



# LA ANATOMÍA DE LA RAÍZ COMO EVIDENCIA FILOGENÉTICA PARA LOS HELECHOS CHEILANTHOIDES (PTERIDACEAE)

## ROOT ANATOMY AS PHYLOGENETIC EVIDENCE FOR CHEILANTHOID FERNS (PTERIDACEAE)

Marcela A. Hernández<sup>1\*</sup>, Olga G. Martínez<sup>2</sup>, M. Amalia Scataglini<sup>3</sup> & M. Mónica Ponce<sup>3</sup>

1. Instituto Criptogámico, Fundación M. Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina
2. Facultad de Ciencias Naturales-IBIGEO-CONICET, Universidad Nacional de Salta, Salta, Argentina
3. Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Buenos Aires, Argentina

\*marcela.alicia.hernandez@gmail.com

### Citar este artículo

HERNÁNDEZ, M. A., O. G. MARTÍNEZ, M. A. SCATAGLINI & M. M. PONCE. 2024. La anatomía de la raíz como evidencia filogenética para los helechos Cheilanthoides (Pteridaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 417-432.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v59.n3.44811>

Recibido: 19 Abr 2024  
Aceptado: 30 Ago 2024  
Publicado en línea: 30 Sep 2024  
Publicado impreso: 30 Sep 2024  
Editora: Agustina Yañez 

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

### SUMMARY

**Background and aims:** To our hypothesis on the evolutionary relationships of Cheilanthoid ferns, based on molecular data and partially on morphological and reproductive data, we add here a study of root anatomy in the genera of the subfamily occurring in South America.

**M&M:** Root characters were analyzed anatomically in 48 South American species representing the 12 genera of Cheilanthoideae occurring in South America. Techniques of plant histology were used for anatomical analysis and tissue characterization. Characters with possible diagnostic value were identified and mapped on a molecular phylogeny of Cheilanthoideae based on three plastidial markers (*rbcL*, *trnL-F* and *rps4*).

**Results:** The character “type of root cortex” showed a distribution of states that fit to the major clades or genera in the phylogeny of the subfamily. The homogeneous cortex state was plesiomorphic for Cheilanthoideae, whereas the heterogeneous cortex state was acquired by some genera of the hemionitoid clade: *Hemionitis* and the genera of the *Adiantopsis-Doryopteris* clade (except *Mineirella*). In addition, we discuss the role of different tissues in the root mechanics of this group.

**Conclusions:** The character “type of root cortex” could contribute to the characterization of genera and the generic assignment of confusing species in the classification of Cheilanthoideae. However, the complete resolution of the relationship of hemionitids clade in the global phylogeny of the subfamily is necessary.

### KEY WORDS

Cheilanthoid ferns, endodermis, phylogeny, root anatomy, root cortex.

### RESUMEN

**Introducción y Objetivos:** A nuestra hipótesis sobre las relaciones evolutivas de los helechos cheilanthoides, fundamentada en datos moleculares, y parcialmente por datos morfológicos y reproductivos, aquí se suma un estudio de la anatomía de la raíz en los géneros de la subfamilia con presencia en América del Sur.

**M&M:** Se analizaron anatómicamente caracteres radicales en 48 especies sudamericanas representando los 12 géneros de Cheilanthoideae con presencia en América del Sur. Para el análisis anatómico y caracterización de los tejidos se aplicaron técnicas de histología vegetal. Se identificaron caracteres con posible valor diagnóstico y se mapearon sobre una filogenia molecular de Cheilanthoideae basada en tres marcadores plastidiales (*rbcL*, *trnL-F* y *rps4*).

**Resultados:** El carácter “tipo de corteza radicular” mostró una distribución de estados que se ajustó a los principales clados o géneros de la filogenia de la subfamilia. El estado corteza homogénea resultó plesiomórfico para Cheilanthoideae, mientras que el estado corteza heterogénea habría sido adquirido por algunos géneros del clado hemionitoide: *Hemionitis* y los géneros del clado *Adiantopsis-Doryopteris* (excepto *Mineirella*). Adicionalmente, discutimos el rol de los diferentes tejidos en la mecánica de las raíces de este grupo.

**Conclusiones:** El carácter “tipo de corteza” podría contribuir a la caracterización de géneros y la asignación genérica de especies confusas en la clasificación de Cheilanthoideae. Sin embargo es necesaria la resolución completa de las relaciones filogenéticas dentro del clado hemionitoide en la filogenia global de la subfamilia.

### PALABRAS CLAVE

Anatomía radicular, corteza radicular, endodermis, filogenia, helechos cheilanthoides.

## INTRODUCCIÓN

La evolución de las raíces permitió una de las mayores innovaciones en la conquista del medio terrestre, ya que influenciaron tanto la estructura y tamaño de las plantas como la forma en que interactúan con el suelo. Las interacciones entre las raíces y su ambiente terrestre a lo largo del tiempo trajeron aparejados cambios en el suelo que a su vez promovieron cambios en los sistemas radiculares de las plantas (Kenrick & Crane, 1997; White *et al.*, 2013).

Estructuralmente la raíz, en corte transversal, está formada por la epidermis uniestratificada con pelos radiculares cuya función es el anclaje al suelo y la absorción de iones y agua (Emons & Ketelaar, 2009). Por debajo de la epidermis, la corteza está constituida por células parenquimáticas con o sin espacios intercelulares. La capa más interna de la corteza, la endodermis, está formada por un solo estrato de células con bandas de Caspary enriquecidas con suberina, lignina o ambos compuestos. Según el grado de desarrollo de las paredes celulares de la endodermis pueden presentar tres etapas o fases I, II y III (Priestley & Radcliffe, 1924; Scott & Peterson, 1979; Chapple & Peterson, 1987; Peterson & Enstone, 1996; Schreiber *et al.*, 1999; Geldner, 2013; Liška *et al.*, 2016). La fase I se caracteriza por la presencia de bandas con suberina, la fase II constituye una eficiente barrera apoplástica, formada por las láminas de suberina, y la fase III consiste en paredes de celulosa impregnada por lignina. La endodermis permite la entrada de iones a la estela por vía simplástica y favorece su movimiento centrípeto a través de los plasmodesmos, previene el retorno de iones del cilindro vascular hacia la corteza de la raíz por vías apoplástica, y protege contra infecciones y parásitos (Schreiber *et al.*, 1999; Hose *et al.*, 2001; Enstone *et al.*, 2003). Por debajo de la endodermis se encuentra el periciclo, de propiedades meristemáticas, que rodea al tejido vascular formado por xilema y floema, con función conductora, carecen de médula, y el protoxilema se dispone de manera exarca (Ogura, 1972).

Los helechos cheilanthoides en general crecen en regiones montañosas o serranas, en sustratos rocosos o pedregosos, en grietas de rocas y suelos poco profundos o ausentes, expuestos a una marcada insolación, alta variación de temperatura y escasez de agua, a veces en condiciones extremas.

Para absorber el agua disponible y minimizar su pérdida, las plantas de ambientes áridos desarrollan raíces con características morfológicas como la presencia de endodermis con paredes suberificadas, exodermis y tejidos lignificados (Dubrovsky & Shishkova, 2013). Entre los helechos de la familia Pteridaceae, han sido descritas la estructura de las raíces de algunas especies cheilanthoides, tales como *Doryopteris lorentzii* (Terán *et al.*, 2009), *D. concolor* (Hernández *et al.*, 2010), *Adiantopsis chlorophylla* (Hernández & Rodríguez, 2010), *Cheilanthes pilosa* (Hernández *et al.*, 2011a), *Trachypteris pinnata* (Hernández *et al.*, 2011b) y *Doryopteris triphylla* (Neira *et al.*, 2017).

Las filogenias moleculares de los helechos cheilanthoides basadas en marcadores plastidiales muestran siete clados a nivel global, de los cuales, cuatro tienen presencia en América del Sur (Windham *et al.*, 2009). En esta región, el clado mejor representado es el de los hemionitoides, que incluye a los géneros *Adiantopsis* Fée, *Doryopteris* J. Sm., *Gaga* Pryer, F. W. Li & Windham, y otros géneros menores (Link-Pérez *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2012; Yesilyurt *et al.*, 2015; Ponce & Scataglini, 2018, 2022). También incluye a *Cheilanthes* Sw., uno de los géneros más grandes de la subfamilia Cheilanthoideae, cuya circunscripción estricta fue propuesta por Ponce & Scataglini, (2018, 2022). Sin embargo, hasta el momento no existen estudios que integren la evidencia de las filogenias moleculares y la clasificación taxonómica con estudios anatómicos en los géneros de la familia.

