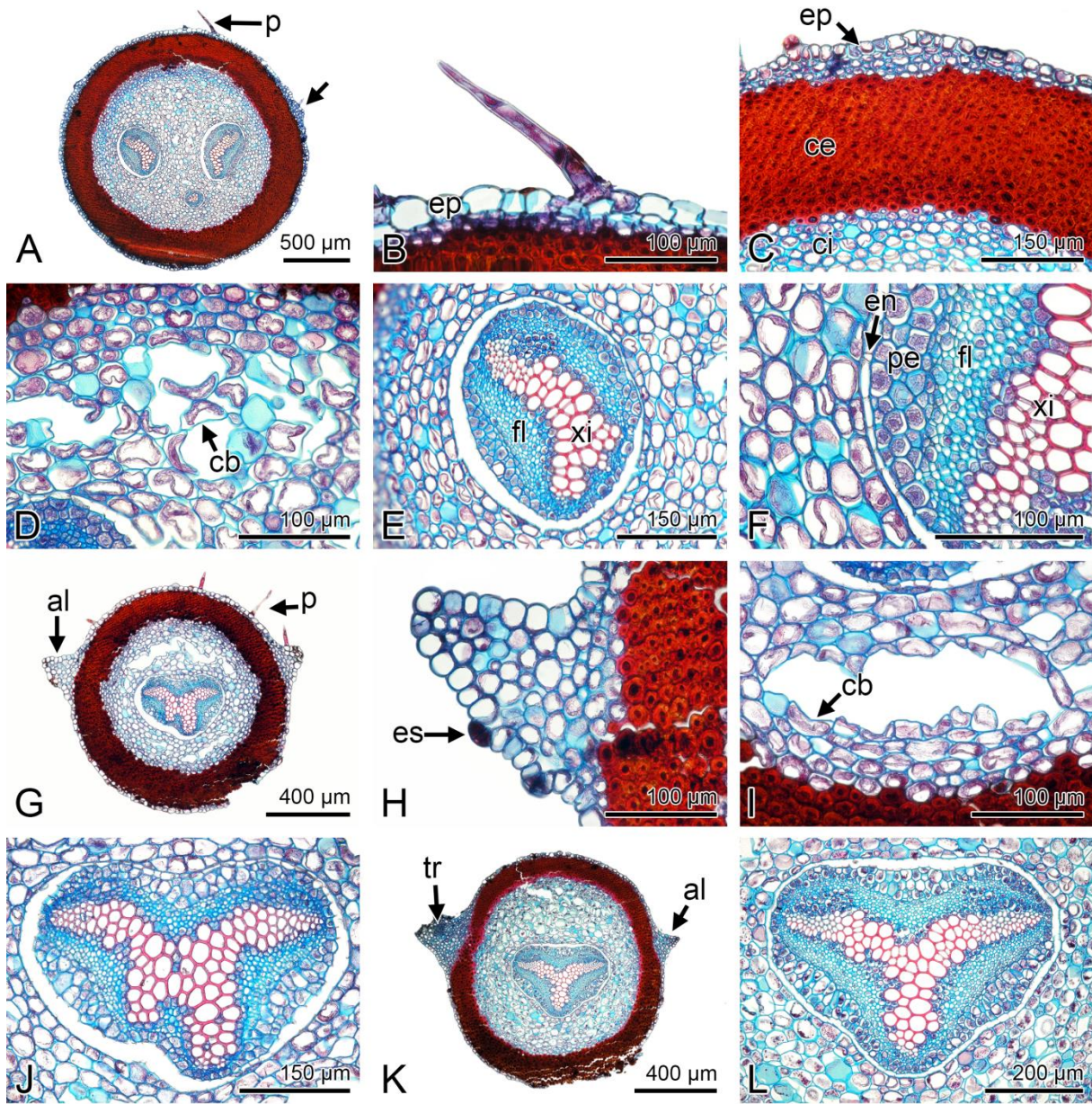


Fig. 18. Cortes transversales del peciolo de *Pecluma ferruginea*. A. región basal. B. detalle de la epidermis y pelo uniseriado. C. epidermis y córtex externo. D. cavidades en el córtex interno. E. haz vascular mayor en la región basal. F. detalle del haz vascular. G. región media. H. ala en la región media. I. cavidad en el córtex interno. J. haz vascular en la región media. K. región apical. L. haz vascular en la región apical. al= ala; cb= célula en forma de bumerán; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma; fl= floema; p= pelo; pe= periciclo; tr= traza de la pinna; xi= xilema.

***Phlebodium decumanum* (Willd.) J. Sm.**

Región basal: Contorno adaxial ampliamente convexo y contorno abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 19A), de 4.1-6.5 x 3.2-5.8 mm de diámetro. Aeróforos presentes ubicados hacia los laterales de la cara adaxial (Fig. 19B). Epidermis uniestratificada de 13-26 μm de grosor, de células isodiamétricas, esclerosadas, sin derivados epidérmicos. Córtex externo de 0.2-0.5 mm de grosor, de tipo 2 (Fig. 19C), discontinuo en los aeróforos, en los que en lugar de esclerénquima hay parénquima con espacios intercelulares que conectan al exterior con estomas (Fig. 19B, H). Córtex interno de 3.5-5.9 x 2.7-5.1 mm, de células de parénquima isodiamétricas con granos de almidón. Se presentan de 12-20 haces vasculares circulares distribuidos en forma de C: dos adaxiales de mayor tamaño y el resto abaxiales de menor tamaño. BC continua, de células isodiamétricas con engrosamientos en las paredes periclinales internas de menos de $\frac{1}{4}$ de la proporción de las células, con depósitos de taninos, a veces ausente. Hacia el interior de la BC está la endodermis, el periciclo de uno a cuatro estratos y el floema rodeando al xilema. Xilema en haces mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos (Fig. 19D), y en los haces menores es lenticular (Fig. 19E).

Región media: Contorno adaxial ampliamente convexo y abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 19F, G), de 3.2-4.6 x 2.9-4 mm de diámetro. Aeróforos presentes (Fig. 19H). Epidermis uniestratificada de 9-14 μm de grosor. Córtex externo de 0.1-0.3 mm de grosor de tipo 2, discontinuo en los aeróforos. Córtex interno parenquimatoso de 2.8-4.3 x 2.5-3.6 mm. Se encuentran de 10-13 haces vasculares,

de los cuales los dos de mayor tamaño se prolongan hacia el interior del pecíolo para fusionarse, o estos ya se encuentran fusionados. La BC y la estructura de los haces se muestran igual que en la región basal. Xilema en los haces mayores se modifica en configuración de Y por el curso que han tomado los haces para fusionarse, con tres polos de protoxilema, en los menores la configuración se mantiene lenticular.

Región apical: Contorno igual que las regiones anteriores (Cuadro 5, Fig. 19I), de 3-4 x 2.9-3.5 mm de diámetro. Aeróforos presentes (Fig. 19J). Epidermis de 10-17 μm de grosor. Córtez externo de 0.2 mm de grosor, tipo 2, discontinuo en los aeróforos. Córtez interno parenquimatoso de 2.5-3.5 x 2.4-3.1 mm. Se presentan de 6-9 haces vasculares, los dos de mayor tamaño ya se han fusionado en un haz adaxial osiforme (forma de hueso) (Fig. 19K). La BC y la estructura de los haces vasculares es la misma. Xilema en el haz vascular de mayor tamaño con configuración en X, alargada horizontalmente (Fig. 19L). Trazas de las pinnas presentes, formadas a partir de los extremos del haz vascular mayor.

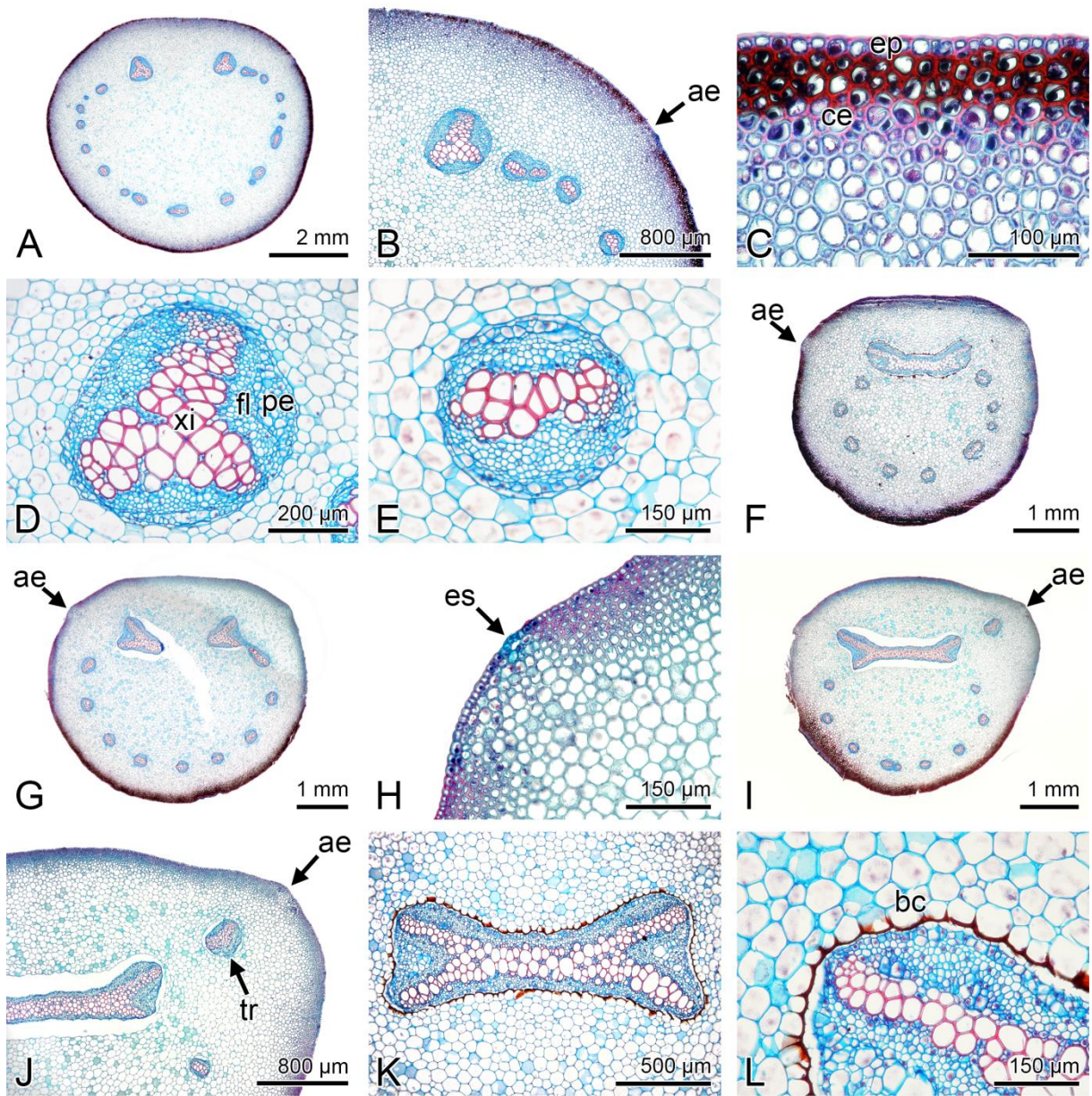


Fig. 19. Cortes transversales del peciolo de *Phlebodium decumanum*. A. región basal. B. acercamiento de la región basal. C. epidermis y córtex externo. D. haz vascular mayor en la región basal. E. haz vascular menor en la región basal. F-G. región media. H. aeróforo en la región media. I. región apical. J. acercamiento de la región apical. K. haz vascular mayor en la región apical. L. detalle del haz vascular. ae= aeróforo; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma; fl= floema; pe= periciclo; tr= traza de la pinna; xi= xilema.

***Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) E. Fourn.**

Región basal: Contorno adaxial y abaxial arco convexo (Cuadro 5, Fig. 20A), de 0.6-0.8 x 0.4-0.6 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.6 mm de largo, laterales y ligeramente orientadas hacia la cara adaxial, con un grupo de células de esclerénquima en los ápices por debajo de la epidermis (Fig. 20B). Epidermis uniestratificada de 16-26 µm de grosor, de células cuadradas de paredes delgadas, con escamas peltadas (Fig. 20C). Córtex externo de 0.1-0.3 mm de grosor, de tipo 3, continuo (Fig. 20D). Córtex interno de 0.4-0.5 x 0.2-0.3 mm de células de parénquima isodiamétricas, con taninos. Se presentan 2 haces vasculares circulares, dispuestos al centro del pecíolo. BC discontinua hacia la cara adaxial y abaxial, de células isodiamétricas con engrosamientos en las paredes periclinales internas de ½ de proporción del lumen, con depósitos de taninos. Hacia el interior de la BC se encuentra la endodermis, el periciclo uniestratificado, después el floema rodeando al xilema. Xilema con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos (Fig. 20E).

Región media: Contorno adaxial arco convexo y abaxial ampliamente convexo (Cuadro 5, Fig. 20F), de 0.6-1.6 x 0.4-1.3 mm de diámetro. Alas de 0.3-0.9 mm de largo, con el ápice esclerosado (Fig. 20G). Epidermis uniestratificada de 18-25 µm de grosor. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 3, discontinuo bajo las alas. Córtex interno de 0.5-1.1 x 0.2-0.7 mm, parenquimatoso. Se conservan los dos haces vasculares, con la misma disposición, BC, estructura y configuración del xilema que en la región basal (Fig. 20H).

Región apical: Contorno adaxial arco convexo y abaxial ampliamente convexo (Cuadro 5, Fig. 20I), de 0.4-0.9 x 0.4-0.6 mm de diámetro. Alas de 0.4-0.8 mm de largo (Fig. 20J). Epidermis uniestratificada de 20-29 μm de grosor, con escamas peltadas. Córtez similar a las otras regiones: el externo de 0.1 mm de grosor y el interno de 0.3-0.7 x 0.2-0.3 mm. Continúan los dos haces vasculares con la misma disposición, estructura y configuración del xilema (Fig. 20K). BC discontinua, cubriendo de $\frac{3}{4}$ al total del lumen (Fig. 20L).

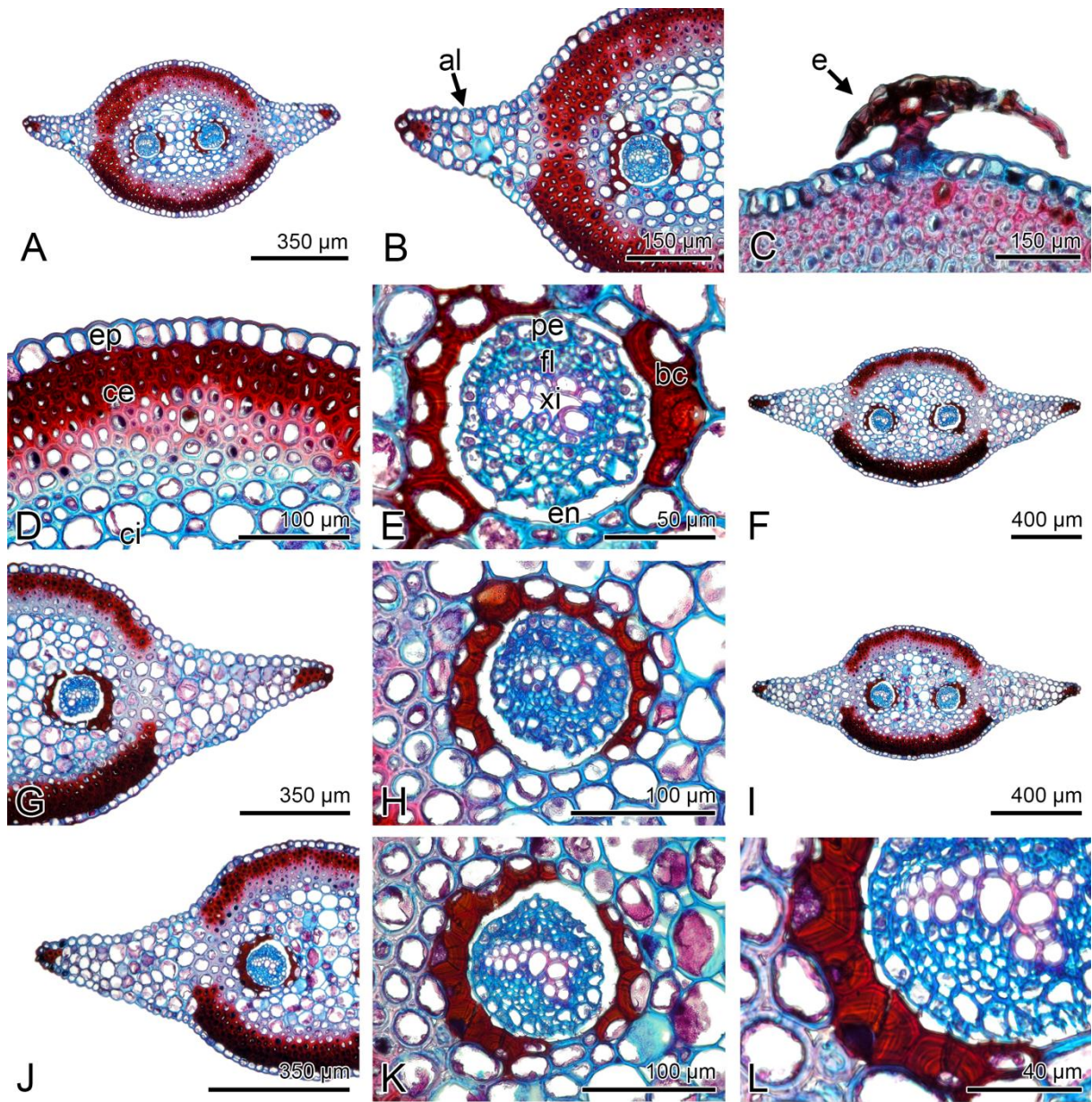


Fig. 20. Cortes transversales del peciolo de *Pleopeltis astrolepis*. A. región basal. B. acercamiento de la región basal. C. detalle de escama peltada. D. epidermis y córtex externo. E. haz vascular en la región basal. F. región media. G. acercamiento de la región media. H. haz vascular en la región media. I. región apical. J. acercamiento de la región apical. K. haz vascular en la región apical. L. detalle del haz vascular. al= ala; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; ci= córtex interno; e= escama; en= endodermis; ep= epidermis; fl= floema; pe= periciclo; xi= xilema.

Pleopeltis madrensis (J. Sm.) A. R. Sm. & Tejero

Región basal: Contorno adaxial estrechamente convexo y abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 21A), de 1.1-2 x 0.8-1.9 mm de diámetro. Alas apenas en formación hacia la cara adaxial. Epidermis uniestratificada de 13-25 μm de grosor, de células cuadradas con paredes delgadas (Fig. 21C), con escamas peltadas. Córtex externo de 0.1-0.3 mm de grosor, de tipo 3 (Fig. 21B), continuo o discontinuo por debajo de las alas. Córtex interno de 0.9-1.6 x 0.6-1.4 mm de células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón, en alguno individuos presentaron células en forma de bumerán creando espacios en forma de canal (Fig. 21D). Se encuentran de 2-3 haces vasculares de forma circular: dos de mayor tamaño dispuestos hacia la cara adaxial y uno de menor tamaño en la abaxial. BC discontinua, de células isodiamétricas con engrosamientos en las paredes periclinales internas cubriendo $\frac{1}{4}$ del lumen, sin depósitos de taninos. Hacia el interior se encuentra la endodermis, el periciclo de uno a tres estratos rodeando al floema y este a su vez al xilema (Fig. 21E, F). Xilema en los haces mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos, y en el haz menor es lenticular.

Región media: Contorno similar a la región basal (Cuadro 5, Fig. 21G), de 1-1.8 x 0.9-1.7 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.4 mm de largo ubicadas en la cara adaxial y ligeramente abiertas hacia los laterales, presentan un grupo de células esclerosadas en el ápice por debajo de la epidermis (Fig. 21H). Epidermis uniestratificada de 11-21 μm de grosor, con escamas peltadas. Córtex externo de 0.1-0.3 mm de grosor, de tipo 3, discontinuo bajo las alas. Córtex interno parenquimatoso de 0.8-1.3 x 0.7-1.1

mm. Se presentan dos haces vasculares de mayor tamaño, ya que el menor se ha fusionado a uno de ellos. Los haces vasculares presentan la misma disposición, estructura y BC que en la región basal (Fig. 21I).

Región apical: Contorno adaxial de $\frac{1}{2}$ de cuadrado y abaxial semicircular (Cuadro 5, Fig. 21J), de 1-1.6 x 1.1-1.6 mm de diámetro. Alas de 0.3-0.5 mm de largo, con células esclerosadas en los ápices (Fig. 21K). Epidermis de 12-23 μ m de grosor, con escamas peltadas. Córtez externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 3, discontinuo bajo las alas. Córtez interno parenquimatoso de 0.8-1.2 x 0.8-1.8 mm. Los haces vasculares se encuentran como en la región media, o totalmente fusionados en un solo haz de forma oblata, dispuesto en el centro del pecíolo. BC continua, de $\frac{1}{4}$ de proporción de engrosamiento, en algunos individuos hacia la cara adaxial los engrosamientos son de $\frac{1}{2}$ y con depósitos de taninos (Fig. 21L). La estructura del haz es similar a las regiones anteriores, con la configuración del xilema en T con tres polos de protoxilema. Trazas de las pinnas comienzan a formarse, originándose de los brazos laterales del xilema.

