



ANATOMÍA DEL PECÍOLO DE 16 ESPECIES DE POLYPODIAEAE PRESENTES EN MÉXICO

PETIOLE ANATOMY OF 16 SPECIES OF POLYPODIAEAE FROM MEXICO

Sarahi Luis-Enrriquez¹, Aniceto Mendoza-Ruiz^{1*}, Jacqueline Ceja-Romero¹
& Ernesto Velázquez-Montes²

1. Área de Botánica estructural y Sistemática Vegetal, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Ciudad de México, México

2. Laboratorio de Plantas Vasculares, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

*amr@xanum.uam.mx

Citar este artículo

LUIS-ENRÍQUEZ, S., A. MENDOZA-RUIZ, J. CEJA-ROMERO & E. VELÁZQUEZ-MONTES. 2024. Anatomía del pecíolo de 16 especies de Polypodiaceae presentes en México. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 273-298.

DOI: <https://doi.org/110.31055/1851.2372.v59.n3.44531>

Recibido: 13 Mar 2024
Aceptado: 5 Jun 2024
Publicado en línea: 30 Sep 2024
Publicado impreso: 30 Sep 2024
Editor: Gonzalo J. Márquez

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: Several works have shown that the petiole possesses useful anatomical characteristics for differentiating groups. Therefore, we carried out a descriptive and comparative anatomical study of the basal, middle, and apical regions of the petiole of 16 species belonging to 8 genera of Polypodiaceae growing in Mexico, to identify anatomical characters that can contribute to their delimitation and identification

M&M: Samples were collected from the basal, middle, and apical regions of the petiole and processed according to the paraffin embedding technique to obtain permanent preparations. The generated information was evaluated through a clustering analysis and a principal component analysis.

Results: All petioles showed an unistratified epidermis, a cortex differentiated into external and internal, and vascular bundles with *Polypodium*-type distribution. Differences were registered in the petiole diameter, indument type, circumendodermal band, and number of vascular bundles. Four types of external cortex are recognized and the presence of nectaries in *Campyloneurum amphostenon* and *C. costatum* is reported for the first time, as well as the glandular hairs inserted at the base of the scales in *Microgramma percuta*. Identification keys were elaborated.

Conclusions: The anatomical characteristics of the petiole allow us to differentiate taxonomically the genera and most of the species analyzed, the most important traits being the petiole diameter, the characteristics of the circumendodermal band, and the presence of aerophores and/or wings.

KEY WORDS

Aerophores, circumendodermal band, ferns, nectaries, Polypodiaceae, vascular bundles.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Diversos trabajos han mostrado que el pecíolo posee características anatómicas útiles en la diferenciación de grupos, por lo que realizamos el estudio anatómico descriptivo y comparativo de las regiones basal, media y apical del pecíolo de 16 especies pertenecientes a 8 géneros de Polypodiaceae que crecen en México, con la finalidad de identificar caracteres anatómicos que puedan contribuir a su delimitación e identificación.

M&M: Se recolectaron muestras de las regiones basal, media y apical del pecíolo y se procesaron a través de la técnica de inclusión en parafina para obtener preparaciones permanentes. La información generada se evaluó mediante un análisis de agrupamientos y un análisis de componentes principales.

Resultados: Todos los pecíolos mostraron epidermis uniestratificada, córtex diferenciado en externo e interno y haces vasculares con distribución tipo *Polypodium*. Se observaron diferencias en el diámetro del pecíolo, tipo de indumento, banda circumendodermal y número de haces vasculares. Se reconocen cuatro tipos de córtex externo y se reporta por primera vez la presencia de nectarios en *Campyloneurum amphostenon* y *C. costatum*, así como pelos glandulares insertados en la base de las escamas en *Microgramma percuta*. Se elaboraron claves de identificación.

Conclusiones: Las características anatómicas del pecíolo permiten diferenciar taxonómicamente a los géneros y la mayoría de las especies analizadas, siendo los rasgos más importantes el diámetro del pecíolo, las características de la banda circumendodermal y la presencia de aeróforos y/o alas.

PALABRAS CLAVE

Aeróforos, banda circumendodermal, haces vasculares, helechos, nectarios, Polypodiaceae.

INTRODUCCIÓN

La familia Polypodiaceae ocupa el segundo lugar en riqueza específica dentro de los helechos, su distribución es cosmopolita y, de acuerdo con la clasificación del PPG I (2016), se divide en seis subfamilias, de las cuales Grammitidoideae, Loxogrammoideae y Polypodioideae están presentes en México, siendo esta última la mejor representada en el país con ocho de sus nueve géneros.

La circunscripción taxonómica de la subfamilia Polypodioideae (*sensu* PPG I, 2016) y de los géneros que la integran se ha modificado en los últimos años, así por ejemplo Smith *et al.* (2006), con base en evidencia molecular y morfológica, segregaron a *Serpocaulon* de *Polypodium*, mientras que Smith & Tejero-Díez (2014) y Assis *et al.* (2016) redefinieron los géneros *Pleopeltis* y *Pechuma* respectivamente. Más recientemente, Wei & Zhang (2022) propusieron a partir de Polypodioideae tres nuevas subfamilias: Adetogrammoideae, Campyloneuroideae y Serpocauloideae, lo que muestra la necesidad de continuar con el estudio del grupo.

Son diversos los trabajos sobre anatomía de helechos que han registrado la utilidad de esta fuente de información en la resolución de problemas taxonómicos, encontrando en el pecíolo caracteres con valor diagnóstico como el número, forma, arreglo y configuración del xilema en los haces vasculares y la presencia de la banda circumendodermal alrededor de estos (Ogura, 1972; Lin & De Vol, 1977, 1978; Davies, 1991; Ummu-Hani *et al.*, 2013; Noraini *et al.*, 2014; Resmi *et al.*, 2016; Palacios-Rios *et al.*, 2019; Tan *et al.*, 2020; Mondal & Moktan, 2023).

En particular para la subfamilia Polypodioideae (*sensu* PPG I, 2016), varios artículos incluyen información sobre la anatomía del pecíolo de algunas especies que están presentes en México (de la Sota, 1966; Zlotnik, 1987, 1991; Ferrari, 2009; Tejero-Díez *et al.*, 2010; Hernández *et al.*, 2012; Jaimez *et al.*, 2021), sin embargo, aún hace falta conocer las características de esta estructura en un mayor número de representantes del grupo. Por esta razón, el objetivo del presente trabajo fue realizar el estudio anatómico descriptivo y comparativo de las regiones basal, media y apical del pecíolo de 16 especies de los 8 géneros de la subfamilia Polypodioideae que crecen en México,

así como explorar su utilidad en la delimitación e identificación de los taxones analizados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material estudiado

El material botánico se obtuvo de colectas realizadas en el campo y de ejemplares herborizados, el nombre de las especies y los datos de los especímenes estudiados se presentan en la Tabla 1. Los ejemplares de respaldo se encuentran depositados en el Herbario Metropolitano de la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa, México (UAMIZ).

Análisis Anatómico

De cuatro individuos de cada número de colecta (Tabla 1) se cortaron segmentos de 5 mm de largo, de las regiones basal, media y apical del pecíolo de hojas maduras, las cuales se fijaron en FAA (formaldehído-ácido acético glacial-alcohol-agua 5:5:45:45; Johansen, 1940) durante 48 horas y se almacenaron en GAA (glicerol-alcohol-agua 1:2:2; Sass, 1958) hasta su procesamiento. En el caso del material herborizado, los fragmentos del pecíolo previamente se rehidrataron siguiendo la técnica de Lactofenol (Peña & Saralegui, 1982). Utilizando el protocolo de inclusión en parafina (Johansen, 1940) y empleando un micrótopo de rotación Leica RM2125, se obtuvieron cortes transversales de 12-20 μm de grosor, los cuales se tiñeron con Safranina-azul de Astra (Kraus & Arduin, 1997) y montaron con Entellan[®]Neu (Merck, Alemania). De manera complementaria, en cortes de material fresco y procesado, se realizaron las siguientes pruebas histoquímicas: floroglucina-ácido clorhídrico para evidenciar lignina, yodo en cloruro de zinc para celulosa, cloruro férrico al 10% para taninos, lugol para determinar la presencia de almidones (Johansen, 1940; Curtis, 1986) y solución de Fehling para la presencia de azúcares reductores en nectarios (Díaz-Castelazo *et al.*, 2005). Las observaciones se hicieron en un microscopio óptico Olympus BX41, al que se le adaptó una cámara Olympus C5060 para tomar las fotomicrografías.

Con la información obtenida se creó una matriz de datos con 16 caracteres cualitativos y siete cuantitativos, de estos últimos se obtuvo

Tabla 1. Lista de especies y datos de los especímenes de respaldo recolectados en México.

Especie	No. de colecta y No. de registro UAMIZ	Localidad	Vegetación y altitud en m s.n.m.
<i>Campyloneurum amphostenon</i> (Kunze ex Klotzsch) Fée	SLE 69 (UAMIZ-86870)	Santiago Xiacui, Oaxaca	BPE, 2537 m
	AMR 2502 (UAMIZ-90939)		
<i>Campyloneurum costatum</i> (Kunze) C. Presl	SLE 82 (UAMIZ-86877)	Maravilla Tenejapa, Chiapas	BTP, 265 m
<i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.	SLE 57 (UAMIZ-86885)	Catemaco, Veracruz	Restos de BTP, 325
	AMR 2474 (UAMIZ-90937)		
<i>Microgramma percussa</i> (Cav.) de la Sota	AMR 170 (UAMIZ-47298)	Chicoasén, Chiapas	VS con encinos, 1010 m
	SLE 83 (UAMIZ-86880)	Maravilla Tenejapa, Chiapas	BTP, 265 m
	SLE 87 (UAMIZ-86879)	La Trinitaria, Chiapas	VS, 1400 m
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	SLE 44 (UAMIZ-86887)	Juan Galindo, Puebla	BMM, 1245 m
	SLE 60 (UAMIZ-86890)	Santiago Comaltepec, Oaxaca	BMM, 1136 m
<i>Pecluma alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i> (A. M. Evans) A. R. Sm.	SLE 18 (UAMIZ-86893)	Molango de Escamilla, Hidalgo	BMM, 1507 m
	SLE 19 (UAMIZ-86895)		
<i>Pecluma ferruginea</i> (M. Martens & Galeotti) M. G. Price	JCR 2331 (UAMIZ-90932)	Zacapoaxtla, Puebla	Restos de BMM, 1400 m
	AMR 2507 (UAMIZ-90940)	Tlayacapan, Morelos	BE con leguminosas, 1710 m
	SLE 77 (UAMIZ-86898)	Tepoztlán, Morelos	BPE, 1700 m
SLE 80 (UAMIZ-86901)			
<i>Pecluma hartwegiana</i> (Hook.) F. C. Assis & Salino	SLE 57 (UAMIZ-86885)	Santiago Comaltepec, Oaxaca	BPE, 2843 m
	AMR 2501 (UAMIZ-90938)		
<i>Phlebodium decumanum</i> (Willd.) J. Sm.	SLE 48 (UAMIZ-86908)	Cotaxtla, Veracruz	Potrero, 15 m
	SLE 49 (UAMIZ-86909)	Tesechoacán, Veracruz	Potrero, 1 m
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn.	SLE 72 (UAMIZ-86928)	San Andrés Tuxtla, Veracruz	BTP, 163 m
	SLE 50 (UAMIZ-86926)	Catemaco, Veracruz	VS, 385 m
	SLE 56 (UAMIZ-86927)	Catemaco, Veracruz	Restos de BTP, 325 m
	AMR 2361 (UAMIZ-90935)	Capulálpam de Méndez, Oaxaca	BC, 3012 m
<i>Pleopeltis madrensis</i> (J. Sm.) A. R. Sm. & Tejero	RAC 9 (UAMIZ-86921)	Chilchotla, Puebla	BPE, 2916 m
	SLE 13 (UAMIZ-86931)	Milpa Alta, CDMX	BP, 2340 m
	SLE 14 (UAMIZ-86917)	Mineral del Chico, Hidalgo	BE con <i>Abies</i> , 2678
<i>Pleopeltis thysanolepis</i> (A. Braun ex Klotzsch) E. G. Andrews & Windham	AMR 2353 (UAMIZ-90934)	Capulálpam de Méndez, Oaxaca	BMM, 2004 m
	AMR 2405 (UAMIZ-90936)	Landa de Matamoros, Querétaro	BEP, 1635
	SLE 11 (UAMIZ-86919)	Milpa Alta, CDMX	VS derivada de BP, 2340 m
<i>Pleopeltis villagranii</i> (Copel.) A. R. Sm. & Tejero	AMR 2202 (UAMIZ-78684)	Pahuatlán, Puebla	BPE, 1866 m
	SLE 20 (UAMIZ-86911)	Molango de Escamilla, Hidalgo	BMM, 1507 m
	SLE 32 (UAMIZ-86915)	San Bartolo Tutotepec, Hidalgo	BMM, 855 m
	SLE 46 (UAMIZ-86930)	Juan Galindo, Puebla	BMM, 1245 m
<i>Polypodium puberulum</i> Schtdl. & Cham.	RAC 18 (UAMIZ-87047)	Ayahualulco, Veracruz	BPE, 2500 m
<i>Serpocaulon dissimile</i> (L.) A. R. Sm.	SLE 88 (UAMIZ-87061)	La Trinitaria, Chiapas	VS, 1400 m
<i>Serpocaulon falcaria</i> (Kunze) A.R. Sm.	SLE 63 (UAMIZ-87062)	Santiago Comaltepec, Oaxaca	BMM, 1499 m
	SLE 64 (UAMIZ-87065)	Santiago Comaltepec, Oaxaca	BMM, 1626 m

Abreviaturas= UAMIZ: Acrónimo del Herbario Metropolitano de la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa, México. Colectores: AMR: Aniceto Mendoza Ruiz; JCR: Jacqueline Ceja Romero; RAC: Rubén Agustín Camacho; SLE: Sarahi Luis Enríquez. 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).