Los objetivos de este estudio son: 1) analizar los caracteres anatómicos de la raíz en especies sudamericanas pertenecientes a diferentes géneros de los helechos cheilanthoides; 2) mapear los estados de los caracteres radiculares de interés sobre un árbol de filogenia molecular de Cheilanthoideae, a fin de analizar si alguno de ellos se ajusta a los clados planteados para la subfamilia y 3) discutir las funciones adaptativas de las estructuras radiculares en los helechos cheilanthoides.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Muestreo

En el presente trabajo se estudió la anatomía radicular en 48 especies sudamericanas que

representan a 12 géneros cheilanthoides con presencia en América del Sur, dos de ellos cosmopolitas: *Cheilanthes* Sw. (ca. 25 especies sudamericanas/17 estudiadas) y *Pellaea* Link (ca. 5/4), y diez géneros neotropicales: *Adiantopsis* (ca. 20/4), *Argyrochosma* (J.Sm.) Windham (4/3), *Astrolepis* D.M. Benham & Windham (1/1), *Doryopteris* (ca. 20/5), *Gaga* (ca. 4/1), *Hemionitis* L. (ca. 4/1), *Lytoneuron* (Klotzsch) Yesilyurt (ca. 12/3), *Mineirella* Ponce & Scataglini (ca. 6/3), *Myriopteris* Fée (ca. 6/4), *Notholaena* R.Br. (3/1) y *Trachypteris* André ex Christ (2/1).

#### Material estudiado

*Adiantopsis chlorophylla* (Sw.) Fée. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Chichigasta, Concepción, camino a la Laguna del Tesoro, 30-III-2013, Delgado 365 (LIL). *Adiantopsis dichotoma* (Sw.) T. Moore. ARGENTINA. Prov. Misiones: Dpto. Apóstoles, Parque Provincial de la Sierra Ing. Raúl Martínez Crovetto, 7-XI-2000, Múlgura et al. 2377 (SI). *Adiantopsis radiata* (L.) Fée. ARGENTINA. Prov. Corrientes: Dpto. Ituzaingó, Río Paraná, 6-V-2016, Dematteis et al. 20 (CTES). *Adiantopsis tweediana* (Hook.) Link-Pérez & Hickey. ARGENTINA. Prov. Corrientes: Dpto. San Cosme, Perichón, 29-IV-2007, Meza Torres et al. 654 (SI). *Argyrochosma flava* (Hook.) M. Kessler & A.R. Sm. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Trancas, Vipos, 5-VI-2012, Delgado 90 (LIL). *Argyrochosma nivea* (Poir.) Windham. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Tañi del Valle, El Rincón, 3-V-2014, Hernández et al. 3382 (LIL). *Argyrochosma tenera* (Gillies ex Hook.) M. Kessler & A.R. Sm. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Tañi del Valle, El Rincón, 3-V-2014, Hernández et al. 3482 (LIL). *Astrolepis sinuata* (Lag. Ex Sw.) D.M. Benham & Windham. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Trancas, San Pedro de Colalao, camino a Hualinchay, 1-VI-2014, Delgado 885 (LIL). *Cheilanthes arequipensis* (Maxon) R.M. Tryon & A. F. Tryon. ARGENTINA. Salta: Dpto. Iruya, El Roquedal camino de Iruya a Iturbe, 24-II-2007, Hernández & Albornoz 447 (LIL). *Cheilanthes buchtienii* (Rosenst.) R.M. Tryon. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Trancas, Hualinchay camino a Lara, 16-XII-2011, Hernández et al. 2075 (LIL). *Cheilanthes glauca* (Cav.) Mett. ARGENTINA. Prov. Neuquén: Dpto. Aluminé, Lago Moquehue, 30-XI-2010, Zuloaga 12639

(SI). *Cheilanthes hieronymi* Herter. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: Partido de Tornquist, Sierra de la Ventana, 20-IV-1949, Krapovickas 2183 (SI). *Cheilanthes hypoleuca* (Kunze) Mett. CHILE. Prov. Bío Bío: Nacimiento, Fundo Tumbillo, Prov. de Malleco, 12-XI-1950, Pfister s.n. (LIL). *Cheilanthes micropteris* Sw. ARGENTINA. Prov. Salta: Dpto. Cafayate, El Divisadero, 9-IV-2009, Hernández et al. 1418 (LIL). *Cheilanthes mollis* (Kunze) C. Presl. CHILE. Coquimbo, Choapa, Pichidangui, s.f., Garaventa 6140 (SI). *Cheilanthes obducta* Mett. ex Kuhn. ARGENTINA. Prov. Santiago del Estero: Dpto. Pellegrini, El Remate, 28-III-2008, Hernández et al. 635 (LIL). *Cheilanthes pilosa* Goldm. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Tañi del Valle, El Infiernillo, 21-V-2010, Hernández et al. 1380 (LIL). *Cheilanthes poeppigiana* Mett. ex Kuhn. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Trancas, Hualinchay Camino a Lara, 16-XII-2011, Hernández et al. 2101 (LIL). *Cheilanthes pohliana* Mett. BRASIL. Goiás, Alto Paraíso de Goiás, GO-118, Serra da Baliza, 15-III-1995, Cavalcanti 1379 (SP). *Cheilantes regnelliana* Mett. ex Baker. BRASIL. Minas Gerais, Entre Rios de Minas, 1-10-1971, Krieger s.n. (CESJ 10907) (SI). *Cheilanthes pruinata* Kaulf. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Tañi del Valle, Camino a Amaicha del Valle, 10-II-2014, Hernández et al. 3228 (LIL). *Cheilanthes rufopunctata* Rosenst. BOLIVIA. Inquisivi, Carabuco, along the road between Choquetanga and Carabuco Power Station, 27-I-1990, Lewis 37011 (SI). *Cheilanthes sarmientoi* Ponce. ARGENTINA. Prov. San Juan. Dpto. Jáchal. Bella Vista, El Divisadero - El Salto, 10-III-2010, Ponce & Kiesling 112 (SI). *Cheilanthes squamosa* Gillies ex Hook. & Grev. ARGENTINA. Prov. Jujuy, Dpto. Valle Grande. Camino del Inca Santa Ana 2km antes de Valle Colorado, 26-II-2009, Hernández & Muruaga 929 (LIL). *Cheilanthes volcanensis* de la Sota. ARGENTINA. Prov. Tucumán. Dpto. Chichigasta. Basin de Cochuna, 26-III-1978, Halloy 134 (LIL). *Doryopteris concolor* (Langsd. & Fisch.) Kuhn. ARGENTINA. Prov. Tucumán. Dpto. Monteros. La Florida, 28-XI-2008, Hernández 1009 (LIL). *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels. ARGENTINA. Prov. Tucumán. Dpto. Yerba Buena. Horco Molle, 20-VI-2014, Delgado 514 (LIL). *Doryopteris patula* (Fée) Fée. ARGENTINA. Prov. Tucumán, Dpto. Monteros. Quebrada de Caspinchango, 9-XII-2007, Lillo 8405 (LIL).

*Doryopteris pentagona* Pic. Serm. ARGENTINA. Prov. Tucumán. *Dpto. Chicligasta*. Puestos de las Pavas a Saladillo, 23-III-1953, Meyer 18027 (LIL). *Doryopteris triphylla* (Lam.) Kaulf. ARGENTINA. Prov. Tucumán. *Dpto. Trancas*. San Pedro de Colalao, camino a Hualinchay, 2-VII-2014, Delgado *et al.* 915 (LIL). *Gaga marginata* (Kunth.) F.W. Li & Windham. ARGENTINA. Prov. Tucumán. Tafi del Valle, Camino al Rincón, 10-II-2014, Hernández *et al.* 3436 (LIL). *Hemionitis tomentosa* (Lam.) Raddi. ARGENTINA. Prov. Jujuy. *Dpto. Ledesma*. Parque Nacional de Calilegua, 25-V-2011, Arana 1735 (LIL). *Lytoneuron crenulans* (Fée) Yesilyurt. ARGENTINA. Prov. Misiones, *Dpto. San Antonio*, Jardín. Salto del Tabay, 18-II-1978, Legname *et al.* 5956 (LIL). *Lytoneuron lomariaceum* (Kunze ex Klotzsch) Yesilyurt. BRASIL. Campo do Jordao, 1-II-1946, Leite 3338 (LIL). *Lytoneuron ornithopus* (Mett. ex Hook. & Baker) Yesilyurt. BRASIL. Minas Gerais, entre Congonhas y Belo Horizonte, 16-V-1957, Pereira 2402 - Pabat 3238 (LIL). *Mineirella geraniiifolia* (Weath.) Ponce & Scataglini. BRASIL. Minas Gerais, Almenara, Fazenda Limoeiro, 29-II-2004, Salino *et al.* 9402 (BHCB). *Mineirella goyazensis* (Taub.) Ponce & Scataglini. BRASIL. Rio Grande do Sul, s.f., Lehn s.n (SI). *Mineirella venusta* (Brade) Ponce & Scataglini. BRASIL. Minas Gerais, Catas Altas, Serra do Caraça, 14-III-2002, Mota 2788 (BHCB). *Myriopteris aurea* (Poir.) Grusz & Windham. ARGENTINA. Prov. Jujuy, *Dpto. Valle Grande*. Santa Ana. Camino del Inca, 26-II-2009, Hernández & Muruaga 934 (LIL). *Myriopteris microphylla* (Sw.) Grusz & Windham. ARGENTINA. Prov. Tucumán. *Dpto. Trancas*. San Pedro de Colalao. Camino a Hualinchay, 3-VII-2014, Delgado 901 (LIL). *Myriopteris myriophylla* (Desv.) J. Sm. ARGENTINA. Prov. Tucumán. *Dpto. Tafi del Valle*. El Rincón, 3-V-2014, Hernández *et al.* 3374 (LIL). *Myriopteris notholaenoides* (Desv.) Grusz & Windham. ARGENTINA. Prov. Salta, La Candelaria, Potrero el Nogalito, 26-IV-1964, Jerez *et al.* 4901 C (LIL). *Notholaena sulphurea* (Cav.) J. Sm. ARGENTINA. Prov. Salta. Guachipas. El Cebilar, 29-XI-2008, Hernández *et al.* 820 (LIL). *Pellaea furcata* M.A.Hern. & O.G.Martínez. ARGENTINA. Prov. Jujuy, *Dpto. Valle Grande*. Santa Ana. Camino del Inca, 19-V-2012, Hernández *et al.* 2563 (LIL). *Pellaea ovata* (Desv.) Weath. ARGENTINA. Prov. Tucumán. *Dpto. Trancas*. San Pedro de Colalao, 3-VII-2014, Delgado *et al.* 910