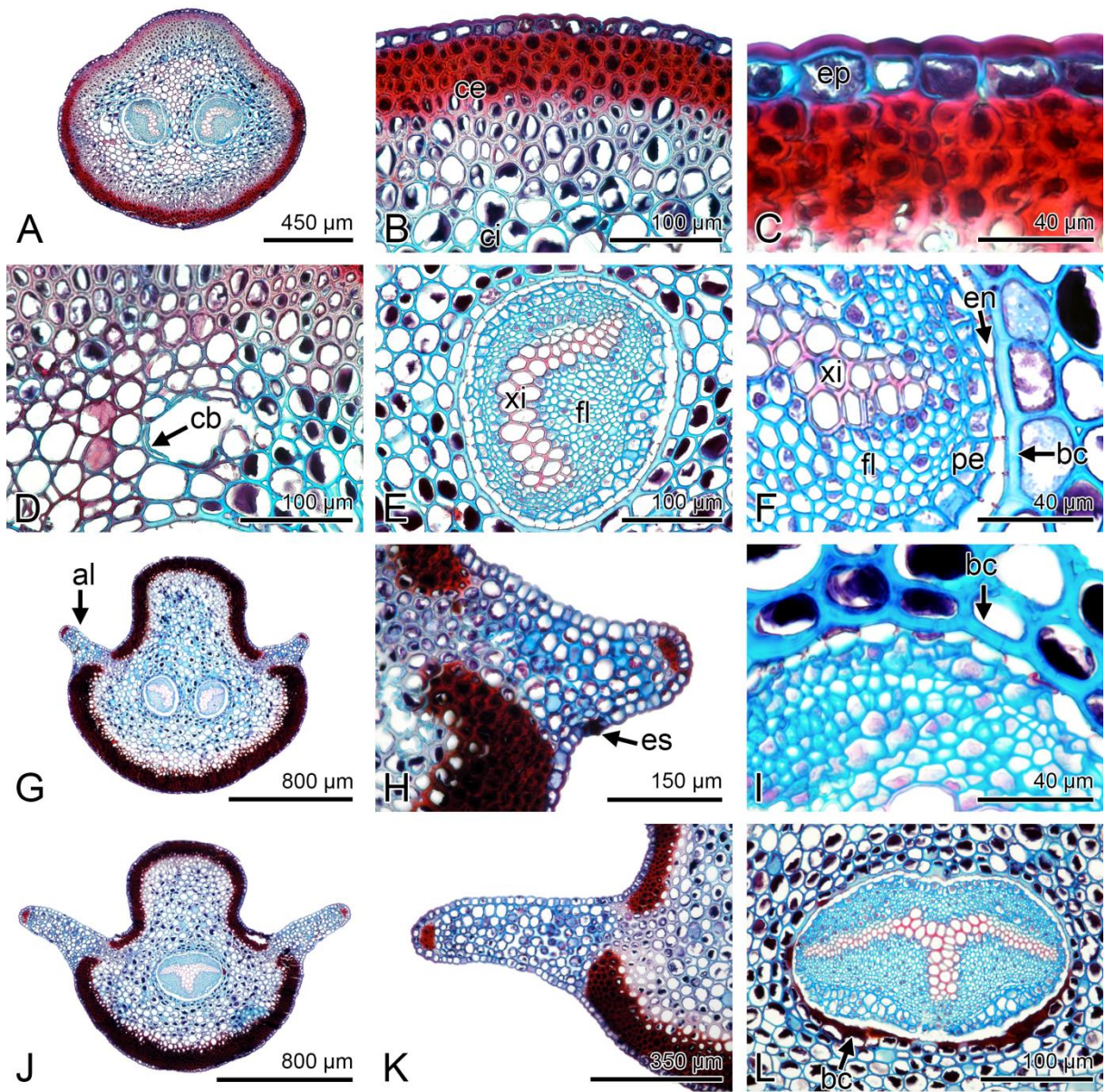


Fig. 21. Cortes transversales del peciolo de *Pleopeltis madrensis*. A. región basal. B. epidermis y córtex externo. C. detalle de la epidermis. D. canal en el córtex interno. E. haz vascular mayor en la región basal. F. detalle del haz vascular. G. región media. H. ala en la región media. I. detalle del haz vascular en la región media. J. región apical. K. ala en la región apical. L. haz vascular en la región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; cb= célula con forma de bumerán; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; fl= floema; pe= periciclo; xi= xilema.

Pleopeltis thyssanolepis (A. Braun ex Klotzsch) E. G. Andrews & Windham

Región basal: Contorno adaxial plano y contorno abaxial en forma de U (Cuadro 5, Fig. 22A), de 1.1-2.4 x 0.9-2.2 mm de diámetro. Alas presentes o apenas formándose de 0.1 mm de largo, ubicadas en la cara adaxial y verticales (Fig. 22B). Epidermis uniestratificada de 18-37 μm de grosor, de células cuadradas con paredes delgadas, con escamas peltadas (Fig. 22C). Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 3 (Fig. 22D), continuo o discontinuo por debajo de las alas. Córtex interno de 0.9-2.1 x 0.7-1.8 mm de células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón. Se presentan de 3 a 6 haces vasculares: dos de mayor tamaño, de forma circular a oblata, dispuestos adaxialmente, y el resto son haces de menor tamaño de forma circular, abaxiales. BC discontinua, de células isodiamétricas con engrosamientos en las paredes periclinales internas de menos de $\frac{1}{4}$ del lumen, en algunos individuos se presenta de $\frac{1}{2}$ y con depósitos de taninos pero sólo hacia el interior del pecíolo. Hacia el interior se encuentra la endodermis, el periciclo con uno a dos estratos y el floema que rodea al xilema (Fig. 22E). Xilema en los haces mayores con configuración lineal con dos polos de protoxilema, y en los haces menores la configuración es lenticular.

Región media: Contorno adaxial ampliamente convexo y abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 22F), de 1.3-2.4 x 1-1.9 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.3 mm de largo, con un conjunto de células esclerosadas en los ápices bajo la epidermis (Fig. 22G). Epidermis uniestratificada de 15-27 μm de grosor, con escamas peltadas. Córtex externo de 0.1 mm de grosor, tipo 3, discontinuo bajo las alas. Córtex interno

de 1.1-2.1 x 0.8-1.6 mm, se presentaron células en forma de bumerán dispersas en el córtex interno (Fig. 22H). Los haces vasculares de menor tamaño se han fusionado entre ellos o con alguno de los haces de mayor tamaño, por lo que se presentan de 2-3 haces. La BC se presenta más engrosada a $\frac{1}{4}$ de proporción del lumen (Fig. 22I), en algunos individuos con depósitos de taninos hacia el centro del pecíolo (Fig. 22J). La disposición y estructura de los haces es igual que en la región basal.

Región apical: Contorno adaxial arco convexo y abaxial semicircular (Cuadro 5, Fig. 22K), de 1.3-2.3 x 1-1.9 mm de diámetro. Alas de 0.2-0.8 mm de largo. Epidermis uniestratificada de 18-38 μm de grosor, con escamas peltadas. Córtex similar a las otras regiones: el externo de 0.1 mm de grosor, y el interno de 1.1-2.1 x 0.8-1.6 mm. Se continúan presentando de 2-3 haces vasculares, con la misma disposición, estructura y configuración del xilema. La BC engrosada de menos de $\frac{1}{4}$ a $\frac{1}{2}$ del lumen, sin depósitos de taninos, o con depósitos sólo hacia el interior del pecíolo, o rodeando todo el haz (Fig. 22L). Trazas de las pinnas presentes, las cuales se originaron de los dos haces de mayor tamaño.

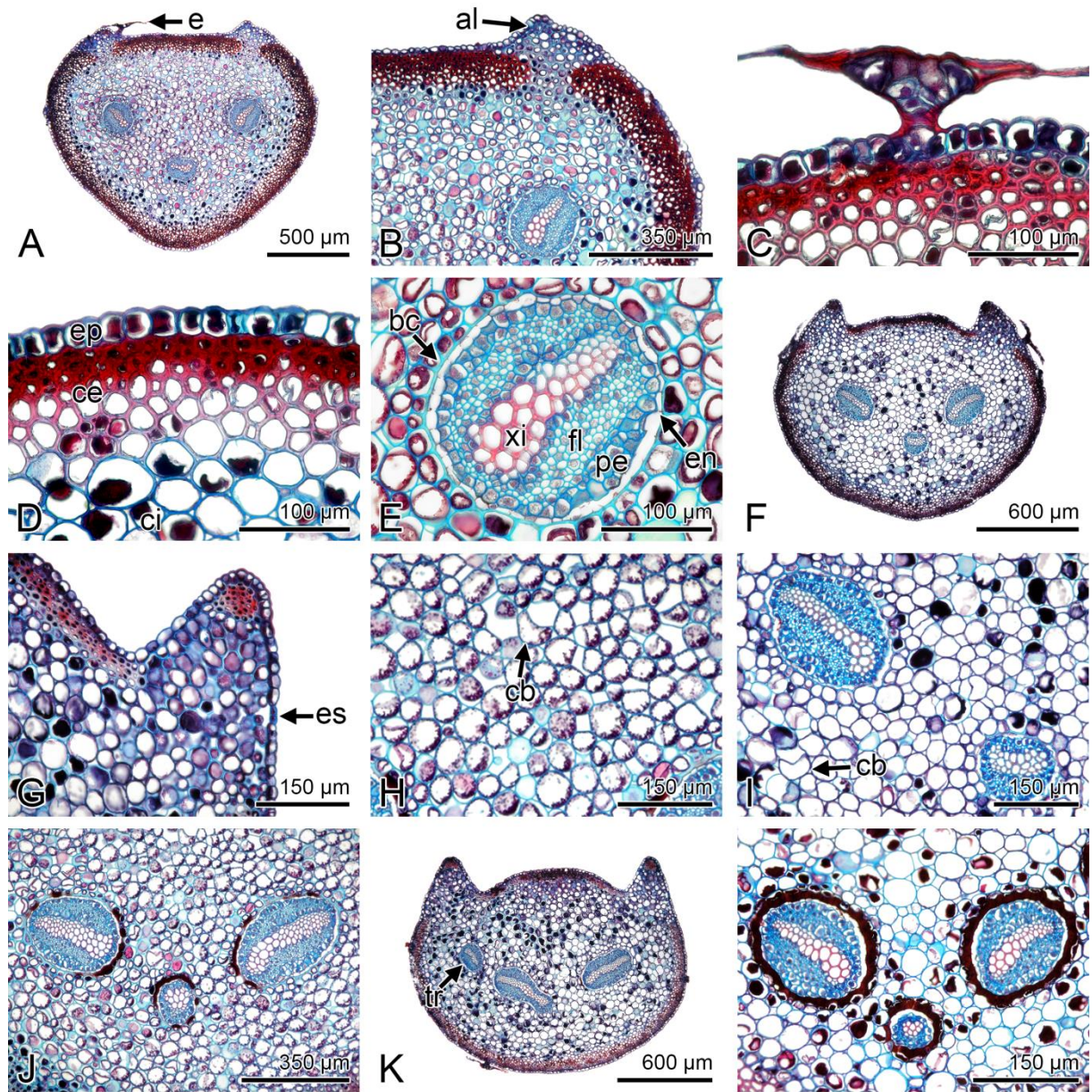


Fig. 22. Cortes transversales del peciolo de *Pleopeltis thyssanolepis*. A. región basal. B. acercamiento de la región basal. C. detalle de escama peltada. D. epidermis y córtex externo E. haz vascular mayor en la región basal. F: región media. G. ala en la región media. H. córtex interno con células en forma de bumerán creando espacios. I. haces vasculares en la región media con BC sin taninos. J. haces vasculares en la región media con BC con taninos. K. región apical. L. haces vasculares con BC continua en la región apical. al= ala; bc= banda circumendodermal; cb= célula con forma de bumerán; ce= córtex externo; ci= córtex interno; e= escama; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma; fl= floema; pe= periciclo; tr= traza de la lámina; xi= xilema.

Pleopeltis villagranii (Copel.) A.R. Sm. & Tejero

Región basal: Contorno adaxial y abaxial semicircular (Cuadro 5, Fig. 23A), de 0.9-1.5 x 0.7-1.3 mm de diámetro. Epidermis uniestratificada de 19-34 μm de grosor, de células cuadradas y de paredes delgadas, con escamas peltadas (Fig. 23B). Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 3, continuo (Fig. 23C). Córtex interno de 0.7-0.9 x 0.5-0.7 mm de células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón. Se presentan de 2-3 haces vasculares: dos de mayor tamaño de forma oblata, dispuestos adaxialmente, y uno de menor tamaño circular, abaxial. BC discontinua, de células isodiamétricas con engrosamientos en las paredes periclinales internas, cubriendo menos de $\frac{1}{4}$ del lumen, sin depósitos de taninos. Hacia el interior está la endodermis, el periciclo de uno a tres estratos y el floema que rodea al xilema (Fig. 23D, E). Xilema en los haces mayores presenta configuración en arco, con dos polos de protoxilema, y en el haz menor es lenticular.

Región media: Contorno adaxial y abaxial arco convexo (Cuadro 5, Fig. 23F), de 0.9-1.1 x 0.7-1 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.2 mm de largo, ubicadas en los laterales del pecíolo y completamente horizontales (Fig. 23G). Epidermis uniestratificada de 21-35 μm de grosor, con escamas peltadas. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 3, discontinuo bajo las alas (Fig. 23G). Córtex interno parenquimatoso 0.7-0.8 x 0.5-0.7 mm. Al centro del pecíolo de presenta un haz vascular de forma variable ya que los dos haces vasculares de mayor tamaño se encuentran en proceso de fusión. BC continua, con depósitos de taninos y con engrosamientos de $\frac{1}{2}$ a $\frac{3}{4}$ de proporción. La estructura de los haces vasculares es

igual a la región basal. Xilema con configuración variable con respecto al grado de fusión de los haces, por lo que se presentan desde dos conjuntos de xilema en arco a uno solo con configuración en mariposa, V y en T (Fig. 23H, I, J).

Región apical: Contorno adaxial semicircular y abaxial arco convexo (Cuadro 5, Fig. 23K), de 0.7-0.9 x 0.7-1 mm de diámetro. Alas de 0.1-0.2 μm de largo. Epidermis uniestratificada de 20-31 μm de grosor, con escamas peltadas. Córtez externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 3, discontinuo bajo las alas. Córtez interno parenquimatoso de 0.6-0.7 x 0.5-0.7 mm. Un haz vascular central completamente fusionado con forma oblata. BC continua, con depósitos de taninos, con proporción de engrosamiento de ½ al total del lumen. La estructura del haz continúa siendo la misma, con configuración del xilema en T, con un polo de protoxilema en cada extremo (Fig. 23L).

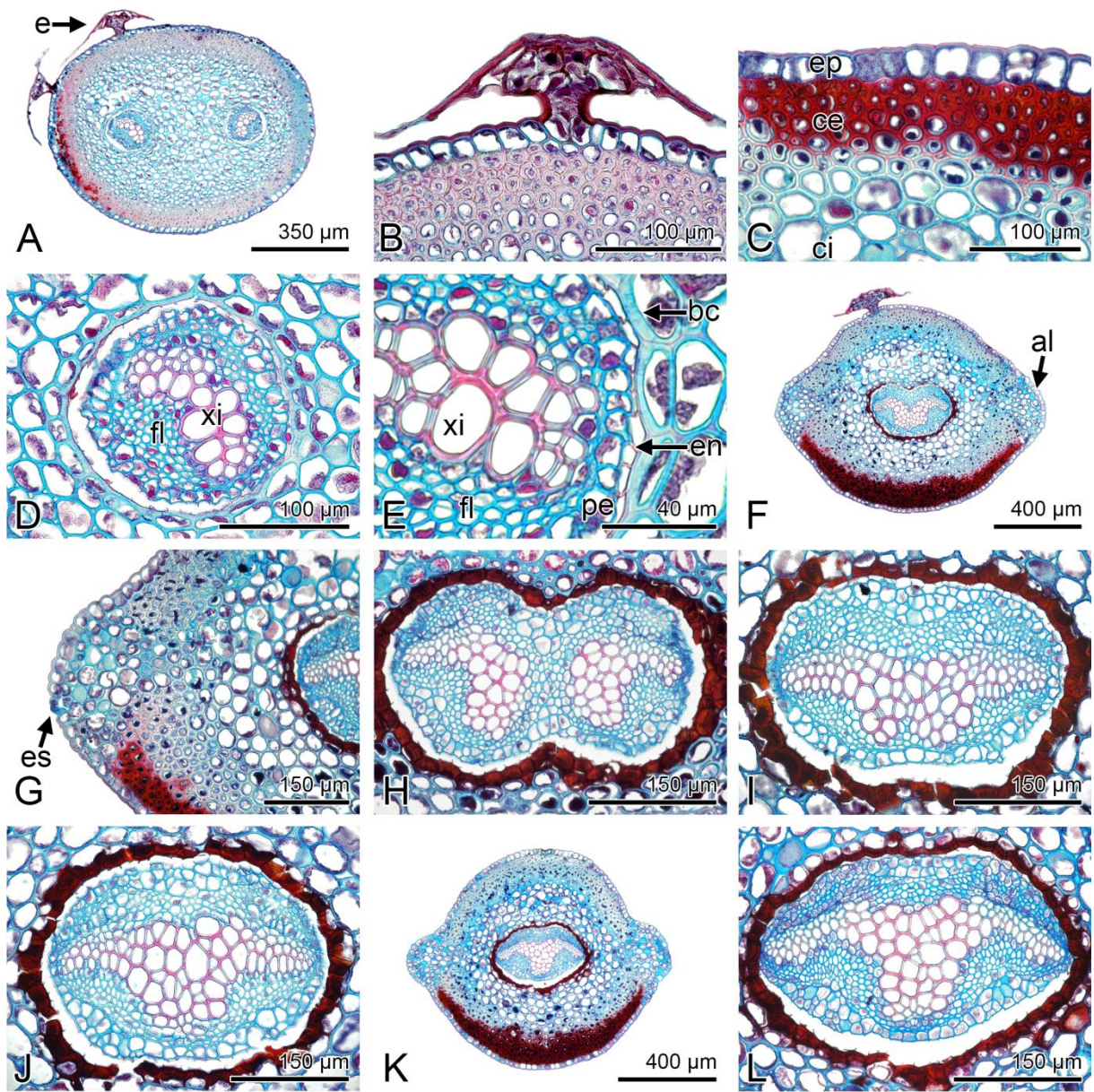


Fig. 23. Cortes transversales del peciolo de *Pleopeltis villagrani*. A. región basal. B. detalle de escama peltada. C. epidermis y córtex externo. D. haz vascular mayor en la región basal. E. detalle del haz vascular. F. región media. G. detalle del ala. H. haces vasculares en proceso de fusión, con xilema sin fusionar. I. haces vasculares fusionados, xilema con configuración en mariposa. J. haces vasculares fusionados, xilema con configuración en T. K. región apical. L. haz vascular, xilema con configuración en T. al= ala; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; ci= córtex interno; e= escama; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma; fl= floema; pe= periciclo; xi= xilema.

***Polypodium hartwegianum* Hook.**

Región basal: Contorno adaxial con abaxial circular (Cuadro 5, Fig. 24A), de 0.9-1.8 x 0.9-1.6 mm de diámetro. Epidermis uniestratificada de 11-17 μm de grosor, de células isodiamétricas, esclerosadas, con pelos uniseriados multicelulares (Fig. 24B). Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 2, continuo (Fig. 24C). Córtex interno de 0.7-1.2 x 0.7-1.1 mm de células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón. Se presentan 3 haces vasculares circulares: dos de mayor tamaño, adaxiales, y un tercero de menor tamaño, abaxial, en algunos individuos los tres haces ya están en proceso de fusión en un único haz vascular, donde primero se fusionan los dos haces mayores y después el haz menor. BC continua, de células rectangulares con engrosamientos en las paredes periclinales internas cubriendo $\frac{1}{2}$ del lumen, con depósitos de taninos. Hacia el interior de la BC está la endodermis, el periciclo de uno a tres estratos y después el floema rodeando al xilema (Fig. 24D, E). Xilema en los haces mayores con configuración en arco con dos polos de protoxilema, y en el haz menor es lenticular.

Región media: Contorno adaxial con abaxial circular (Cuadro 5, Fig. 24F), de 0.8-1.2 x 0.8-1.1 mm de diámetro. Aeróforos presentes hacia los laterales. Epidermis uniestratificada de 10-20 μm de grosor, con pelos. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 2, discontinuo en los aeróforos, en donde las paredes de las células que conforman el córtex externo se adelgazan (Fig. 24G). Córtex interno de 0.6-0.8 x 0.6-0.8 mm parenquimatoso, además se presentan células con forma de bumerán que forman cavidades o canales (Fig. 24H). Los haces vasculares ya se han fusionado

por completo, por lo que se presenta un único haz al centro, de forma triangular. BC cubriendo $\frac{3}{4}$ del lumen. La estructura del haz es la misma que en la región basal, y la configuración del xilema es en T, con un polo de protoxilema en cada extremo (Fig. 24I).

Región apical: Contorno adaxial y abaxial semicircular (Cuadro 5, Fig. 24J), de 0.8-1.1 x 0.9-1.1 mm de diámetro. Aeróforos presentes. Epidermis de 11-26 μ m de grosor, con pelos. Córtex externo e interno similares que en la región media: de 0.1-0.2 mm de grosor y 0.6-0.8 x 0.6-0.8 mm respectivamente, con amplios espacios en el córtex interno (Fig. 24K). El haz vascular con la misma disposición, estructura y configuración del xilema que en la región media, al igual que la BC (Fig. 24L).

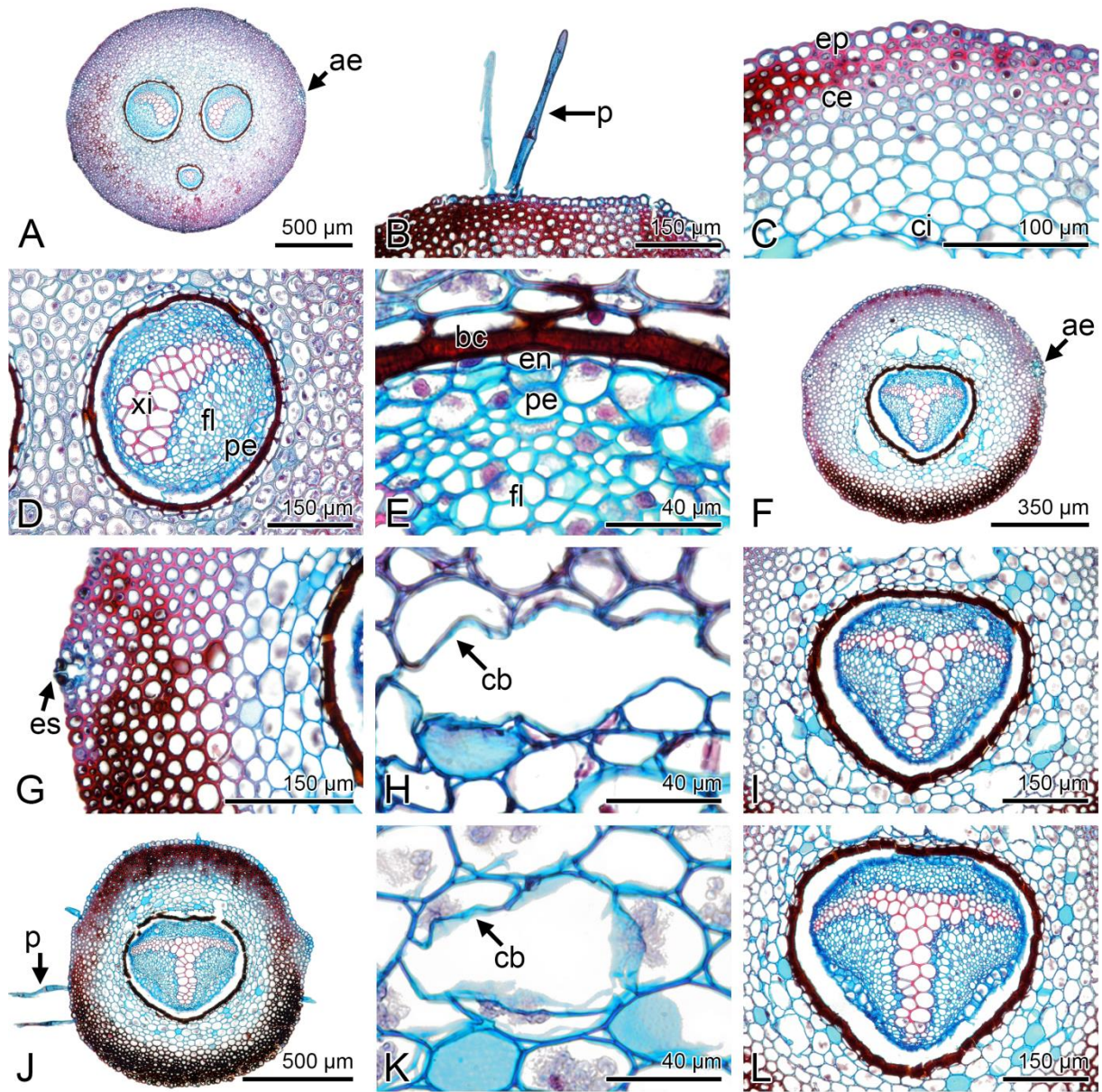


Fig. 24. Cortes transversales del peciolo de *Polypodium hartwegianum*. A. región basal. B. detalle de pelo uniseriado. C. epidermis y córtex externo. D. haz vascular mayor en la región basal. E. detalle del haz vascular. F. región media. G. detalle del aeróforo. H. canal en el córtex interno. I. haz vascular en la región media. J. región apical. K. cavidad en el córtex interno. L. haz vascular en la región apical. ae= aeróforo; bc= banda circumendodermal; cb= células en forma de bumerán; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma; fl= floema; pe= periciclo; p= pelo; xi= xilema.