Tabla 2. Caracteres anatómicos evaluados en los pecíolos de las 16 especies estudiadas. Acrónimos entre paréntesis. Abreviatura= BC: banda circumendodermal.*Tomado como el promedio de la zona adaxial, abaxial y lateral (Mahley *et al.*, 2018). **Con respecto al lumen celular.

Caracteres cualitativos	Caracteres cuantitativos
1. Surco dorsal (SD) 0= presente; 1= ausente	17. Diámetro del pecíolo en eje lateral (DEL)
2. Aeróforos (Ae) 0= presente; 1= ausente	18. Diámetro del pecíolo en eje dorsiventral (DED)
3. Alas (Al) 0= presente; 1= ausente	19. Largo de las alas (LAI)
4. Nectarios (Ne) 0= presente; 1= ausente	20. Grosor de la cutícula (GC)
5. Derivados epidérmicos (DE) 0= ausentes; 1= pelos; 2= escamas; 3= pelos y escamas	21. Grosor de la epidermis (GE)
6. Forma de las células epidérmicas (FCE) 0= cuadradas; 1= isodiamétricas; 2= ambas	22. Grosor del córtex externo* (GCE)
7. Epidermis esclerosada (EE) 0= presente; 1= ausente	23. Número de haces vasculares (NHV)
8. Tipo de córtex externo (CE) 1= tipo 1; 2= tipo 2; 3= tipo 3; 4= tipo 4	
9. Continuidad del córtex externo (CCE) 1= continuo; 2= discontinuo	
10. Contenido celular del córtex interno (CI) 0= ausente; 1= taninos; 2= almidones; 3= ambos	
11. Presencia de la BC (PBC) 0= presente; 1= ausente	
12. Continuidad de la BC (CBC) 0= sin BC; 1= continua; 2= discontinua	
13. Proporción de engrosamiento de la BC** (PEBC) 0= sin BC; 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 BC	
14. Forma de los engrosamientos de la BC (FBC) 0= sin BC; 1= casquete; 2= forma de U	
15. Fusión de los haces vasculares de mayor tamaño (FHV) 1= sin fusionar; 2= parcialmente fusionados; 3= fusionados	
16. Estratos del periciclo (EP) 1= 1; 2= 1-2; 3= 1-3; 4= 1-4	

la media a partir de 20 mediciones por muestra (Tabla 2). Se realizó un análisis de agrupamiento con el método de distancia euclidiana como índice de similitud y la técnica de ligamiento de las medias aritméticas no ponderadas (UPGMA), así como un análisis de componentes principales, para lo anterior se utilizó el programa NCSS 12 Statistical Software, 2018 (NCSS, Kaysville, Utah, USA, ncss.com/software/ncss).

Finalmente se elaboraron las ilustraciones de los cortes para mostrar la forma del contorno, la distribución del esclerénquima y de los haces vasculares. Para las descripciones de las características del contorno se siguió la propuesta de Ummu-Hani *et al.* (2013), quienes determinan de manera independiente la forma de la cara adaxial y la abaxial del pecíolo, delimitando ambas superficies a partir de los aeróforos o de las alas (Tabla 3).

RESULTADOS

Se detallan las diferencias cualitativas y cuantitativas más relevantes registradas para cada uno de los caracteres de las especies estudiadas (Tablas 4 y 5).

Contorno

A lo largo del pecíolo la forma del contorno en la superficie adaxial es ampliamente convexa, arco convexa, estrechamente convexa, plana o semicircular, mientras que en la superficie abaxial varió de semicircular, $\frac{3}{4}$ de círculo, arco convexa o en forma de U (Tabla 3, Figs. 1-6). Únicamente en las especies de *Pecluma*, los contornos fueron semicirculares en ambas superficies (Fig. 1P-X).

La presencia de un surco dorsal fue evidente en las dos especies de *Campyloneurum*, en *Niphidium crassifolium* y en *Serpocaulon falcaria* (Fig. 1B-C, E-F, N-O, 2V-X).

En sección transversal todas las especies tienen epidermis uniestratificada con células isodiamétricas y cuadradas; en los representantes de *Campyloneurum*, *Polypodium* y *Serpocaulon*, así como en *Phlebodium decumanum*, las paredes celulares son gruesas y esclerosadas (Fig. 7A), en el resto de los taxones (Fig. 7B-D), las paredes son delgadas y no esclerosadas.

El diámetro del pecíolo mostró diferencias (Tabla 5), las mayores dimensiones se presentan en *Niphidium crassifolium* y *Phlebodium decumanum*, mientras que *Microgramma lycopodioides* y *Pleopeltis astrolepis* tiene las menores.

Indumento

En las especies de *Pecluma* y *Polypodium*, así como en *Serpocaulon dissimile*, se presentaron pelos uniseriados de 2-3 células de longitud (Fig. 7E-F). En *Serpocaulon falcaria* y en los representantes de *Pleopeltis* se encontraron escamas peltadas (Fig. 7G-H). En *Microgramma percussa* también se observaron escamas peltadas, acompañadas de pelos glandulares insertos en su base (Fig. 7I).

Nectarios

En *Campyloneurum amphostenon* y *C. costatum* se observaron cavidades en la superficie del pecíolo, las cuales por sus características y resultado positivo a la prueba de Fehling (Fig. 7J), se reconocieron como nectarios foliares no vascularizados (*cf.* Weber & Keeler, 2012). También se observaron nectarios en la superficie abaxial de la lámina en la unión de las venas laterales principales con la vena media.

Aeróforos y alas

Los aeróforos estuvieron presentes en *Phlebodium decumanum*, *Polypodium puberulum*, *Pecluma hartwegiana* y las especies de *Serpocaulon*. Éstos se hallan constituidos internamente por parénquima con amplios espacios intercelulares y estomas en la superficie, interrumpiendo así la continuidad del córtex externo (Fig. 7K-L); estas estructuras en apariencia externa se observan como dos líneas pálidas en la superficie del pecíolo.

En la porción media y apical del pecíolo de *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*, *P. ferruginea* y de las especies de *Pleopeltis* se presentaron alas (Figs. 1Q-R, T-U; 2D-F, I, K-L, 4E-F, H-I, 5A-C, E-F), mientras que en *Campyloneurum*, *Microgramma* y *Niphidium crassifolium*, la base de la lámina es decurrente (Fig. 1C, F, G-I, N-O; 3C, F-I; 4B-C), en todos los casos hay estomas en la superficie y el córtex externo se interrumpe por debajo de ellas, salvo en *Pecluma alfredii* var.

Tabla 3. Descripción de la forma del contorno en la cara adaxial / cara abaxial del pecíolo de las especies examinadas.

Especies	Forma del contorno		
	Región basal	Región media	Región apical
<i>Campyloneurum amphostenon</i>	Ampliamente convexo / semicircular	Ampliamente convexo con surco tenue / semicircular	Ampliamente convexo con surco tenue / arco convexo
<i>C. costatum</i>	Arco convexo con surco tenue / semicircular	Arco convexo con surco / semicircular	Arco convexo con surco / semicircular
<i>Microgramma lycopodioides</i>	Arco convexo / arco convexo	Arco convexo / ampliamente convexo	Arco convexo / ampliamente convexo
<i>M. percussa</i>	Ampliamente convexo / semicircular	Ampliamente convexo / semicircular	Ampliamente convexo / semicircular
<i>Niphidium crassifolium</i>	Semicircular / semicircular	Ampliamente convexo con surco / forma de "U"	Ampliamente convexo con surco / forma de "U"
<i>Pecluma alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>	Semicircular / semicircular	Arco convexo / semicircular	Arco convexo / semicircular
<i>P. ferruginea</i>	Semicircular / semicircular	Arco convexo / semicircular	Arco convexo / ¾ de círculo
<i>P. hartwegiana</i>	Semicircular / semicircular	Semicircular / semicircular	Semicircular / semicircular
<i>Phlebodium decumanum</i>	Ampliamente convexo / ¾ de círculo	Ampliamente convexo / ¾ de círculo	Ampliamente convexo / ¾ de círculo
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	Arco convexo / arco convexo	Arco convexo / arco convexo	Arco convexo / arco convexo
<i>P. madrensis</i>	Estrechamente convexo / ¾ de círculo	Estrechamente convexo / ¾ de círculo	Estrechamente convexo / semicircular
<i>P. thyssanolepis</i>	Plano / ¾ círculo	Ampliamente convexo / ¾ de círculo	Arco convexo / semicircular
<i>P. villagrani</i>	Semicircular / semicircular	Arco convexo / arco convexo	Arco convexo / arco convexo
<i>Polypodium puberulum</i>	Ampliamente semicircular / semicircular	Ampliamente convexo / ¾ de círculo	Ampliamente convexo / forma de u
<i>Serpocaulon dissimile</i>	Ampliamente convexo / ¾ de círculo	Ampliamente convexo / ¾ de círculo	Semicircular / ¾ de círculo
<i>S. falcaria</i>	Ampliamente convexo / semicircular	Ampliamente convexo con surco / semicircular	½ de cuadrado / semicircular

cupreolepis y *P. ferruginea* en donde es continuo (Fig. 1P-U; Fig. 4D-I).

Córtex

Se diferenció en dos zonas: la externa y la interna. El córtex externo se ubica por debajo de la epidermis, forma un anillo discontinuo debido a la presencia de aeróforos y/o alas (Figs. 5B-C, 6A-C, 7K-L), con excepción de *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis* y *P. ferruginea* donde es continuo a lo largo de todo el pecíolo (Figs. 4D-I, 8A). En todas las especies estudiadas está conformado por esclerénquima, sin embargo,

se observaron diferencias en el engrosamiento de las paredes celulares, el tamaño del lumen y la presencia de taninos impregnados en las paredes celulares o en el interior del lumen, reconociéndose cuatro tipos de córtex externo. En el tipo 1, todas las células son de un tamaño uniforme con presencia de taninos en su interior, de paredes ligeramente engrosadas y lignificadas, con un cambio al córtex interno gradual (Fig. 4A-C, 7A). En el tipo 2, las células tienen una gradación en el tamaño, de menor a mayor de afuera hacia adentro, y el grosor de las paredes va disminuyendo en el mismo sentido, mostrándose

Tabla 4. Caracteres anatómicos cualitativos del pecíolo de 16 especies analizadas. Abreviaturas= Deriv. epid.: derivados epidérmicos. Tipos de derivados epidérmicos/indumento: E: escamas; P: pelos. Epidermis: Es: esclerosada; Pa: parenquimatosa. Córtex externo: Cont.: continuidad, Co: continua, Di: discontinua. Sustancias ergásticas en el córtex interno: Al: almidones; Ta: taninos. Banda circundodermal: Pres.: presencia; Cont.: continuidad; Prop.: proporción de engrosamiento con respecto al lumen celular, Forma de los engrosamientos; C: en casquete (paredes periclinales internas); U: en "U" (paredes periclinales internas y anticlinales); +: presente, -: ausente.

Especies	Surco dorsal	Alas	Aeróforos	Nectarios	Deriv. epid.	Epidermis	Córtex externo		Córtex interno	Banda circundodermal			
							Tipo	Cont.		Pres.	Cont.	Prop.	Forma
<i>Campyloneurum amphostenon</i>	+	+	-	+	-	Es	2	Di	Al	+	Co	1/4	C
<i>C. costatum</i>	+	+	-	+	-	Es	2	Di	Al	+	Co	1/2	C
<i>Microgramma lycopodioides</i>	-	+	-	-	-	Pa	1	Di	Al	+	Co	3/4-1	U
<i>M. percuta</i>	-	+	-	-	P y E	Pa	1	Di	Al	+	Co	1	U
<i>Niphidium crassifolium</i>	+	+	-	-	-	Pa	1	Di	Ta	+	Co	1/4-1/2	U
<i>Pecluma alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>	-	+	-	-	P	Pa	4	Co	Al	-	-	-	C
<i>P. ferruginea</i>	-	+	-	-	P	Pa	4	Co	Al	-	-	-	-
<i>P. hartwegiana</i>	-	-	+	-	P	Es	2	Di	Al	+	Co	1/2-3/4	C
<i>Phlebodium decumanum</i>	-	-	+	-	-	Es	2	Di	Al	+	Co	-o 1/4	C
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	-	+	-	-	E	Pa	3	Di	Ta	+	Di	1/2-3/4	C
<i>P. madrensis</i>	-	+	-	-	E	Pa	3	Di	Al	+	Di	1/4	C
<i>P. thyssanolepis</i>	-	+	-	-	E	Pa	3	Di	Al	+	Di	-o 1/4-1/2	C
<i>P. vilagranae</i>	-	+	-	-	E	Pa	3	Di	Al	+	Di	-o 1/4-1	C
<i>Polypodium puberulum</i>	-	-	+	-	P	Es	2	Di	-	+	Co	3/4-1/2	C
<i>Serpocaulon dissimile</i>	-	-	+	-	P	Es	2	Di	Al	+	Co	1/2-3/4	C
<i>S. falcaria</i>	+	-	+	-	E	Es	2	Di	Al	+	Co	1/2-3/4	C

Tabla 5. Caracteres anatómicos cuantitativos considerados en el estudio. Los datos se presentan como: media ± desviación estándar. B: región basal; M: región media; A: región apical. Promedio de las tres regiones en grosor de la epidermis y la cutícula.