(LIL). *Pellaea sagittata* (Cav.) Link. MÉXICO. San Juanito, Segorachi near Mojarachi, 27-VII-1957, Knobloch 162 (LIL). *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link. ARGENTINA. Prov. Tucumán. *Dpto. Tafi del Valle*, Carapunco, 19-IV-2005, Hernández & Muruaga 62 (LIL). *Trachypteris pinnata* (Hook. f.) C. Chr. ARGENTINA. Prov. Santiago del Estero, *Dpto. Pellegrini*, El Remate, 28-III-2008, Hernández *et al.* 624 (LIL).

#### Análisis anatómico

Se trabajó con raíces frescas, material herborizado rehidratado con agua durante 12 hs. y raíces fijadas en FAA (1:1:8 v-v-v formalina: ácido acético glacial: alcohol etílico 80%) para estudios de microscopía óptica. Para los estudios anatómicos de raíz se realizaron cortes transversales a mano alzada. Las secciones se decoloraron, con hipoclorito de sodio (NaClO) comercial diluido en agua a una proporción de 1:1. Se lavaron cinco veces con agua destilada y se aplicó la coloración diferencial azul astra (0,5%) y safranina (1%) (Bruno *et al.*, 2007). Todos los preparados semi permanentes se montaron en agua y glicerina (1:1).

Para la caracterización y definición de algunos tejidos se realizaron las siguientes pruebas histoquímicas, en las secciones, previamente decoloradas. Para la verificación de la presencia de lignina en las endodermis se utilizó la técnica de floroglucina (1%) y ácido clorhídrico 25% (D'Ambrogio de Argüeso, 1986) y para visualizar la suberina y los lípidos en general se usó sudán III.

Para la definición de la fase en la que se encuentra la endodermis en los helechos estudiados y la determinación del tipo de compuestos presentes se utilizó la coloración diferencial safranina-azul astra, sudán III y test de floroglucina-HCl.

Las observaciones y fotografías de los cortes de raíz, se realizaron con un microscopio estereoscópico Nikon SMZ 800 con cámara de video, microscopio óptico Zeiss Axiostar con una cámara Canon Powershot A620 de 7,2 MP; y con un microscopio Olympus CX 41 con una cámara digital Mshot.

#### Análisis filogenético

A fin de obtener un árbol que represente la hipótesis filogenética de Cheilanthesoideae, se construyó una matriz de datos moleculares incluyendo, como representantes de los

diferentes géneros cheilanthoides sudamericanos, fundamentalmente a las especies analizadas anatómicamente, con excepción de *Pellaea furcata* que no ha sido secuenciada hasta ahora. Se analizaron en total 54 taxones. La especie *Calciophlopteris ludens* (Wall. ex Hook.) Yesilyurt & H.Schneid. fue utilizada como grupo externo para enraizar el árbol.

Se utilizaron las secuencias de ADN pertenecientes a 3 marcadores plastidiales (*rbcL*, *trnL-F* y *rps4*) analizadas en la filogenia global de Cheilanthoideae en Ponce & Scatagliini (2018, 2022). Los tres marcadores concatenados totalizaron 3332 pares de bases, de las cuales 682 resultaron caracteres informativos.

La matriz se analizó bajo el método de parsimonia utilizando el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Las búsquedas incluyeron 1000 repeticiones, cada una de las cuales generó un árbol de Wagner usando una secuencia de adición aleatoria de taxones de la matriz de datos, intercambiando el árbol inicial con TBR (bisección y reconexión de árboles) y reteniendo un máximo de 10 árboles en cada réplica. Posteriormente, todos los árboles óptimos se intercambiaron utilizando TBR, con un máximo de 20.000 árboles. Se generó un árbol de consenso estricto a partir de los árboles más parsimoniosos. Los soportes de las ramas se estimaron utilizando Bootstrap (BS) (Felsenstein, 1985) con un total de 10.000 repeticiones.

A fin de mapear el carácter tipo de corteza sobre la hipótesis molecular obtenida, se utilizó el comando “common mapping” de TNT, mediante el cual se visualizan las optimizaciones de los estados de los caracteres comunes de los árboles más parsimoniosos, sobre el árbol de consenso estricto.

## RESULTADOS

### Anatomía

Las raíces de los helechos muestran en sección transversal tres zonas: epidermis, corteza y cilindro vascular. Las características de cada una de las tres zonas en las especies aquí analizadas se detallan a continuación:

**Epidermis:** Uniestratificada, formada por células de paredes delgadas con pelos absorbentes unicelulares.

**Corteza:** Presenta dos tipos estructurales: 1) corteza homogénea: formada por un solo tipo de células, con distintos grados de engrosamiento y composición de sus paredes. Las paredes pueden tener el mismo grosor en todas las células corticales o pueden ser gradualmente diferentes, en cuyo caso el espesor de la pared aumenta hacia el cilindro vascular; si bien difiere levemente el grosor de la pared, corresponden a un mismo tipo de células. 2) corteza heterogénea: formada por dos tipos diferentes de células: parenquimáticas en la corteza externa y esclerenquimáticas en la corteza interna. En las raíces que presentan la corteza heterogénea, se evaluó la presencia de lignina en las células esclerenquimáticas con paredes fuertemente engrosadas con el test de floroglucina-HCl, el que resultó negativo en todas las especies (Tabla 1).

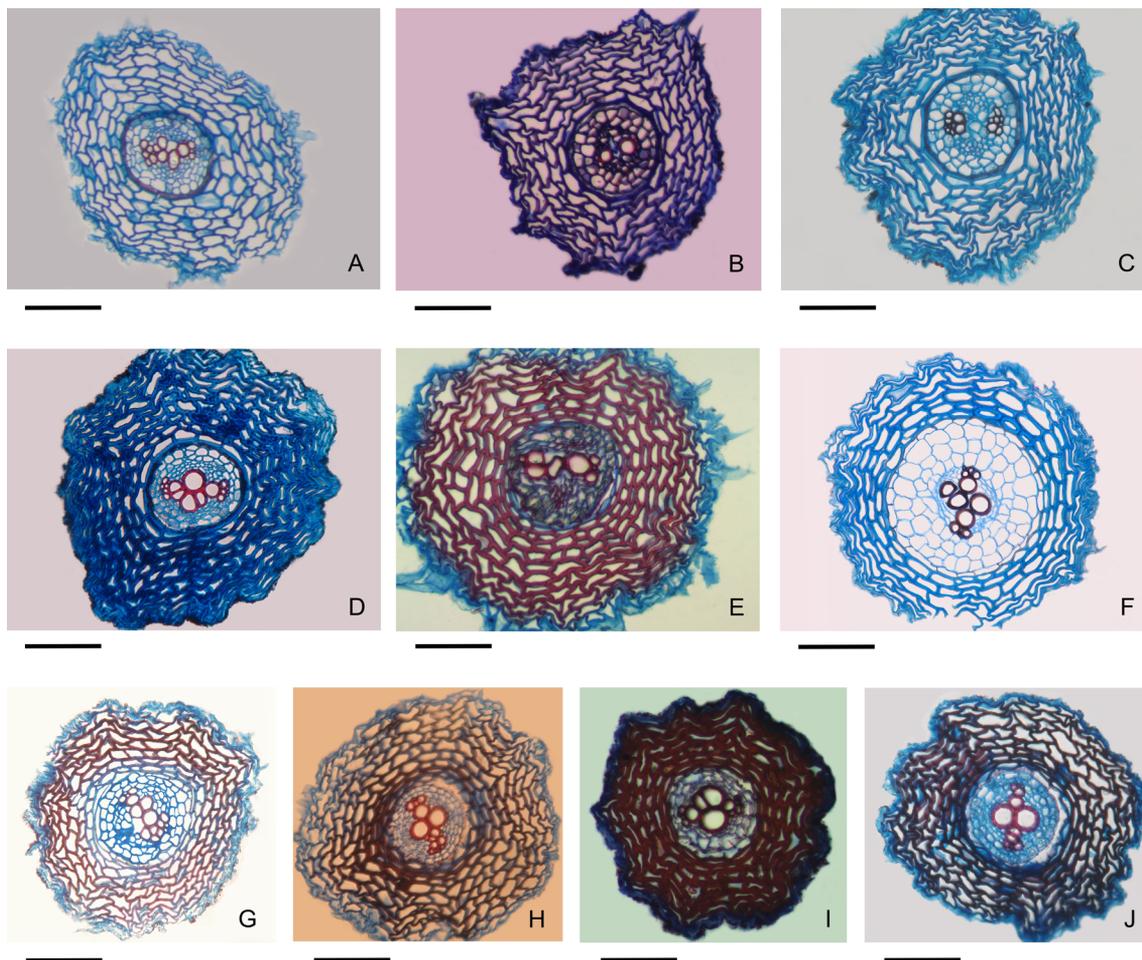
En particular, las especies analizadas presentaron los dos tipos de corteza. Se observaron 34 especies con corteza homogénea (Figs. 1; 2), mayormente compuesta por parénquima con células de paredes de distinto espesor o, menos frecuente, formada enteramente por esclerénquima, y 14 especies con corteza heterogénea (Fig. 3), constituida por ambos tejidos, parénquima y esclerénquima.

