



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Análisis morfológico y anatómico del complejo *Myriopteris lendigera*
(Pteridaceae) en México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:

YARELY PÉREZ ATILANO

DIRECTOR: DR. ARTURO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

CO-DIRECTORA: DRA. TERESA M. TERRAZAS SALGADO

MINERAL DE LA REFORMA, HGO. 2015



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
 Área Académica de Biología
 Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

**M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
 DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
 PRESENTE.**

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado **“Análisis morfológico y anatómico del complejo *Myriopteris lendigera* (Pteridaceae) en México”**, que presenta la alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **Biól. Yarely Pérez Atilano**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE Dra. Norma L. Manríquez Morán
 SECRETARIO Dra. Teresa M. Terrazas Salgado
 VOCAL Dr. Arturo Sánchez González
 SUPLENTE M. en C. Manuel González Ledesma

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración

ATENTAMENTE
 “Amor, Orden y Progreso”
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, Enero 30 de 2015.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
 DIRECTOR DEL ICBI



Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,
 Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 66744
 Maestria-biodiversidad@hotmail.com



Agradecimientos

Al Dr. Arturo Sánchez González por darme la oportunidad de trabajar bajo su dirección y por el enorme apoyo brindado tanto en campo como en laboratorio. Gracias por todos los conocimientos adquiridos bajo su tutela, por estar pendiente de los avances del proyecto y hacer siempre un espacio para brindar ayuda.

A la Dra. Teresa M. Terrazas Salgado por su enorme disposición en ayudar y colaborar en la presente investigación, por todos los conocimientos compartidos y acercarme al mundo de la anatomía. Gracias por los consejos y las aportaciones durante la realización del proyecto.

A los miembros del Comité Tutorial, Dra. Norma L. Manríquez Moran y M. en C. Manuel González Ledesma por las observaciones, comentarios y el tiempo dedicado para enriquecer el presente proyecto.

A Adriana, Marisol, Yukary, Gabriela y Luis por su ayuda en las salidas al campo y a Oscar por la revisión de la colección en el herbario IBUG.

A los curadores de los herbarios consultados, quienes me facilitaron el acceso a la revisión, toma de fotografías y muestras de los ejemplares analizados: Dr. David Sebastian Gernandt y M. en C. María Angélica de la Paz Ramírez Roa (MEXU), M. en C. Ma. Edith López Villafranco (IZTA), M. en C. Ana Rosa López Ferrari (UAMIZ), Dra. María de la Luz Arreguín Sánchez (ENCB), Dr. Stephen D. Koch (CHAPA), M.S. González Elizondo (CIIDIR), M. en C. Martha Cedano Maldonado (IBUG), Dr. Miguel Ángel Pérez Farrera (HEM) y Biól. Oscar Farrera Sarmiento (CHIP).

Al Dr. Robbin Moran (NY), Dr. George M. Ferguson (ARIZ), Dr. Tom Wendt (TEX) y Sofie De Smedt (BR) por su enorme ayuda en la obtención de información y el envío de fotografías de las especies o ejemplares Tipo.

Al Dr. James Solomon (MO), George Yatskievych (MO) y Mary Barkworth (US) por la información proporcionada para la ubicación de los ejemplares Tipo de las especies analizadas.

A la Dra. Alejandra Vasco (UNAM) por su ayuda en la obtención de fotografías en uno de los herbarios de fuera del país (NY) y por los ensayos que realizamos para cariotipos. Gracias por todo el conocimiento compartido, los consejos, comentarios y el estar siempre en la mejor disposición de ayudarme.

Al Dr. Orlando Ávila Pozos y M. en C. Jesús M. Castillo Cerón por su enorme apoyo durante mis estudios de posgrado y la ayuda proporcionada siempre que recurrí a Ustedes.

Al Dr. Francisco J. Olguín Coca por estar siempre pendiente, por el apoyo incondicional durante mis estudios, pero sobre todo por su bonita y valiosa amistad.

Al Mtro. Rogelio Barragán Fuentes por su amistad, los consejos y por todo el apoyo brindado en cada momento.

A mis amigos, compañeros del posgrado y del laboratorio de Sistemática Vegetal: Maricela, Citlalli, Silvia, Erika, Lupita, Adriana, Marisol, Cinthia, Ángela, Luis, Oscar y Ro por todos los momentos compartidos.

A Diana, Liz, Valentina, Willi, Ame y Lili por adoptarme en casa, ser testigos de los constantes desvelos y sobre todo, por su invaluable amistad.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca con número 514571 para la realización de mis estudios de posgrado, así como el apoyo brindado por medio del programa de Becas Mixtas para la movilidad nacional.

Dedicatorias

A mis padres, Chano y Eva, por todo su amor y apoyo incondicional en cada momento de mi vida. Gracias por creer en mí y motivarme de la mejor forma para lograr cada una de mis metas.