Polypodium puberulum Schtdl. & Cham.

Región basal: Contorno ampliamente convexo y contorno abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 25A), de 1.4-2.6 x 1.4-2.6 mm de diámetro. Epidermis uniestratificada de 12-19 μm de grosor, de células isodiamétricas, esclerosadas, con pelos uniseriados multicelulares (Fig. 25B). Córtex externo de 0.2-0.3 mm de grosor, de tipo 2, continuo (Fig. 25C). Córtex interno de 1-2.1 x 0.9-2.1 mm, de células isodiamétricas de paredes engrosadas, lignificadas y sin contenido. Se presentan de 4-5 haces vasculares circulares: dos de mayor tamaño, dispuestos adaxialmente, y el resto de menor tamaño, dispuestos abaxialmente. BC continua, de células cuadradas con engrosamientos en las paredes periclinales internas, cubriendo $\frac{3}{4}$ del lumen, con depósitos de taninos. Hacia el interior se encuentra la endodermis, el periciclo con uno a tres estratos, después el floema rodeando al xilema (Fig. 25D, E). Xilema en los haces mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema en los extremos, y en los haces menores la configuración es lenticular.

Región media: Contorno adaxial ampliamente convexo y abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 25F), de 1.5-2.3 x 1.5-2.2 mm de diámetro. Aeróforos presentes ubicados los laterales hacia la cara adaxial. Epidermis uniestratificada de 11-20 μm de grosor, con pelos. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 2, discontinuo en los aeróforos, en donde las paredes de las células que conforman el córtex externo se adelgazan (Fig. 25 G). Córtex interno de 1.2-1.9 x 1.1-1.7 mm, de células de parénquima y con células en forma de bumerán creando grandes espacios (Fig. 25H). Se presentan de 3-4 haces vasculares con la misma distribución, en un

individuo se observaron los dos haces de mayor tamaño en proceso de fusión dejando debajo un haz de menor tamaño (Fig. 25I). BC de $\frac{1}{2}$ de proporción. La estructura de los haces vasculares y la configuración del xilema es la misma que en la región basal.

Región apical: Contorno adaxial ampliamente convexo y abaxial en forma de U (Cuadro 5, Fig. 25J), de 1.3-1.9 x 1.5-2.3 mm de diámetro. Epidermis uniestratificada de 13-23 μm de grosor, con pelos. Córtez externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 2, discontinuo en los aeróforos (Fig. 25K). Córtez interno de 1-1.6 x 1.1-1.8 mm de parénquima, con grandes espacios creados por las células en forma de bumerán. Se presentan 2 haces vasculares: uno hacia la cara adaxial producto de la fusión de los dos haces de mayor tamaño y un haz menor hacia la cara abaxial. Los haces vasculares y la BC presentan la misma estructura que en la región media (Fig. 25L). Xilema en el haz mayor con configuración en X, con cuatro polos de protoxilema, y en el haz menor es lineal. Trazas de las pinnas se comienzan a formar a partir de los brazos del xilema.

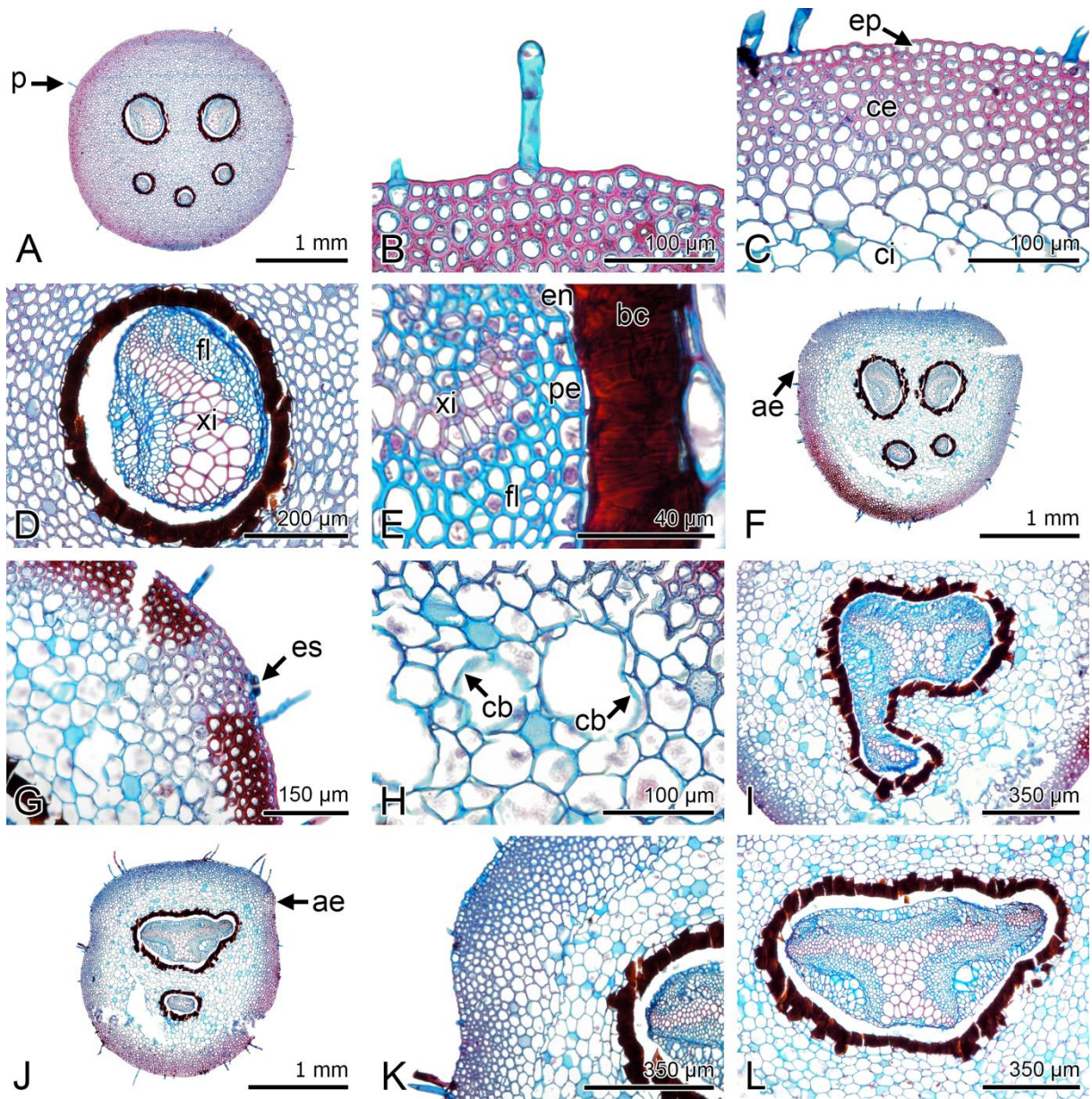


Fig. 25. Cortes transversales del peciolo de *Polypodium puberulum*. A. región basal. B. pelo uniseriado multicelular. C. epidermis y córtex externo. D. haz vascular mayor en la región basal. E. detalle del haz vascular. F. región media. G. detalle del aeróforo. H. espacios en el córtex interno. I. fusión de los haces vasculares en la región media. J. región apical. K. detalle del aeróforo en la región apical. L. haz vascular, formándose la traza que inervará a la pinna. ae= aeróforo; bc= banda circumendodermal; cb= célula con forma de bumerán; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma fl= floema; p= pelo; pe= periciclo; tr= traza de la lámina; xi= xilema.

***Serpocaulon dissimile* (L.) A. R. Sm.**

Región basal: Contorno adaxial ampliamente convexo a ligeramente acanalado y abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 26A), de 1.7-1.8 x 1.4-1.6 mm de diámetro. Aeróforos presentes ubicados lateralmente. Epidermis uniestratificada de 13-21 μm de grosor, de células isodiamétricas, esclerosadas, con pelos uniseriados multicelulares. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 2, discontinuo en los aeróforos, en los que en lugar de esclerénquima hay parénquima con espacios intercelulares que conectan al exterior con estomas (Fig. 26C, B). Córtex interno de 1.3-1.4 x 1-1.3 mm, de células de parénquima isodiamétricas con paredes engrosadas y con granos de almidón. Se presentan de 7-9 haces vasculares circulares dispuestos de U: dos de mayor tamaño hacia la cara adaxial y el resto de menor tamaño hacia la abaxial. BC continua, de células rectangulares con engrosamientos en las paredes periclinales internas cubriendo $\frac{1}{2}$ del lumen, con depósitos de taninos. Hacia el interior la endodermis, el periciclo con uno a tres estratos y el floema rodeando al xilema (Fig. 26F). Xilema en los haces mayores con configuración en arco, con dos polos de protoxilema, y en los menores es lenticular.

Región media: Contorno adaxial ampliamente convexo y abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 26G), de 1.3-1.3 x 1.2-1.3 mm de diámetro. Aeróforos presentes (Fig. 26H). Epidermis de 16-23 μm de grosor, con pelos. Córtex externo de 0.1-0.2 mm de grosor, de tipo 2, discontinuo en los aeróforos. Córtex interno parenquimatoso de 0.9-1 x 0.9-1 mm. Se presentan de 3-5 haces vasculares, los dos de mayor tamaño han comenzado a fusionarse (Fig. 26I). La estructura de los haces vasculares y la

configuración del xilema es la misma que en la región basal. BC ahora cubriendo $\frac{3}{4}$ del lumen (Fig. 26J).

Región apical: Contorno adaxial semicircular y abaxial $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5, Fig. 26K), de 1.1-1.2 x 1.3-1.4 mm de diámetro. Aeróforos presentes. Epidermis de 14-26 μm de grosor, con pelos. Córtez externo de 0.1-0.2 mm de grosor, tipo 2, discontinuo. Córtez interno de 0.9 x 1-1.1 mm parenquimatoso. Se presentan de 2-3 haces vasculares: uno adaxial resultado de la fusión de los dos mayores, con forma obovado comprimido, y de uno a dos menores hacia la cara abaxial. La estructura de los haces y la BC igual que en la región anterior. Xilema en el haz vascular mayor con configuración en X, con cuatro polos de protoxilema (Fig. 26L), y en los haces menores el xilema es lenticular.

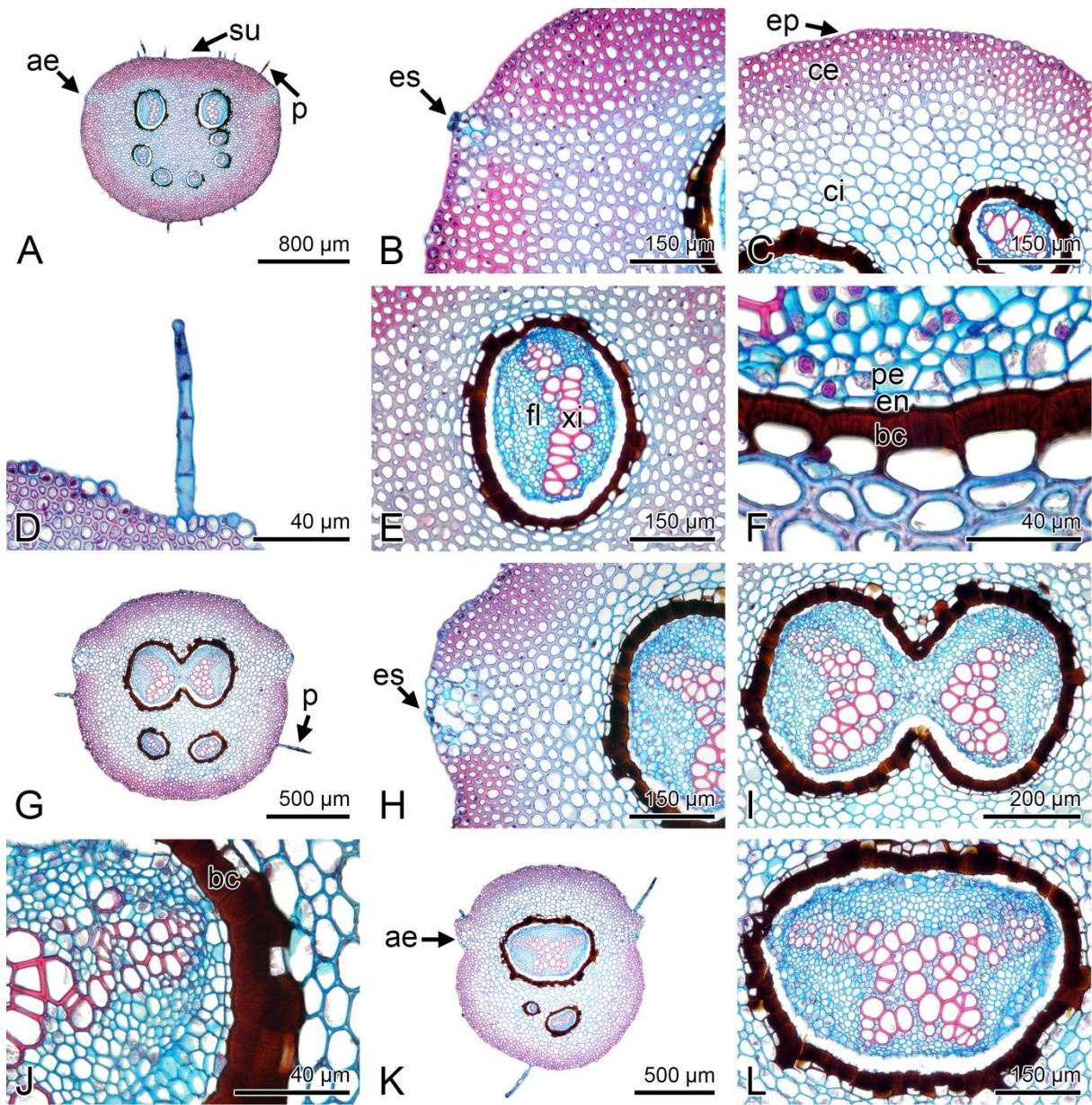


Fig. 26. Cortes transversales del peciolo de *Serpocaulon dissimile*. A. región basal. B. detalle del aeróforo en la región basal. C. epidermis y córtex externo. D. detalle de pelo uniseriado. E. haz vascular mayor en la región basal. F. detalle del haz vascular. G. región media. H. detalle del aeróforo. I. fusión de los haces mayores en la región media. J. detalle del haz vascular en la región media. K. región apical. L. haz vascular en la región apical. ae= aeróforo; bc= banda circumendodermal; ce= córtex externo; ci= córtex interno; en= endodermis; ep= epidermis; es= estoma; fl= floema; pe= periciclo; p= pelo; su= surco; xi= xilema.

Discusión

Los pecíolos de las especies consideradas en este estudio presentaron características anatómicas consistentes con lo anteriormente descrito para algunos representantes de la subfamilia Polypodioideae, como la presencia de un surco dorsal, el tipo de indumento (pelos o escamas), un sistema de aeración, córtex externo, banda circumendodermal y la configuración del xilema. Sin embargo, aunque se ha hecho referencia a la importancia taxonómica de estos caracteres en algunos trabajos (Zlotnik, 1987, 1991; Hernández-Hernández *et al.*, 2006; Ferrari, 2009; Tejero-Díez *et al.*, 2010; Noraini *et al.*, 2012), generalmente se ha prestado mayor atención a la disposición de los haces vasculares y a la configuración del xilema, no obstante, como se verá a continuación, los otros caracteres mencionados y sus variaciones también pueden ser útiles para diferenciar y reconocer géneros o especies.

Contorno

El contorno del pecíolo es un carácter que se ha empleado en el reconocimiento de algunos géneros de helechos, generalmente se describe como: terete, ovalado, oblongo, triangular o tetragonal (Lin y De Vol, 1977); sin embargo, la presencia de alas y surcos complica la determinación clara y precisa de su forma, por lo que, autores como Ummu-Hani *et al.* (2013) y Noraini *et al.* (2014), han optado por describir de manera separada las características de las caras adaxial y abaxial, método que se siguió en el presente trabajo. Los contornos resultaron ser variables no sólo entre los géneros sino también entre las especies de un mismo género, así

por ejemplo *Pleopeltis astrolepis* fue adaxialmente arco convexo y abaxialmente ampliamente convexo, mientras que *P. thyssanolepis* fue adaxialmente ampliamente convexo y abaxialmente de $\frac{3}{4}$ de círculo (Cuadro 5). Únicamente en las dos especies de *Pecluma* los contornos fueron similares, lo que además coincide en que dicho género presenta pecíolos teretes, carácter que lo distingue de otros (Mickel y Smith, 2004).

El diámetro de los ejes lateral y dorsiventral del pecíolo, están fuertemente correlacionados en las tres regiones, esto es que siempre se mantuvo una proporción en ambos ejes. De igual forma, se presenta una correlación positiva entre los diámetros y el número de haces vasculares (Cuadro 6), es decir, que los pecíolos de diámetros grandes presentaron un mayor número de haces vasculares que los pecíolos de diámetros pequeños, en los que hubo un menor número de haces, de modo que en un extremo se ubicaría a *Niphidium crassifolium* con diámetros de hasta 7 mm y con 13 haces vasculares, y en el otro extremo a *Microgramma lycopodioides* con diámetros de menos de 1 mm y con sólo 2 haces.

La presencia de un surco o canal dorsal en el pecíolo, ha sido usada como un carácter para distinguir especies, este se encontró en las especies de *Campyloneurum* (Figs. 12G, 13F), rasgo característico del género (León, 1993), y en *Niphidium crassifolium* (Fig. 16H). Este carácter está relacionado con el soporte mecánico de los pecíolos, ya que durante la flexión de las hojas por eventos ambientales como el viento, la lluvia o la caída de hojarasca, las cargas en el lado superior ejercen esfuerzos de tensión, mientras que en el lado inferior son esfuerzos de compresión, por lo que la presencia de un surco proporciona resistencia a la

flexión ("flexural rigidity") en el eje dorsiventral, haciendo que las hojas sean más difíciles de romper o quebrar, de igual manera esto ocurre con estructuras que presentan contornos no circulares (Vogel, 1992; Mahley *et al.*, 2018), más adelante esto se relacionará con las características que presentan las plantas estudiadas.

De acuerdo con Tejero-Díez *et al.* (2010) *Polypodium* se distingue por tener pecíolos surcados adaxialmente, sin embargo, las dos especies de ese género estudiadas aquí no lo presentaron.

Epidermis

En todas las especies estudiadas la epidermis fue uniestratificada, coincidiendo con lo que se ha reportado para otros taxones de esta subfamilia (Ferrari, 2009; Hernández *et al.*, 2012; Lagoria *et al.*, 2018; Tejero-Díez *et al.*, 2005; Zlotnik, 1987, 1991). Cabe señalar que en la región basal del pecíolo de las especies de *Pecluma*, hacia el interior de la epidermis se presentaron de 2-3 estratos de células de parénquima (Figs. 17B, 18B).

Se encontró que forma de las células epidérmicas fue variada en las diferentes especies estudiadas: en las especies de *Pleopeltis* fueron cuadradas (Fig. 20D); en *Campyloneurum*, *Phlebodium*, *Polypodium* y *Serpocaulon* fueron isodiamétricas (Figs. 13C, 25B); y en *Niphidium*, *Microgramma* y *Pecluma* presentaron una combinación de las dos formas mencionadas (Figs. 14D, 18B), estas características también se observan en las imágenes incluidas en los trabajos sobre estos géneros de Ferrari (2009), Hernández *et al.* (2012), Lagoria *et al.* (2018) y Zlotnik (1987).

Otra variación se observó en las especies de *Campyloneurum*, *Phlebodium*, *Polypodium* y *Serpocaulon* en las que se presentó una epidermis esclerosada, lo cual parece estar asociado con un córtex externo tipo 2 (Cuadro 6), también en las especies estudiadas por Mahley *et al.* (2018) que presentan un córtex similar a este (ver más adelante donde se discute el córtex) muestran la epidermis esclerosada.

Indumento

La presencia de pelos o escamas se observó en los pecíolos de la mayoría de las especies excepto en *Campyloneurum amphostenon*, *C. costatum*, *Microgramma lycopodioides*, *Niphidium crassifolium* y *Phlebodium decumanum*. En el caso de *C. amphostenon* se ha indicado la presencia de pelos en su etapa juvenil, los cuales son deciduos en el estado adulto de la hoja (León, 1993).

La presencia de escamas peltadas se observó en las cuatro especies de *Pleopeltis*, así como en *Microgramma percussa*. En *Pleopeltis* las escamas se consideran como el carácter principal que define al género (Smith y Tejero-Díez, 2014), y se les relaciona con otra de las características del taxón que es la poiquilohidria, ya que tienen la función de ayudar a la rehidratación de la planta captando humedad atmosférica, como lo mencionan Hernández *et al.* (2012) en el caso de *P. minima* (Bory) J. Prado & R. Y. Hirai.

En las escamas de *Microgramma percussa* se encontraron varios pelos glandulares insertos en la base de éstas (Fig. 15B, C); este taxón corresponde a una de las varias especies de hojas escamosas del género, aunque difiere de las otras por presentar escamas orbiculares (Mickel y Smith, 2004), sin embargo la manera en

que se disponen las escamas y los pelos, no había sido reportada previamente para la especie ni para algún otro representante del grupo de los helechos, por lo que sería necesario estudiar al resto de los taxa escamosos del género para ver si se presenta el mismo patrón y tratar de determinar la posible función de estos pelos glandulares y su posible utilidad en la diferenciación taxonómica de las especies.

Por otro lado, las especies de *Pecluma* y *Polypodium*, así como *Serpocaulon dissimile* presentaron pelos. En *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis* y *P. ferruginea* son septados (Figs. 17B, 18B) (Mickel y Smith, 2004); en *Polypodium puberulum* y *S. dissimile* son capitados (Figs. 25B, 26D), reportados también para *Polypodium echinolepis* Fée (Tejero-Díez, 2005), y en *Polypodium hartwegianum* son cateniformes (Fig. 24B), como en la mayoría de las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum* Kunze estudiadas por Tejero-Díez (2005). Se observó la presencia de pelos a lo largo de todo el pecíolo en *P. hartwegianum*, lo que difiere de lo descrito por Mickel y Smith (2004), quienes mencionan que esta estructura es glabra.

Nectarios

Los nectarios extraflorales (EFN, por sus siglas en inglés) son glándulas vegetales que secretan azúcar, agua y aminoácidos, se encuentran presentes en helechos y angiospermas, en diversas partes de las plantas, tales como hojas, tallos y frutos, y están comúnmente implicados en la defensa indirecta de las plantas reduciendo la herbivoría (Weber y Keeler, 2012; Ávila y Otero, 2013). Debido a que los helechos carecen de flores, sus nectarios realmente no califican como

extraflorales, razón por la cual algunos autores los han denominado como "nectarios extrasorales" o "nectarios foliares" (Marazzi *et al.*, 2013; Lagoria *et al.*, 2018); en este trabajo se les llamará nectarios foliares o simplemente nectarios.