Especies	Diámetro del peciolo eje lateral x eje dorsiventral (mm)			Largo de las alas (mm)			Grosor de la epidermis (µm)		Grosor de la cutícula (µm)		Núm. de haces vasculares			
	B	M	A	B	M	A	B	A	B	M	A	B	M	A
<i>Campyloneurum amphostenon</i>	3,8 ± 0,28 x 2,8 ± 0,2	3,5 ± 0,23 x 2,3 ± 0,15	4,2 ± 0,17 x 2,1 ± 0,15	-	0,4 ± 0,09	0,9 ± 0,16	19,9 ± 2,5	3,1 ± 0,7	6-7	5-6	3-4	3-4		
<i>C. costatum</i>	1,4 ± 0,2 x 1,3 ± 0,12	1 ± 0,08 x 1,1 ± 0,1	1 ± 0,1 x 1,2 ± 0,12	0,1 ± 0,02	0,2 ± 0,03	0,3 ± 0,03	18,5 ± 1,4	1,1 ± 0,1	4-5	3-4	2-3			
<i>Microgramma lycopodioides</i>	0,7 ± 0,1 x 0,5 ± 0,0	0,6 ± 0,07 x 0,5 ± 0,02	0,5 ± 0,05 x 0,6 ± 0,03	0,2 ± 0,03	0,4 ± 0,13	0,6 ± 0,21	19 ± 1,2	0,9 ± 0,1	2	2	2			
<i>M. percussa</i>	1,5 ± 0,14 x 1 ± 0,14	1,4 ± 0,13 x 1 ± 0,08	1,4 ± 0,12 x 1 ± 0,06	-	0,1 ± 0,04	0,2 ± 0,13	25 ± 1,9	1,8 ± 0,5	2-4	2-3	2-3			
<i>Niphidium crassifolium</i>	6,2 ± 0,83 x 5,6 ± 0,71	5,6 ± 0,89 x 5,1 ± 0,72	5,6 ± 0,44 x 5,3 ± 0,69	0,1 ± 0,05	1,8 ± 0,19	2,7 ± 0,51	26,5 ± 2,2	0,9 ± 0,1	11-13	9-11	6-9			
<i>Pectuma alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i>	1,3 ± 0,38 x 1,2 ± 0,32	0,8 ± 0,2 x 0,8 ± 0,22	0,9 ± 0,2 x 0,9 ± 0,21	0,1 ± 0,03	0,1 ± 0,07	0,2 ± 0,06	16,8 ± 4,6	1,3 ± 0,8	2-3	1	1			
<i>P. ferruginea</i>	1,7 ± 0,31 x 1,6 ± 0,3	1,4 ± 0,25 x 1,4 ± 0,23	1,3 ± 0,22 x 1,4 ± 0,25	0,1 ± 0,02	0,1 ± 0,03	0,1 ± 0,03	25 ± 3,3	0,7 ± 0,1	2-3	1	1			
<i>P. hartwegiana</i>	1,3 ± 0,26 x 1,2 ± 0,21	1 ± 0,12 x 1 ± 0,12	1 ± 0,08 x 1 ± 0,09	-	-	-	15,1 ± 2,3	1,3 ± 0,2	3	1	1			
<i>Phlebodium decumanum</i>	5,4 ± 0,93 x 4,7 ± 0,82	3,9 ± 0,53 x 3,5 ± 0,38	3,4 ± 0,37 x 3,2 ± 0,21	-	-	-	14,3 ± 2,9	1,4 ± 0,1	12-20	10-13	6-9			
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	0,7 ± 0,06 x 0,5 ± 0,06	0,9 ± 0,35 x 0,7 ± 0,33	0,7 ± 0,16 x 0,5 ± 0,06	0,2 ± 0,08	0,4 ± 0,21	0,6 ± 0,14	22,1 ± 2,3	1,5 ± 0,5	2	2	2			
<i>P. madrensis</i>	1,6 ± 0,27 x 1,4 ± 0,31	1,4 ± 0,3 x 1,3 ± 0,25	1,2 ± 0,18 x 1,2 ± 0,16	0,1 ± 0,03	0,2 ± 0,08	0,4 ± 0,05	17,4 ± 2,6	3,3 ± 0,5	2-3	2	1-2			
<i>P. thyssanolepis</i>	1,8 ± 0,44 x 1,5 ± 0,45	1,7 ± 0,4 x 1,3 ± 0,35	1,7 ± 0,34 x 1,3 ± 0,31	0,1 ± 0,02	0,2 ± 0,04	0,4 ± 0,2	23,1 ± 4,9	1,3 ± 0,4	3-6	2-3	2-3			
<i>P. villagranae</i>	1,1 ± 0,13 x 0,9 ± 0,15	1 ± 0,08 x 0,9 ± 0,06	0,8 ± 0,07 x 0,9 ± 0,09	-	0,1 ± 0,02	0,1 ± 0,02	25,4 ± 3	2,2 ± 0,5	2-3	1	1			
<i>Polypodium puberulum</i>	1,9 ± 0,43 x 1,8 ± 0,42	1,8 ± 0,31 x 1,7 ± 0,28	1,6 ± 0,23 x 1,8 ± 0,29	-	-	-	16,5 ± 1,6	1,4 ± 0,2	4-5	2-4	2			
<i>Serpocaulon dissimile</i>	1,7 ± 0,04 x 1,5 ± 0,07	1,3 ± 0,02 x 1,3 ± 0,02	1,2 ± 0,04 x 1,3 ± 0,07	-	-	-	18 ± 1,9	0,7 ± 0,1	7-9	3-5	2-3			
<i>S. falcaria</i>	3,2 ± 0,58 x 2,7 ± 0,54	2,3 ± 0,39 x 1,8 ± 0,30	2,1 ± 0,33 x 1,8 ± 0,27	-	-	-	15,4 ± 1,7	0,7 ± 0,1	5-7	4-5	3-5			

así una transición gradual hacia el córtex interno (Fig. 3J-L, 7B). En el tipo 3, también hay una transición gradual hacia el córtex interno tanto en el tamaño de las células como en el grosor de las paredes, el cual va disminuyendo de afuera hacia adentro, de manera que las células adyacentes a la epidermis tienen las paredes tan engrosadas que llegan a obliterar el lumen y además están impregnadas de taninos (Fig. 5G-H, 6D). En el tipo 4, todas las células son de tamaño uniforme con paredes muy engrosadas que obliteran por completo el lumen y con taninos impregnados, el cambio al córtex interno es marcado (Fig. 4D-I, 7C).

El córtex interno, en general está conformado por células de parénquima isodiamétricas, con granos de almidón (Fig. 8B) y espacios intercelulares más marcados que en la zona externa. En el córtex de *Campyloneurum amphostenon*, *Pleopeltis madrensis*, *P. thyssanolepis*, *Pecluma* y *Polypodium*, se observan cavidades o espacios intercelulares de distinta extensión (Fig. 8C-E).

Banda circumendodermal

Los haces vasculares de casi todas las especies se encontraron rodeados por una capa de células con paredes engrosadas compuesta por celulosa y taninos impregnados, la cual corresponde a la banda circumendodermal (BC) (Fig. 8F-G). En los representantes de *Campyloneurum*, *Phlebodium*, *Pleopeltis*, *Polypodium* y *Serpocaulon*, los engrosamientos de la BC están dispuestos en forma de casquete (Fig. 8H), en *Niphidium crassifolium* y las especies de *Microgramma*, en forma de "U" (Fig. 8I), en *P. ferruginea* la BC no está presente (Fig. 8J) y en *P. alfredii* var. *cupreolepis* solamente en la región apical del pecíolo de algunos individuos se observó una BC discontinua (Fig. 8K).

Sistema vascular

En todas las especies los haces vasculares presentaron un patrón de distribución tipo *Polypodium* (Ogura, 1972), que se caracteriza porque en la región basal se presentan 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. En los haces mayores la configuración del xilema es en arco con las partes convexas

hacia el centro del pecíolo (Fig. 8L), y hacia la región apical del mismo los haces se van fusionando (Fig. 9A), de manera que el xilema adquiere configuraciones en "T", "V" y "X" (Figs. 8K, 9B-D). Se presentaron variaciones en el tipo de distribución en *Microgramma lycopodioides* y *Pleopeltis astrolepis*, las cuales sólo presentaron dos haces (Fig. 1G-I, 2D-F, 3G-I, 5A-C), además, en *M. lycopodioides* y *Pleopeltis thyssanolepis* el xilema de los haces mayores mostró una configuración lineal (Fig. 9E).

En la mayoría de los taxones, el número y la forma en que se fusionan o dividen los cordones vasculares a lo largo del pecíolo corresponden a alguno de los 11 tipos de configuración propuestos por Tejero-Díez *et al.* (2010, Tabla 6), aunque con variaciones en el número de haces menores. Para *Microgramma* y *Pleopeltis astrolepis*, que no se ajustaron a ninguno de ellos, se añadieron los tipos IIB y IIId.

Los haces vasculares, en todas las especies mostraron una disposición anficribal, con un mayor número de estratos de floema en las regiones cóncavas del xilema de los haces vasculares de mayor tamaño, así como mayor número de capas de periciclo (Fig. 8L).

Análisis numéricos

Como resultado del análisis de agrupamiento se obtuvo un dendrograma con un índice de correlación cofenética de 0,91 (Fig. 10), en donde cada individuo se agrupó con los de su especie correspondiente, con excepción de los representantes de *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*, ya que dos individuos de la especie (sin BC) anidaron con los representantes de *Pecluma ferruginea* y los otros dos (con BC discontinua), quedaron como un subconjunto cercano al conglomerado anterior. En el caso de las especies de *Campyloneurum*, *Microgramma*, *Pecluma*, *Pleopeltis* y *Serpocaulon*, cada una se agrupó con las de su género correspondiente, excepto *Pecluma hartwegiana* que se asoció con *Polypodium puberulum*.

En lo que respecta al análisis de componentes principales, los tres primeros componentes explican el 57,47 % de la variación total. Los caracteres anatómicos que más aportan a la diferenciación de los taxones son: para el primer componente (24,07 %), el diámetro del pecíolo en

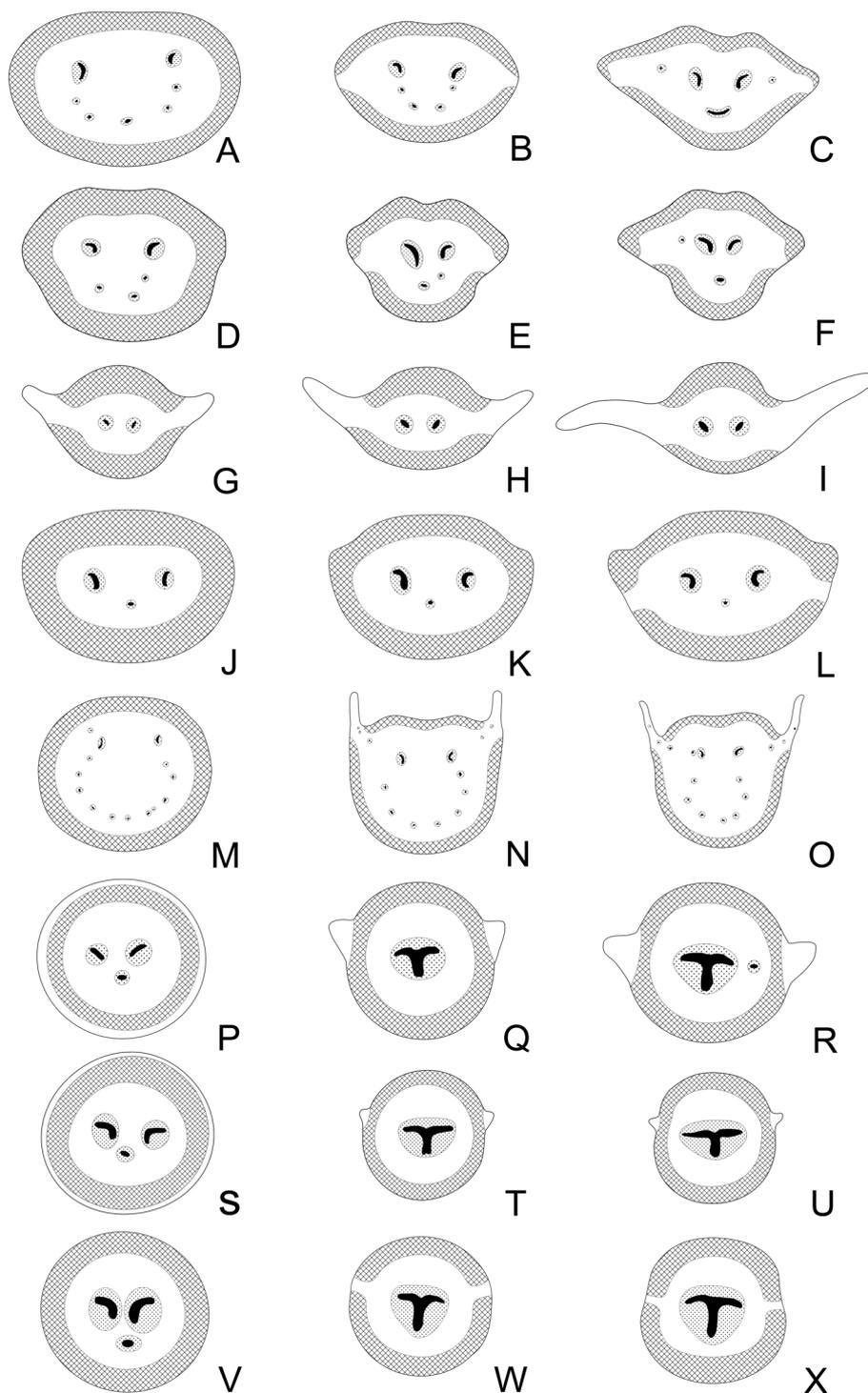


Fig. 1. Ilustraciones del contorno del peciolo en sección transversal de la región basal (A, D, G, J, M, P, S, V), media (B, E, H, K, N, Q, T, W) y apical (C, F, I, L, O, R, U, X). **A-C:** *Campyloneurum amphostenon*. **D-F:** *C. costatum*. **G-I:** *Microgramma lycopodioides*. **J-L:** *M. percussa*. **M-O:** *Niphidium crassifolium*. **P-R:** *Pecluma alfredii* var. *Cupreolepis*. **S-U:** *P. ferruginea*. **V-X:** *P. hatwegiana*. Reticula= esclerenquima, negro= xilema.