A mis hermanos, Alondra y Diego por confiar en mí, por todo el cariño, las risas y motivarme a crecer profesional y personalmente.

A mi abuelita Elena por sus cuidados de siempre, por amar a toda su familia y ser un gran ejemplo a seguir.

A mis tías (Clara, Rosa, Elvira y Benita), tíos (Gonzalo, Andrés, Juan Carlos y Rutilio) y a sus respectivas familias por su enorme cariño, por siempre demostrarme su apoyo y estar pendientes de cada paso que doy.

A ti David, por compartir parte de tu vida conmigo, motivarme a luchar por nuestros sueños y ser parte de cada uno de mis proyectos.

*Gracias por su ejemplo de lucha constante y por ser el motor principal de mis logros
LOS AMO.*

CONTENIDO

Índice de figuras.....	vii
Índice de cuadros.....	viii
Resumen.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
2. ANTECEDENTES.....	5
2.1 Estudios anatómicos.....	5
2.2 Estudios morfológicos.....	7
2.3 Estudios moleculares.....	8
2.4 Historia taxonómica del complejo <i>Myriopteris lendigera</i>	10
2.5 Concepto de especie.....	11
3. JUSTIFICACIÓN.....	12
4. OBJETIVOS.....	13
4.1 Objetivo general.....	13
4.2 Objetivos particulares.....	13
5. MATERIAL Y MÉTODOS	
5.1 Revisión de ejemplares de herbario.....	14
5.2 Trabajo en campo.....	15
5.3 Trabajo en laboratorio.....	17

CONTENIDO

5.3.1 Características morfológicas y anatómicas evaluadas.....	17
5.3.1.1 Anatomía.....	18
5.3.1.2 Morfología.....	20
5.4 Análisis estadístico.....	21
6. RESULTADOS.....	24
6.1 Estadísticos descriptivos de las características analizadas.....	26
6.2 Análisis de agrupamiento.....	26
6.3 Análisis de Componentes Principales (ACP).....	26
6.4 Análisis discriminante (AD).....	31
6.5 Descripción anatómica y morfológica de las especies analizadas.....	38
6.5.1 Anatomía.....	38
6.5.2 Morfología.....	44
6.6 Clave dicotómica para las especies del complejo <i>Myriopteris lendigera</i> ...	57
7. DISCUSIÓN.....	58
8. CONCLUSIONES.....	69
9. BIBLIOGRAFÍA.....	70
10. APÉNDICES	
Anexo 1. Estadísticos descriptivos para las características morfológicas y anatómicas	85
Anexo 2. Filogenia del género <i>Myriopteris</i> (Tomado de Grusz <i>et al.</i> , 2014)	88

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1. Mapa de distribución de las especies del complejo <i>Myriopteris lendigera</i> en México.....	16
2. Entidades en donde se han recolectado los ejemplares analizados.....	25
3. Representación de las asociaciones entre los ejemplares de acuerdo con la semejanza en las características morfológicas y anatómicas evaluadas.....	27
4. Análisis de varianza de las características que explicaron mayor porcentaje de variación en el AD.....	33
5. Diagrama de ordenación del AD para las 14 características morfológicas en 105 ejemplares.....	34
6. Diagrama de ordenación del AD para las 14 características morfológicas y anatómicas en 42 ejemplares.....	37
7. Descripción del tejido del rizoma.....	39
8. Descripción del tejido del peciolo.....	41
9. Descripción de la lámina diafanizada.....	42
10. Esporas triletas del complejo <i>Myriopteris lendigera</i>	43
11. <i>Myriopteris lendigera</i>	48
12. <i>Myriopteris marsupianthes</i>	52
13. <i>Myriopteris mexicana</i>	56

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1. Estudios morfológicos en helechos que incluyen análisis multivariado.....	8
2. Estudios moleculares realizados en helechos.....	9
3. Características generales de los sitios de recolección.....	24
4. Raíces propias, porcentaje de varianza explicada y correlaciones entre las características morfológicas (ACP1).....	29
5. Raíces propias, porcentaje de varianza explicada y correlaciones entre las características morfológicas y anatómicas (ACP2).....	30
6. Análisis discriminante de la variación morfológica para las especies analizadas...	32
7. Matriz de distancias de Mahalanobis entre las especies analizadas a nivel morfológico.....	34
8. Análisis discriminante de la variación morfológica y anatómica para las especies analizadas.....	35
9. Matriz de distancias de Mahalanobis entre las especies analizadas a nivel morfológico y anatómico.....	37
10. Características morfológicas distintivas entre los taxones pertenecientes al complejo <i>Myriopteris lendigera</i>	57