Los nectarios foliares han sido reportados en cuatro familias de helechos: Cyatheaceae, Dennstaedtiaceae, Dryopteridaceae y Polypodiaceae (Weber y Keeler, 2012). Para la subfamilia Polypodioideae, a la cual pertenecen los géneros estudiados aquí, se han reportado nectarios en varias especies de *Pleopeltis* (Koptur *et al.*, 1998, 2013; Lagoria *et al.*, 2018), entre ellas *P. thyssanolepis* (Koptur *et al.*, 1982), de hecho su presencia es otro de los caracteres que delimitan al género, estos se encuentran en las bases acroscópicas de las pinnas (Smith y Tejero-Díez, 2014) o en la superficie adaxial en la base de las láminas (Koptur *et al.*, 2013; Lagoria *et al.*, 2018).

También se ha reportado la presencia de nectarios en *Campyloneurum phyllitidis* (L.) C. Presl, *C. repens* (Aubl.) C. Presl y *C. xalapense* Fée, (Mickel y Beitel, 1988; León, 1993), los cuales se ubican en la cara abaxial de la lámina en la unión de las venas laterales principales con la vena media. Tales nectarios se observaron en las láminas de *C. amphostenon* y *C. costatum* (Fig. 1B, E). Así mismo se observó la presencia de cavidades en el pecíolo (Fig. 1C, F), las cuales, por sus características y por el resultado de la prueba de Fehling (Fig. 4L), fueron aquí consideradas como nectarios foliares, sin embargo, los nectarios de la lámina presentaron tejido vascular y parenquimatoso (Fig. 27 A-C), mientras que los del pecíolo no se encontraron vascularizados (Fig. 12B). No obstante, se sabe que los ENF son muy variados morfológica y anatómicamente, ya que pueden ir desde copas

elevadas complejas hasta depresiones en forma de cuenco poco profundas y estar altamente vascularizados o carecer por completo de vascularización (Weber y Keeler, 2012). Potes (2010) reporta en *Drynaria quercifolia* (L.) J. Sm., *D. rigidula* (Sw.) Bedd. y *Aglaomorpha acuminata* (Willd.) Hovenkamp la presencia de nectarios en las láminas y pecíolos, y que éstos últimos son poco especializados; una situación similar podría estar ocurriendo en las especies aquí estudiadas.

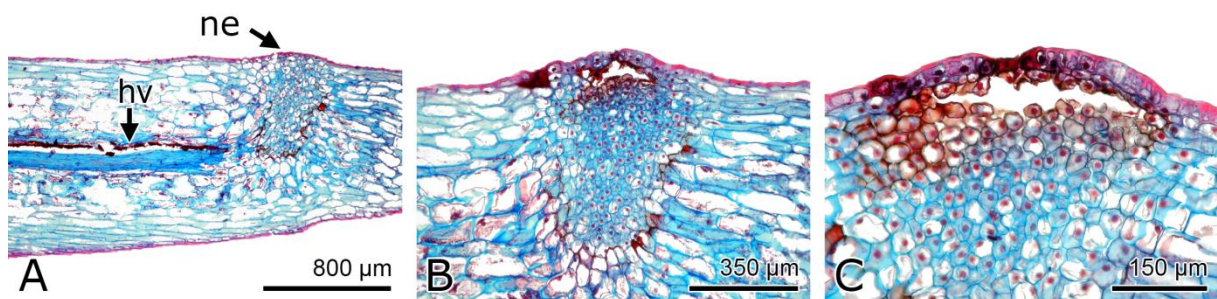


Fig. 27. A-C. Cortes longitudinales de la lámina de *C. amphostenon* a nivel del nectario. hv= haz vascular; ne= nectario.

La función de los nectarios en los helechos aún no es muy clara, Koptur *et al.* (1982) plantearon tres hipótesis: a) posiblemente sirven para atraer hormigas, las cuales brindarían protección contra depredadores; b) en los helechos epífitos que presentan los nectarios cerca de los soros, éstos podrían servir para atraer hormigas u otros organismos que actúen como agentes dispersores de las esporas hacia un área adecuada para la germinación y establecimiento de los gametofitos o c) en el caso de las especies subxerófitas o xerófitas, los nectarios pueden ser simplemente hidátodos asociados al floema que evolucionaron en adaptación al medio ambiente y que exudan los subproductos metabólicos excedentes. Posteriormente Koptur *et al.* (1998, 2013) demostraron que en algunas especies de *Pleopeltis*, durante el

desarrollo de las hojas, las substancias producidas por los nectarios promueven la visita de hormigas reduciendo así la herbivoría, y sugieren que posiblemente en otros helechos con nectarios tengan la misma función. Entonces podría pensarse que los nectarios observados en *Campyloneurum* probablemente también realicen esa función durante la expansión de la lámina.

Aeróforos lineales

Lin y De Vol (1977) señalan que en las superficies de los pecíolos de helechos se pueden encontrar dos tipos de estructuras de aeración, los aeróforos y las líneas de aeración o neumatóforos. Posteriormente Davies (1991) estudió estos sistemas de aeración nombrándolos como aeróforos y aeróforos lineales respectivamente, diferenciando los primeros por ser órganos salientes, y los segundos por ser dos líneas laterales que se extienden a lo largo del pecíolo. En dichas estructuras se localizan los estomas y hacia el interior el córtex externo se interrumpe, presentándose en su lugar células de paredes delgadas con espacios intercelulares que se extienden hasta los tejidos parenquimatosos internos, dando lugar así a una aeración continua de los estomas al sistema vascular.

La presencia de aeróforos lineales se ha registrado en familias como Dryopteridaceae (Moran, 1987); Dennstaedtiaceae (Keating, 1968; Schwartsburd y Prado, 2015); Athyriaceae (Davies, 1991); Pteridaceae (Martínez y Vilte, 2012) y Aspleniaceae (Davies, 1991). Para la familia Polypodiaceae, a pesar de que no se encontró mencionada de manera explícita la presencia de estas estructuras en el pecíolo, sí se observaron en las imágenes o ilustraciones de distintos trabajos

durante la revisión de literatura para los géneros de la subfamilia (Ogura, 1972; Zlotnik, 1987; Ferrari, 2009).

Para el caso de los aeróforos lineales, Davies (1991) reconoce diversas variaciones en la estructura, algunas de las cuales se observaron en este trabajo. *Phlebodium decumanum*, *Polypodium hartwegianum*, *P. puberulum* y *Serpocaulon dissimile*, presentaron dos líneas laterales pálidas que se encuentran a lo largo del pecíolo (Fig. 2G), sin embargo, anatómicamente se observaron diferencias en su estructura. En *P. decumanum* y *S. dissimile* el córtex externo se interrumpe por completo y en lugar de esclerénquima hay parénquima, con espacios intercelulares (Figs. 19H, 26H), siendo continuo con el parénquima del córtex interno. Schwartsburd y Prado (2015) sugirieron que este tipo de aeróforos además de realizar el intercambio de gases también eliminan el agua por evaporación en las especies de hábitats húmedos. Por otro lado, en *P. hartwegianum* y *P. puberulum* en dichas líneas el esclerénquima no se interrumpe, sólo se adelgazan las paredes (Figs. 24G, 25G), en este caso Davies (1991), indicó que el oxígeno se difunde de los estomas al parénquima del córtex a través de las puntuaciones de las fibras; llama la atención que particularmente en estas especies el córtex interno presenta células en forma de bumerán creando grandes espacios (Figs. 24H, K, 25H). Estos aeróforos lineales también están presentes en *Serpocaulon fraxinifolium* (Jacq.) A. R. Sm., *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger, *Phlebodium aureum* (L.) J. Sm. (Zlotnik, 1987; Ogura, 1972; Ferrari, 2009), y *Polypodium plesiosorum* (obs. pers.).

Una de las variaciones de los aeróforos lineales que describió Davies (1991) en *Osmunda regalis* L., es que pueden ser de “naturaleza aerenquimatosa”, lo cual

se observó en las alas de *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis* y *P. ferruginea* (Figs. 17G, 18H), en las que hay espacios intercelulares que se conectan con estomas, pero el córtex externo no se interrumpe por debajo de las alas; así mismo, Davies (1991) explica que a pesar de que el esclerénquima se mantiene continuo, el oxígeno penetra por las punteaduras de las fibras para llegar al parénquima. En estas especies de *Pecluma* se observó también la presencia de grandes espacios en el córtex interno formados por las células en forma de bumerán (Figs. 17K, 18D, I).

Otra variación registrada por Davies (1991) se da en *Asplenium lunulatum* Sw., en la que los aeróforos se extienden en un par de alas fotosintéticas, esto se observó en *Pleopeltis astrolepis*, *P. madrensis*, *P. thyssanolepis* y *P. villagranii* (Figs. 20G, 21H, 22G, 23G), que además presentaron en los ápices de las alas un conjunto de células de esclerénquima, excepto en *P. villagranii*. Estas alas también se han registrado en otras especies del género *Pleopeltis* como *P. macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. (Lagoria *et al.*, 2018) y *P. minima* (Hernández *et al.*, 2012), asimismo se observan en las ilustraciones de *P. polylepis* (Roem. ex Kunze) T. Moore y *P. angusta* Humb. & Bonpl. ex Willd., realizadas por Zlotnik (1991); además, es necesario tener presente que todas estas especies son tolerantes a la desecación. En *P. minima* Hernández *et al.* (2012), observaron que las alas, junto con el córtex externo, regulan la pérdida de agua al plegarse y expandirse durante la deshidratación y rehidratación respectivamente, por lo que la presencia de estas estructuras en el género, al igual que las escamas, podrían ser características ligadas a la poiquilohidria, además se considera como uno de los caracteres que ayudan a establecer límites en el género (Smith y Tejero-Díez, 2014).

Ogura (1972), quien se refirió a los aeróforos lineales como línea respiratoria, menciona que en helechos de hojas simples, la lámina se sitúa a lo largo de esta línea, y en la base decurrente el aeróforo se vuelve laminar, por lo que se nombran aquí como alas; esta podría ser otra variación de los aeróforos lineales. Esto se presentó en *Campyloneurum amphostenon*, *C. costatum*, *Microgramma lycopodioides*, *M. percussa* y *Niphidium crassifolium* (especies de lámina simple Fig. 1A, D, G-I) en los que se observó, en corte transversal, el córtex externo interrumpido por tejido parenquimático que va de los estomas que se encuentran ubicados en las alas, al córtex interno (Figs. 12K, 13G, 14B, 15K), constituyendo así al sistema de aeración de los pecíolos de estas especies.

Por lo tanto, todas las especies estudiadas en este trabajo presentaron aeróforos lineales, que se asume constituyen el sistema de aeración en el pecíolo, sin embargo, se han considerado como tal aeróforos lineales, a los que en apariencia externa son dos líneas pálidas a cada lado del pecíolo (Fig. 2G), y como alas, a los que son de tejido foliar.

Davies (1991) sugirió que la presencia de las estructuras de aeración puede ser un carácter con valor taxonómico para determinar géneros, lo cual se corrobora en este trabajo, ya que se ha utilizado este carácter para diferenciar a los géneros estudiados aquí.

Córtex

En los pecíolos de las especies estudiadas, se pudo diferenciar un córtex externo conformado por varios estratos de células esclerosadas ubicadas hacia el

interior de la epidermis, seguido de un córtex interno, compuesto de varias capas de células de parénquima.

El córtex externo, también nombrado como corteza externa, hipodermis o estereoma hipodérmico (Ogura, 1972; Velázquez-Montes, 1983; Zlotnik, 1991; Mahley *et al.*, 2018), está constituido por células de esclerénquima y se encuentra presente en el rizoma y en el pecíolo de muchos helechos, constituyendo un tejido cuya función es dar soporte a la hoja (Ogura, 1972). Cabe señalar que, si bien Leroux *et al.* (2017) mencionan que en *Asplenium rutifolium* (Bergius) Kunze y otras especies relacionadas, se presenta un tejido colenquimatoso, que asemeja en estructura y función al colénquima, todas las especies aquí estudiadas dieron positivo a lignina, por lo que se consideró que corresponde a esclerénquima (Fig. 4A, E).

En un estudio sobre la anatomía y biomecánica del córtex externo realizado por Mahley *et al.* (2018), en especies de Thelypteridaceae, se encontró que dicho tejido es el responsable del 97% de la resistencia a la flexión del pecíolo en hojas pequeñas o grandes, esto debido a que su posición periférica combinada con la rigidez de las fibras de esclerénquima, les permite a los pecíolos estar bien protegidos de los esfuerzos de tensión, compresión y torsión, los cuales aumentan con la distancia desde el centro del pecíolo y alcanzan su máximo cerca de la superficie, creando así una zona central, neutra y mecánicamente estable, en la que los tejidos vasculares son amortiguados por el parénquima circundante (Hernández-Hernández *et al.*, 2012; Mahley *et al.*, 2018).

Mahley *et al.* (2018) encontraron proporciones consistentes entre el diámetro del pecíolo y el grosor del córtex externo, ellos interpretan esto como que el córtex externo está bajo una fuerte selección para el soporte de la hoja. Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con esto, ya que también se presentan fuertes correlaciones positivas entre el grosor del córtex externo con el diámetro del pecíolo en los ejes dorsiventral y lateral (Cuadro 6), lo que muestra que sí hay una relación directa entre ambos caracteres. Aunque dichos autores estudiaron solo la región media del pecíolo, cuando se comparan entre las tres regiones del pecíolo, estudiadas aquí, se puede observar que existe una mayor correlación en la región basal, lo que indica que en esta zona el córtex proporciona mayor soporte mecánico ya que es en la base donde se experimentan los momentos de mayor tensión (Leroux *et al.*, 2017). Además, comparando entre los dos ejes, se muestra una mayor correlación entre el grosor del córtex con el diámetro del eje dorsiventral, que con el lateral, esto concuerda una vez más con lo encontrado por Mahley *et al.* (2018) en el sentido de que es en el eje dorsiventral donde los pecíolos presentan una mayor resistencia a la flexión debido a que es en esta zona donde la hoja recibe más acción de eventos ambientales, además la resistencia en este eje está relacionada con la presencia de un surco dorsal, como se vio anteriormente.

Debido a que la composición celular del córtex externo determina en parte sus propiedades mecánicas, Mahley *et al.* (2018), estimaron la fuerza de las células, utilizando la relación del grosor de la pared celular entre el diámetro del lumen celular, determinando así que: las células con paredes gruesas y lumen estrecho son más fuertes que las de paredes delgadas y lumen amplio. Los córtex externos

observados en las especies estudiadas en este trabajo se clasificaron en cuatro tipos (Cuadro 4), ordenados del menos esclerosado con células de paredes delgadas y lúmenes amplios, al más esclerosado con células de paredes gruesas y lúmenes nulos, por lo que estos se pueden relacionar con lo determinado por Mahley *et al.* (2018), para conocer la fuerza de las células, de tal manera que se tendría una sucesión gradual de dicha fuerza, del tipo 1 hacia el tipo 4.

Considerando que de acuerdo con Mahley *et al.* (2018) las propiedades mecánicas en el pecíolo están relacionadas con la morfología de la hoja, los atributos del córtex externo, el hábitat y la historia de vida de las plantas, los cuatro tipos de córtex externo se han interpretado de la siguiente manera:

El córtex externo de tipo 1, por las características de sus células, diámetros del lumen amplios y paredes delgadas, sería el que tiene menor fuerza. Este córtex se presentó en las especies de *Microgramma*, las cuales son plantas con hojas pequeñas por lo que requieren de menos soporte mecánico, y en *Niphidium crassifolium*, que por el contrario, tiene hojas grandes y erectas; sin embargo, el soporte se compensaría por el diámetro del pecíolo, ya que es uno de los más gruesos entre los pecíolos estudiados, y por la presencia de un surco dorsal, características que como ya se indicó, proporcionan una mayor resistencia a la flexión. Este tipo de córtex también se observó en las fotografías de *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Ferrari, 2009).

El córtex externo tipo 2, similar al que presentan las especies estudiadas por Mahley *et al.* (2018), tiene las células adyacentes a la epidermis con los lúmenes pequeños que van aumentando de diámetro progresivamente hacia el interior del

córtex, pero el grosor de la pared siempre se mantiene casi invariable, por lo que las células con mayor fuerza se ubican más cerca de la periferia del pecíolo, que es donde los esfuerzos de tensión y compresión ejercen el mayor grado de estrés durante la flexión de las hojas. Este tipo de córtex se presentó en las especies de *Campyloneurum*, *Phlebodium*, *Polypodium* y *Serpocaulon*, las cuales son plantas con hojas deflexas (Figs. 1A, D, 2A, F- I), por lo que este tipo de córtex ayudaría a soportar los esfuerzos que experimentan; y a pesar de que son hojas relativamente grandes (con excepción de *C. costatum*), este no es uno de los córtex con mayor fuerza, por lo que de acuerdo a Mahley *et al.* (2018), sería la presión hidrostática del parénquima lo que estaría ayudando a mantener la rigidez de las hojas, ya que estas especies son nativas de hábitats húmedos, como vegetación derivada de selva alta perennifolia o bosque de pino-encino (Cuadro 1).

En el córtex externo tipo 3, al igual que en el anterior, los diámetros del lumen van aumentando hacia el interior del córtex, sin embargo, en este las paredes están muy engrosadas y van disminuyendo el grosor en el mismo sentido, lo que proporcionaría mayor rigidez al pecíolo. Este tipo de córtex se presentó en todas las especies de *Pleopeltis* las cuales, como ya se ha mencionado, son plantas tolerantes a la desecación, por lo que requieren de un soporte que les permita mantener su estructura a pesar de la pérdida de turgencia durante el proceso de deshidratación, como ocurre en algunos helechos cheilantoideos (Mahley *et al.*, 2018), además, se presentan taninos impregnados en las paredes los cuales servirían para reducir la pérdida de agua (Esau, 1972). Este tipo de córtex también se observó en las imágenes de trabajos que incluyen especies de *Pleopeltis*, como por ejemplo: *P.*

minima (Hernández *et al.*, 2012), *P. macrocarpa* (Lagoria *et al.*, 2018), *P. hirsutissima* (Raddi) de la Sota (Ferrari, 2009) y *P. pleopeltifolia* (Raddi) Alston (Voytena *et al.*, 2014).

Finalmente, en el córtex externo tipo 4, todas las células son homogéneas con las paredes muy engrosadas que obliteran el lumen, por lo que la fuerza de las células sería muy alta. Este tipo de córtex se presentó en las especies de *Pecluma*, que son plantas de hojas péndulas, grandes y con pecíolos delgados, por lo que el córtex les estaría proporcionando una mayor resistencia sobre todo a los esfuerzos de torsión, sumando a esto, se ha reportado que la presencia de pecíolos teretes contribuye a que sea más fácil doblar las hojas que torcerlas (Vogel, 1992). Además se presentan taninos impregnados en las paredes, que al igual que en el tipo 3, ayudarían a reducir la pérdida de agua, ya que la mayoría de las especies de este género tienen adaptaciones a la sequía (Moran y Riba, 1995). Este tipo de córtex también se presenta en *P. plumula* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M. G. Price, de acuerdo con lo descrito por Hernández-Hernández *et al.* (2012).

Mahley *et al.* (2018), indicaron que la fuerza de las células disminuye en córtex externos progresivamente más gruesos y aumenta en córtex externos delgados, sin embargo, no se pudo encontrar una relación entre los tipos de córtex aquí propuestos y el grosor de los mismos (Cuadro 6), por ejemplo, *Microgramma percussa* y *Pecluma ferruginea*, tuvieron grosores del córtex similares de 0.1-0.2 mm, pero presentaron córtex externos de tipo 1 (menor fuerza) y tipo 4 (mayor fuerza) respectivamente. Cabe señalar que tampoco existe una correlación entre el tipo de córtex y el diámetro del pecíolo, como el caso de *M. lycopodioides* y *Niphidium*

crassifolium ya que ambos presentaron un córtex externo de tipo 1, pero tienen diámetros del pecíolo contrastantes, de 1 mm y de casi 8 mm respectivamente.

El número de capas del córtex externo en el pecíolo se ha empleado como un carácter útil para poder diferenciar especies (Hernández-Hernández *et al.*, 2006; Pérez-Atilano *et al.*, 2018), sin embargo, en este trabajo fueron las diferencias entre las células lo que permitió reconocer cuatro tipos de patrones, los cuales han demostrado que pueden ser útiles en la delimitación de algunos géneros, al menos en el caso de las especies aquí estudiadas.

Con respecto al córtex interno, en general estuvo conformado por células de parénquima con granos de almidón (Fig. 4D), con excepción de *Microgramma lycopodioides* que lo presentó esclerosado (Fig. 14E), pero esto sólo se observó en algunos individuos, lo cual podría deberse a la exposición de las hojas por la perturbación de su hábitat, ya que se encontraban en vegetación secundaria.

Entre las células del parénquima se presentaron espacios intercelulares, los cuales se han relacionado con la difusión del aire que entra por los estomas hacia el sistema vascular (Ogura, 1972; Davies, 1991). Estos espacios intercelulares se observaron ampliados aún más por la presencia de células en forma de bumerán en *Campyloneurum amphostenon*, *Pleopeltis madrensis* y *P. thyssanolepis* (Figs. 12D, 21D, 22H), los cuales forman una especie de canal, y en *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*, *P. ferruginea*, *Polypodium hartwegianum* y *P. puberulum* en las que se forman grandes cavidades (Figs. 17K, 18D, I, 24H, K, 25H). Llama la atención que en las especies que presentan grandes cavidades, el córtex externo no se interrumpe en

las líneas de aeración, por lo que es posible que su presencia se relacione con la entrada y difusión del aire.

Banda circumendodermal

Los haces vasculares de la mayoría las especies estudiadas se encontraron rodeados por una vaina de células, que por sus características anteriormente se había considerado como una banda de esclerénquima (Ogura, 1972; Lin y De Vol, 1977; Zlotnik, 1987) y era empleada, junto con el córtex externo, como un carácter de distribución del esclerénquima para diferenciar especies o géneros. Algunos autores también la habían descrito como parénquima con engrosamientos y depósitos de taninos (Zlotnik, 1991; Ferrari, 2009). Hernández-Hernández *et al.* (2012) estudiaron a detalle esta estructura, nombrándola como banda circumendodermal (BC) por estar adyacente a la endodermis, además comprobaron que los engrosamientos de las paredes celulares estaban constituidas de celulosa, y no de lignina, como sería en el caso del esclerénquima, y que la presencia de taninos impregnados es lo que le da una coloración marrón o rojo parduzco. Para comprobar la naturaleza de la banda en las especies aquí estudiadas, se realizaron las pruebas histoquímicas de yodo en cloruro de zinc para evidenciar celulosa y la de cloruro férrico para taninos, confirmando que se trataba de la llamada BC, paredes celulares engrosadas constituidas por celulosa y con depósitos de taninos impregnados. Así mismo Hernández-Hernández *et al.* (2012) demostraron su importancia sistemática, puesto que esta banda se presenta en los clados de Eupolypodios I y II, teniendo un único origen en los Polypodiales.