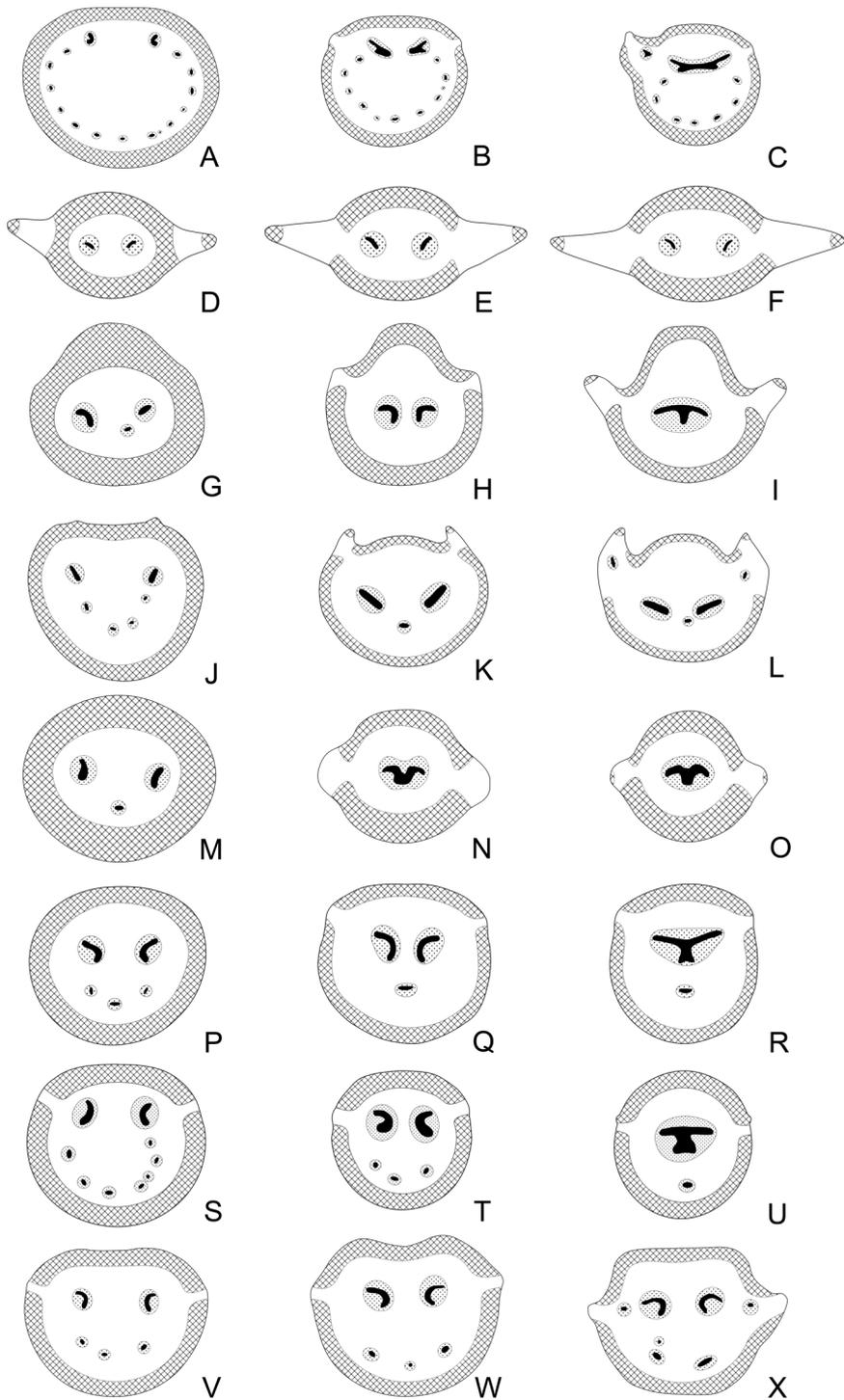


Fig. 2. Ilustraciones del contorno del pecíolo en sección transversal de la región basal (A, D, G, J, M, P, S, V), media (B, E, H, K, N, Q, T, W) y apical (C, F, I, L, O, R, U, X). **A-C.** *Phlebodium decumanum*. **D-F.** *Pleopeltis astrolepis*. **G-I.** *P. madrensis*. **J-L.** *P. thyssanolepis*. **M-O.** *P. villagranii*. **P-R.** *Polypodium puberulum*. **S-U.** *Serpocaulon dissimile*. **V-X.** *S. falcaria*. Retícula= esclerénquima, negro= xilema.

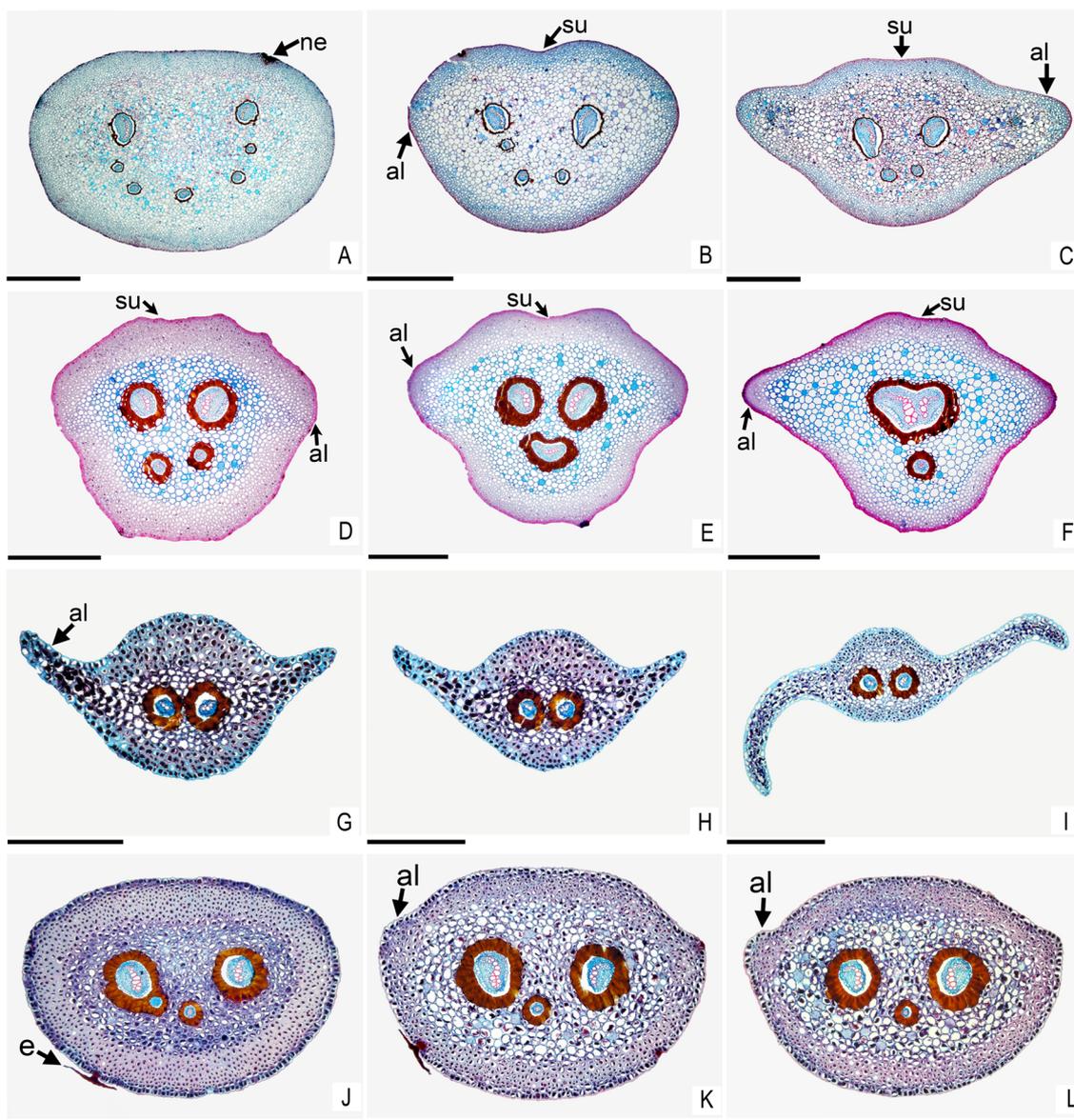


Fig. 3. Cortes transversales de la región basal (A, D, G, J), media (B, E, H, K) y apical (C, F, I, L) del peciolo. **A-C:** *Campyloneurum amphostenon*. **D-F:** *C. costatum*. **G-I:** *Microgramma lycopodioides*. **J-L:** *M. percussa*. Abreviaturas= al: ala; e: escama; ne: nectario; su: surco. Escalas= A-B: 1 mm; C: 900μm; D-F: 500 μm; G-H: 1 mm; I: 900 μm; J-L, P-R: 500 μm; M-N: 350 μm; N: 800 μm.

la región basal y el número de haces vasculares en la región media; para el segundo componente (18,38 %), la presencia de la BC en la región basal y la forma de los engrosamientos de la BC, y para el tercero (15,02 %), la presencia de

aeróforos o alas en la región media y apical (Tabla 7). Tomando como base la información anterior, se elaboraron las dos claves de identificación, una genérica y una específica, que a continuación se presentan.

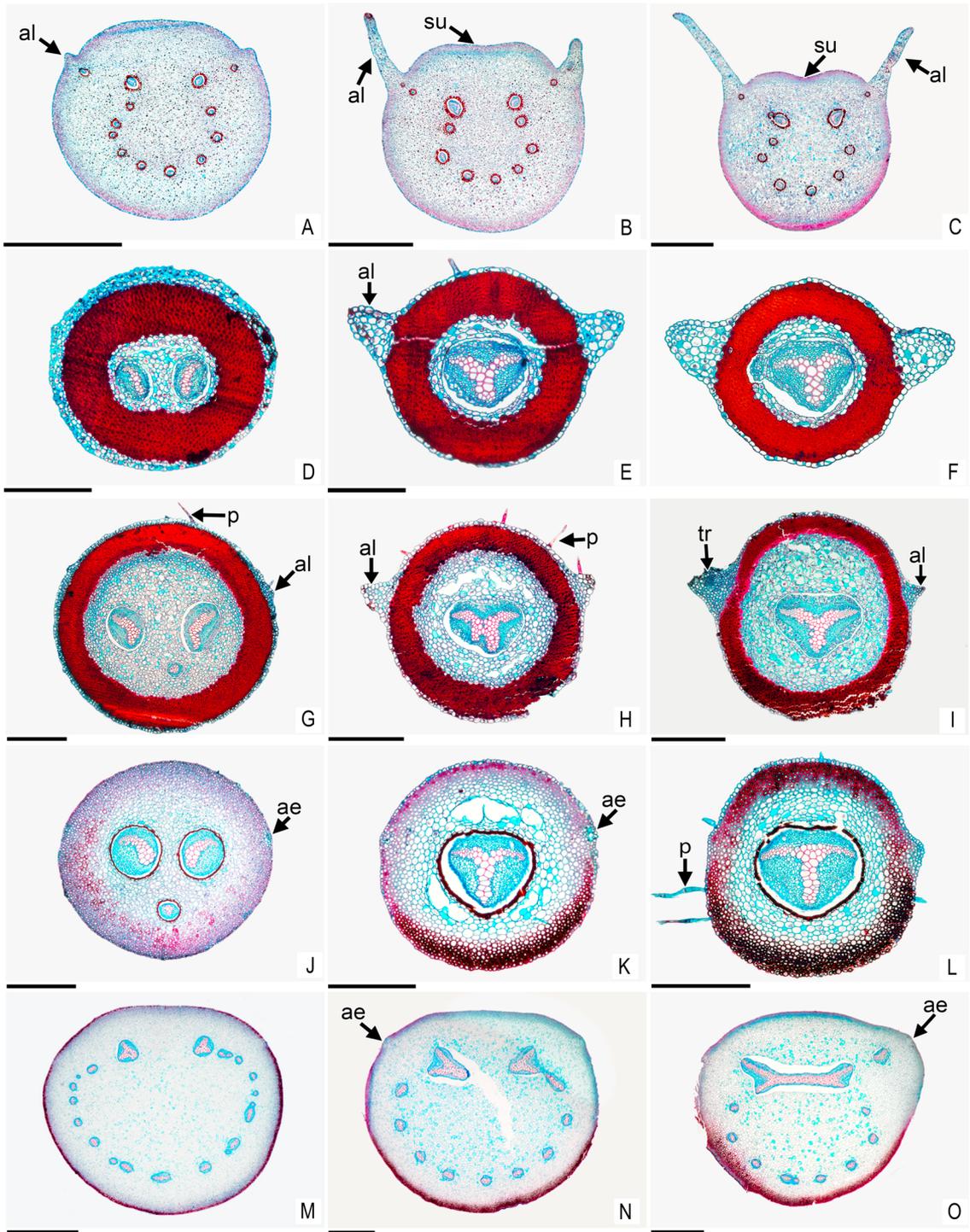


Fig. 4. Cortes transversales de la región basal (A, D, G, J, M), media (B, E, H, K, N) y apical del pecíolo. (C, F, I, L, O). **A-C:** *Niphidium crassifolium*. **D-F:** *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*. **G-I:** *P. ferruginea*. **J-L:** *P. hartwegiana*. **M-O:** *Phlebodium decumanum*. Abreviaturas= ae: aeróforo; al: ala; p: pelo; su: surco; tr: traza del ala. Escalas= A: 3 mm; B-C, M: 2 mm; D, J: 350 μ m; E: 150 μ m; F, H-I: 400 μ m; G, J, K: 500 μ m; N-O: 1 mm.