Las especies con corteza homogénea, correspondieron a los géneros: *Argyrochosma*, *Astrolepis*, *Cheilanthos*, *Gaga*, *Mineirella*, *Myriopteris*, *Notholaena*, y *Pellaea*. En 18 especies la corteza es parenquimática, uniforme, formada por células con paredes delgadas o engrosadas: *Cheilanthos arequipensis*, *C.glauca* (Fig. 1A), *C. hypoleuca* (Fig. 1B), *C. micropteris*, *C. mollis*, *C. obducta*, *C. pilosa* (Fig. 1C), *C. pruinata* (Fig. 1D), *C. rufopunctata* (Fig. 1E), *C. volcanensis* (Fig. 1F), *Myriopteris myriophylla* (Fig. 1G), *M. microphylla*, *M. notholaenoides*, *Notholaena sulphurea*, *Pellaea furcata* (Fig. 1H), *P. ovata*, *P. sagittata* (Fig. 1I) y *P. ternifolia* (Fig. 1J). En 15 especies, la corteza es parénquimática no uniforme, formada por células con paredes delgadas hacia la periferia y más engrosadas a fuertemente engrosadas próximas al cilindro vascular. Este tipo de parénquima se presenta en las siguientes especies: *Argyrochosma flava*, *A. nivea* (Fig. 2A), *A. tenera*, *Astrolepis sinuata*, *Cheilanthos buchtienii* (Fig. 2B), *C. hieronymi* (Fig. 2C),

**Tabla 1.** Cuadro comparativo de la anatomía de raíces de 48 especies de helechos Cheilanthes indicando tipo de corteza, características del parénquima y esclerénquima, y periciclo. Símbolos= \*: homogénea (parénquima o esclerénquima) o heterogénea (parénquima y esclerénquima); \*\*: uniforme o no uniforme (células de paredes engrosadas próximas al cilindro vascular); -: no corresponde.

Especie	Tipo de Corteza*	Presencia de parénquima	Uniformidad del parénquima**	Engrosamiento de las paredes del parénquima	Presencia de esclerénquima	Engrosamiento de las paredes del esclerénquima	Estratos del periciclo
<i>Adiantopsis chlorophylla</i> (Sw.) Fée	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	2 a 3
<i>Adiantopsis dichotoma</i> (Sw.) T. Moore	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1
<i>Adiantopsis radiata</i> (L.) Fée	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	2 a 3
<i>Adiantop(S)is tweediana</i> (Hook.) Link-Pérez & Hickey	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1
<i>Argyrochosma flava</i> (Hook.) M. Kessler & A.R. Sm.	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	1 a 2
<i>Argyrochosma nivea</i> (Poir.) Windham	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Argyrochosma tenera</i> (Gillies ex Hook.) M. Kessler & A.R. Sm.	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes fuertemente engrosadas	Ausente	-	2
<i>Astrolepis sinuata</i> (Lag. Ex Sw.) D.M. Benham & Windham	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes arequipensis</i> (Maxon) R.M. Tryon & A. F. Tryon	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes buchtienii</i> (Rosenst.) R.M. Tryon	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes fuertemente engrosadas	Ausente	-	1
<i>Cheilanthes glauca</i> (Cav.) Mett.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes hieronymi</i> Herter	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes engrosadas	-	-	2
<i>Cheilanthes hypoleuca</i> (Kunze) Mett.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes micropteris</i> Sw.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	1 a 2
<i>Cheilanthes mollis</i> (Kunze) C. Presl	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes obducta</i> Mett. ex Kuhn.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	1
<i>Cheilanthes pilosa</i> Goldm.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	1 a 2
<i>Cheilanthes poeppigiana</i> Mett. ex Kuhn	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	3
<i>Cheilanthes pohliana</i> Mett.	Homogénea	Ausente	-	-	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1
<i>Cheilantes regnelliana</i> Mett. ex Baker	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes pruinata</i> Kaulf.	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	1 a 2
<i>Cheilanthes rufopunctata</i> Rosenst.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	1
<i>Cheilanthes sarmientoi</i> Ponce	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes squamosa</i> Gillies ex Hook. & Grev.	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	2
<i>Cheilanthes volcanensis</i> de la Sota	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	3

Especie	Tipo de Corteza*	Presencia de parénquima	Uniformidad del parénquima**	Engrosamiento de las paredes del parénquima	Presencia de esclerénquima	Engrosamiento de las paredes de la esclerénquima	Estratos del periclio
<i>Doryopteris concolor</i> (Langsd. & Fisch.) Kuhn	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1 a 2
<i>Doryopteris lorentzii</i> (Hieron.) Diels	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1 a 2
<i>Doryopteris patula</i> (Fée) Fée	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1
<i>Doryopteris pentagona</i> Pic. Serm.	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1 a 2
<i>Doryopteris triphylla</i> (Lam.) Kaulf.	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	2
<i>Gaga marginata</i> (Kunth.) F.W. Li & Windham	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	2
<i>Hemionitis tomentosa</i> (Lam.) Raddi	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes engrosadas	2
<i>Lytoneuron crenulans</i> (Fée) Yesilyurt	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1
<i>Lytoneuron lomariaceum</i> (Kunze ex Klotzsch) Yesilyurt	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1
<i>Lytoneuron ornithopus</i> (Mett. ex Hook. & Baker) Yesilyurt	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes fuertemente engrosadas	1 a 2
<i>Mineirella geraniifolia</i> (Weath.) Ponce & Scataglini	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	1
<i>Mineirella goyazensis</i> (Taub.) Ponce & Scataglini	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes delgadas	Ausente	-	1
<i>Mineirella venusta</i> (Brade) Ponce & Scataglini	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	1
<i>Myriopteris aurea</i> (Poir.) Grusz & Windham	Homogénea	Presente	No uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Myriopteris microphylla</i> (Sw.) Grusz & Windham	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Myriopteris myriophylla</i> (Desv.) J. Sm.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Myriopteris notholaenooides</i> (Desv.) Grusz & Windham	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2
<i>Notholaena sulphurea</i> (Cav.) J. Sm. & O.G.Martínez	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2 a 3
<i>Pellaea furcata</i> M.A.Hern.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2 a 3
<i>Pellaea ovata</i> (Desv.) Weath.	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2 a 3
<i>Pellaea sagittata</i> (Cav.) Link	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes fuertemente engrosadas	Ausente	-	1 a 2
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link	Homogénea	Presente	Uniforme	Paredes engrosadas	Ausente	-	2 a 3
<i>Trachypteris pinnata</i> (Hook. f.) C. Chr.	Heterogénea	Presente	Uniforme	Paredes delgadas	Presente	Paredes engrosadas	1