Los engrosamientos de la BC se pueden presentar en las paredes periclinales internas en forma de casquete, o en forma de U cuando los engrosamientos se extienden hacia las paredes anticlinales (Hernández-Hernández *et al.*, 2006, 2012). Ambas formas se observaron en las especies aquí estudiadas, y además se correlacionan con el tipo de córtex externo (Cuadro 6). Para los tipos 2, 3 y 4 que se encuentra en las especies de *Campyloneurum*, *Pecluma*, *Phlebodium*, *Pleopeltis*, *Polypodium* y *Serpocaulon* se presentaron engrosamientos en casquete, mientras que los engrosamientos en U se presentaron en *Niphidium* y *Microgramma*, en los que tienen córtex externo tipo 1; lo anterior podría deberse al hecho de que la BC ofrece resistencia a los esfuerzos de corte (se discute adelante), por lo que al presentarse un córtex externo con menor fuerza, la hoja quedaría más expuesta a tal esfuerzo, y lo estaría compensando con una BC más elaborada para que el sistema vascular no tenga algún daño.

Hernández-Hernández *et al.* (2012) encontraron que existe variación interespecífica en el grado de engrosamiento de la BC en *Polypodium*, por lo que complementando lo encontrado aquí con las imágenes que hay sobre la anatomía del pecíolo de otras polipodiáceas (Zlotnik, 1991; Tejero-Díez, 2005; Hernández *et al.*, 2012; Lagoria *et al.*, 2018), se pudo ver que también existe variación en el engrosamiento de la BC en otros géneros de la subfamilia, corroborando que dicha estructura puede ser una característica de importancia taxonómica. Un ejemplo de cómo esta estructura puede ser útil en la delimitación de especie se puede observar en *Campyloneurum angustifolium* (Sw.) Fée y *C. amphostenon*, especies morfológicamente muy parecidas, ya que mientras en la primera se presenta un

engrosamiento que cubre todo el lumen (Hernández-Hernández et al., 2012), en la segunda es de $\frac{1}{4}$ del lumen, además si se considera el número de haces vasculares, en *C. angustifolium* 3-4 (Zlotnik, 1991), y en *C. amphostenon* 6-7, la identificación entre una y otra especie es posible. Otro ejemplo de la relevancia de la proporción del engrosamiento de la pared de las células de la BC, se presenta entre *Phlebodium decumanum*, de menos de $\frac{1}{4}$, y *P. pseudoaureum*, de $\frac{1}{2}$ a $\frac{3}{4}$ (observado en el trabajo de Zlotnik, 1987). Sin embargo sería necesario revisar este carácter en otras poblaciones para reafirmar su utilidad en la diferenciación de estas especies.

Hernández-Hernández *et al.* (2012) mencionaron que existe una correlación entre la presencia de la BC y un mayor número de haces vasculares, sin embargo, aquí no se da esta correlación (Cuadro 6), ya que la banda se presentó tanto en especies con 20 haces como en *P. decumanum*, como en aquellas que tienen sólo dos como en *M. lycopodioides*. En cambio, la proporción de engrosamiento de la BC sí muestra una correlación negativa débil con el tamaño del pecíolo, y una correlación negativa alta con el tipo de córtex externo, debido a que la banda está más engrosada en el córtex externo tipo 1 y 2, y es más delgada a ausente en el tipo 3 y 4.

Hernández-Hernández *et al.* (2012), determinaron dos posibles funciones de la BC: una es protección, ya que por la presencia de taninos sirve como una barrera contra patógenos, y la otra es biomecánica, puesto que los pecíolos experimentan esfuerzos de tensión, torsión, compresión y corte, para los tres primeros que ocurren en la superficie del pecíolo, el córtex externo ofrece resistencia, como se vio anteriormente, mientras que para el esfuerzo de corte que experimenta mayor

intensidad en el centro del pecíolo, la presencia de un tejido elástico como la BC, con las paredes engrosadas y no rígidas (como sería si fueran esclerénquima), le proporciona resistencia.

Por otro lado, de acuerdo con las observaciones para *Pecluma plumula*, Hernández-Hernández *et al.* (2012) proponen que cuando la BC está ausente (lo que los autores llaman pérdida secundaria de la BC), la función biomecánica es realizada por la presencia de un esclerénquima rígido en el pecíolo, es decir el córtex externo, situación similar que observaron Ganem *et al.* (2019) en algunas especies de *Asplenium*. Dicha especie, al igual que las dos especies de *Pecluma* estudiadas aquí, presentan un córtex externo del tipo 4, el cual como ya se discutió antes, es el que ofrece un mayor soporte mecánico a la hoja y que además tiene taninos impregnados, por lo que esto puede apoyar la hipótesis de que la pérdida de la BC se relaciona con el remplazo, no sólo de la función biomecánica sino también de protección, que es realizada por este tipo de córtex externo.

De manera similar a lo registrado por Hernández-Hernández *et al.* (2012) para *Pleopeltis crassinervata* (Fée) T. Moore, aquí *P. astrolepis*, *P. madrensis*, *P. thyssanolepis* y *P. villagranii*, presentaron una BC discontinua, esta característica es interpretada por ellos como una etapa evolutiva de transición antes de que ocurra la pérdida secundaria de la BC. La presencia de una BC discontinua también se puede relacionar con el córtex externo tipo 3, que al igual que el 4, proporciona mayor soporte mecánico a la hoja y también presenta taninos. En *P. astrolepis* es más evidente esta relación ya que la discontinuidad de la BC, que no es sólo por la falta de taninos sino también de los engrosamientos de la pared, se localiza hacia las

caras adaxial y abaxial del pecíolo, donde el córtex externo está presente, y donde éste está interrumpido en las alas, la BC sí se presenta (Fig. 20J, K).

Por otro lado, Lagoria *et al.* (2018) compararon los resultados que obtuvieron en *Pleopeltis macrocarpa* con los de Hernández *et al.* (2010) para *P. minima* y sugieren que cuando no hay humedad en el ambiente la BC es menos conspicua, pero que hacen falta más estudios en plantas tolerantes y de resurrección para confirmar dicha aseveración. En relación con lo anterior se puede mencionar que en este trabajo se encontró que *P. villagranii* y *P. astrolepis* tiene una BC más gruesa y con más depósitos de taninos que *P. madrensis* y *P. thyssanolepis*, las primeras crecen en bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio y las segundas principalmente en bosque de pino-encino en donde la humedad es menor, lo que de alguna manera apoyaría la observación de Lagoria *et al.* (2018).

Para las especies con el córtex externo tipo 3 y 4, las características de la BC se han interpretado en función de las características de estos córtex. Ahora bien, para las especies con córtex externo tipo 1 y 2 el grosor de la BC presenta fuertes correlaciones negativas con el diámetro de los dos ejes y el número de haces vasculares (Cuadro 7), lo que quiere decir que cuando se presentó la BC delgada, el diámetro y el número de haces eran mayores; por el contrario, cuando el grosor de la BC era mayor, el diámetro y el número de haces era menor. Esto se puede observar en *Phlebodium decumanum*, que tiene un pecíolo grueso, con un número alto de haces vasculares (12-20) y una BC delgada (de menos de $\frac{1}{4}$), mientras que *Microgramma lycopodioides* presenta un pecíolo delgado, con sólo dos haces vasculares y una BC muy engrosada (del total del lumen).

Por lo tanto, se puede inferir que las características que presenta la BC, como presencia, continuidad y proporción de engrosamiento, están en función de las necesidades biomecánicas de la hoja (Hernández-Hernández *et al.*, 2012), y que al mismo tiempo están siendo realizadas por el córtex externo, al menos en las especies de esta subfamilia.

Sistema vascular

Ogura (1972) menciona que en muchas de las especies de la familia Polypodiaceae los haces vasculares en el pecíolo presentan una distribución que él denominó como “la estela tipo *Polypodium*”, en donde en la región basal hay tres o más haces vasculares, de los cuales los dos adaxiales son más grandes que los abaxiales y se distribuyen en arco, con la apertura hacia la cara adaxial. El xilema en los haces de mayor tamaño presenta una configuración en arco, con las partes convexas hacia el centro del pecíolo, el cual va cambiando a una configuración en forma de V, X o T hacia la región apical del mismo, debido a la fusión de estos. Lin y De Vol (1977, 1978) también describen estas mismas características para la familia Polypodiaceae; además, diversos trabajos realizados en algunas de las especies de la subfamilia Polypodioideae concuerdan con esta aseveración (de la Sota, 1966; Zlotnik, 1987, 1991; Tejero-Díez, 2005; Ferrari, 2009; Lagoria *et al.*, 2018), de ahí que la presencia de tres o más haces vasculares en el pecíolo (con algunas excepciones) es el rasgo anatómico, fuera de los datos moleculares, que caracteriza al grupo de los Eupolypodios I, al cual pertenece la subfamilia Polypodioideae y que los diferencia de los Eupolypodios II, los cuales presentan únicamente dos haces

(con excepción de los helechos blechnoideos que tienen más) (Schuettpelz y Pryer, 2008). La mayoría de las especies aquí estudiadas presentaron tal patrón de vascularización en el pecíolo, sin embargo, en *Microgramma lycopodioides* y *Pleopeltis astrolepis* sólo se presentaron dos haces, los cuales además no se fusionaron a lo largo del pecíolo (Figs. 14J, 20I). Otras diferencias en cuanto al número de haces vasculares presentes en el pecíolo, se reportan en los helechos gramitidáceos (Schuettpelz y Pryer, 2008) y *Pleopeltis munchii* (Christ) A. R. Sm. con dos haces, y en *P. fallax* (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel con un único haz (Tejero-Díez, 2005). Además en *M. lycopodioides* y *P. thyssanolepis* no presentaron el xilema en forma de arco, sino lineal (Figs. 14L, 22E).

Se observó que el proceso de fusión de los haces vasculares de mayor tamaño ocurre de la manera en que la describió Tejero-Díez (2005) para algunas especies de la familia Polypodiaceae, primero se unen las BC, después el periciclo, el floema y finalmente el xilema; durante este proceso éste último tejido puede adquirir diferentes configuraciones: en X, mariposa, V, T y finalmente en forma de hongo, algunos de estos ya antes mencionados por Ogura (1972).

De acuerdo con el número y lugar de fusión de los haces vasculares a lo largo del eje foliar, Tejero-Díez *et al.* (2010) propusieron 11 tipos de patrones de fusión/división para algunas especies de *Pecluma*, *Phlebodium*, *Pleopeltis* y *Polypodium* (Fig. 28).

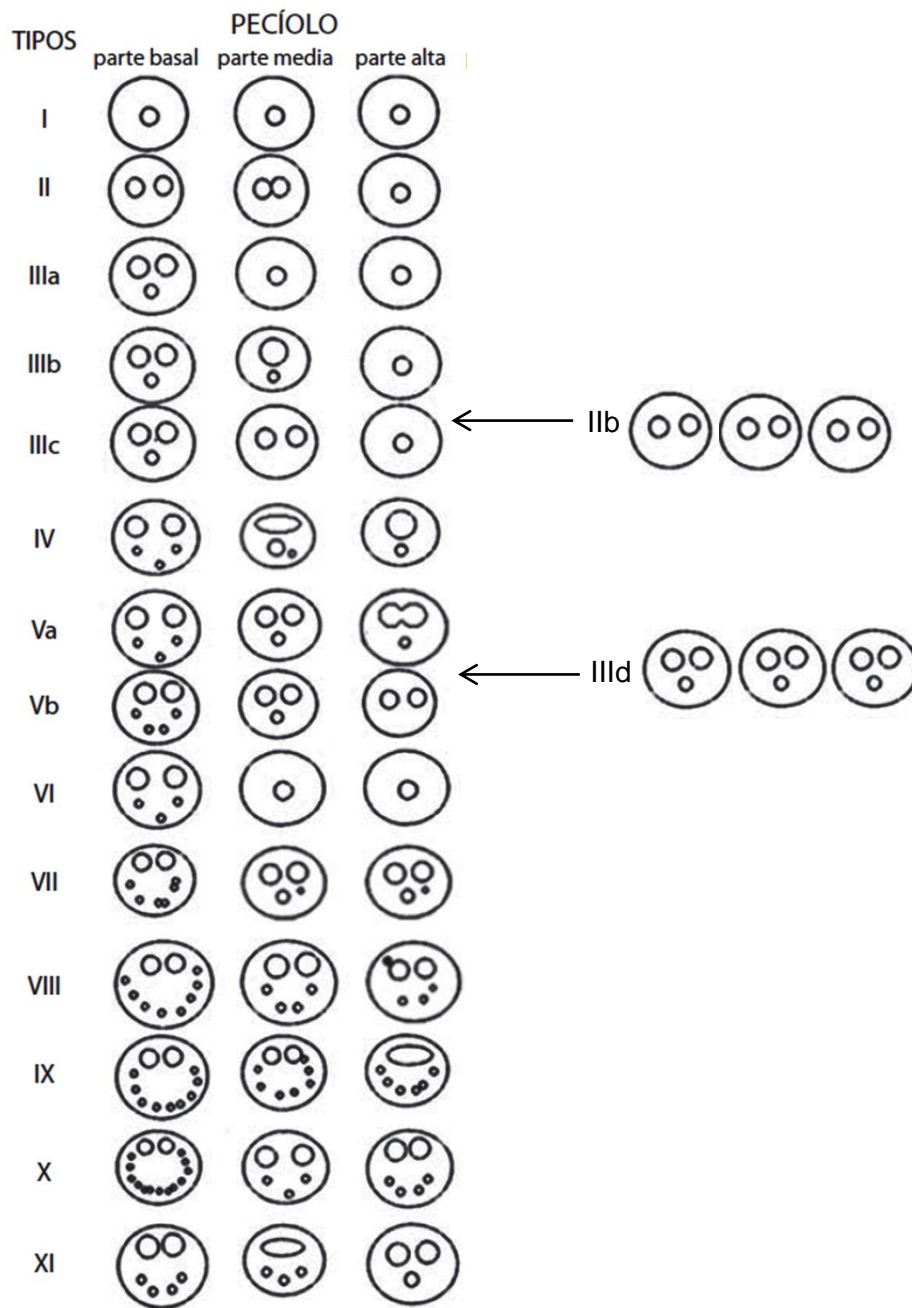


Fig. 28. Patrones en la fusión/división de haces vasculares a lo largo del pecíolo. Los haces vasculares mayores se representan con círculos grandes, los haces vasculares menores con círculos pequeños y las trazas que inervan a las pinnas con puntos negros (Tomado y modificado de Tejero-Díez *et al.*, 2010).

La comparación de lo observado en las tres regiones de las 15 especies estudiadas aquí, con los patrones propuestos por Tejero *et al.* (2010) (Fig. 28),

muestra que *Pleopeltis villagranii* y *Polypodium hartwegianum* tienen el tipo IIIa, que se caracteriza porque en la región basal, además de los dos haces mayores, hay uno o dos haces menores, los cuales se fusionan y en la región media del pecíolo todos los haces ya se encuentran fusionados; *Pleopeltis madreensis* presenta el tipo IIIc, similar al anterior, pero en el que los haces menores se fusionan a los mayores desde la región basal, quedando dos haces mayores en la región media, los cuales se fusionan en uno en la región apical, también Lagoria *et al.* (2018) reconocen para *Pleopeltis macrocarpa* el tipo IIIc. *Polypodium puberulum* y *Campyloneurum costatum* tienen el tipo Va, en donde en la región apical los haces mayores se fusionan entre sí y los haces menores, que son de 2-4, se fusionan en uno, de igual manera, *Serpocaulon dissimile* tendría este patrón de fusión sólo que presenta más de 4 haces menores. *Pleopeltis thyssanolepis* exhibe el tipo Vb, similar al anterior pero el haz vascular menor, que resulta de la fusión de todos los menores, se fusiona en la región media-apical a uno los mayores, los cuales siempre permanecen separados. Las dos especies de *Pecluma* estudiadas, si bien podrían corresponder al tipo VI de *P. dispersa* (A.M. Evans) M. G. Price, relacionado con el pecíolo terete, presentan un solo haz vascular pequeño y no 2-4 como en la especie referida. Lo observado en *Campyloneurum amphostenon* correspondería al tipo VIII, pero con menos haces pequeños de los que se observan en el esquema del autor, los cuales se van fusionando hasta quedar solo uno en la región apical mientras que los mayores siempre se mantienen separados a lo largo del pecíolo. *Phlebodium decumanum* presenta el tipo IX, en el que los haces mayores se fusionan en la región apical en uno solo, mientras que los menores también se van fusionando entre ellos,

reduciendo su número. *Niphidium crassifolium* presenta el tipo X, aquí los haces mayores se mantienen separados entre sí, y los menores se van fusionando.

La mayoría de las especies aquí estudiadas corresponden a alguno de los 11 tipos propuestos por Tejero-Díez *et al.* (2010), aunque con variaciones en el número de los haces menores. Para las especies que no se ajustan con alguno de los patrones señalados por estos autores, se añaden dos variantes: el tipo IIb (Fig. 28), en la que los dos haces no se fusionan en ningún nivel del pecíolo, como en *Microgramma lycopodioides* y *Pleopeltis astrolepis*; y el tipo III d (Fig. 28), en el que los tres haces vasculares no se fusionan o permanecen fusionados a lo largo de todo el pecíolo, como en *M. percussa*.

Smith y Tejero-Díez (2014) indicaron que uno de los caracteres que ayuda al establecimiento de los límites en *Pleopeltis* o de subgrupos dentro del género, es que los haces vasculares se fusionan siguiendo el patrón V de Tejero-Díez *et al.* (2010), pero sólo *P. thyssanolepis* mostró dicho patrón, por lo que habría que reconsiderar la utilidad del carácter, ya que además ninguna de las otras especies estudiadas presentó el mismo patrón que otra de su mismo género. Lo que sí podría ser de utilidad es la región en la que los haces vasculares de mayor tamaño ya se encuentran fusionados, como se observó en el análisis de agrupamientos (Fig. 5), en el que se separan *P. madrensis* y *P. villagranii* de *P. thyssanolepis* y *P. astrolepis* por dicha característica. No obstante, habría que analizar este carácter en más especies de *Pleopeltis* con el fin de evaluar dicha utilidad.

En cuanto a la estructura de los haces vasculares, esta no varió entre las especies ya que siempre mostraron una disposición anficribal, es decir, el floema

rodeando al xilema. Por fuera del floema se presentó el periciclo, con un número de estratos variable, por ejemplo, en *Microgramma lycopodioides* y *Pleopeltis astrolepis* sólo se presentó uno, mientras que en *Phlebodium decumanum* se presentaron hasta 4 estratos. Cabe mencionar que el mayor número de estratos de periciclo, así como de floema, se presentaban en las regiones cóncavas del xilema de los haces vasculares de mayor tamaño. Finalmente delimitando a los haces se encontraba la endodermis.

Consideraciones taxonómicas

En el dendrograma obtenido (Fig. 5) se observa que las OTUs de una misma especie se agruparon juntas, formando lo que se denominó como un subconjunto (salvo *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*), y que las especies que correspondían a los géneros *Pleopeltis*, *Microgramma*, *Campyloneurum* y *Pecluma* se agruparon en los conjuntos 1, 2, 4 y grupo I respectivamente. Esto debido a que, entre los individuos de una misma especie, se presentaron caracteres anatómicos similares y a que algunos de estos se comparten también entre las especies de un mismo género, lo que permite ubicar características útiles para delimitar y determinar a los taxa, como se describe a continuación:

Campyloneurum: presencia de un surco dorsal, alas laterales por la base decurrente de la lámina, epidermis esclerosada, córtex externo tipo 2, BC con engrosamientos en casquete.

C. amphostenon: BC engrosada a $\frac{1}{4}$ del lumen, 6-7 haces vasculares en la región basal.

C. costatum: BC engrosada a más de $\frac{1}{2}$ del lumen, 4-5 haces en la región basal.

Microgramma: alas laterales por la base decurrente de la lámina, epidermis no esclerosada, córtex externo tipo 1, BC con engrosamientos en U.

M. lycopodioides: sin derivados epidérmicos, 2 haces vasculares, un estrato de periciclo, con configuración del xilema lineal.

M. percussa: escamas peltadas con tricomas glandulares, 3-4 haces vasculares en la región basal, dos estratos de periciclo en los haces de mayor tamaño, y configuración del xilema en arco.

Niphidium crassifolium: surco dorsal, alas hacia la cara adaxial por la base decurrente de la lámina, epidermis no esclerosada, córtex externo tipo 1, BC con engrosamientos en U, 11-13 haces vasculares en la región basal.

Pecluma: pecíolos de contorno terete, alas laterales, epidermis no esclerosada, pelos septados, córtex externo tipo 4, 2-3 haces vasculares, sin BC. Aunque las dos especies son muy similares, en *P. alfredii* var. *cupreolepis* algunos individuos sí presentaron algunas células con engrosamientos de la BC.

Phlebodium decumanum: aeróforos presentes, epidermis esclerosada, córtex externo tipo 2; BC con engrosamientos en casquete de menos de $\frac{1}{4}$ del lumen, 12-20 haces vasculares en la región basal.

Pleopeltis: alas con esclerénquima en los ápices, escamas peltadas, epidermis no esclerosada, córtex externo tipo 3, BC discontinua, con engrosamientos en casquete.

P. astrolepis: alas laterales, córtex interno con taninos, dos haces vasculares en todo el pecíolo.

P. madrensis: alas laterales, BC discontinua, 2-3 haces vasculares en la región basal.

P. thyssanolepis: alas hacia la cara adaxial, 3-6 haces vasculares en la región basal, configuración del xilema linear en los haces de mayor tamaño.

P. villagranii: alas laterales, BC continua hacia la región apical, 2-3 haces vasculares en la región basal, fusionados completamente en la región apical.

Polypodium y *Serpocaulon* (resultaron ser muy similares, por lo que con los análisis numéricos no se diferenciaron como géneros): aeróforos, epidermis esclerosada, córtex externo tipo 2, BC con engrosamientos en casquete.

P. hartwegianum: en la región basal con 3 haces vasculares y BC engrosada a $\frac{1}{2}$ del lumen.

P. puberulum: córtex interno sin contenido celular, en la región basal con 4-5 haces vasculares y BC engrosada a más de $\frac{3}{4}$ del lumen.

S. disimile: en la región basal con 7-8 haces vasculares y BC engrosada a $\frac{1}{2}$ del lumen.

Los resultados obtenidos reafirman la importancia de caracteres como la BC (Hernández-Hernández *et al.*, 2012), los aeróforos (Davies, 1991), la forma del contorno, la presencia o no del surco dorsal, los tipos de derivados epidérmicos (Lin

y De Vol, 1977), la configuración del xilema (Ogura, 1972) y el número de haces vasculares (Tejero-Díez, 2005), en el reconocimiento de los géneros y de algunas especies. A estos, se le suman otros caracteres informativos como el largo de las alas, el tipo de córtex externo, presencia o no de epidermis esclerosada y el número de haces vasculares y lugar de fusión de los mismos.

En estudios sobre anatomía del pecíolo se han analizado, la región basal (Hernández-Hernández, 2012) o la media (Zlotnik, 1991; Mahley *et al.*, 2018) o las tres regiones (Zlotnik, 1987; Tejero-Díez, 2005; Ferrari, 2009; Martínez y Vilte, 2012; Noraini *et al.*, 2014; Lagoria *et al.*, 2018), sin embargo, en este trabajo se comparó el dendrograma obtenido a partir de los datos de las tres regiones del pecíolo en conjunto (Fig. 5), con los dendrogramas en los que sólo se consideraba la información de cada región por separado (Figs. 6-8) y se observó que la representación de la porción media del pecíolo es muy parecida a la que se obtuvo con todos los datos, por lo que se podría considerar que es la región que mejor información proporciona para poder diferenciar a los taxa. No obstante, no se puede dejar de lado la información de la región basal del pecíolo, ya que proporciona un carácter muy importante, como lo es el número de haces vasculares (como se ve en la clave de identificación).