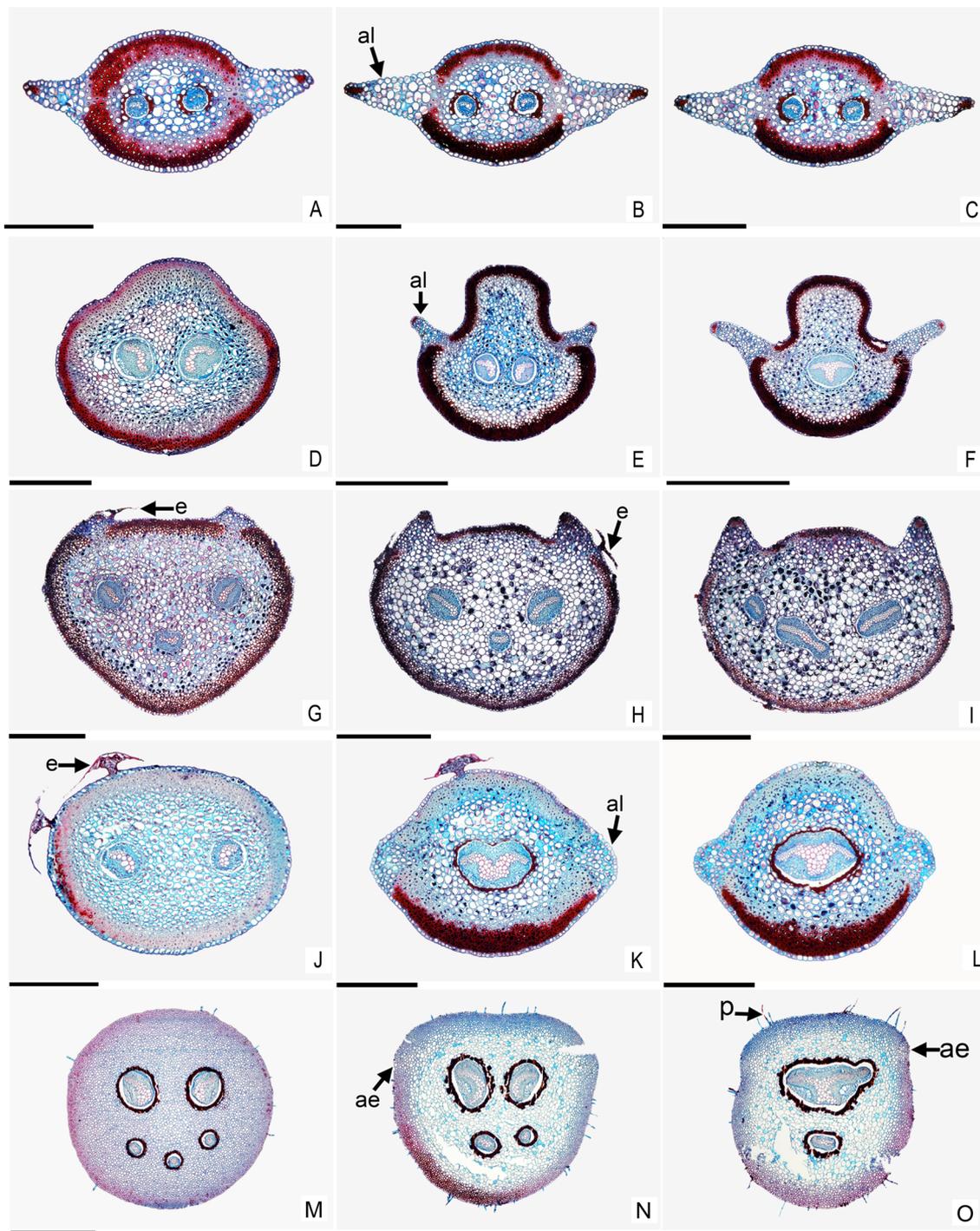


Fig. 5. Cortes transversales de la región basal (A, D, G, J, M), media (B, E, H, K, N) y apical del pecíolo (C, F, I, L, O). **A-C:** *Pleopeltis astrolepis*. **D-F:** *P. madrensis*. **G-I:** *P. thyssanolepis*. **J-L:** *P. villagrani*. **M-O:** *Polypodium puberulum*. Abreviaturas= ae: aeróforo; al: ala; e: escama; p: pelo. Escalas= A, J: 350 μ m; B-C, K-L: 400 μ m; D: 450 μ m; E-F: 800 μ m; G: 500 μ m; H-I: 600 μ m; M-O: 1 mm.

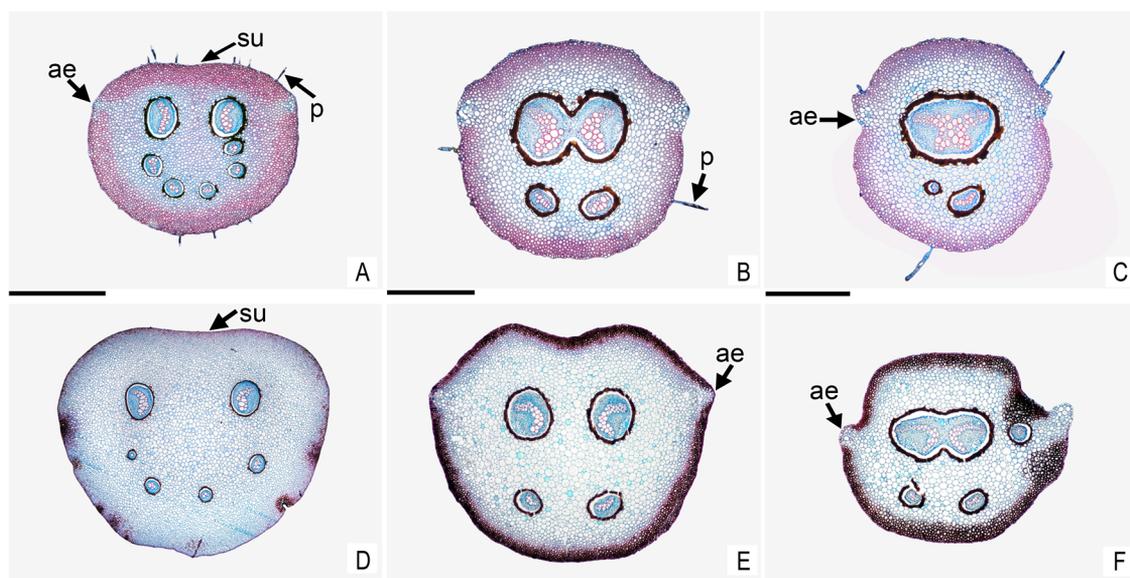


Fig. 6. Cortes transversales de la región basal (A, D), media (B, E) y apical del pecíolo. (C, F). **A-C:** *Serpocaulon dissimile*. **D-F:** *S. falcaria*. Abreviaturas= ae: aeróforo; p: pelo; su: surco. Escalas= A, E-F: 800 μ m; B-C: 500 μ m; D: 1 mm.

Clave para los géneros de la subfamilia Polypodioideae (sensu PPG I, 2016), considerados en este trabajo, con base en caracteres anatómicos del pecíolo.

1. Pecíolos con 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 <4 mm de diámetro en el eje lateral, con 8 o menos haces vasculares.
 3. Cara adaxial del pecíolo con surco; células de la epidermis de paredes esclerosadas. *Campyloneurum*
 - 3'. Cara adaxial del pecíolo sin surco; células de la epidermis de paredes delgadas.
 4. Banda circumendodermal continua, con engrosamientos en "U". *Microgramma*
 - 4'. Banda circumendodermal ausente o si presente discontinua, con engrosamientos en casquete.
 5. Alas del pecíolo con células esclerosadas en los ápices; escamas peltadas; córtex externo tipo 3, discontinuo. *Pleopeltis*
 - 5'. Alas del pecíolo sin células esclerosadas en el ápice; pelos multicelulares uniseriados; córtex externo tipo 4, continuo. *Pecuma*
- 1'. Pecíolos sin alas, con aeróforos como dos líneas pálidas 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 menos de 10 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. *Polypodium*
 - 7'. Región basal del pecíolo con 5 a 9 haces vasculares. *Serpocaulon*

Clave para las especies, consideradas en este trabajo, con base en caracteres anatómicos del pecíolo.

1. Córtez externo continuo; banda circumendodermal ausente o si presente discontinua.
 2. Región media del pecíolo de 0.5 a 1.1 mm de diámetro.

Pechuma alfredii var. *cupreolepis*
 - 2'. Región media del pecíolo de 1 a 1.8 mm de diámetro.

Pechuma ferruginea
- 1'. Córtez externo discontinuo; banda circumendodermal presente.
 3. Pecíolos con alas.
 4. Región basal del pecíolo >4 mm de diámetro en el eje lateral, con 11 o más haces vasculares.

Niphidium crassifolium
 - 4'. Región basal del pecíolo <4 mm de diámetro en el eje lateral, con 8 o menos haces vasculares.
 5. Células de la epidermis con paredes esclerosadas; surco dorsal presente.
 6. Región basal del pecíolo con 6 a 7 haces vasculares; BC engrosada a $\frac{1}{4}$ del lumen.

Campyloneurum amphostenon
 - 6'. Región basal del pecíolo con 4 a 5 haces vasculares; BC engrosada a más de $\frac{1}{2}$ del lumen.

Campyloneurum costatum
 - 5'. Células de la epidermis con paredes no esclerosadas; surco dorsal ausente.
 7. Córtez externo tipo 1; BC con engrosamientos en "U", continua, engrosada a más de $\frac{3}{4}$ del lumen.
 8. Pecíolos glabros; 2 haces vasculares en todo el pecíolo; un estrato de periciclo; xilema con configuración lineal.

Microgramma lycopodioides
 - 8'. Pecíolos con escamas peltadas y pelos glandulares por debajo de éstas; 3 a 4 haces vasculares en la región basal; dos estratos de periciclo en los haces mayores; xilema con configuración en arco.

Microgramma percussa
 - 7'. Córtez externo tipo 3; BC con engrosamientos en casquete, generalmente discontinua y engrosada menos de $\frac{3}{4}$ del lumen.
 9. Xilema con configuración lineal; de 3 a 6 haces vasculares en la región basal del pecíolo.

Pleopeltis thysanolepis
 - 9'. Xilema con configuración en arco; de 2 a 3 haces vasculares en la región basal del pecíolo.
 10. Haces vasculares sin fusionarse a lo largo del pecíolo.

Pleopeltis astrolepis
 - 10'. Haces vasculares fusionados sólo en la región apical.
 11. Región apical del pecíolo con BC discontinua, engrosada menos de $\frac{3}{4}$ del lumen.

Pleopeltis madreensis
 - 11'. Región apical del pecíolo con BC continua, engrosada más de $\frac{3}{4}$ del lumen.

Pleopeltis villagranii
 - 3'. Pecíolos sin alas, con aeróforos como dos líneas pálidas que se extienden a lo largo del pecíolo.
 12. 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
 - 12'. Región basal del pecíolo con 10 o menos haces vasculares; BC continua, con engrosamientos que abarcan de $\frac{1}{2}$ a más del lumen.
 13. Región basal del pecíolo con 3 a 5 haces vasculares; grosor de la cutícula >1 μm .
 14. Región basal del pecíolo con 3 haces vasculares; BC engrosada a $\frac{1}{2}$; región apical del pecíolo con todos los haces fusionados.

Pechuma hartwegiana
 - 14'. 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
 - 13'. Región basal del pecíolo con 5 a más haces vasculares; grosor de la cutícula <1 μm .
 15. Pecíolos con escamas basifijas; 5 a 7 haces vasculares en región basal.

Serpocaulon falcaria
 - 15'. Pecíolos con pelos multicelulares uniseriados; 7 a 9 haces vasculares en la región basal.