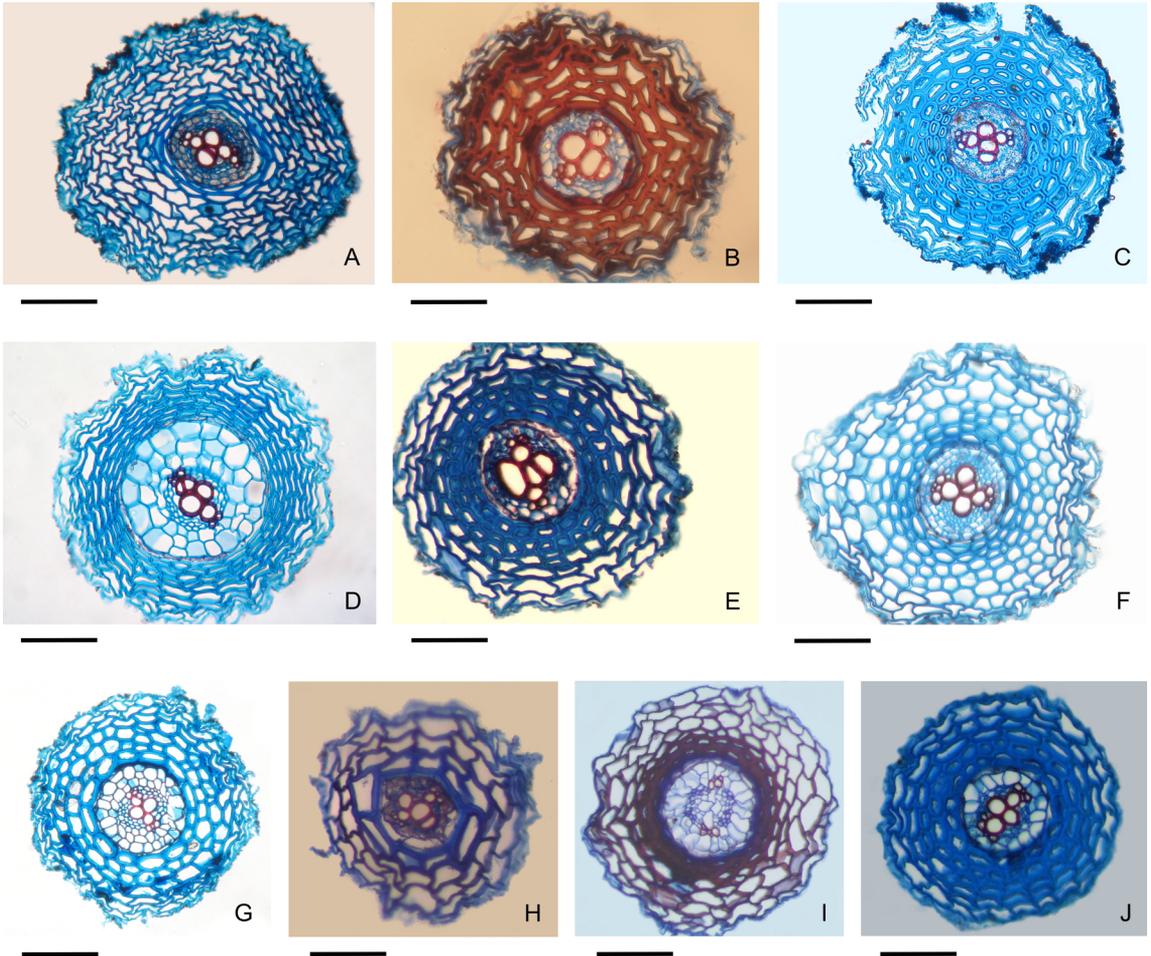


**Fig. 1.** Anatomía de las raíces de helechos cheilanthoides con corteza homogénea. **A:** *Cheilanthes glauca*. **B:** *Cheilanthes hypoleuca*. **C:** *Cheilanthes pilosa*. **D:** *Cheilanthes pruinata*. **E:** *Cheilanthes rufopunctata*. **F:** *Cheilanthes volcanensis*. **G:** *Myriopteris myriophylla*. **H:** *Pellaea furcata*. **I:** *Pellaea sagittata*. **J:** *Pellaea ternifolia*. Escalas= D, H: 90 µm; A, B, C, E: 100 µm; F, G: 110 µm; I, J: 120 µm.

*C. poeppigiana* (Fig. 2D), *C. regnelliana* (Fig. 2E), *C. sarmientoi*, *C. squamosa* (Fig. 2F), *Gaga marginata* (Fig. 2G), *Mineirella geraniifolia* (Fig. 2H), *M. goyazensis* (Fig. 2I), *M. venusta* (Fig. 2J), y *Myriopteris aurea*. Entre las especies de corteza homogénea *Cheilanthes pohliana* presenta corteza esclerenquimática, totalmente formada por esclereidas.

Las especies con corteza heterogénea corresponden a los géneros *Adiantopsis* (Fig. 3A-B), *Doryopteris* (Fig. 3C-F), *Hemionitis* (Fig. 3G), *Lytoneuron* (Fig. 3H-I) y *Trachypteris*

(Fig. 3J). Aquí, los tejidos, parénquima y esclerenquima, se diferencian netamente en dos zonas con una cantidad aproximadamente semejante de estratos celulares. La zona externa, parenquimática, formada por células grandes, isodiamétricas, angulosas, de paredes delgadas. La zona interna, esclerenquimática, con espacios intercelulares reducidos, tiene células pequeñas de lumen mínimo y paredes celulares generalmente fuertemente engrosadas (esclereidas o fibras). Ambas zonas de la corteza resultaron negativas para el test de floroglucina.



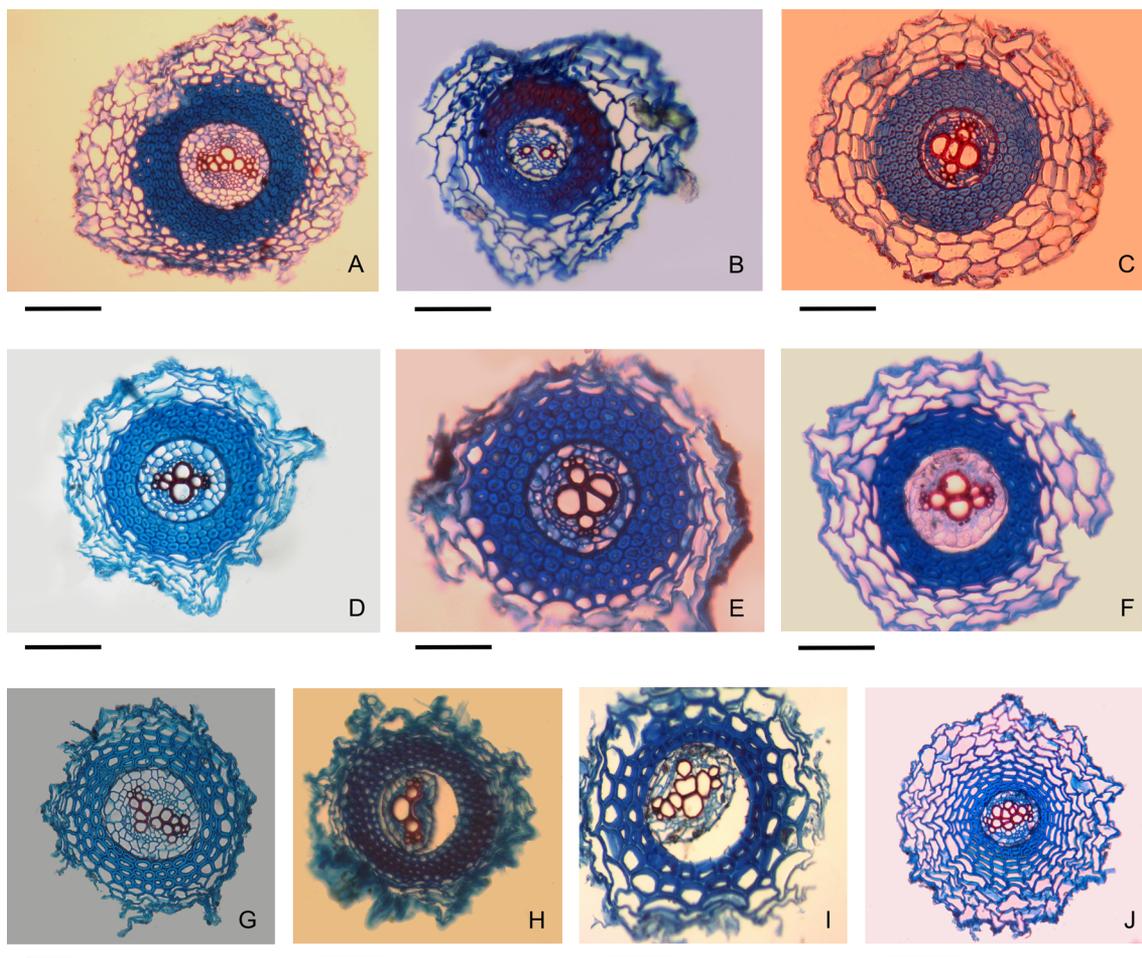
**Fig. 2.** Anatomía de las raíces de helechos cheilanthoides con corteza homogénea. **A:** *Argyrochosma nivea*. **B:** *Cheilanthes buchtienii*. **C:** *Cheilanthes hieronymi*. **D:** *Cheilanthes poeppigiana*. **E:** *Cheilanthes regnelliana*. **F:** *Cheilanthes squamosa*. **G:** *Gaga marginata*. **H:** *Mineirella geraniifolia*. **I:** *Mineirella goyazensis*. **J:** *Mineirella venusta*. Escala= B, H: 90  $\mu$ m; E, I, J: 100  $\mu$ m; A, C, D, F: 120  $\mu$ m; G: 150  $\mu$ m.