Por otra parte, se cuenta con distintas filogenias moleculares para los géneros de la subfamilia (Schneider *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2006a; Schuettpelez y Pryer, 2008; Otto *et al.*, 2009; Assis *et al.*, 2016; Labiak y Moran, 2018) (Fig. 29).

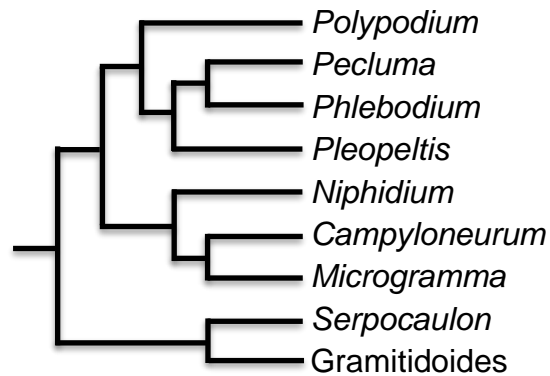


Fig. 29. Filogenia sintetizada a género de la subfamilia Polypodioidae (tomado y modificado de Schuettpelz y Pryer, 2008).

En ellas se ha visto que los géneros *Campyloneurum*, *Microgramma* y *Niphidium* forman un clado (Fig. 29), aunque hay diferencias de opinión respecto a cuál de los dos últimos es el grupo hermano de *Campyloneurum* (Schneider *et al.*, 2004; Kreier *et al.*, 2007; Salino *et al.*, 2008; Labiak y Moran, 2018). Estos tres géneros comparten caracteres como la presencia de hojas simples (con algunas excepciones), la venación areolada y las venas incluidas en las aréolas (Labiak y Moran, 2018). Adicionalmente, en este trabajo se encontró que tienen en común la presencia de alas en el pecíolo, debido a la base decurrente de la lámina, y que entre *Microgramma* y *Niphidium crassifolium* comparten el carácter del córtex externo tipo 1 y los engrosamientos de la BC en U.

Microgramma percussa anteriormente se había tratado como parte de *Pleopeltis*, sin embargo, su morfología y los datos moleculares han demostrado que está más relacionada con otras especies de *Microgramma* (Mickel y Smith, 2004). La anatomía del pecíolo confirma esta relación, ya que el tipo de córtex externo y las características de la BC, fueron similares a las de *M. lycopodioides* y no a las de

Pleopeltis; y aunque también presentó escamas peltadas, como en este último género, éstas fueron particularmente diferentes, debido a los pelos glandulares que se encuentran por debajo de ellas.

Assis *et al.* (2016), en su estudio de filogenia molecular de las especies de *Pecluma* y otros géneros de la familia Polypodiaceae, determinaron que cuatro especies del grupo de *Polypodium dulce*, pertenecían a *Pecluma*, cambiando así la circunscripción del género. *Polypodium hartwegianum* es una de estas especies transferidas, quedando como *Pecluma hartwegiana* (Hook.) F. C. Assis & Salino. Sin embargo, a nivel de anatomía del pecíolo, la especie mostró más parecido con *Polypodium puberulum* y *Serpocaulon disimile*, por la presencia de aeróforos, la epidermis esclerosada, el córtex externo de tipo 2 y la proporción de engrosamiento de la BC; aunque se observó que comparte con las especies de *Pecluma* el contorno terete, la presencia de pelos, el número de haces vasculares y el lugar de fusión de los mismos. Cabe señalar que morfológicamente *P. hartwegianum* es muy diferente a las especies de *Pecluma* (Fig. 1J, K), y más similar a *S. dissimile* y *P. puberulum* (Fig. 2F, H, I). Debido a que *P. hartwegianum* presentó caracteres anatómicos de ambos géneros, en este trabajo se decidió dejarlo bajo el nombre de *Polypodium hartwegianum*, sobre todo porque Assis *et al.* (2016) mencionan que se requiere de más estudios moleculares y morfológicos, así como incluir al resto de las especies del grupo de *P. dulce*, para poder determinar si pertenecen a *Pecluma*, *Polypodium* o a algún otro género relacionado.

Phlebodium se ha relacionado filogenéticamente con *Pecluma* (Schneider *et al.*, 2004; Otto *et al.*, 2009; Tejero-Díez *et al.*, 2009) (Fig. 29), no obstante, la

anatomía del pecíolo en ambos géneros fue muy diferente, mostrando más parecido con *Polypodium* y *Serpocaulon* debido la presencia de aeróforos lineales, la epidermis esclerosada, el córtex externo tipo 2 y la presencia de la BC.

Smith y Tejero-Díez en el 2014 redefinieron al género *Pleopeltis*, con base en la morfología y en estudios moleculares disponibles del grupo, incluyendo dentro de éste a las especies de la familia Polypodiaceae que presentan escamas peltadas en las hojas. De las cuatro especies de *Pleopeltis* estudiadas aquí, *P. astrolepis* corresponde a una de las especies originales de este género, pero *P. madrensis*, *P. thyssanolepis* y *P. villagranii* anteriormente se encontraban dentro de *Polypodium*. Con los resultados obtenidos en este trabajo es posible decir que anatómicamente estas tres especies son más parecidas a *P. astrolepis* que a las especies de *Polypodium* consideradas (*P. hartwegianum* y *P. puberulum*), ya que comparten con la primera, además de las escamas, la epidermis no esclerosada, el córtex externo tipo 3 y la BC discontinua. Por lo tanto, la anatomía del pecíolo apoya la redefinición del género *Pleopeltis*.

Smith *et al.* (2006a) con base en evidencia molecular y morfológica describieron al género *Serpocaulon* con 40 especies, que anteriormente estaban ubicadas en *Polypodium* (grupo *P. loriceum* L.). Los resultados obtenidos en los análisis numéricos mostraron que *Serpocaulon dissimile* es similar a las dos especies de *Polypodium* estudiadas, por la presencia de aeróforos, la epidermis esclerosada, el córtex externo de tipo 2 y la proporción de engrosamiento de la BC, sin embargo, revisando con detalle los caracteres, se observaron diferencias en el grosor de la cutícula y en el número de haces vasculares en la región basal (Anexo II). Además,

morfológicamente estos dos géneros se pueden diferenciar por varias características, entre ellas la venación anastomosada con venillas incluidas y las escamas del rizoma clatradas, esto en *Serpocaulon* (Smith *et al.*, 2006a).

Conclusiones

Los resultados obtenidos, coinciden con lo reportado anteriormente en diversos estudios de anatomía del pecíolo para las especies de la subfamilia Polypodioideae, en cuanto a la distribución de los haces y la configuración del xilema.

Se resalta la utilidad de otros caracteres anatómicos, que si bien han sido considerados en trabajos anteriores, no se les había dado la importancia necesaria. Como ejemplo pueden mencionarse la presencia y las variaciones de los aeróforos, las características del córtex externo, o las de la BC.

El presente trabajo amplía los conocimientos anatómicos de la subfamilia al reportar caracteres que no se habían mencionado antes, como los pelos bajo las escamas en *Microgramma percusa*, las células en forma de bumerán del córtex interno en algunas especies, o los nectarios presentes en *Campyloneurum amphostenon* y *C. costatum*.

Las observaciones de la BC, apoyan lo que plantean Hernández-Hernández *et al.* (2012), acerca de las dos posibles funciones de esta estructura: protección y biomecánica.

Los datos obtenidos para las especies de *Pleopeltis*, concuerdan con la redefinición del género, propuesta por Smith y Tejero-Díez (2014). Por el contrario, se pone en duda la ubicación de *P. hartwegianum* en *Pecluma*, de acuerdo con la reciente recircunscripción del género propuesta por Assis *et al.* (2016).

La presencia de un surco dorsal, el diámetro del pecíolo, las características del córtex externo y de la BC, se relacionan con los requerimientos mecánicos que tiene las hojas, y estos se deben al hábito e historia de vida de las plantas (Mahley *et al.*, 2018). Así, la anatomía del pecíolo no solo aporta información importante para la taxonomía del grupo, sino también sobre la fisiología y ecología de las plantas.

En la mayoría de los géneros y las especies estudiadas se encontraron diferencias anatómicas que ayudan a su delimitación taxonómica, probando así la hipótesis planteada al inicio del trabajo, y cumpliendo de esta manera con el objetivo principal, que fue el identificar los caracteres útiles en dicha delimitación. Tales caracteres son: el contorno del pecíolo y la presencia de un surco dorsal; los tipos de derivados epidérmicos, ya sean pelos o escamas; el grosor de la cutícula; presencia de aeróforos o alas; el tipo de córtex externo y su continuidad; el número de haces vasculares y la presencia y características de la BC. Así mismo, se reafirma la importancia que tienen los caracteres anatómicos del pecíolo para la taxonomía de los helechos.

Para para futuras investigaciones se sugiere estudiar la función de los nectarios en el género *Campyloneurum*; buscar la presencia de pelos glandulares bajo las escamas en las demás especies escamosas de *Microgramma* y averiguar su posible función, así como profundizar más en las cuestiones ecofisiológicas del córtex externo y la BC.

Bibliografía

- Assis, F. C., Almeida, T. E., Russell, S. J., Schneider, H. y Salino, A. 2016. Molecular phylogeny and recircumscription of the fern genus *Pecluma* (Polypodiaceae-Polypodiopsida). *Phytotaxa* 247(4): 235-246.
- Ávila, J. L. y Otero L. D. 2013. Insectos sobre cayados del helecho invasor *Pteridium caudatum* en los Andes Venezolanos. *Entomotropica* 28(2): 99-102
- Barrington, D. S. 1983. *Cibotium oregonense*: an Eocene tree-fern stem and petioles with internal structure. *American Journal of Botany* 70(8): 1118-1124.
- Bharati, S., Choudhury, D. y Pranab, M. 2013. In vitro propagation in pteridophytes: a review. *International Journal of Research in Ayurveda and Pharmacy* 4(2): 297-303.
- Chrysler, M. A. 1910. Vascular anatomy of ferns. *Botanical Gazette* 49(2): 160-160.
- CONABIO. 2018. Enciclovida. <http://www.enciclovida.mx> (consultado en febrero del 2018).
- Crisci, J. V. y López-Armengol, M. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Organización de Estados Americanos. Washington, D. C. 102 pp.
- Curtis, P. J. 1986. Microtecnia vegetal. Ed. Trillas, México, D. F. 106 pp.
- Davies, K. L. 1991. A brief comparative survey of aerophore structure within the Filicopsida. *Botanical Journal of the Linnean Society* 107(2): 115-137.
- de la Sota, E. R. 1966. Revisión de las especies argentinas del grupo *Polypodium squamatum* L. *Revista del Museo de La Plata* 10(47): 69-186.

- Díaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., Ortega, F. y Angeles, G. 2005. Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Annals of Botany* 96: 1175-1189.
- Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. Ediciones Omega, Barcelona, España. 779 pp.
- Ferrari, F. B. 2009. Anatomia foliar de espécies de Aspleniaceae e Polypodiaceae (Monilófitas) ocorrentes no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, MG, Brasil. Tesis de maestría. Universidad Federal de Viçosa, Brasil. 88 pp.
- Ganem, M. A., Luna, M. L., Ahumada, O. y Giudice, G. E. 2019. Estudio morfoanatómico comparado en pecíolos de las especies de *Asplenium* (Aspleniaceae) de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 54(2): 191-201.
- Guantay, M. E. y Hernández, M. T. 1990. Estudio morfoanatómico de las especies del género *Elaphoglossum* Schott de Tucumán. *Lilloa* 38: 73-84.
- Gwynne-Vaughan, D. T. 1901. Observations on the anatomy of solenostelic ferns I. *Loxsonia*. *Annals of Botany* 15(1): 71-98.
- Hernández, M. A. y Rodríguez, F. P. 2010. Morfología y anatomía del esporofito de *Adiantopsis chlorophylla* (Pteridaceae). *Lilloa* 47(1-2): 85-9.
- Hernández, M. A., Varela, R. O., Fernández, Y. E. y Nadra, M. G. 2011. Caracterización morfológica y anatómica del esporofito de *Trachypteris pinnata* (Pteridaceae) en relación con la xeromorfía. *Lilloa* 48(2): 153-165.
- Hernández, M. A., Varela, R. O., Terán, L. C. y Mata, M. 2012 Preferencia de hospedero, orientación y rasgos morfológicos-anatómicos de *Pleopeltis minima* (Polypodiaceae) en un ambiente urbano. *Lilloa* 49 (2): 105-117.

- Hernández-Hernández, V. 2003. Anatomía y morfología del complejo *Dryopteris patula* (Pteridophyta: Dryopteridaceae) en México. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 88 pp.
- Hernández-Hernández, V., Terrazas, T. y Ángeles, G. 2006. Anatomía de seis especies de *Dryopteris* en México. *Revista de Biología Tropical* 54(4): 1157-1169.
- Hernández-Hernández, V., Terrazas, T. y Mehltreter, K. 2007. Anatomía vegetativa de *Ctenitis melanosticta* (Dryopteridaceae, Pteridophyta). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 7-17.
- Hernández-Hernández, V., Terrazas, T., Mehltreter, K. y Ángeles, G. 2012. Studies of petiolar anatomy in ferns: structural diversity and systematic significance of the circumendodermal band. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169(4): 596-610.
- Herrera-Monsiváis, M. C. 1993. Anatomía de dos especies de *Cheilanthes* Swartz. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 107 pp.
- Hovenkamp, P. H. 1998. Polypodiaceae. *Flora Malesiana-Series 2, Pteridophyta* 3(1): 1-234.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill. New York, USA. 523 pp.
- Keating, R. C. 1968. Trends of specialization in the stipe anatomy of *Dennstaedtia* and related genera. *American Fern Journal* 58(3): 126-140.
- Khare, P. K. y Shankar, R. 1987. Variations in petiolar structure of *Hypodematium crenatum*. *American Fern Journal* 77(4): 131-136.

- Klepsch, M., Lange, A., Jansen, S., Angeles, G. y Mehltrreter, K. 2016. The hydraulic architecture of petioles and leaves in tropical fern species under different levels of canopy openness. *International Journal of Plant Sciences* 177(2): 209-216.
- Koptur, S., Smith, A. R. y Baker, I. 1982. Nectaries in some neotropical species of *Polypodium* (Polypodiaceae): preliminary observations and analyses. *Biotropica* 14(2): 108-113.
- Koptur, S., Rico-Gray, V. y Palacios-Rios, M. 1998. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in central Mexico. *American Journal of Botany* 85(5): 736-739.
- Koptur, S., Palacios-Rios, M., Díaz-Castelazo, C., Mackay, W. P. y Rico-Gray, V. 2013. Nectar secretion on fern fronds associated with lower levels of herbivore damage: field experiments with a widespread epiphyte of Mexican cloud forest remnants. *Annals of Botany* 111(6): 1277-1283.
- Kraus, J. E. y Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal Seropédica: Editora Universidade Rural (EDUR), Brasil. 198 pp.
- Kreier, H. P., Rojas-Alvarado, A. F., Smith, A. R. y Schneider, H. 2007. *Hyalotrichopteris* is indeed a *Campyloneurum* (Polypodiaceae). *American Fern Journal* 97(3): 127-135.
- Labiak, P. y Moran, R. C. 2018. Phylogeny of *Campyloneurum* (Polypodiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 179(1): 36-49.
- Lagoria, M. Á., Avila, G., Neira, D. A., Rodríguez, A. M., Ríos, N. F., Prado, J. y Hernández, M. A. 2018. Morphoanatomical and histochemical characteristics

- of the epiphytic fern *Pleopeltis macrocarpa* (Polypodiaceae). *Brazilian Journal of Botany* 41(3): 739-750.
- León, B. 1993. A taxonomic revision of the fern genus *Campyloneurum*. 1993. Tesis Doctoral. Ph. D. Thesis Aarhus University, Denmark. 105 pp.
- Leroux, O., Eder, M., Saxe, F., Dunlop, J. W., Popper, Z. A., Viane, R. L. y Knox, J. P. 2017. Comparative in situ analysis reveals the dynamic nature of sclerenchyma cell walls of the fern *Asplenium rutifolium*. *Annals of Botany* 121(2): 345-358.
- Lin, B. L. y De Vol, C. E. 1977. The use of stipe characters in fern taxonomy I. *Taiwania* 22(1): 91-99.
- Lin, B. L. y De Vol, C. E. 1978. The use of stipe characters in fern taxonomy II. *Taiwania* 23: 77-95.
- Lucansky, T. W. y White, R. A. 1974. Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the neotropical Cyatheaceae. III. Nodal and petiole patterns; summary and conclusions. *American Journal of Botany* 61(8): 818-828.
- Mahley, J. N., Pittermann, J., Rowe, N., Baer, A., Watkins, J. E., Schuettpelz, E., Wheeler, J. K., Mehlreter, K., Windham, M., Testo, W. y Beck, J. 2018. Geometry, allometry and biomechanics of fern leaf petioles: their significance for the evolution of functional and ecological diversity within the Pteridaceae. *Frontiers in Plant Science* 197(9): 1-16.
- Marazzi, B., Bronstein, J. L. y Koptur, S. 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of Botany* 111(6): 1243-1250.

- Martínez, O. G. y Vilte, I. 2012. The structure of petioles in *Pteris* (Pteridaceae). American Fern Journal 102(1): 1-10.
- Meerabai, G. 2012. Stem and petiole anatomy of *Cheilanthes tenuifolia* (Burm) Sw. Syn. Fil. (Pteridaceae, Pteridophyta). Indian Journal of Plant Sciences 1(1): 22-24.
- Metcalfe, C. R. y Chalk, L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Volume 1. Oxford University Press, London. 1500 pp.
- Mickel, J. T. y Beitel, J. M. 1988. Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 46: 1-568.
- Mickel, J. T. y Smith, A. R. 2004. The pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 88: 1-1024.
- Moran, R. C. 1987. Monograph of the Neotropical fern genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae). Illinois Natural History Survey Bulletin 34(1): 1-138.
- Moran, R. y Riba, R. 1995. Polypodiaceae. pp. 333-366. In: Davidse, G., Souza, M. y Knapp, S. (eds.), Flora Mesoamericana, vol. 1, Psilotaceae a Salviniaceae. Instituto de Biología, Jardín Botánico de Missouri y Museo de Historia Natural de Londres.
- Neira, D. A., Andrada, A. R., de los Ángeles Páez, V., Rodríguez, A. M., Ríos, N. F., Martínez, O. G. y Hernández, M. A. 2017. Anatomical, histochemical and cytogenetic features of *Doryopteris triphylla* (Pteridaceae). American Journal of Plant Sciences 8(4): 907-920.

- Nopun, P., Traiperm, P., Boonkerd, T. y Jenjittikul, T. 2016. Systematic importance of rhizome stelar anatomy in selected Monilophytes from Thailand. *Taiwania* 61(3): 175-184.
- Noraini, T., Amirul-Aiman, A. J., Jaman, R., Nor-Fairuz, A. R., Maideen, H. M. K., Damanhuri, A. y Ruzi, A. R. 2014. Systematic significance of stipe anatomy in peninsular Malaysian *Blechnum* L. (Blechnaceae) species. *Malaysian Applied Biology* 43(2): 119-128.
- Noraini, T., Ruzi, A. R., Nadiah, N., Nisa, R. N., Maideen, H. y Solihani, S. N. 2012. Ciri anatomi stip bagi beberapa spesies *Davallia* (Davalliaceae) di Malaysia. *Sains Malaysiana* 41(1): 53-62.
- Nor-Ezzawanis, A. T. 2011. Comparative anatomy of Grammitidaceae genera in Peninsular Malaysia. *Gardens' Bulletin Singapore* 63(1-2): 507-517.
- Ogura, Y. 1972. Comparative anatomy of the vegetative organs of the Pteridophytes. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Borntraeger, Berlín, Alemania. 502 pp.
- Otto, E. M., Janßen, T., Kreier, H. - P. y Schneider, H. 2009. New insights into the phylogeny of *Pleopeltis* and related Neotropical genera (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 190-201.
- Palacios-Rios, M., Gabriel y Galán, J. M., Prada, C. y Rico-Gray, V. 2019. Structure of the petioles and costae of Mexican and Central American species of *Pteris* (Polypodiopsida, Pteridaceae). *Phytotaxa* 401(2): 101-116.
- Peña, E. y H. Saralegui. 1982. *Técnicas de Anatomía Vegetal*. Universidad de La Habana. Ed. Pueblo y Educación. La Habana. 100 pp.

- Pérez-Atilano, Y., Sánchez-González, A., Terrazas, T. y Vasco, A. 2018. Análisis morfológico y anatómico del complejo *Myriopteris lendigera* (Pteridaceae) en México. *Brittonia* 70(1): 40-59.
- Pérez-García, M., Pérez-García, B. y Riba, R. 1995. Anatomía foliar de especies mexicanas de *Pleopeltis* (Filicales: Polypodiaceae), p. 7. In XIII Congreso Mexicano de Botánica, Diversidad vegetal de México. Cuernavaca, Morelos, México.
- Potes, A. 2010. Comparative anatomy of the nectaries of *Aglaomorpha* and *Drynaria* (Polypodiaceae). *American Fern Journal* 100(2): 80-93.
- PPG I (Phylogeny Pteridology Group). 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54: 563-603.
- Resmi, S., Thomas, V. P. y Sreenivas, V. K. 2016a. Anatomical studies of selected species of *Adiantum* L. in Kerala. *South Indian Journal of Biological Sciences* 2(1): 115-118.
- Resmi, S., Thomas, V. P. y Sreenivas, V. K. 2016b. Stipe anatomical studies on selected pteridophytes of South India. *Acta Botanica Hungarica* 58(1-2): 167-176.
- Reyes, I. y Pérez-García, B. 1998. Invitación a cultivar helechos. *Contactos* 28: 24-31.
- Roux, J. P. y Van Wyk, A. E. 2000. Morphology and anatomy of the rhizome and frond in the African species of *Polystichum* (Pteropsida: Dryopteridaceae). *Bothalia* 30(1): 57-68.

- Ruzin, S. E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press. New York, USA. 322 pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Saiki, Y., Matsumoto, M. y Mitsuda, M. 1988. Vascular patterns in the petiole of Aspleniaceae. pp. 273-278. In K. H. Shing and K. U. Kramer, (Eds). Proceedings of the international symposium systematics of pteridophytes, Chinese Science and Technology Press, Beijing.
- Salino, A., Almeida, T. E., Smith, A. R., Gómez, A. N, Kreier, H. P. y Schneider, H. 2008. A new species of *Microgramma* (Polypodiaceae) from Brazil and recircumscription of the genus based on phylogenetic evidence. Systematic Botany 33(4): 630-635.
- Sass, J. E. 1958. Botanical microtechnique, tercera edición. Iowa State University Press, Ames. 228 pp.
- Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R., Hildebrand, T., Haufler, C. H. y Ranker, T. A. 2004. Unraveling the phylogeny of the polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): Exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. Molecular Phylogenetics and Evolution 31: 1041-1063.
- Schuettpelez, E. y Pryer, K. M. 2008. Fern phylogeny. pp. 395-416. In: Ranker T. M. y Haufler C. H., (Eds). Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. Cambridge University Press, New York.
- Schwartsburd, P. B. y Prado, J. 2015. A taxonomic revision of the South American species of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae), part I. American Fern Journal 105(4): 263-313.