Serpocaulon dissimile

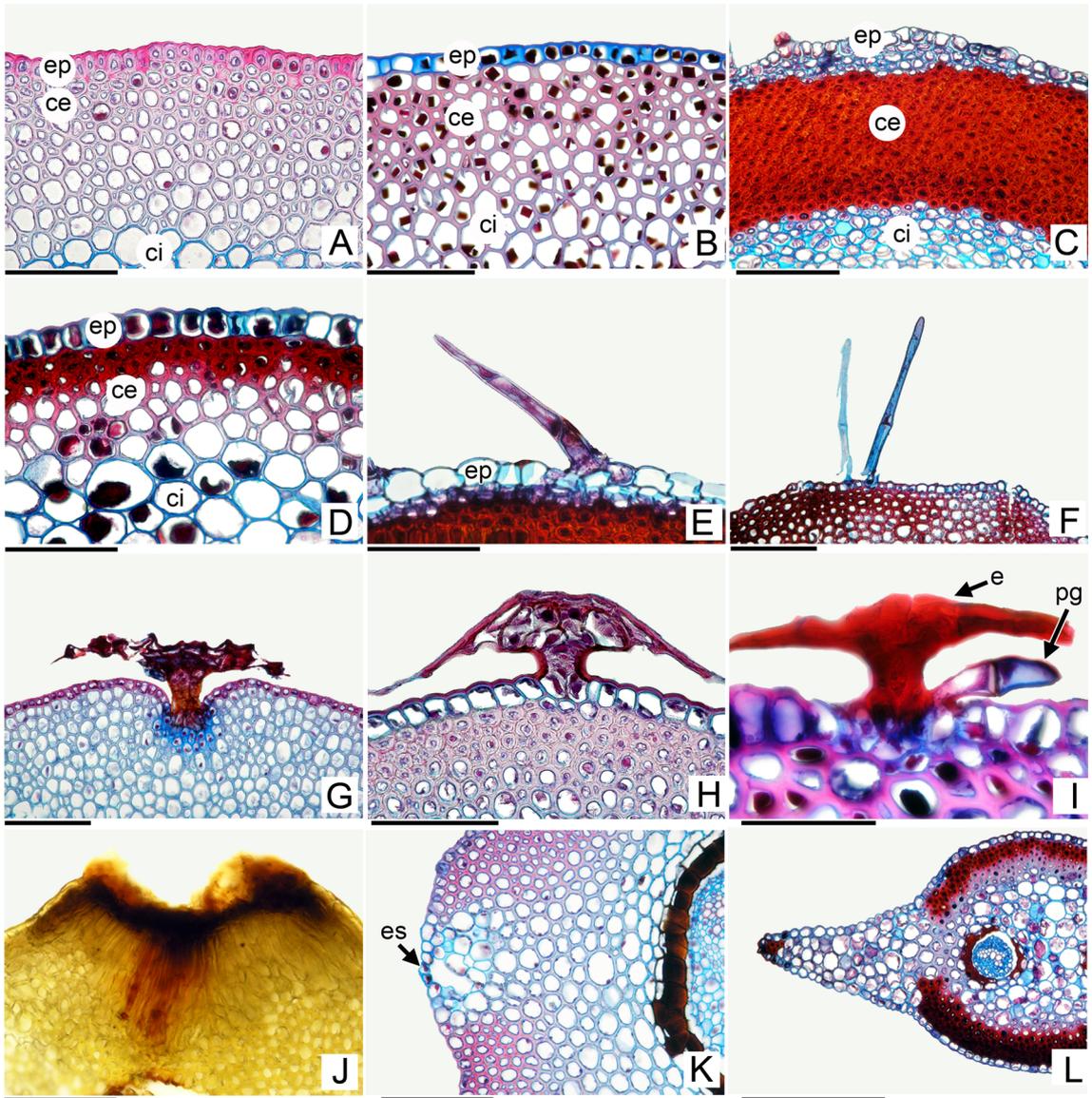


Fig. 7. Cortes transversales del pecíolo. **A:** Epidermis y córtex externo tipo 2 en *Campyloneurum costatum*. **B:** Epidermis y córtex externo tipo 1 en *Niphidium crassifolium*. **C:** Epidermis y córtex externo tipo 4 en *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*. **D:** Epidermis y córtex externo tipo 3 en *Pleopeltis thyssanolepis*. **E-F:** Pelo uniseriado, **E:** *Pecluma ferruginea*, **F:** *Pecluma hartwegiana*. **G:** Escama peltada, *Serpocaulon falcaria*. **H:** Escama peltada, *Pleopeltis villagrani*. **I:** Escama peltada con pelo glandular, *Microgramma percussa*. **J:** Prueba de Fehling en nectario, rojo indica reacción positiva a azúcares, *Campyloneurum amphostenon*. **K:** Detalle del aeróforo, *Serpocaulon dissimile*. **L:** Región apical de *Pleopeltis astrolepis* en donde se observa la interrupción del córtex externo. Abreviaturas= ce: córtex externo; ci: córtex interno; e: escama; ep: epidermis, es: estoma; pg: pelo glandular. Escalas= A, D-E, H: 100 µm; B-C, F-G, K: 150 µm; I: 50 µm; J: 200 µm; L: 350 µm.

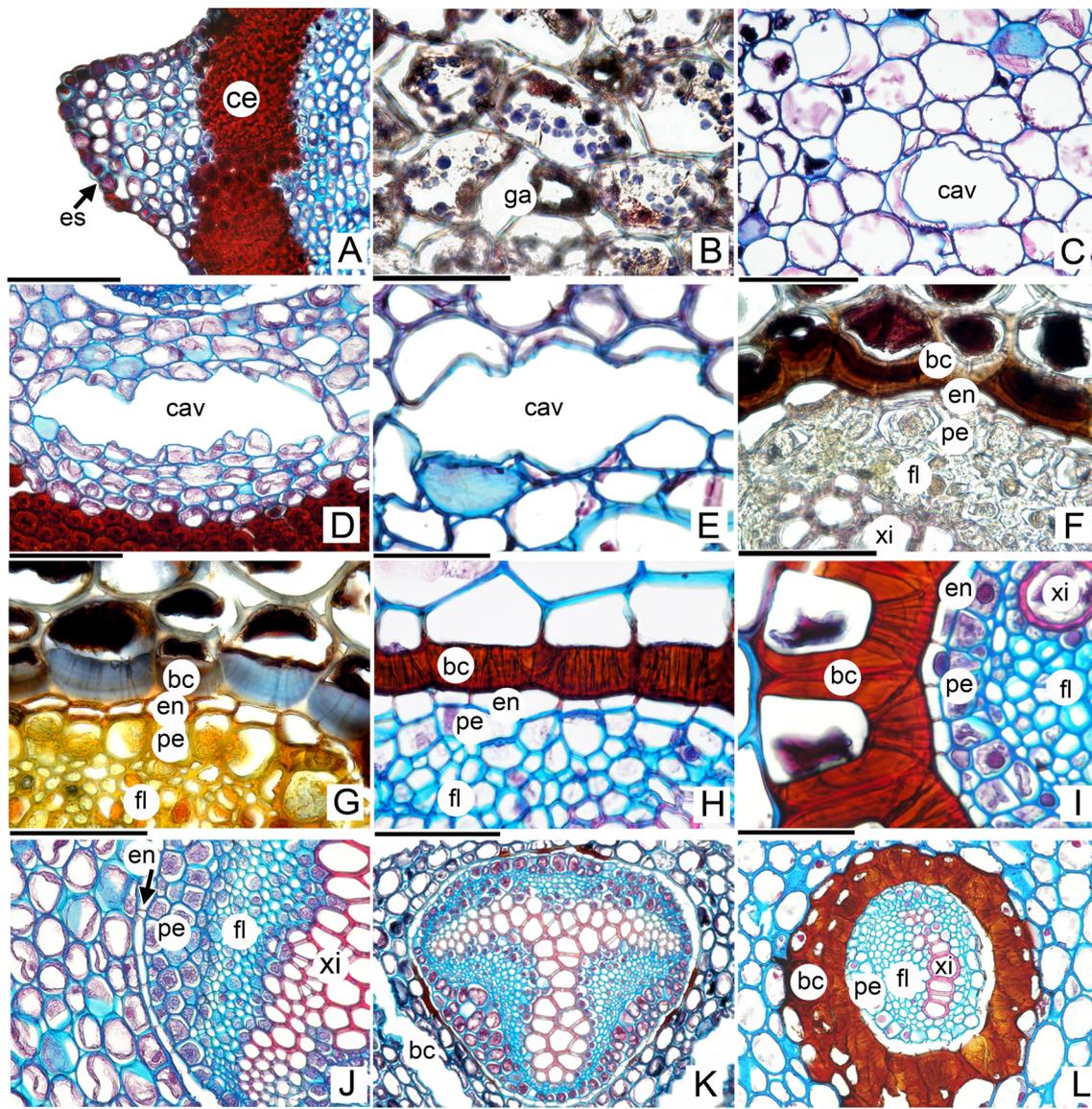


Fig. 8. Cortes transversales del peciolo. **A:** Ala y córtex externo continuo, *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis*. **B:** Prueba de lugol, granos de almidón en el córtex interno, *Pecluma ferruginea*. **C-E:** Cavidades de diversos tamaños en el córtex interno, **C:** *Campyloneurum amphostenon*, **D:** *P. ferruginea*, **E:** *Pecluma hartwegiana*. **F:** Prueba de cloruro férrico, en café depósitos de taninos de la banda circumendodermal (BC), *Pleopeltis thyssanolepis*. **G:** Prueba de yodo en cloruro de zinc, en azul engrosamientos de celulosa de la BC, *P. thyssanolepis*. **H:** BC en casquete, *C. amphostenon*. **I:** BC en forma de "U", *Niphidium crassifolium*. **J:** Detalle del haz vascular en región basal, *P. ferruginea*. **K:** Haz vascular con BC discontinua en región apical. *P. alfredii* var. *cupreolepis*. **L:** Haz vascular mayor en la región basal, *Campyloneurum costatum*. Abreviaturas= bc: banda circumendodermal; cav: cavidades; ce: córtex externo; en: endodermis; es: estoma; fl: floema; ga: granos de almidón; pe: periciclo; xi: xilema. Escalas= A, D, J, L: 100 µm; B, F-G: 50 µm; C, K: 150 µm; E, H-I: 40 µm.

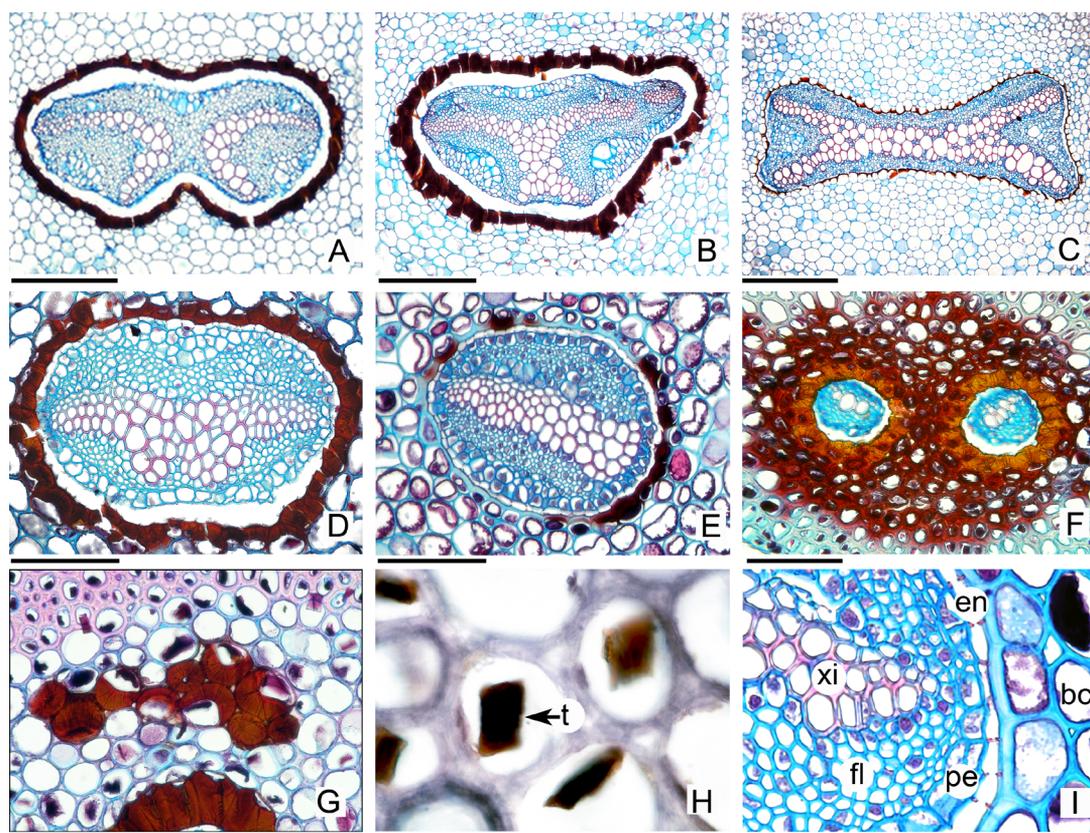


Fig. 9. Cortes transversales del pecíolo. **A:** Fusión de los haces en región apical, *Serpocaulon falcaria*. **B:** Haz vascular fusionado en región apical, *Polypodium puberulum*. **C:** Haz vascular en región apical, *Phlebodium decumanum*. **D:** Haz vascular fusionado en región apical, *Pleopeltis villagranii*. **E:** Haz vascular en región apical, *Pleopeltis thysanolepis*. **F:** CórTEX interno lignificado, *Microgramma lycopodioides*. **G:** Células de paredes engrosadas en el córtex interno, *Microgramma percussa*. **H:** Prueba de cloruro férrico, taninos en córtex interno, *Niphidium crassifolium*. **I:** Detalle del haz vascular en región basal, *Pleopeltis madrensis*. Abreviaturas= bc: banda circumendodermal; en: endodermis; fl: floema; pe: periciclo; t: taninos; xi: xilema. Escalas= A: 300 μ m; B: 350 μ m; C, F: 500 μ m; D-E: 150 μ m; G: 100 μ m; H: 50 μ m; I: 40 μ m.

Tabla 6. Tipos de fusión/división de los haces vasculares a lo largo del pecíolo observados en las especies estudiadas (de acuerdo con los patrones propuestos por Tejero-Díez *et al.* 2010). En este trabajo se añaden los tipos IIb y III d.