**Endodermis:** Constituye la capa más interna de la corteza; todas sus células poseen capas delgadas de suberina en las paredes internas. No se observaron depósitos de lignina en ninguna de las especies analizadas, ubicar a la endodermis en fase II. Se puede inferir que el grupo cheilanthoides no alcanza un nivel mayor o fase III.

Los tests de floroglucina-HCl y de sudán III permitieron verificar además que ninguna de las especies estudiadas posee exodermis. En estas especies la endodermis resultó positiva a

las pruebas de suberina realizadas con sudán III y presentaron además abundantes gotas de aceite tanto en la endodermis como en el cilindro vascular.

**Sistema vascular:** Todas las especies estudiadas presentaron una estela diarca, con el protoxilema exarco. El protoxilema presentó traqueidas con engrosamientos anulares o escalariformes, y el metaxilema, traqueidas escalariformes o tráqueas en algunos casos. El floema se encuentra en posición lateral a ambos lados del xilema en el cilindro vascular.



**Fig. 3.** Anatomía radicular de helechos cheilanthoides con corteza heterogénea. **A:** *Adiantopsis chlorophylla*. **B:** *Adiantopsis tweediana*. **C:** *Doryopteris concolor*. **D:** *Doryopteris lorentzii*. **E:** *Doryopteris pentagona*. **F:** *Doryopteris triphylla*. **G:** *Hemionitis tomentosa*. **H:** *Lytoneuron crenulans*. **I:** *Lytoneuron lomariaceum*. **J:** *Trachypteris pinnata*. Escala= A, B, D, J: 150  $\mu$ m; C, E, F, G, I: 100  $\mu$ m; H: 80  $\mu$ m.

**Periciclo:** Se observó que el número de estratos del periciclo es de 1 a 3, con células isodiamétricas de paredes delgadas, a veces de tamaños variables. En los casos que el periciclo de una especie posee 2-3 estratos, en general disminuye su número a la altura de los puntos protoxilemáticos. Se registraron hasta tres estratos en *Adiantopsis chlorophylla*, *A. radiata*, *Cheilanthes poeppigiana*, *C. volcanensis*, *Pellaea furcata*, *P. ovata*, y *P. sagittata* (Tabla 1).

#### *Filogenia molecular y mapeo del carácter tipo de corteza*

El análisis filogenético de Cheilanthoideae con representantes de los géneros sudamericanos, arrojó como resultado 192 árboles más parsimoniosos de 1887 pasos. El consenso estricto de los mismos se muestra en la Figura 4. El árbol filogenético obtenido recuperó con buen soporte los cuatro grandes grupos propuestos tradicionalmente para Cheilanthoideae en América del Sur (Windham *et al.*, 2009): por un lado, el clado de myriopteroides

(99%) y pellaoides (100%) y por el otro, el clado de notholaenoides y hemionitoides (92%), nombres de acuerdo a Windham *et al.* (2009) (Fig. 4). A su vez, dentro del grupo de los hemionitoides, se recuperaron con buen soporte la mayor parte de los géneros sudamericanos. Sin embargo, al igual que en las filogenias globales, las relaciones más basales entre géneros o grupos de géneros dentro de hemionitoides, quedaron sin resolver (Ponce & Scataglini, 2018, 2022). Específicamente, en el árbol obtenido, las relaciones basales entre el género *Hemionitis* y los clados *Cheilanthes-Gaga* y *Adiantopsis-Doryopteris* y *aff.* se muestran irresueltas.

Por otro lado, al igual que en las filogenias globales antes mencionadas, las especies *Cheilanthes pohliana* y *C. regnelliana* resultaron estar relacionadas al género *Mineirella*.

Sobre el árbol molecular obtenido se realizó el mapeo del carácter “tipo de corteza” (homogénea-heterogénea) y se observó que la distribución de los estados del carácter se ajustó a géneros y/o clados de la subfamilia. Específicamente, las raíces con corteza homogénea se encontraron en las especies de los géneros *Argyrochosma*, *Astrolepis*, *Myriopteris* y *Pellaea* para los cheilanthoides en general y en *Cheilanthes*, *Gaga*, *Mineirella* y *Notholaena* para los hemionitoides en particular. A su vez, las raíces con corteza heterogénea se restringieron al clado hemionitoide, específicamente en los géneros *Adiantopsis*, *Doryopteris*, *Hemionitis*, *Lytoneuron* y *Trachypteris* (Fig. 4).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### *Organización de la anatomía radicular*

La epidermis de todas las raíces estudiadas posee paredes delgadas, lo que coincide con lo citado para especies de helechos no cheilanthoides, *Asplenium*, *Polypodium s. l.* y *Adiantum* (Ogura, 1972).

Las raíces con corteza heterogénea, definidas en este trabajo, fueron reportadas para otras familias de helechos: Aspleniaceae, Polypodiaceae e Hymenophyllaceae (Chapple & Peterson, 1987; Schneider, 1997, 2000; Leroux *et al.*, 2011; Luna *et al.*, 2020; Hernández *et al.*, 2014; Wetzl *et al.*, 2017). En estas familias las raíces en general presentan dos tipos de tejidos: parenquimático, de posición externa y esclerenquimático, de

posición interna. Además, son frecuentes células de paredes muy gruesas que difieren de las restantes, denominadas idioblastos, las que se ubican a nivel de los puntos protoxilemáticos. Estos idioblastos interrumpen los estratos esclerenquimáticos (Schneider, 1997, 2000) y funcionan como células de paso (Ogura, 1972). La presencia de estos idioblastos, caracteriza a las raíces de Aspleniaceae, Hymenophyllaceae y Polypodiaceae, mientras que en las raíces heterogéneas de los helechos cheilanthoides el tejido esclerenquimático es continuo en la corteza interna, ya que carece de interrupciones.

Ogura (1972) describe células con paredes ligeramente más gruesas próximas al cilindro vascular, y les atribuye la función de sostén “supporting sheath”, que en nuestro estudio se encuentran en algunas especies de corteza homogénea, tales como *Argyrochosma flava*, *A. tenera*, *Cheilanthes buchtienii*, *C. hieronymi*, *C. pilosa*, *C. sarmientoi*, *C. squamosa*, *Mineirella geraniifolia*, *M. goyazensis*, *M. venusta*, *Myriopteris aurea*, *Pellaea furcata*, *P. ovata*, *P. sagittata*, y *P. ternifolia*, donde a pesar de presentar un solo tipo de tejido, las células próximas al cilindro vascular tienen paredes gradualmente más engrosadas.

Nuestros estudios indican que los helechos analizados carecen de exodermis, lo que coincide con los resultados de Damus *et al.* (1997), quienes reportan que la exodermis se presenta en el 90% de las angiospermas, está ausente en las gimnospermas y solo se registran en algunas licofitas (*Selaginella* y *Lycopodium*) y helechos (*Equisetum* y *Ophioglossum*). La presencia generalizada de la exodermis indica que este rasgo debe haber surgido más de una vez durante la historia evolutiva de las plantas vasculares (Peterson, 1992; Damus *et al.*, 1997).

Las plantas depositan polímeros hidrófobos, como la lignina o la suberina, en las paredes celulares para proteger los tejidos internos y facilitar la absorción selectiva de solutos (Andersen *et al.*, 2021). En los helechos cheilanthoides estudiados, la endodermis carece de lignina y no se observaron células de paso, alcanzando así la fase II descrita por Priestley & Radcliffe (1924), quienes señalan que las células de paso son temporales y no están presentes en esta fase. Su endodermis presenta suberina, que facilitaría el bloqueo apoplástico, constituyendo una barrera eficiente en plantas de



ambientes xéricos, ya que protege la pérdida de agua y facilita el intercambio de iones y nutrientes en condiciones hídricas muy limitadas (Líška *et al.*, 2016). El desarrollo del sistema radicular y su proceso fisiológico ha sido poco abordado en los helechos, siendo *Ceratopteris richardii* Brongn., una especie acuática, la mejor estudiada (Hou *et al.*, 2004).

Para linajes de plantas vasculares, diferente de los helechos, se han realizado numerosos aportes sobre las raíces, que también podrían encontrarse en las filicíneas. Por ejemplo, Peterson & Enstone (1996) y Enstone & Peterson (2005) indican que la escasez de agua promueve el desarrollo temprano de la endodermis; Geldner, (2013) señala que el estrés hídrico producido por la falta de agua y la fuerte radiación UV provoca la suberificación temprana de las células de paso, sellando el cilindro vascular cerca del ápice radicular para evitar la pérdida de agua; y Andersen *et al.* (2021) determinan que la producción de fenilpropanoide en la planta es esencial para el establecimiento de la banda endodérmica, así como la adherencia de la matriz de suberina a la pared celular de la endodermis.