- SEINet. 2018. Southwest Environmental Information Network.
<http://swbiodiversity.org/seinet/index.php> (consultado en febrero del 2018).
- Sen, T. y Sen, U. 1971. Morphology and anatomy of the fern genus *Gymnogrammitis*.
Annals of Botany 35(1): 229-235.
- Sharma, B. D. 1971. On the anatomy and isolated petioles of ferns from Amarjola,
Rajmahal Hills, India. *Botanical Journal of the Linnean Society* 64(2): 149-156.
- Smith, A. R. y Tejero-Díez, J. D. 2014. *Pleopeltis* (Polypodiaceae), una redefinición
genérica y novedades nomenclaturales. *Botanical Sciences* 92(1): 43-58.
- Smith, A. R., Kreier, H. P., Haufler, C. H., Ranker, A. y Schneider, H. 2006a.
Serpocaulon (Polypodiaceae), a new genus segregated from *Polypodium*.
Taxon 55(4): 919-930.
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H. y Wolf, P. G.
2006b. A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3): 705-731.
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., & Wolf, P. G.
2008. Fern classification. pp. 417-467. In: Ranker T. M. y Haufler C. H., (Eds).
Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. Cambridge University Press,
New York.
- Srivastava, K. 2008. Epidermal features and petiolar anatomy of *Angiopteris evecta*
(Forst.) Hoffm. (Marattiaceae: Pteridophyta). *Ethnobotanical Leaflets* 12: 139-
149.
- Srivastava, A. y Chandra, S. 2009. Structure and organization of the rhizome vascular
system of four *Polypodium* species. *American Fern Journal* 99(3): 182-193.

- Strehl, T. y Miranda, A. 1997. Algunos aspectos da anatomia de *Polypodium hirsutissimum* Raddi (Pteridophyta - Polypodiaceae). *Iheringia, Série Botânica* 49: 21-32.
- Tejero-Díez, J. D. 2005. Revisión taxonómica del complejo *Polypodium plesiosorum* Kunze (Polypodiaceae, Polypodiophyta). Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F. 115 pp.
- Tejero-Díez, J. D., Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T. y Pacheco, L. 2010. Arquitectura y anatomía foliar del complejo *Polypodium plesiosorum sensu* Moran (Polypodiaceae). *Revista de Biología Tropical* 58(3): 955-976.
- Tejero-Díez, J. D., Mickel, J. T. y Smith, A.R. 2009. A hybrid *Phlebodium* (Polypodiaceae, Polypodiophyta) and its influence on the circumscription of the genus. *American Fern Journal* 99(2): 109-116.
- Thiers, B. 2019. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.
- Troop, J. E. y Mickel, J. T. 1968. Petiolar shoots in the dennstaedtioid and related ferns. *American Fern Journal* 58(2): 64-70.
- TROPICOS. 2018. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> (consultado en febrero del 2018).
- Ummu-Hani, B., Noraini, T., Maideen, H., Damanhuri, A., Sin-Rou, G., Khatuah, H. y Ruzi, A. R. 2013. Taxonomic value of the stipe anatomy in *Davallia* (Davalliaceae) in Peninsular Malaysia. *The Malayan Nature Journal* 65(2 y 3): 130-144.

- UNAM. 2018. Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias. <https://datosabiertos.unam.mx/biodiversidad> (consultado en febrero de 2018).
- Vasheka, O., Puglielli, G., Crescente, M. F., Varone, L. y Gratani, L. 2016. Anatomical and morphological leaf traits of three evergreen ferns (*Polystichum setiferum*, *Polypodium interjectum* and *Asplenium scolopendrium*). *American Fern Journal* 106(4): 258-268.
- Velázquez-Montes, F. E. 1983. Anatomía comparada de dos especies del género *Tectaria* Cav. (Filicales, Pteridophyta). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 62 pp.
- Vogel, S. 1992. Twist-to-bend ratios and cross-sectional shapes of petioles and stems. *Journal of Experimental Botany* 43: 1527-1532.
- Voytena, A., Minardi, B., Barufi, J., Santos, M. y Randi, Á. 2014. *Pleopeltis pleopeltifolia* (Polypodiopsida, Polypodiaceae), a poikilochlorophyllous desiccation-tolerant fern: anatomical, biochemical and physiological responses during water stress. *Australian Journal of Botany* 62:647-656.
- Walker, T. G. 1968. The anatomy of some ferns of the *Taenitis* alliance. *Proceedings of the Linnean Society of London* 179(2): 279-86.
- Weber, M. G. y Keeler, K. H. 2012. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany* 111(6): 1251-1261.
- White, R. A. 1974. Comparative anatomical studies of the ferns. *Annals of Missouri Botanical Garden* 61: 379-387.
- White, R. A. y Turner, M. D. 1995. Anatomy and development of the fern sporophyte. *Botanical Review* 61(4): 281-305.

- Woodhouse, R. M. y Nobel, P. S. 1982. Stipe anatomy, water potentials, and xylem conductances in seven species of ferns (Filicopsida). *American Journal of Botany* 69(1): 135-140.
- Zenkteler, E. y Jędrzejczyk I. 2012. Morphology and anatomy of the rhizome of *Polypodium x mantoniae* Rothm. In: Szczęśniak E. y Gola E. (Eds). Genus *Polypodium* L. in Poland. Polish Botanical Society, Wrocław. 27-38.
- Zlotnik, E. A. 1987. Anatomía comparada de dos formas de crecimiento de la especie *Polypodium aureum* L. (Filicales, Pterophyta). Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 93 pp.
- Zlotnik, E. A. 1991. Anatomía de Polypodiaceae s. str. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 103 pp.

ANEXO I

Matriz Básica de Datos

Las columnas corresponden a los números de la lista de caracteres del Cuadro 2, y las filas a las OTUs representadas con la inicial del género y las dos primeras letras del epíteto específico más el número de individuo.

Ind.	Caracteres	Región basal																											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Cam1		0	0	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	3.4	2.47	3.01	2.05	0.17	0	16.78	3.69	6
Cam2		0	0	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	3.85	2.95	3.4	2.43	0.23	0	18.23	3.69	6
Cam3		0	0	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	4.16	2.79	3.59	2.22	0.25	0	22.34	4.13	7
Cam4		0	0	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	3.82	2.95	3.24	2.32	0.3	0	19.58	3.95	7
Cco1		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	6	1	1	2	2	1	1.67	1.48	1.21	0.94	0.23	0.12	16.69	1.21	5
Cco2		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	3	1	1	2	2	1	1.45	1.36	1.08	0.84	0.21	0.11	17.9	1.11	4
Cco3		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	4	1	1	2	2	1	1.53	1.32	1.08	0.73	0.26	0.08	19.16	1.17	4
Cco4		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	4	1	1	2	2	1	1.15	1.17	0.84	0.74	0.19	0.08	17.41	1.17	4
Mly1		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.6	0.51	0.38	0.24	0.11	0.17	18.69	0.99	2
Mly2		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.6	0.48	0.4	0.26	0.09	0.21	19.38	1.04	2
Mly3		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.85	0.56	0.54	0.31	0.1	0.25	18.8	0.63	2
Mly4		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	4	1	1	1	1	0	0.78	0.53	0.49	0.32	0.09	0.22	18.66	0.87	2
Mpe1		0	0	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.48	0.95	1.17	0.61	0.13	0	20.98	1.53	2
Mpe2		0	0	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.67	1.18	1.21	0.69	0.21	0	23.78	1.31	3
Mpe3		0	0	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.55	1.11	1.09	0.63	0.2	0	28.41	1.95	3
Mpe4		0	0	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.31	0.92	1.01	0.59	0.13	0	26.58	1.83	3
Ncr1		0	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	1	3	2	1	5.59	5.18	5	4.59	0.23	0.19	29.16	1.11	11
Ncr2		0	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	1	3	2	1	5.59	5.16	4.92	4.44	0.28	0.10	29.53	0.94	11
Ncr3		0	0	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	1	3	2	1	6.1	5.27	5.4	4.49	0.32	0	22.82	0.92	11
Ncr4		0	0	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	1	3	2	1	7.55	6.79	6.76	5.97	0.33	0	28.23	0.88	13
Pal1		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	1	3	2	1	1.23	1.1	0.75	0.76	0.22	0.08	20.8	3.3	3
Pal2		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	1	3	2	1	1.52	1.43	1	1.02	0.15	0	25.2	2.4	3
Pal3		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	2	3	2	1	1.61	1.44	0.77	0.52	0.36	0.07	15.17	0.48	2
Pal4		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	2	3	2	1	0.78	0.73	0.49	0.44	0.12	0.02	25.98	1.47	3
Pfe1		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	1.99	1.88	1.59	1.44	0.17	0.07	29.96	0.56	3
Pfe2		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	1.89	1.74	1.33	1.10	0.25	0.06	30.33	0.38	3
Pfe3		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	1.66	1.58	1.19	1.07	0.22	0.03	22.77	0.75	3
Pfe4		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	1.22	1.13	0.8	0.67	0.18	0.06	24.21	0.77	2

Pde1	0 0 0 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 1	1 4 2 1	4.13	3.46	3.61	2.74	0.26	0	20.69	1.25	12
Pde2	0 0 0 0 2	2 0 2 2 0	0 0 0 1 1	1 4 2 1	6.06	5.02	5.24	4.25	0.36	0	15.07	1.57	16
Pde3	0 0 0 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 1	1 4 2 1	4.9	4.71	4.01	3.78	0.45	0	18.22	1.31	13
Pde4	0 0 0 0 2	2 0 2 2 0	0 0 0 1 1	1 4 2 1	6.39	5.63	5.82	5.02	0.26	0	15.37	1.32	20
Pas1	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0	0.76	0.53	0.52	0.28	0.09	0.23	21.5	1.22	2
Pas2	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0	0.62	0.47	0.4	0.25	0.08	0.23	24.4	0.87	2
Pas3	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0	0.7	0.43	0.53	0.24	0.12	0.25	17.88	0.91	2
Pas4	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0	0.68	0.57	0.44	0.28	0.11	0.23	22.73	1.22	2
Pma1	0 0 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 1	1.81	1.58	1.4	1.21	0.17	0	16.5	1.96	2
Pma2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 1	1.88	1.78	1.28	1.23	0.25	0.06	21.5	2.45	3
Pma3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 1	1.5	1.09	1.22	0.79	0.14	0.08	18.5	2.94	2
Pma4	0 0 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 1	1.32	1.2	0.98	0.83	0.15	0	14.5	3.53	2
Pth1	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 2 1	2 2 1 1	1.16	0.93	0.97	0.74	0.07	0.05	21.56	1.57	3
Pth2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 1	1 2 1 1	1.69	1.35	1.41	1.06	0.11	0.09	19.6	0.98	3
Pth3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 1	1 2 1 1	1.79	1.56	1.39	1.15	0.17	0	31.63	0.53	5
Pth4	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 1	1 2 1 1	2.37	2.15	2.01	1.76	0.17	0.07	22.42	1.87	6
Pvi1	0 0 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 1	2 3 2 1	0.96	0.73	0.77	0.52	0.08	0	20.76	2.56	2
Pvi2	0 0 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 1	2 3 2 1	1.29	1.12	0.83	0.68	0.19	0	27.05	2.82	3
Pvi3	0 0 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 1	2 3 2 1	1.16	1	0.82	0.66	0.13	0	27.67	2.35	2
Pvi4	0 0 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 1	2 3 2 1	1.06	0.93	0.72	0.61	0.14	0	21.62	2.3	2
Pha1	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 3 1	1 3 2 1	1.41	1.34	1.09	0.99	0.16	0	13.11	1.24	3
Pha2	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 3 1	1 3 2 1	0.98	0.96	0.74	0.69	0.11	0	14.59	1.35	3
Pha3	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 3 1	1 3 2 1	1.6	1.48	1.14	1.01	0.21	0	14.17	1.07	3
Pha4	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 3 1	1 3 2 1	1.14	1.15	0.81	0.79	0.15	0	13.6	1.42	3
Ppu1	0 0 0 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 4 1	1 3 2 1	1.48	1.47	1.09	0.97	0.2	0	15.92	1.37	4
Ppu2	0 0 0 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 4 1	1 3 2 1	1.94	1.81	1.41	1.25	0.25	0	16.2	1.22	5
Ppu3	0 0 0 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 4 1	1 3 2 1	1.53	1.56	1.07	1.11	0.19	0	13.93	1.42	4
Ppu4	0 0 0 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 4 1	1 3 2 1	2.53	2.51	2.08	2.04	0.21	0	17.06	1.78	5
Sdi1	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 3 1	1 3 2 1	1.67	1.55	1.39	1.23	0.13	0	16.53	0.77	9
Sdi2	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 3 1	1 3 2 1	1.75	1.41	1.3	1	0.19	0	16.43	0.62	8

Ind.	Caracteres	Región media																											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Cam1		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	3.23	2.16	2.61	1.72	0.18	0.32	15.18	2.35	5
Cam2		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	3.77	2.42	2.71	1.97	0.21	0.49	14.52	3.15	5
Cam3		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	3.71	2.52	2.9	1.96	0.23	0.38	15.56	2.94	6
Cam4		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	1	3.37	2.26	2.66	1.75	0.23	0.35	13.12	2.65	6
Cco1		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	6	1	1	2	2	1	1.15	1.3	0.96	0.92	0.16	0.24	19.07	1.02	3
Cco2		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	3	1	1	2	2	1	1.07	1.15	0.85	0.82	0.14	0.27	19.46	0.96	4
Cco3		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	4	1	1	2	2	1	0.95	1.07	0.75	0.78	0.12	0.21	20.07	0.92	3
Cco4		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	5	1	1	2	2	1	0.96	1.08	0.79	0.77	0.13	0.25	17.32	1.09	3
Mly1		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.64	0.51	0.41	0.26	0.1	0.21	17.4	0.8	2
Mly2		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.63	0.53	0.42	0.33	0.08	0.36	18.1	0.94	2
Mly3		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.63	0.55	0.46	0.3	0.1	0.52	20.16	0.92	2
Mly4		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	4	1	1	1	1	0	0.54	0.55	0.46	0.31	0.09	0.47	19.48	0.98	2
Mpe1		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.49	0.94	1.24	0.67	0.11	0.15	26.19	2.15	3
Mpe2		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.53	1.03	1.28	0.7	0.12	0.12	25.62	1.98	3
Mpe3		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.5	1.11	1.19	0.74	0.15	0.07	24.93	1.62	3
Mpe4		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.22	0.91	0.98	0.59	0.12	0.07	22.85	1.42	3
Ncr1		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	5.2	4.88	4.55	4.17	0.27	1.66	27.36	0.8	11
Ncr2		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	5.06	4.58	4.31	3.85	0.29	1.94	26.95	0.69	9
Ncr3		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	5.09	4.74	4.39	3.99	0.31	1.98	28.6	0.87	9
Ncr4		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	7.12	6.32	6.11	5.34	0.42	1.58	25.47	0.88	9
Pal1		0	1	0	0	3	1	1	4	2	1	2	1	1	1	4	3	3	6	0	0.84	0.88	0.61	0.61	0.1	0.15	13.2	1.3	1
Pal2		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	6	0	0.87	0.85	0.63	0.59	0.1	0.15	14.8	1	1
Pal3		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	5	0	1.09	1.07	0.6	0.57	0.22	0.23	15.71	0.6	1
Pal4		0	1	0	0	3	1	1	4	2	1	2	1	1	3	4	3	3	5	0	0.51	0.48	0.32	0.29	0.09	0.03	12.54	0.74	1
Pfe1		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	6	0	1.68	1.7	1.25	1.35	0.14	0.09	25.46	0.62	1
Pfe2		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	6	0	1.48	1.52	1.17	1.16	0.14	0.09	27.56	0.53	1
Pfe3		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	3	0	1.39	1.42	1.01	1.02	0.18	0.1	19.85	0.8	1
Pfe4		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	3	0	1.02	1.08	0.7	0.72	0.14	0.15	22.27	0.69	1

Pde1	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 6	3 4 2 1 3.25	3.02 2.86 2.53 0.2 0	11.57 1.44 10
Pde2	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 5	1 4 2 1 4.09	3.62 3.61 3.03 0.25 0	11.16 1.41 13
Pde3	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 5	1 4 2 1 3.55	3.25 3.16 2.82 0.18 0	12.64 1.04 10
Pde4	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 5	1 4 2 1 4.59	4 4.22 3.58 0.17 0	12.51 1.38 11
Pas1	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0 0.82	0.5 0.59 0.29 0.07 0.26	22.43 1.02 2
Pas2	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0 0.7	0.47 0.55 0.27 0.08 0.34	19.59 1.51 2
Pas3	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0 0.69	0.59 0.49 0.37 0.08 0.33	20.82 2.14 2
Pas4	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 3 1	1 1 2 0 1.51	1.25 1.09 0.71 0.21 0.76	20.87 1.14 2
Pma1	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 0 1.58	1.51 0.97 1.03 0.21 0.2	17.84 3.53 2
Pma2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 0 1.1	1.09 0.8 0.79 0.12 0.19	16.95 3.43 2
Pma3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 0 1.13	1.04 0.89 0.8 0.1 0.33	18.23 3.33 2
Pma4	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 1	1 3 2 0 1.67	1.41 1.17 1.04 0.16 0.22	14.11 3.53 2
Pth1	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 1 2	1 2 1 1 1.3	0.97 1.11 0.79 0.06 0.17	19.21 1.47 3
Pth2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 2	1 2 1 1 1.58	1.19 1.37 0.98 0.09 0.19	17.64 1.08 3
Pth3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 2 1	1 2 1 1 1.56	1.13 1.28 0.86 0.1 0.2	25.21 1.67 2
Pth4	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 2 2	1 2 1 1 2.35	1.85 2.03 1.54 0.12 0.25	19.68 1.37 3
Pvi1	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 3 2	2 3 6 0 0.89	0.79 0.7 0.53 0.11 0.12	24.57 2.56 1
Pvi2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	1 1 1 4 3	2 3 2 0 1.03	0.89 0.68 0.51 0.16 0.11	25.32 2.11 1
Pvi3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 3 3	2 3 5 0 1.09	0.94 0.79 0.66 0.12 0.12	25.41 1.6 1
Pvi4	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	1 1 1 4 2	2 3 4 0 0.98	0.86 0.68 0.58 0.11 0.15	30.97 1.83 1
Pha1	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 1.08	1.08 0.75 0.71 0.17 0	12.72 1.19 1
Pha2	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 0.92	0.88 0.63 0.61 0.13 0	14.89 1.74 1
Pha3	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 1.15	1.11 0.75 0.76 0.16 0	17.43 1.12 1
Pha4	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 0.85	0.85 0.63 0.61 0.1 0	14.15 1.42 1
Ppu1	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 2	2 3 3 1 1.49	1.48 1.24 1.22 0.1 0	16.35 1.55 2
Ppu2	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 2	1 3 2 1 1.91	1.73 1.64 1.39 0.13 0	16.45 1.46 3
Ppu3	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 2	1 3 2 1 1.62	1.49 1.37 1.16 0.13 0	15.11 1.71 3
Ppu4	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 2	1 3 2 1 2.27	2.14 1.85 1.7 0.18 0	16.67 1.44 4
Sdi1	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 1	1 3 2 1 1.3	1.31 0.99 0.97 0.14 0	18.35 0.66 5
Sdi2	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 3	2 3 2 1 1.28	1.27 0.95 0.95 0.14 0	18.3 0.69 3

Ind.	Caracteres	Región apical																											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Cam1		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	2	4.3	1.88	2.42	1.49	0.17	0.9	15.15	2.54	3
Cam2		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	2	4.35	2.29	2.37	1.79	0.2	1.05	17.51	2.86	3
Cam3		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	2	4.11	2.1	2.15	1.62	0.2	1	17.82	2.56	4
Cam4		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	3	2	2	3.99	2.12	2.35	1.66	0.19	0.68	17.03	2.09	3
Cco1		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	6	3	2	2	3	1	1.15	1.42	0.94	1.05	0.16	0.29	16.77	0.99	2
Cco2		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	3	1	1	2	3	1	0.96	1.23	0.80	0.91	0.13	0.31	20.05	1.1	3
Cco3		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	4	3	2	2	3	1	0.92	1.12	0.74	0.84	0.11	0.3	17.57	1.27	2
Cco4		1	1	0	1	2	2	0	2	2	1	1	1	1	5	3	2	2	3	1	0.93	1.15	0.74	0.87	0.11	0.25	20.67	1.21	2
Mly1		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.57	0.52	0.4	0.3	0.09	0.30	17.09	0.91	2
Mly2		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.47	0.54	0.38	0.34	0.07	0.52	20.63	0.88	2
Mly3		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	5	1	1	1	1	0	0.55	0.57	0.48	0.36	0.08	0.79	18.61	1.06	2
Mly4		0	1	0	0	3	1	0	1	2	1	1	1	2	4	1	1	1	1	0	0.52	0.57	0.47	0.35	0.09	0.75	20.67	0.99	2
Mpe1		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.34	1.07	1.11	0.76	0.11	0.41	26.2	3	3
Mpe2		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.45	1.07	1.24	0.72	0.13	0.25	25.13	1.97	3
Mpe3		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.44	1.1	1.2	0.72	0.15	0.09	25.49	1.4	3
Mpe4		0	1	0	0	3	1	3	1	2	1	1	1	2	5	1	1	2	2	1	1.17	0.94	0.93	0.64	0.12	0.16	24.7	1.12	3
Ncr1		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	5.23	5.04	4.5	4.29	0.3	2.9	25.74	0.92	9
Ncr2		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	5.29	4.86	4.58	4.1	0.31	3.39	23.86	0.81	8
Ncr3		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	5.42	4.83	4.64	4.03	0.32	2.38	24.56	0.87	8
Ncr4		1	1	0	0	3	1	0	1	1	1	1	1	2	3	1	1	3	2	1	6.28	6.43	5.28	5.59	0.35	2.08	25.29	0.99	9
Pal1		0	1	0	0	3	1	1	4	2	1	2	1	1	1	4	3	3	6	0	0.96	0.95	0.73	0.7	0.1	0.27	14.4	1	1
Pal2		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	2	3	3	6	0	0.96	0.97	0.55	0.54	0.19	0.17	14.4	1.6	1
Pal3		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	5	0	0.55	0.53	0.32	0.3	0.09	0.14	14.83	0.94	1
Pal4		0	1	0	0	3	1	1	4	2	1	2	1	1	3	2	3	3	6	0	1.06	0.99	0.68	0.6	0.18	0.17	14.83	1.02	1
Pfe1		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	6	0	1.41	1.53	1.12	1.16	0.14	0.13	27.77	0.6	1
Pfe2		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	6	0	1.52	1.71	1.15	1.29	0.17	0.13	24.27	0.66	1
Pfe3		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	6	0	1.31	1.36	0.99	1.03	0.14	0.14	24.64	0.61	1
Pfe4		0	1	0	0	3	1	1	4	2	0	0	0	0	0	4	3	3	6	0	0.96	1.05	0.7	0.7	0.13	0.19	21.14	0.78	1

Pde1	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 6	3 4 3 1 3.08	2.93 2.6 2.46 0.2 0	14.49 1.34 6
Pde2	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 6	3 4 3 1 3.56	3.31 3.11 2.8 0.22 0	14.19 1.32 8
Pde3	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 6	3 4 3 1 3.9	3.46 3.32 3.03 0.2 0	11.34 1.36 9
Pde4	0 0 1 0 2	2 0 2 2 1	1 1 1 1 6	3 4 3 1 3.02	3.11 2.59 2.7 0.18 0	13.97 1.44 7
Pas1	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 4 1	1 1 2 0 0.72	0.55 0.53 0.31 0.1 0.56	21.71 1.62 2
Pas2	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 5 1	1 1 2 0 0.45	0.44 0.37 0.26 0.06 0.49	26.11 2.17 2
Pas3	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 5 1	1 1 2 0 0.87	0.58 0.68 0.32 0.11 0.75	25.03 1.96 2
Pas4	0 1 0 0 1	1 2 3 1 1	2 1 1 4 1	1 1 2 0 0.74	0.6 0.57 0.33 0.1 0.41	22.06 1.86 2
Pma1	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 2	1 3 6 0 1.43	1.44 1.04 0.97 0.2 0.45	17.15 3.63 2
Pma2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 3 2	3 3 6 0 1.06	1.07 0.78 0.8 0.11 0.36	20.78 3.72 1
Pma3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 2 2	3 3 6 0 1.11	1.16 0.85 0.9 0.1 0.47	19.6 3.63 1
Pma4	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 3 2	3 3 6 0 1.36	1.22 1.11 1.13 0.12 0.41	13.13 3.33 1
Pth1	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 1 2	1 2 1 1 1.35	0.98 1.15 0.81 0.06 0.24	23.72 1.37 3
Pth2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 0 1 1 2	1 2 1 1 1.74	1.3 1.57 1.11 0.07 0.27	20.19 1.57 3
Pth3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 3 1	1 2 1 1 1.52	1.22 1.26 0.98 0.08 0.28	33.53 1.15 3
Pth4	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	2 1 1 3 2	1 2 1 1 2.23	1.8 1.97 1.53 0.1 0.72	22.54 0.98 3
Pvi1	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	1 1 1 6 2	3 3 6 0 0.71	0.73 0.58 0.52 0.07 0.15	22.09 2.55 1
Pvi2	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	1 1 1 6 2	3 3 6 0 0.86	0.92 0.64 0.56 0.15 0.13	28.1 2.67 1
Pvi3	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	1 1 1 4 2	3 3 6 0 0.88	0.95 0.69 0.65 0.12 0.1	24.69 1.27 1
Pvi4	0 1 0 0 1	1 2 3 2 1	1 1 1 4 2	3 3 6 0 0.84	0.82 0.61 0.55 0.11 0.15	26.63 2.21 1
Pha1	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 0.96	1.07 0.68 0.71 0.14 0	15.56 1.47 1
Pha2	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 0.94	0.92 0.68 0.65 0.12 0	13.62 1.15 1
Pha3	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 1.06	1.12 0.77 0.76 0.15 0	21.01 1 1
Pha4	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 5	3 3 6 0 0.86	0.92 0.62 0.64 0.12 0	16.57 1.17 1
Ppu1	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 4	3 3 3 2 1.47	1.55 1.19 1.21 0.13 0	17.19 1.37 2
Ppu2	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 4	3 3 3 2 1.69	1.8 1.45 1.44 0.13 0	15.75 1.24 2
Ppu3	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 4	3 3 3 2 1.33	1.52 1.11 1.2 0.12 0	16.45 1.1 2
Ppu4	0 0 1 0 2	2 1 2 0 1	1 1 1 3 4	3 3 3 2 1.91	2.21 1.58 1.74 0.19 0	20.9 1.26 2
Sdi1	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 2	3 3 3 1 1.2	1.41 0.92 1.06 0.14 0	16.73 0.54 2
Sdi2	0 0 1 0 2	2 1 2 2 1	1 1 1 4 2	3 3 3 1 1.14	1.27 0.87 0.99 0.11 0	21.54 0.62 3

ANEXO II

Estadísticos de resumen de los caracteres cuantitativos de las tres regiones del pecíolo de las especies en estudio.