Tipo	Especie
IIIa	<i>Pleopeltis villagranii</i>
IIIc	<i>Pleopeltis madrensis</i>
Va	<i>Polypodium puberulum</i> ; <i>Campyloneurum costatum</i> ; <i>Serpocaulon dissimile</i>
Vb	<i>Pleopeltis thysanolepis</i>
VI	<i>Pecluma alfredii</i> var. <i>cupreolepis</i> ; <i>Pecluma ferruginea</i> ; <i>Pecluma hartwegiana</i>
VIII	<i>Campyloneurum amphostenon</i>
IX	<i>Phlebodium decumanum</i>
X	<i>Niphidium crassifolium</i>
XI	<i>Serpocaulon falcaria</i>
IIb	<i>Microgramma lycopodioides</i> ; <i>Pleopeltis astrolepis</i>
III d	<i>Microgramma percussa</i>

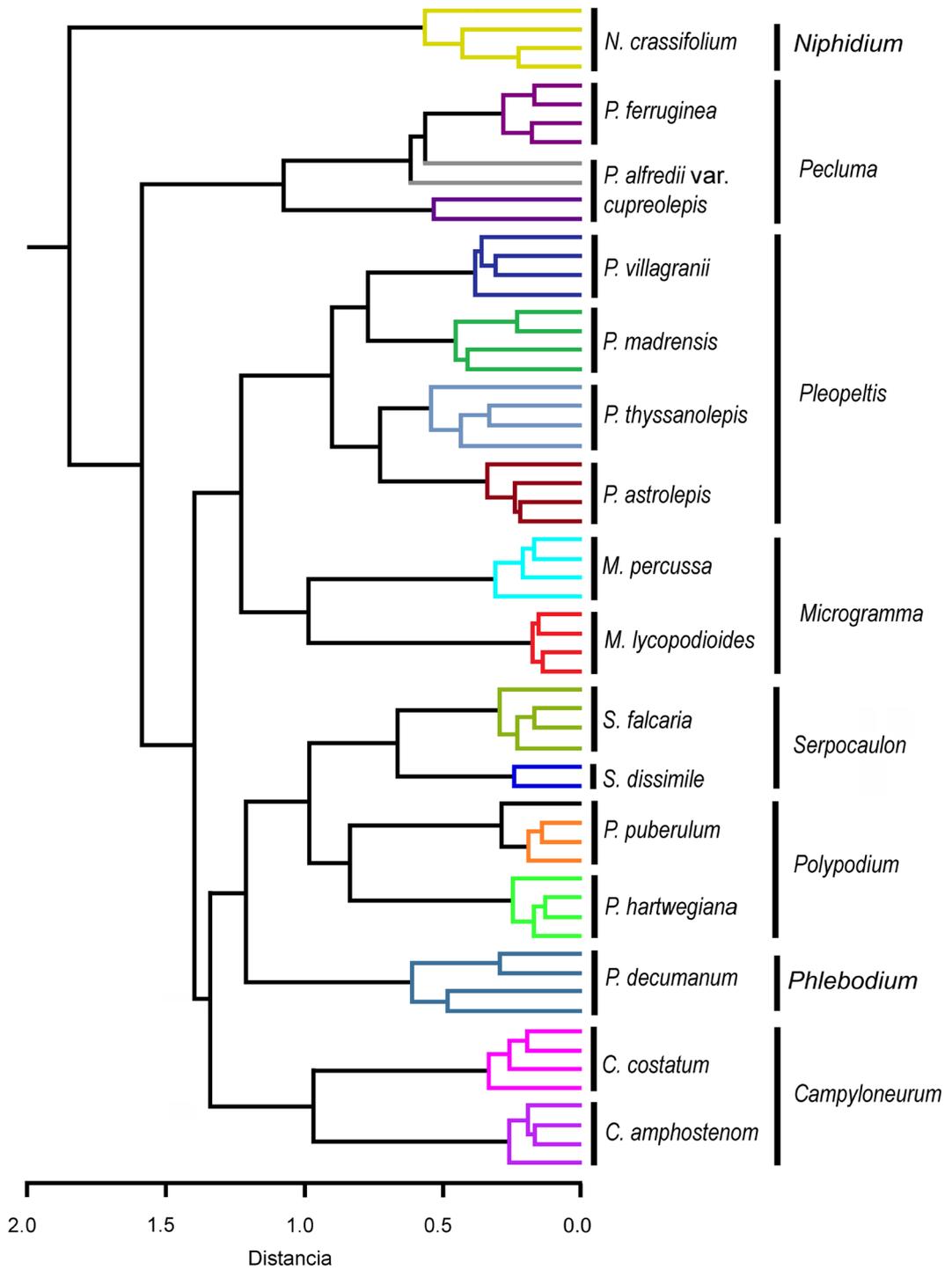


Fig. 10. Dendrograma obtenido a partir de los caracteres anatómicos de las tres regiones del peciolo.

Tabla 7. Eigenvectores, eigenvalores y porcentaje de variación en los tres primeros componentes principales. B: región basal, M: región media, A: región apical. *variables con valores altos de correlación con el componente.

Variable	CP 1	CP 2	CP 3
Al - M	0,103	0,075	-0,239*
Al - A	0,103	0,075	-0,239*
Ae - A	-0,103	-0,075	0,239*
PBC - B	-0,053	0,23*	0,093
FBC - B	-0,07	0,232*	-0,055
FBC - A	-0,089	0,217*	-0,06
DEL - B	-0,215*	-0,053	-0,073
DED - B	-0,214*	-0,063	-0,073
NHV - M	-0,213*	-0,01	-0,041
Eigen valor	16.611	12.682	10.361
Porcentaje de variación individual	24,07	18,38	15,02
Porcentaje acumulado	24,07	42,45	57,47

DISCUSIÓN

En trabajos previos se ha señalado que la variación en la estructura interna del pecíolo puede ser de utilidad en el estudio sistemático de los helechos (Ogura, 1972; Lin & De Vol, 1977; Davies, 1991; Hernández-Hernández *et al.*, 2012; Martínez & Vilte, 2012; Tan *et al.*, 2020), por lo que se examinan cada uno de los caracteres anatómicos considerados en este estudio.

En los helechos la forma del pecíolo en corte transversal se ve modificada por la presencia de surcos y alas, por lo que autores como Ummu-Hani *et al.* (2013) y Noraini *et al.* (2014), han descrito de manera independiente la superficie abaxial y la adaxial, señalando la utilidad de este carácter en la identificación de las especies de *Davallia* y *Blechnum* respectivamente, presentes en Malasia peninsular. Siguiendo este carácter se encontró que la forma del contorno permanece constante a lo largo del pecíolo en especies como *Pecuma hartwegiana* o *Pleopeltis astrolepis*, mientras que en otras el desarrollo de las alas la modifica, como puede verse en la Tabla 3. La comparación entre taxones mostró

semejanzas entre especies de distintos géneros (como *Microgramma lycopodioides* y *Pleopeltis astrolepis*), así como diferencias (*Microgramma lycopodioides* con *M. percussa*) y similitudes entre especies de un mismo género (*Pecuma alfredii* con *P. ferruginea*), por lo que para determinar la utilidad de esta característica en la circunscripción específica o genérica es necesario registrarla en un mayor número de taxones.

La presencia de pecíolos surcados es un carácter que distingue a *Polypodium sensu stricto* (Tejero-Díez *et al.*, 2010), sin embargo, no se observó la presencia de surco en *P. puberulum*, por lo que cabe hacer dos comentarios. El primero, que Lin & De Vol (1977) mencionan que en material fresco o preparados microscópicos los surcos pueden no ser conspicuos (pudiendo ser este el caso), y el segundo, que la especie en cuestión pertenece a lo que se define como grupo de *Polypodium dulce*, el cual de acuerdo con Assis *et al.* (2016), necesita ser estudiado taxonómicamente para determinar su relación con *Pecuma* u otro género de Polypodiaceae.

En lo que se refiere al indumento, Mickel & Smith (2004) mencionan que *Pecuma hartwegiana* tiene el pecíolo glabro mientras que Moran (1995) lo señala como piloso a glabrescente. En los cortes obtenidos en este trabajo se observó la presencia de pelos uniseriados a lo largo de todo el pecíolo. Las cuatro especies de *Pleopeltis* presentaron escamas peltadas, carácter que Smith & Tejero-Díez (2014) consideraron importante en la redefinición del género, mientras que la existencia de pelos glandulares en la porción basal de las escamas de *Microgramma percussa* no se había reportado anteriormente.

La presencia de nectarios en los pecíolos de *Campyloneurum amphostenon* y *C. costatum* señalada en este trabajo también se ha registrado en otras especies del género, como *C. aglaolepis* (Alston) de la Sota, *C. angustifolium* (Sw.) Fée, *C. angustipaletum* (Alston) M. Mey. ex Lellinger, *C. lorentzii* (Hieron.) Ching y *C. tucumanense* (Hieron.) Ching (Jaimez *et al.*, 2021). Asimismo, se han reportado nectarios en la superficie abaxial de la lámina, en la unión de las venas laterales principales con la vena media, en *C. phyllitidis* (L.) C. Presl, *C. repens* (Aubl.) C. Presl, *C. xalapense* Fée (Mickel & Beitel, 1988; León, 1993), *C. brevifolium* (Lodd. ex Link) Link y *C. sphenodes* (Kunze ex Klotzsch)

Fée (Mehltreter *et al.*, 2022). Se ha sugerido que la posible función de estas estructuras es promover la visita de hormigas mutualistas y otros artrópodos, con la finalidad de reducir la herbivoría durante el desarrollo de las hojas jóvenes (Mehltreter *et al.*, 2022). No obstante, algunos autores sugieren que la planta no recibe ningún beneficio de las hormigas (Tempel, 1983; Rashbrook *et al.*, 1992).

La mayoría de los helechos leptosporangiados poseen líneas de aireación de color claro en los costados del pecíolo, a las que se les da el nombre de aeróforos y consisten en interrupciones del esclerénquima del córtex externo, el cual es sustituido por parénquima con espacios intercelulares conspicuos. Generalmente en la superficie exterior de esta zona hay estomas por los que entra el aire que se difunde hacia los tejidos internos (Lin & De Vol, 1977; Davies, 1991; Vasco *et al.*, 2013; Moran, 2022). A pesar de ser frecuentes, la información sobre la presencia de aeróforos es escasa ya que muchas veces no se mencionan en la literatura botánica, y en el material de herbario son poco visibles o prácticamente invisibles (Moran, 2022), de ahí la importancia de registrarlos en trabajos anatómicos como este. Se ha señalado que los nectarios ubicados en las uniones raquis-costa o ligeramente desplazados hacia la superficie abaxial de algunas especies de *Campyloneurum* y *Serpocaulon*, pueden representar porciones modificadas de la línea aerófora (Moran, 2022). En este estudio se registró la presencia de nectarios y aeróforos en el pecíolo de *Campyloneurum* y sólo aeróforos en *Serpocaulon*.

Las especies de *Pleopeltis* presentaron en los ápices de las alas un conjunto de células de esclerénquima, que ya habían sido observadas por Hernández *et al.* (2012) en *Pleopeltis minima* (Bory) J. Prado & R. Y. Hirai, quienes mencionan que las alas junto con el córtex externo regulan la pérdida de agua al plegarse y expandirse durante la deshidratación y rehidratación de la planta, respectivamente.

El córtex externo constituye un tejido mecánico cuya función es dar soporte a la lámina y brindar resistencia a la flexión del pecíolo (Ogura, 1972; Mahley *et al.*, 2018). Mahley *et al.* (2018) señalan que parte de las propiedades mecánicas del pecíolo para el soporte de la hoja son conferidas por la composición celular del córtex externo, en donde suelen desarrollarse células con paredes engrosadas y lúmenes estrechos. Con base en lo anterior, los

cuatro tipos de córtex externo, propuestos en este trabajo, se ordenaron del menos esclerosado con células de paredes delgadas y lúmenes amplios, al más esclerosado con células de paredes gruesas y lúmenes casi obliterados, interpretándose los resultados de la siguiente manera: el **tipo 1**, se presenta en *Microgramma* cuyas hojas son pequeñas por lo que el pecíolo no requiere de gran rigidez para sostenerlas. También se observa en *Niphidium crassifolium* que, si bien tiene hojas grandes y erectas, presenta un diámetro del pecíolo y grosor del córtex externo mayores, rasgos que de acuerdo con Mahley *et al.* (2018) brindan mayor rigidez. Esto sumado a la presencia de un surco dorsal proporcionaría mayor resistencia a la flexión en el eje dorsiventral, el cual debe soportar las perturbaciones de caída de hojarasca o lluvia en los ambientes donde crece. El **tipo 2** está presente en los pecíolos de las especies de *Campyloneurum*, *Phlebodium*, *Polypodium* y *Serpocaulon* analizadas, que poseen en su mayoría hojas deflexas las cuales, por los movimientos que experimentan, tienen un mayor grado de estrés en la periferia del pecíolo donde se ubican las células que proporcionan mayor resistencia. El **tipo 3** está presente en *Pleopeltis*, cuyas plantas son tolerantes a la desecación por lo que un córtex con células más reforzadas le permitiría mantener su estructura a pesar de la disminución de turgencia durante el proceso de deshidratación. Además, la presencia de taninos impregnados en las paredes ayudaría a reducir la pérdida de agua (Esau, 1972). El **tipo 4** se observa sólo en *Pechuma alfredii* var. *cupreolepis* y *P. ferruginea*, cuyas plantas tienen hojas péndulas y tolerantes a la sequía, por lo que se infiere que el tener células con los lúmenes completamente obliterados proporcionaría mayor fuerza y rigidez al pecíolo. De igual manera, los taninos tendrían un papel en disminuir la pérdida de agua.

Los espacios intercelulares en el córtex interno están relacionados con la difusión del aire que entra a través de los estomas hacia el sistema vascular (Ogura, 1972; Davies, 1991), por lo que es posible que las cavidades observadas en algunas especies ayuden a dicha función.

Hernández-Hernández *et al.* (2012) estudiaron en detalle la banda circumendodermal e indicaron que los engrosamientos se pueden disponer en dos formas: en casquete, cuando se presentan sólo en las paredes periclinales internas, o en forma de “U” cuando los engrosamientos se extienden

hacia las paredes anticlinales, observándose ambas disposiciones en este trabajo.