En el cilindro vascular, los resultados obtenidos en cuanto a la posición y características del protoxilema y al predominio del esquema diarco en el cilindro vascular, son coincidentes con Ogura (1972), Schneider *et al.* (2002), Leroux *et al.* (2011), Hernández *et al.* (2014) y Luna *et al.* (2020) para Aspleniaceae, Polypodiaceae y otros grupos de helechos.

La presencia de gotas de lípidos observadas tanto en la endodermis como en células de periciclo, floema y xilema, también fue mencionada por Priestley & Radcliffe (1924) y Chapple & Peterson (1987), e interpretada, por estos autores, como una endodermis temprana previa a la formación continua de suberina en sus células.

#### *Mapeo de caracteres en la filogenia*

Respecto al mapeo de caracteres anatómicos radicales sobre la filogenia molecular de Cheilanthoideae, se demostró que el carácter tipo de corteza (homogénea-heterogénea) seguiría un patrón filogenético coincidente con la sistemática de la subfamilia y podría ser utilizado como carácter diagnóstico para ubicar taxonómicamente especies con posición incierta dentro del grupo.

El estado “corteza homogénea” resultó plesiomórfico dentro de Cheilanthoideae, ya que tanto el clado pellaoides-myriopteroides, los notholaenoides y algunos géneros hemionitoides (específicamente *Cheilanthes*, *Gaga* y *Mineirella*) presentan este tipo de corteza. A su vez, el estado “corteza heterogénea” aparece en el árbol como un estado derivado, restringido a algunos géneros del clado hemionitoide: *Hemionitis*, y el clado formado por *Trachypteris*, *Adiantopsis-Doryopteris* y *aff.*, excepto en *Mineirella* (Fig. 4).

Respecto a la excepción en el género *Mineirella*, que presenta corteza homogénea dentro de un clado que parece haber adquirido el estado de corteza heterogénea, podría tratarse de una reversión del estado de carácter. Sin embargo, se necesita un análisis más minucioso, dado que la corteza homogénea de *Mineirella* no es exactamente igual a la corteza homogénea de los otros géneros hemionitoides: *Mineirella* presenta parénquima no uniforme, al igual que otros géneros cheilanthoides como *Argyrochosma* y *Astrolepis*, mientras que *Cheilanthes* y *Gaga* presentan parénquima uniforme (Tabla 1). El caso especial de *Mineirella* se analizará con más detalle en un trabajo específico sobre el género, que se encuentra en preparación por las autoras de este artículo. En dicho trabajo se analizarán también las especies *Cheilanthes pohliana* y *C. regnelliana* que concuerdan con las especies de *Mineirella* en su posición filogenética y el tipo de corteza.

Dado que las relaciones de los clados dentro de los hemionitoides no se han podido resolver completamente aún en los estudios de filogenia molecular de Cheilanthoideae a nivel global, no es posible establecer claramente la reconstrucción ancestral del carácter tipo de corteza para dicho clado. La presencia de corteza heterogénea en *Hemionitis* sería una evidencia que apoya la relación de este género con el clado de *Adiantopsis-Doryopteris*, más que con el de *Cheilanthes-Gaga*. Sin embargo, es posible que la adquisición del estado corteza heterogénea se haya producido más de una vez dentro del grupo. Por lo tanto, la hipótesis evolutiva de este carácter anatómico para los hemionitoides deberá ser corroborada con nuevos muestreos globales que alcancen la total resolución de las relaciones filogenéticas dentro del clado hemionitoide.

### Características adaptativas

Los helechos cheilanthoides habitan en ambientes extremos, tanto por la escasez de suelo y agua así como por la alta irradiación. Dubrovsky & Shishkova (2013) y Poot *et al.* (2012) sostienen que las plantas que crecen entre las grietas de rocas con suelos poco profundos, son poco tolerantes a la irradiación solar, poseen alta eficiencia en la absorción de agua y mecanismos para evitar su pérdida. La anatomía de las especies de este estudio indicaría la existencia de tales estrategias. Asimismo, ante la ausencia de exodermis, en los helechos cheilanthoides la endodermis y las células de la corteza constituyen la barrera protectora del transporte pasivo de iones y agua entre las soluciones del suelo y el cilindro central.

Las especies que poseen raíces con corteza heterogénea cuentan con una protección adicional del cilindro vascular, ya que la corteza interna genera soporte mecánico y permite el intercambio de agua al no estar lignificada. En este sentido constituyen adaptaciones eficientes para establecerse y desarrollarse en ambientes áridos o semiáridos. Este tipo de corteza está presente en las especies de los géneros *Adiantopsis*, *Doryopteris*, *Hemionitis*, *Lytoneuron*, *Ormopteris* J. Sm. y *Trachypteris* que encuentran su mayor diversidad en el Planalto y Cerrado de Brasil.

Las especies que poseen raíces con corteza homogénea tienen tejidos con un engrosamiento gradual de las paredes celulares, a veces dependiendo de la edad de la planta, que actúa conjuntamente como tejido mecánico y de protección contra la pérdida hídrica, lo que sumado a una endodermis con suberina facilita el crecimiento en sitios con restringida disponibilidad de agua. Este tipo de cortezas se encuentran en especies xerófitas de los géneros *Argyrochosma*, *Astrolepis*, *Cheilanthes*, *Myriopteris*, *Mineirella*, *Notholaena* y *Pellaea*. Estas especies habitan en regiones montañosas Andinas, Sub-andinas y del Macizo de Brasilia en grietas en los roquedales y sobre paredes de piedra, algunas especies de *Cheilanthes*, como *C. arequipensis*, *C. pruinata*, *C. sarmientoi* y *C. squamosa* pueden crecer en mínimos intersticios en las rocas a gran altitud. Otras especies del género, como *C. glauca*, *C. hieronymi*, *C. micropteris*, *C. rufopunctata* y también *C. squamosa* se encuentran en altitudes medias en ambientes rocosos o pedregosos, semiáridos, con mayor disponibilidad de suelo intersticial.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

MAH y OGM realizaron los análisis morfo-anatómicos, las imágenes y descripciones de las raíces. MAS construyó la matriz de filogenia molecular, realizó el análisis de parsimonia y el mapeo de caracteres radiculares en el árbol obtenido. MMP realizó las revisiones taxonómicas y morfológicas. Todas las autoras participaron en la interpretación y discusión de los datos, tanto como en la preparación y redacción de la versión final del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores de los herbarios: BHCB, CTES, CESJ, LIL, SI y SP, por facilitar los especímenes de estudio. También agradecemos a Fabiana Ríos por el procesamiento de muestras histológicas y a Lelia Bordón por la realización de las figuras, y a los revisores y editores por las sugerencias que beneficiaron este trabajo. Este trabajo fue financiado por la Fundación Miguel Lillo MH Proy B 030-1.

## BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSEN, T. G., D. MOLINA, J. KILIAN, R. B. FRANKE, ... & N. GELDNER. 2021. Tissue-Autonomous Phenylpropanoid Production Is Essential for Establishment of Root Barriers. *Curr Biol* 31: 965-977. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.11.070>
- BRUNO, G., L. STIEFKENS, M. HADID, I. LISCOVSKY, ... & N. DOTTORI. 2007. Efecto de la contaminación ambiental en la anatomía de la hoja de *Ligustrum lucidum* (Oleaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 42: 231-236. <https://doi.org/10.1086-337646>
- CHAPPLE, C. C. S. & R. L. PETERSON. 1987. Root Structure in the Fern *Platyserium bifurcatum* (Cav.) C. Chr. (Polypodiaceae). *Bot. Gaz.* 148: 180-187.
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal*. Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires.
- DAMUS, M., R. L. PETERSON, D. E. ENSTONE & C. A. PETERSON. 1997. Modification of cortical cell walls in roots of seedless vascular plants. *Bot. Acta* 110: 190-195. <https://doi.org/10.1111-j.1438-8677.1997.tb00628.x>