La primera columna corresponde a los números de la lista de caracteres cuantitativos del Cuadro 2.

Los datos se presentan como: la media \pm desviación estándar (mínimo, máximo).

Caracteres	<i>C. amphostenon</i>			<i>C. costatum</i>			<i>M. lycopodioides</i>		
	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical
20 (mm)	3.8 ± 0.28 (3.3, 4.2)	3.5 ± 0.23 (3.2, 3.9)	4.2 ± 0.17 (3.9, 4.5)	1.4 ± 0.2 (1.1, 1.7)	1 ± 0.08 (0.9, 1.2)	1 ± 0.1 (0.9, 1.2)	0.7 ± 0.11 (0.6, 0.9)	0.6 ± 0.07 (0.5, 0.8)	0.5 ± 0.05 (0.4, 0.6)
21 (mm)	2.8 ± 0.2 (2.4, 3)	2.3 ± 0.15 (2.1, 2.5)	2.1 ± 0.15 (1.9, 2.3)	1.3 ± 0.12 (1.1, 1.5)	1.1 ± 0.1 (1.1, 1.3)	1.2 ± 0.12 (1.1, 1.4)	0.5 ± 0.03 (0.5, 0.6)	0.5 ± 0.02 (0.5, 0.6)	0.6 ± 0.03 (0.5, 0.6)
22 (mm)	3.3 ± 0.23 (2.9, 3.7)	2.7 ± 0.13 (2.5, 3)	2.3 ± 0.13 (2, 2.5)	1 ± 0.15 (0.8, 1.3)	0.8 ± 0.08 (0.7, 1)	0.8 ± 0.1 (0.7, 1)	0.5 ± 0.07 (0.4, 0.6)	0.4 ± 0.03 (0.4, 0.5)	0.4 ± 0.05 (0.4, 0.5)
23 (mm)	2.3 ± 0.15 (2, 2.5)	1.9 ± 0.12 (1.7, 2.1)	1.6 ± 0.11 (1.5, 1.8)	0.8 ± 0.09 (0.7, 1)	0.8 ± 0.06 (0.8, 0.9)	0.9 ± 0.08 (0.8, 1.1)	0.3 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.3 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.3 ± 0.02 (0.3, 0.4)
24 (mm)	0.2 ± 0.05 (0.1, 0.3)	0.2 ± 0.03 (0.2, 0.2)	0.2 ± 0.02 (0.2, 0.2)	0.2 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.01 (0.1, 0.1)	0.1 ± 0.01 (0.1, 0.1)	0.1 ± 0.01 (0.1, 0.1)
25 (mm)	-	0.4 ± 0.09 (0.2, 0.5)	0.9 ± 0.16 (0.6, 1.1)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.2 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.3 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.2 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.4 ± 0.13 (0.2, 0.6)	0.6 ± 0.21 (0.3, 0.9)
26 (µm)	19 ± 3 (15, 26)	15 ± 2.58 (9, 20)	17 ± 2.1 (13, 21)	18 ± 2.09 (14, 22)	19 ± 2.09 (15, 23)	19 ± 2.52 (15, 25)	19 ± 2.04 (14, 22)	19 ± 2.76 (15, 23)	19 ± 2.84 (16, 24)
27 (µm)	4 ± 0.51 (3, 5)	3 ± 0.67 (2, 5)	3 ± 0.59 (1, 4)	1 ± 0.25 (1, 2)	1 ± 0.16 (1, 1)	1 ± 0.2 (1, 1)	1 ± 0.28 (0, 1)	1 ± 0.17 (1, 1)	1 ± 0.2 (1, 1)
28	6.5 ± 0.51 (6, 7)	5.5 ± 0.51 (5, 6)	3.25 ± 0.44 (3, 4)	4.25 ± 0.44 (4, 5)	3.26 ± 0.45 (3, 4)	2.25 ± 0.44 (2, 3)	2 ± 0 (2, 2)	2 ± 0 (2, 2)	2 ± 0 (2, 2)

Caracteres	<i>M. percussa</i>			<i>N. crassifolium</i>			<i>P. alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>		
	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical
20 (mm)	1.5 ± 0.14 (1.3, 1.9)	1.4 ± 0.13 (1.2, 1.6)	1.4 ± 0.12 (1.2, 1.5)	6.2 ± 0.83 (5.5, 7.6)	5.6 ± 0.89 (5, 7.2)	5.6 ± 0.44 (5.2, 6.4)	1.3 ± 0.38 (0.7, 1.9)	0.8 ± 0.21 (0.5, 1.1)	0.9 ± 0.21 (0.5, 1.2)
21 (mm)	1 ± 0.14 (0.9, 1.5)	1 ± 0.08 (0.9, 1.1)	1 ± 0.06 (0.9, 1.1)	5.6 ± 0.71 (5.1, 6.8)	5.1 ± 0.72 (4.5, 6.5)	5.3 ± 0.69 (4.7, 6.7)	1.2 ± 0.32 (0.7, 1.7)	0.8 ± 0.22 (0.5, 1.1)	0.9 ± 0.21 (0.5, 1.1)
22 (mm)	1.1 ± 0.08 (1, 1.3)	1.2 ± 0.12 (1, 1.3)	1.1 ± 0.13 (0.9, 1.3)	5.5 ± 0.76 (4.8, 6.8)	4.8 ± 0.76 (4.2, 6.3)	4.7 ± 0.32 (4.4, 5.3)	0.8 ± 0.19 (0.5, 1)	0.5 ± 0.13 (0.3, 0.7)	0.6 ± 0.17 (0.3, 0.8)
23 (mm)	0.6 ± 0.04 (0.6, 0.7)	0.7 ± 0.06 (0.6, 0.8)	0.7 ± 0.05 (0.6, 0.8)	4.9 ± 0.65 (4.4, 6)	4.3 ± 0.61 (3.8, 5.5)	4.5 ± 0.66 (3.9, 5.8)	0.7 ± 0.24 (0.4, 1.1)	0.5 ± 0.14 (0.3, 0.7)	0.5 ± 0.15 (0.3, 0.7)
24 (mm)	0.2 ± 0.05 (0.1, 0.3)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.3 ± 0.04 (0.2, 0.4)	0.3 ± 0.07 (0.3, 0.5)	0.3 ± 0.03 (0.3, 0.4)	0.2 ± 0.11 (0.1, 0.4)	0.1 ± 0.05 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.05 (0.1, 0.2)
25 (mm)	-	0.1 ± 0.04 (0.1, 0.2)	0.2 ± 0.13 (0.1, 0.5)	0.1 ± 0.05 (0.1, 0.2)	1.8 ± 0.19 (1.4, 2)	2.7 ± 0.51 (2, 3.4)	0.1 ± 0.03 (0.0, 0.1)	0.1 ± 0.07 (0.0, 0.2)	0.2 ± 0.06 (0.1, 0.3)
26 (µm)	25 ± 4.58 (18, 34)	25 ± 3.08 (18, 30)	25 ± 3.16 (20, 33)	27 ± 3.86 (19, 35)	27 ± 3.28 (23, 32)	25 ± 2.86 (18, 28)	22 ± 5.5 (12, 33)	14 ± 2.74 (9, 21)	15 ± 1.62 (12, 19)
27 (µm)	2 ± 0.39 (1, 3)	2 ± 0.48 (1, 3)	2 ± 0.93 (1, 5)	1 ± 0.18 (1, 1)	1 ± 0.21 (1, 1)	1 ± 0.17 (1, 1)	3 ± 1.13 (2, 3)	1 ± 0.4 (0, 2)	1 ± 0.52 (1, 3)
28	2.75 ± 0.64 (2, 4)	2.9 ± 0.37 (2, 3)	2.9 ± 0.31 (2, 3)	11.5 ± 0.89 (11, 13)	9.5 ± 0.89 (9, 11)	8.5 ± 0.51 (8, 9)	2.75 ± 0.44 (2, 3)	1 ± 0 (1, 1)	1 ± 0 (1, 1)

Caracteres	<i>P. ferruginea</i>			<i>P. decumanum</i>			<i>P. astrolepis</i>		
	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical
20 (mm)	1.7 ± 0.31 (1.2, 2)	1.4 ± 0.25 (1, 1.8)	1.3 ± 0.22 (0.9, 1.6)	5.4 ± 0.93 (4.1, 6.5)	3.9 ± 0.53 (3.2, 4.6)	3.4 ± 0.37 (3, 4)	0.7 ± 0.06 (0.6, 0.8)	0.9 ± 0.35 (0.6, 1.6)	0.7 ± 0.16 (0.4, 0.9)
21 (mm)	1.6 ± 0.3 (1.1, 2)	1.4 ± 0.23 (1, 1.8)	1.4 ± 0.25 (1, 1.8)	4.7 ± 0.82 (3.2, 5.8)	3.5 ± 0.38 (2.9, 4)	3.2 ± 0.21 (2.9, 3.5)	0.5 ± 0.06 (0.4, 0.6)	0.7 ± 0.33 (0.4, 1.3)	0.5 ± 0.06 (0.4, 0.6)
22 (mm)	1.2 ± 0.29 (0.8, 1.6)	1 ± 0.22 (0.7, 1.3)	1 ± 0.19 (0.7, 1.2)	4.7 ± 0.92 (3.5, 5.9)	3.5 ± 0.53 (2.8, 4.3)	2.9 ± 0.34 (2.5, 3.5)	0.5 ± 0.06 (0.4, 0.5)	0.7 ± 0.25 (0.5, 1.1)	0.5 ± 0.11 (0.3, 0.7)
23 (mm)	1.1 ± 0.29 (0.6, 1.5)	1.1 ± 0.24 (0.7, 1.4)	1 ± 0.22 (0.7, 1.3)	3.9 ± 0.85 (2.7, 5.1)	3 ± 0.4 (2.5, 3.6)	2.7 ± 0.21 (2.4, 3.1)	0.3 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.4 ± 0.18 (0.2, 0.7)	0.3 ± 0.03 (0.2, 0.3)
24 (mm)	0.2 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.2 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.3 ± 0.09 (0.2, 0.5)	0.2 ± 0.04 (0.1, 0.3)	0.2 ± 0.02 (0.2, 0.2)	0.1 ± 0.05 (0.1, 0.3)	0.1 ± 0.06 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.1)
25 (mm)	0.1 ± 0.02 (0.0, 0.1)	0.1 ± 0.03 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.03 (0.1, 0.2)	-	-	-	0.2 ± 0.08 (0.2, 0.6)	0.4 ± 0.21 (0.3, 0.9)	0.6 ± 0.14 (0.4, 0.8)
26 (µm)	27 ± 5.06 (20, 37)	24 ± 3.91 (17, 33)	24 ± 3.65 (18, 32)	17 ± 3.57 (13, 26)	12 ± 1.25 (9, 14)	13 ± 2.04 (10, 17)	22 ± 2.84 (16, 26)	21 ± 1.8 (18, 25)	24 ± 2.43 (20, 29)
27 (µm)	1 ± 0.2 (0, 1)	1 ± 0.2 (0, 1)	1 ± 0.2 (0, 1)	1 ± 0.4 (1, 2)	1 ± 0.33 (1, 2)	1 ± 0.27 (1, 2)	1 ± 0.24 (0, 1)	1 ± 0.49 (1, 2)	2 ± 0.31 (1, 2)
28	2.75 ± 0.44 (2, 3)	1 ± 0 (1, 1)	1 ± 0 (1, 1)	15.25 ± 3.1 9 (12, 20)	11 ± 1.26 (10, 13)	7.5 ± 1.15 (6, 9)	2 ± 0 (2, 2)	2 ± 0 (2, 2)	2 ± 0 (2, 2)

Caracteres	<i>P. madrensis</i>			<i>P. thyssanolepis</i>			<i>P. villagranii</i>		
	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical
20 (mm)	1.6 ± 0.27 (1.1, 2)	1.4 ± 0.3 (1, 1.8)	1.2 ± 0.18 (1, 1.6)	1.8 ± 0.44 (1.1, 2.4)	1.7 ± 0.4 (1.3, 2.4)	1.7 ± 0.34 (1.3, 2.3)	1.1 ± 0.13 (0.9, 1.5)	1 ± 0.08 (0.9, 1.1)	0.8 ± 0.07 (0.7, 0.9)
21 (mm)	1.4 ± 0.31 (0.8, 1.9)	1.3 ± 0.25 (0.9, 1.7)	1.2 ± 0.16 (1.1, 1.6)	1.5 ± 0.45 (0.9, 2.2)	1.3 ± 0.35 (1, 1.9)	1.3 ± 0.31 (1, 1.9)	0.9 ± 0.15 (0.7, 1.3)	0.9 ± 0.06 (0.7, 1)	0.9 ± 0.09 (0.7, 1)
22 (mm)	1.2 ± 0.19 (0.9, 1.6)	1 ± 0.18 (0.8, 1.3)	0.9 ± 0.15 (0.8, 1.2)	1.4 ± 0.38 (0.9, 2.1)	1.4 ± 0.36 (1.1, 2.1)	1.5 ± 0.33 (1.1, 2.1)	0.8 ± 0.05 (0.7, 0.9)	0.7 ± 0.05 (0.7, 0.8)	0.6 ± 0.04 (0.6, 0.7)
23 (mm)	1 ± 0.23 (0.6, 1.4)	0.9 ± 0.16 (0.7, 1.1)	1 ± 0.22 (0.8, 1.8)	1.2 ± 0.38 (0.7, 1.8)	1 ± 0.3 (0.8, 1.6)	1.1 ± 0.27 (0.8, 1.6)	0.6 ± 0.07 (0.5, 0.7)	0.6 ± 0.06 (0.5, 0.7)	0.6 ± 0.05 (0.5, 0.7)
24 (mm)	0.2 ± 0.05 (0.1, 0.3)	0.1 ± 0.05 (0.1, 0.3)	0.1 ± 0.05 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.04 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.1)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.1)	0.1 ± 0.05 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.03 (0.1, 0.2)
25 (mm)	0.1 ± 0.03 (0.0, 0.1)	0.2 ± 0.08 (0.2, 0.4)	0.4 ± 0.05 (0.3, 0.5)	0.1 ± 0.02 (0.0, 0.1)	0.2 ± 0.04 (0.2, 0.3)	0.4 ± 0.2 (0.2, 0.8)	-	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)
26 (µm)	18 ± 3.13 (13, 25)	17 ± 2.67 (11, 21)	18 ± 3.47 (12, 23)	24 ± 5.26 (18, 37)	20 ± 3.44 (15, 27)	25 ± 5.92 (18, 38)	24 ± 3.84 (19, 34)	27 ± 3.73 (21, 35)	25 ± 3.39 (20, 31)
27 (µm)	3 ± 0.84 (1, 4)	3 ± 0.66 (2, 5)	4 ± 0.45 (3, 4)	1 ± 0.68 (0, 3)	1 ± 0.54 (0, 2)	1 ± 0.42 (1, 2)	3 ± 0.42 (2, 3)	2 ± 0.59 (1, 3)	2 ± 0.74 (1, 4)
28	2.25 ± 0.44 (2, 3)	2 ± 0 (2, 2)	1.4 ± 0.5 (1, 2)	4.16 ± 1.30 (3, 6)	2.75 ± 0.44 (2, 3)	3 ± 0.44 (2, 3)	2.25 ± 0.44 (2, 3)	1 ± 0 (1, 1)	1 ± 0 (1, 1)

Caracteres	<i>P. hartwegianum</i>			<i>P. puberulum</i>			<i>S. dissimile</i>		
	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical	Basal	Media	Apical
20 (mm)	1.3 ± 0.26 (0.9, 1.8)	1 ± 0.12 (0.8, 1.2)	1 ± 0.08 (0.8, 1.1)	1.9 ± 0.43 (1.4, 2.6)	1.8 ± 0.31 (1.5, 2.3)	1.6 ± 0.23 (1.3, 1.9)	1.7 ± 0.04 (1.7, 1.8)	1.3 ± 0.02 (1.3, 1.3)	1.2 ± 0.04 (1.1, 1.2)
21 (mm)	1.2 ± 0.21 (0.9, 1.6)	1 ± 0.12 (0.8, 1.1)	1 ± 0.09 (0.9, 1.1)	1.8 ± 0.42 (1.4, 2.6)	1.7 ± 0.28 (1.5, 2.2)	1.8 ± 0.29 (1.5, 2.3)	1.5 ± 0.07 (1.4, 1.6)	1.3 ± 0.02 (1.2, 1.3)	1.3 ± 0.07 (1.3, 1.4)
22 (mm)	0.9 ± 0.19 (0.7, 1.2)	0.7 ± 0.07 (0.6, 0.8)	0.7 ± 0.06 (0.6, 0.8)	1.4 ± 0.42 (1, 2.1)	1.5 ± 0.25 (1.2, 1.9)	1.3 ± 0.2 (1, 1.6)	1.3 ± 0.05 (1.3, 1.4)	1 ± 0.03 (0.9, 1)	0.9 ± 0.03 (0.9, 0.9)
23 (mm)	0.9 ± 0.15 (0.7, 1.1)	0.7 ± 0.07 (0.6, 0.8)	0.7 ± 0.05 (0.6, 0.8)	1.3 ± 0.43 (0.9, 2.1)	1.4 ± 0.22 (1.1, 1.7)	1.4 ± 0.23 (1.1, 1.8)	1.1 ± 0.13 (1, 1.3)	1 ± 0.02 (0.9, 1)	1 ± 0.05 (1, 1.1)
24 (mm)	0.2 ± 0.04 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.03 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)	0.2 ± 0.03 (0.2, 0.3)	0.1 ± 0.03 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.03 (0.1, 0.2)	0.2 ± 0.04 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.01 (0.1, 0.2)	0.1 ± 0.02 (0.1, 0.2)
25 (mm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26 (µm)	14 ± 1.82 (11, 17)	15 ± 2.67 (10, 20)	17 ± 4.13 (11, 26)	16 ± 1.72 (12, 19)	16 ± 2.49 (11, 20)	18 ± 3.01 (13, 23)	16 ± 3.18 (13, 21)	18 ± 2.13 (16, 23)	19 ± 3.35 (14, 26)
27 (µm)	1 ± 0.22 (1, 2)	1 ± 0.44 (1, 2)	1 ± 0.34 (1, 2)	1 ± 0.35 (1, 2)	2 ± 0.4 (0, 2)	1 ± 0.33 (1, 2)	1 ± 0.13 (1, 1)	1 ± 0.11 (1, 1)	1 ± 0.23 (0, 1)
28	3 ± 0 (3, 3)	1 ± 0 (1, 1)	1 ± 0 (1, 1)	4.5 ± 0.51 (4, 5)	3 ± 0.73 (2, 4)	2 ± 0 (2, 2)	7.6 ± 0.70 (7, 9)	4 ± 1.05 (3, 5)	2.5 ± 0.53 (2, 3)



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00188

Matrícula: 2173801424

Estudio anatómico del peciolo de 15 especies de la subfamilia Polypodiaceae (Polypodiaceae) Presentes en México.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 10:00 horas del día 12 del mes de marzo del año 2020 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- M. EN C. JACQUELINE CEJA ROMERO
- M. EN C. FELIPE ERNESTO VELAZQUEZ MONTES
- DRA. BLANCA PEREZ GARCIA
- M. EN C. ANA ROSA LOPEZ FERRARI
- MTRA. ROSA MARIA FONSECA JUAREZ

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

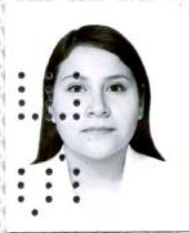
MAESTRA EN BIOLOGIA

DE: SARAHI LUIS ENRIQUEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



SARAHI LUIS ENRIQUEZ
ALUMNA

REVISÓ

MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTA

M. EN C. JACQUELINE CEJA ROMERO

VOCAL

M. EN C. FELIPE ERNESTO VELAZQUEZ MONTES

VOCAL

DRA. BLANCA PEREZ GARCIA

VOCAL

M. EN C. ANA ROSA LOPEZ FERRARI

SECRETARIA

MTRA. ROSA MARIA FONSECA JUAREZ