La discontinuidad de la BC observada en las especies de *Pleopeltis*, así como su ausencia en *Pecluma alfredii* var. *cupreolepis* y *P. ferruginea*, también fue registrada por Hernández-Hernández *et al.* (2012) para *Pleopeltis crassinervata* T. Moore y *Pecluma plumula* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M. G. Price, respectivamente, interpretándola como una pérdida secundaria debido a la dispensabilidad biomecánica de la BC por la presencia de un esclerénquima más rígido. En este estudio se observa que cuando la BC es discontinua (como en *Pleopeltis*) se presenta un córtex externo tipo 3, y cuando la misma está ausente, uno tipo 4 (como en las dos especies de *Pecluma*), ambos tipos caracterizados por presentar un esclerénquima bien desarrollado.

El patrón de distribución del sistema vascular observado en todas las especies corresponde con lo establecido para la familia Polypodiaceae en distintos trabajos (Ogura, 1972; Schuettpelz & Pryer, 2008; PPG I, 2016).

En cuanto los tipos de configuración presentes en los haces vasculares propuestos por Tejero-Díez *et al.* (2010), en este trabajo se observó que ninguna de las especies de un mismo género presentó el mismo patrón, con excepción de los representantes de *Pecluma*, a los que se les asignó el tipo VI, que según los autores citados está relacionado con el pecíolo terete y donde ubicaron a *Pecluma dispersa* (A.M. Evans) M. G. Price. Sin embargo, las especies consideradas en este estudio presentaron menor cantidad de haces menores.

El tipo XI, descrito por Tejero-Díez *et al.* (2010) para *Serpocaulon falcaria*, se caracteriza porque en la porción basal del pecíolo hay dos haces mayores, que se fusionan en la parte media y posteriormente se separan en la región apical, sin embargo, esto no se observó en los individuos muestreados en este trabajo por lo que sería necesario determinar que sucede en ejemplares que crecen en otros sitios, así como obtener la información de más especies del género para determinar la constancia de esta característica.

Por su parte, Smith & Tejero-Díez (2014) indicaron que el patrón V de Tejero-Díez *et al.* (2010) es uno de los caracteres que ayudan al establecimiento de límites en *Pleopeltis* o de subgrupos dentro del género, sin embargo *P. thyssanolepis* fue la única especie que mostró dicho

patrón, mientras que *P. madrensis* se ubicó en el tipo IIIc, el mismo que Lagoria *et al.* (2018) reconocen para *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf., de modo que habría que explorar el comportamiento de este carácter en otras especies de *Pleopeltis* y *Polypodium*, con el fin de determinar su utilidad en la separación de ambos taxones.

Smith & Tejero-Díez (2014) transfirieron de *Polypodium* a *Pleopeltis* a las especies *P. madrensis*, *P. thyssanolepis* y *P. villagranii*. En el dendrograma obtenido en este trabajo, las tres especies se agruparon junto con *Pleopeltis astrolepis*, ya que comparten con ella, además de la presencia de escamas peltadas, la epidermis no esclerosada, la presencia de alas, el córtex externo tipo 3 y la BC discontinua, por lo que se puede ver la utilidad de la anatomía del pecíolo en la redefinición de los géneros de Polypodioideae.

En la filogenia molecular de *Pecluma* realizada por Assis *et al.* (2016), los autores transfirieron a este género cuatro especies del grupo de *Polypodium dulce* Poir (*sensu* Moran, 1995), una de ellas *Pecluma hartwegiana*. En el dendrograma del presente trabajo, esta especie se agrupó con *Polypodium puberulum*, por la presencia de aeróforos, la epidermis esclerosada, el córtex externo tipo 2 y las características de la BC, sin embargo, también comparte caracteres con las especies de *Pecluma* como el contorno terete del pecíolo, la presencia de pelos y el número y lugar de fusión de los haces vasculares. Debido a que *P. hartwegiana* presentó caracteres anatómicos de ambos géneros, se revisaron también las características morfológicas de la especie, observando que comparte con *Polypodium* la presencia de un rizoma rastrero largo, hojas lanceoladas, pinnas deltadas y no enroscadas cuando deshidratadas, lo que indica la necesidad de continuar con estudios moleculares y morfológicos que incluyan al resto de las especies del grupo de *P. dulce*, con el fin de circunscribir claramente a los representantes de ambos géneros.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos concuerdan con lo reportado en otros trabajos sobre anatomía del pecíolo, y reafirman la utilidad que puede tener esta fuente de información en la taxonomía de los helechos. En los géneros y las especies estudiadas se encontraron diferencias anatómicas que

permitieron delimitarlas, sin embargo, es necesario registrar las características de un mayor número de taxones para determinar si esto se mantiene o cambia. Los caracteres más importantes fueron el diámetro del pecíolo, las características de la banda circumdodermal, el número de haces vasculares, así como la presencia de aeróforos y/o alas.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

AMR, JCR y SLE diseñaron el proyecto de investigación, SLE consultó los herbarios y procesó el material, realizó la investigación, así como el análisis e interpretación de datos; AMR, JCR y SLE recolectaron el material de campo. Todos los autores participaron en la escritura del manuscrito. SLE realizó los dibujos de los contornos y junto con AMR elaboraron las láminas de figuras.

AGRADECIMIENTOS

Al CONAHCYT por la beca de posgrado (636880) otorgada al primer autor, a Amparo B. Cerón y Rubén Agustín Camacho por la recolección de algunos ejemplares de helechos y a los revisores anónimos por sus comentarios para enriquecer el contenido del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

ASSIS, F.C., T. E. ALMEIDA, S. J. RUSSELL, H. SCHNEIDER & A. SALINO. 2016. Molecular phylogeny and recircumscription of the fern genus *Pecluma* (Polypodiaceae-Polypodiopsida). *Phytotaxa* 247: 235-246. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.247.4.1>

CURTIS, P. J. 1986. *Microtecnica vegetal*. Trillas, Ciudad de México.

DAVIES, K. L. 1991. A brief comparative survey of aerophore structure within the Filicopsida. *Bot. J. Linn. Soc.* 107: 115-137. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1991.tb00220.x>

DE LA SOTA, E. R. 1966. Revisión de las especies argentinas del grupo *Polypodium squamatum* L. *Rev. Mus. La Plata* 10: 69-186.

DÍAZ-CASTELAZO, C., V. RICO-GRAY, F. ORTEGA & G. ANGELESG. 2005. Morphological and

secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Ann. Bot.* 96: 1175-1189. <https://doi.org/10.1093/aob/mci270>

ESAU, K. 1972. *Anatomía vegetal*. Ediciones Omega, Barcelona.

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.

HERNÁNDEZ, M. A., R. O. VARELA, L. C. TERÁN, M. MATA. 2012. Preferencia de hospedero, orientación y rasgos morfológicos-anatómicos de *Pleopeltis minima* (Polypodiaceae) en un ambiente urbano. *Lilloa* 49: 105-117.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, V., T. TERRAZAS, K. MEHLTRETER & G. ÁNGELES. 2012. Studies of petiolar anatomy in ferns: structural diversity and systematic significance of the circumdodermal band. *Bot. J. Linn. Soc.* 169: 596-610. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01236.x>

JAIMEZ, D. G., B. LEÓN & O. G. MARTÍNEZ. 2021. Comparative anatomy of five species of *Campyloneurum* (Polypodiaceae) from South America. *Flora* 282: 151881. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151881>

JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, Nueva York.

KRAUS, J.E. & M. ARDUIN. 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. EDUR, Río de Janeiro.

LAGORIA, M. A., G. AVILA, D. A. NEIRA, A. M. RODRÍGUEZ, N. F. RÍOS, J. PRADO & M. A. HERNÁNDEZ. 2018. Morphoanatomical and histochemical characteristics of the epiphytic fern *Pleopeltis macrocarpa* (Polypodiaceae). *Braz. J. Bot.* 41: 739-750. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0474-8>

LEÓN, B. 1993. *A taxonomic revision of the fern genus Campyloneurum*. Tesis Doctoral. Aarhus University, Dinamarca.

LIN, B. L. & C. E. DE VOL. 1977. The use of stipe characters in fern taxonomy I. *Taiwania* 22: 91-99. <https://doi.org/10.6165/tai.1977.22.91>

LIN B. L. & C. E. DE VOL. 1978. The use of stipe characters in fern taxonomy II. *Taiwania* 23: 77-95. <https://doi.org/10.6165/tai.1978.23.77>

MAHLEY, J. N., J. PITTERMANN, N. ROWE, A. BAER ... & J. BECK. 2018. Geometry, allometry and biomechanics of fern leaf petioles: their significance

- for the evolution of functional and ecological diversity within the Pteridaceae. *Frontiers Pl. Sci.* 9: 197. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00197>
- MARTÍNEZ, O. G. & I. VILTE. 2012. The structure of petioles in *Pteris* (Pteridaceae). *Amer. Fern J.* 102: 1-11. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-102.1.1>
- MEHLTRETER, K, R. TENHAKEN & S. JANSEN. 2022. Nectaries in ferns: their taxonomic distribution, structure, function, and sugar composition. *Amer. J. Bot.* 109: 46-57. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1781>
- MICKEL, J. T. & J. M. BEITEL. 1988. Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 46: 1-568.
- MICKEL, J. T., A. R. SMITH. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 88: 1-1024.
- MONDAL, S. & S. MOKTAN. 2023. Implications of stipe and midrib morpho-anatomy on the taxonomy of Polypodiaceous ferns. *Phytotaxa* 613: 213-233. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.613.3.2>
- MORAN, R. C. 1995. Polypodiaceae. En: DAVIDSE, G., M. SOUZA & S. KNAPP (eds.) *Flora Mesoamericana. vol. 1. Psilotaceae a Salviniaceae*, pp. 333-366. Universidad Autónoma de México, Ciudad de México.
- MORAN, R. C. 2022. Remarks on aerophores and the relationship between sterome and stomata in ferns. *Brittonia* 74: 123-147. <https://doi.org/10.1007/s12228-022-09705-z>
- NORAINI, T., A. J. AMIRUL-AIMAN, R. JAMAN, A. R. NOR-FAIRUZ ... & A. R. RUZI. 2014. Systematic significance of stipe anatomy in peninsular Malaysian *Blechnum* L. (Blechnaceae) species. *Malaysian Appl. Biol.* 43: 119-128.
- OGURA, Y. 1972. *Comparative anatomy of the vegetative organs of the Pteridophytes*. Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- PALACIOS-RIOS, M., J. M. G. Y. GALAN, C. PRADA & V. RICO-GRAY. 2019. Structure of the petioles and costae of Mexican and Central American species of *Pteris* (Polypodiopsida, Pteridaceae). *Phytotaxa* 401: 101-106. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.401.2.2>
- PEÑA, E. & H. SARALEGUI. 1982. *Técnicas de Anatomía Vegetal*. Universidad de La Habana. La Habana.
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- RASHBROOK, V. K., S. G. COMPTON & J. H. LAWTON. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73: 2167-2174. <https://doi.org/10.2307/1941464>
- RESMI, S, V. P. THOMAS & V. K. SREENIVAS. 2016. Stipe anatomical studies on selected Pteridophytes of South India. *Acta Bot. Hung.* 58: 167-176. <https://doi.org/10.1556/034.58.2016.1-2.7>
- RZEDOWSKI J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, Ciudad de México.
- SASS, J. E. 1958. *Botanical microtechnique*. The Iowa State University Press, Ames.
- SCHUETTPELZ, E. & K. M. PRYER. 2008. Fern phylogeny. En: RANKER, T.M. & C. H. HAUFLER (eds.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. pp. 395-416. Cambridge University Press, Nueva York.
- SMITH, A. R. & J. D. TEJERO-DÍEZ. 2014. *Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties. *Bot. Sci.* 92: 43-58. <https://doi.org/10.17129/botsci.29>
- SMITH, A. R., H. P. KREIER, C. H. HAUFLER, A. RANKER & H. SCHNEIDER. 2006. *Serpocaulon* (Polypodiaceae), a new genus segregated from *Polypodium*. *Taxon* 55: 919-930. <https://doi.org/10.2307/25065686>
- TAN, J. M. P., M. C. BANATICLA-HILARIO, P. MALABRIGO, M. D. ANGELES & J. R. I. E. BUOT. 2020. Anatomical examination of the petiole of eupolypods I (Polypodiales). *Biodiversitas* 21: 1767-1777. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d210501>
- TEJERO-DÍEZ, J. D., S. AGUILAR-RODRÍGUEZ, T. TERRAZAS & L. PACHECO. 2010. Arquitectura y anatomía foliar del complejo *Polypodium plesiosorum sensu Moran* (Polypodiaceae). *Revista de Biol. Trop.* 58: 955-976. <https://doi.org/10.15517/RBT.V58I2.5257>
- TEMPEL, A. S. 1983. Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar-feeding ants: a nonmutualistic interaction. *Ecology* 64: 1411-1422. <https://doi.org/10.2307/1937495>
- UMMU-HANI, B., T. NORAINI, H. MAIDEEN, A. DAMANHURI ... & A. R. RUZI. 2013. Taxonomic value of the stipe anatomy in *Davallia* (Davalliaceae) in Peninsular Malaysia. *Malayan Nat. J.* 65: 130-144.
- VASCO, A., R. C. MORAN & B. A. AMBROSE. 2013. The evolution, morphology, and development of fern leaves. *Frontiers Pl. Sci.* 4: 345. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00345>

- WEBER, M. G. & K. H. KEELER. 2012. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Ann. Bot.* 111: 1251-1261. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs225>
- WEI, R. & X. C. ZHANG. 2022. A revised subfamilial classification of Polypodiaceae based on plastome, nuclear ribosomal, and morphological evidence. *Taxon* 71: 288-306. <https://doi.org/10.1002/tax.12658>
- 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, Ciudad de México.
- ZLOTNIK, E. A. 1991. *Anatomía de Polypodiaceae s. str.* Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.