- DUBROVSKY, J. G. & S. SHISHKOVA. 2013. Developmental adaptations in roots of desert plants with special emphasis on Cacti. En: ESHEL, A. & T. BEECKMAN (eds.), *Plant Roots the Hidden Half*. 4th Ed., vol. 28: 1-13. CRC Press-Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- ENSTONE, D. E. & C. A. PETERSON. 2005. Suberin lamella development in maize seedling roots grown in aerated and stagnant conditions. *Plant Cell Environ.* 28: 444-455.  
<https://doi.org/10.1111-j.1365-3040.2005.01286.x>
- ENSTONE, D. E. & C. A. PETERSON & F. MA. 2003. Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. *J. Plant Growth Regul.* 21: 335-351.  
<https://doi.org/10.1007-s00344-003-0002-2>
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Amer. Naturalist* 125: 1-15.  
<https://doi.org/10.1086-284325>
- GELDNER, N. 2013. The Endodermis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64: 531-558. <https://doi.org/10.1146-annurev-arplant-050312-120050>
- GOLOBOFF, P., J. FARRIS & K. C. NIXON. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.  
<https://doi.org/10.1111-j.1096-0031.2008.00217.x>
- HERNÁNDEZ, M. A. & F. P. RODRÍGUEZ. 2010. Morfología y anatomía del esporofito de *Adiantopsis chlorophylla* (Pteridaceae). *Lilloa* 47: 85-94.
- HERNÁNDEZ, M. A., G. TERÁN. & P. L. ALBORNOZ. 2010. Morfología, anatomía y endomicorrizas en el esporofito de *Doryopteris concolor* (Pteridaceae). *Lilloa* 47: 74-84.
- HERNÁNDEZ, M. A., M. G. NÁZARO & M. E. ORQUEDA. 2011a. Morfología y anatomía del esporofito de *Cheilanthes pilosa* (Pteridaceae). *Lilloa* 48: 74-82.
- HERNÁNDEZ, M. A., O. VARELA, Y. E. FERNÁNDEZ & M. G. NADRA. 2011b. Caracterización morfológica y anatómica del esporofito de *Trachypteris pinnata* (Pteridaceae) en relación con la xeromorfia. *Lilloa* 48: 153-165.
- HERNÁNDEZ, M. A., L. TERÁN, M. MATA, O. G. MARTÍNEZ & J. PRADO. 2014. Helical Cell Wall Thickenings in Root Cortical Cells of Polypodiaceae Species from Northwestern Argentina. *Amer. Fern J.* 103: 225-240.  
<https://doi.org/10.1640-0002-8444-103.4.225>
- HOSE, E., D. T. CLARKSON, E. STEUDLE, L. SCHREIBER & W. HARTUNG. 2001. The exodermis: a variable apoplastic barrier. *J. Exp. Bot.* 52: 2245-2264.  
<https://doi.org/10.1093-jexbot-52.365.2245>
- HOU G., J. P. HILL, E. B. BLANCAFLOR. 2004. Developmental anatomy and auxin response of lateral root formation in *Ceratopteris richardii*. *J. Exp. Bot.* 55: 685-693.
- KENRICK, P. & P. R. CRANE. 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33-39.  
<https://doi.org/10.1038-37918>
- KETELAAR, T. & A. M. C. EMONS. 2009. The actin Cytoskeleton in Root Hairs: a cell elongation device. En: EMONS, A. M. C. & T. KETELAAR (eds.), *Root hairs*. Plant Cell Monographs Ed., vol. 12: 211-232. Springer, Berlin, Heidelberg.  
[https://doi.org/10.1007-978-3-540-79405-9\\_8](https://doi.org/10.1007-978-3-540-79405-9_8)
- LEROUX, O., A. BAGNIEWSKA-ZADWORNA, S. K. RAMBE, J. P. KNOX, ... & R. L. L. VIANE. 2011. Non-lignified helical cell wall thickenings in root cortical cells of Aspleniaceae (Polypodiales): histology and taxonomical significance. *Ann. Bot.* 107: 195-207. <https://doi.org/10.1093-aob-mcq225>
- LI, F. W., K. M. PRYER & M. D. WINDHAM. 2012. *Gaga*, a new fern Genus segregated from *Cheilanthes* (Pteridaceae). *Syst. Bot.* 7: 845-860.  
<https://doi.org/10.1111-jse.12723>
- LINK-PÉREZ, M. A., L. E. WATSON & R. J. HICKEY. 2011. Redefinition of *Adiantopsis* Fée (Pteridaceae): Systematics, diversification, and biogeography. *Taxon* 60: 1255-1268.
- LÍŠKA, D., MARTINKA, M., KOHANA, J. & A. LUX. 2016. Asymmetrical development of root endodermis and exodermis to abiotic stresses. *Ann. Bot.* 118: 667-674.  
<https://doi.org/10.1093-aob-mcw047>
- LUNA, M. L., M. A. GANEM, M. A. GROSSE & G. L. GIUDICE. 2020. Root anatomy of 37 species of *Asplenium* (Aspleniaceae) from Argentina: contributions to the systematics and phylogeny of the genus. *Flora* 272: 151706.  
<https://doi.org/10.1016-j.flora.2020.151706>
- NEIRA, D. A., A. R. ANDRADA, V. DE LOS A. PÁEZ, A. M. RODRÍGUEZ, ... & M. A. HERNÁNDEZ. 2017. Anatomical, Histochemical and Cytogenetic Features of *Doryopteris triphylla* (Pteridaceae). *Am. J. Plant Sci.* 8: 907-920.  
<https://doi.org/10.4236-ajps.2017.84061>
- OGURA, Y. 1972. *Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes*. 2nd Ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

- PETERSON, C. A. & D. E. ENSTONE. 1996. Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. *Physiol. Plant.* 97: 592-598.  
<https://doi.org/10.1034-j.1399-3054.1996.970323.x>
- PETERSON, R. L. 1992. Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors. *Can. J. Bot.* 70: 661-675. <https://doi.org/10.1139-b92-087>
- PONCE, M. M. & M. A. SCATAGLINI. 2018. Further progress towards the delimitation of *Cheilanthes* (Cheilanthesoideae, Pteridaceae), with emphasis on South American species. *Org. Divers. Evol.* 18: 175-186. <https://doi.org/10.1007-s13127-018-0366-6>
- PONCE, M. M. & M. A. SCATAGLINI. 2022. Phylogenetic position of South American *Cheilanthes* (Cheilanthesoideae, Pteridaceae): Advances in the generic circumscription and segregation of the new genus *Mineirella*. *J. Syst. Evol.* 60: 266-280.  
<https://doi.org/10.1111-jse.12723>
- POOT, P., S. D. HOPPER & J. M. H. VAN DIGGELEN. 2012. Exploring rock fissures: does specialized root morphology explain endemism on granite outcrops? *Ann. Bot.* 110: 291-300.  
<https://doi.org/10.1093-aob-mcr322>
- PRIESTLEY, J. H. & F. M. RADCLIFFE. 1924. A study of the endodermis in the Filicineae. *New Phytol.* 23: 161-193.  
<https://doi.org/10.1111-j.1469-8137.1924.tb06632.x>
- SCHNEIDER, H. 1997. Root Anatomy in Aspleniaceae and the implications for systematic of this fern family. *Fern Gaz.* 15: 160-168.
- SCHNEIDER, H. 2000. Morphology and anatomy of roots in the filmy fern tribe Trichomanaceae H. Schneider (Hymenophyllaceae, Filicatae) and the evolution of rootless taxa. *Bot. J. Linn. Soc.* 132: 29-46.  
<https://doi.org/10.1111-j.1095-8339.2000.tb01853.x>
- SCHNEIDER, H., K. M. PRYER, R. CRANFILL, A. R. SMITH & P. G. WOLF. 2002. Evolution of vascular plant body plans: a phylogenetic perspective. En: CRONK, Q. C. B., R. M. BATEMAN & J. A. HAWKINS (eds.), *Developmental Genetics and Plant Evolution*, vol. 13: 115-140. Taylor & Francis Inc., New York.  
<http://dx.doi.org/10.1201-9781420024982.ch17>
- SCHREIBER, L., K. HARTMANN, M. SKRABS & J. ZEIER. 1999. Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *J. Exp. Bot.* 50: 1267-1280.  
<https://doi.org/10.1093-jxb-50.337.1267>
- SCOTT, M. G. & R. L. PETERSON. 1979. The root endodermis in *Ranunculus acris*. I. Structure and ontogeny. *Canad. J. Bot.* 57: 1040-1062.  
<https://doi.org/10.1139-b79-129>
- TERÁN, G. E., A. BENAVIDEZ & M. A. HERNÁNDEZ. 2009. Anatomía del esporofito de *Doryopteris lorentzii* (Hieron.) Diels (Pteridaceae). *Lilloa* 46: 147-154.
- WETZEL, M. L. R., L. DA S. SYLVESTRE, C. F. BARROS & R. C. VIEIRA. 2017. Vegetative Anatomy of Aspleniaceae Newman from Brazilian Atlantic rainforest and its application in taxonomy. *Flora* 233: 118-126.  
<https://doi.org/10.1016-j.flora.2017.05.010>
- WHITE, P. J., T. S. GEORGE, P. J. GREGORY, A. GLYN BENGOUGH, ... & B. M. MCKENZIE. 2013. Viewpoint: part of a special issue on matching roots to their environment: Matching roots to their environment. *Ann. Bot.* 112: 207-222.  
<https://doi.org/10.1093-aob-mct123>
- WINDHAM, M. D., L. HUIET, E. SCHUETTPELZ, A. L. GRUSZ, ... & K. M. PRYER. 2009. Using plastid and nuclear DNA sequences to redraw generic boundaries and demystify species complexes in cheilanthoid ferns. *Amer. Fern J.* 99: 128-132.
- YESILYURT, J. C., T. BARBARÁ, H. SCHNEIDER, S. RUSSELL, ... & M. GIBBY. 2015. Identifying the generic limits of the Cheilanthoid genus *Doryopteris*. *Phytotaxa* 221:101-122.