RESUMEN

El complejo *Myriopteris lendigera* se encuentra integrado por las especies: *M. lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana*, que se caracterizan por su gran variación morfológica, lo que complica establecer límites claros entre estos taxones. Por ello, el objetivo del presente trabajo fue analizar características morfológicas y anatómicas con la finalidad de definir su *status* taxonómico. Se estudiaron 116 ejemplares provenientes de la revisión de diez herbarios nacionales, así como del material recolectado en cuatro entidades de la República Mexicana. Se evaluaron en total 42 características: 30 morfológicas y 12 anatómicas, los datos fueron analizados por medio de estadísticos descriptivos, análisis de varianza, de agrupamiento (CA), de componentes principales (ACP) y discriminante (AD). En el CA fue posible definir cinco grupos, los cuales corresponden a los tres taxones analizados y a otros dos que se utilizaron como grupos de referencia. Tanto el ACP como el AD se realizaron dos veces, la primera con datos morfológicos de 116 ejemplares, y la segunda con datos morfológicos y anatómicos de 53 especímenes. Los resultados indican que los dos primeros ejes del ACP explicaron el 65.99% y el 48.86% de la variación en las características, respectivamente. En los dos casos, las primeras dos funciones del AD explicaron el 100% de la variación en los datos. Las variables LP, AI, LF, ASP, DR, LL, NPPP, LSP, APB, AL y LPB son las que contribuyen más a la discriminación entre las especies. Las distancias de Mahalanobis indican que la variación en las características seleccionadas es significativa entre los taxones analizados. Con base en estos resultados, así como en la agrupación de los taxones dentro de los diagramas de ordenación, se sugiere que *M. lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana* son especies válidas o entidades definidas, con caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos únicos, que permiten su identificación.

1. INTRODUCCIÓN

Pteridaceae, con 50 géneros y más de 1000 especies, comprende aproximadamente el 10% de la riqueza de especies de helechos existentes a nivel mundial. Se caracteriza por la gran variabilidad morfológica de sus miembros, resultado de la extensa gama de hábitats que son capaces de colonizar (Smith *et al.*, 2006b; Rothfels *et al.*, 2008). Como ocurre con otras familias de helechos (Polypodiophyta; Christenhusz y Chase, 2014), Pteridaceae ha sido delimitada a nivel taxonómico en varias ocasiones (Tryon *et al.*, 1990; Nakazato y Gastrony, 2001), debido a que las relaciones filogenéticas entre las subfamilias, géneros y taxones infragenéricos que la componen son difíciles de establecer (Chuang y Liu, 2003; McNeill *et al.*, 2011).

En México, existen alrededor de 23 géneros y 205 especies de helechos pertenecientes a Pteridaceae (Tejero-Díez, 2009); el género *Myriopteris* Feé (*sensu* Grusz y Windham, 2013) incluido en la citada familia, se encuentra integrado por 47 taxones a nivel mundial y representa alrededor del 10% de la riqueza de los “helechos cheilanthoides” (Windham *et al.* 2009; Grusz y Windham, 2013); se distribuye desde el sur de Canadá hasta el Caribe, Centroamérica, Chile y con una especie endémica (*M. rawsonii*) en Namibia y Sudáfrica (Grusz y Windham, 2013; Grusz *et al.*, 2014). México es el centro de diversidad del género *Myriopteris*; 34 de las 47 especies se encuentran en México y siete son endémicas (Grusz y Windham, 2013).

Estudios taxonómicos recientes, han permitido entender con mayor detalle las relaciones de parentesco entre las especies de *Myriopteris* (Grusz, 2013; Grusz y Windham, 2013; Grusz *et al.*, 2014) y con respecto a *Cheilanthes*, género del cual fue segregado

recientemente (Grusz y Windham, 2013). Sin embargo, este género aún contiene controversias taxonómicas, tales como el número de especies que se incluyen en él, sus relaciones filogenéticas y niveles de ploidía, debido a la carencia de estudios anatómicos, morfológicos, cariológicos y/o moleculares detallados (Gastrony y Rollo, 1996; Mickel y Smith, 2004; Grusz *et al.*, 2014).

El complejo *Myriopteris lendigera* se encuentra integrado por las especies: *Myriopteris lendigera* (Cav.) Fée, *Myriopteris marsupianthes* Fée y *Myriopteris mexicana* (Davenp.) Grusz & Windham, que se caracterizan por presentar gran variación morfológica, lo que complica establecer límites claros entre taxones. De acuerdo con la descripción que presenta Mickel y Smith (2004), *M. lendigera* se distingue de los otros miembros del complejo por la presencia de pelos esparcidos en la interface del indusio y la lámina y por tener pelos de una o dos células de ancho sobre la fronda. Según dichos autores, *M. marsupianthes* tiene escamas lineares sobre el estípite, de cuatro a cinco células de ancho y carece de pelos en la interface del indusio y la lámina; mientras que *M. mexicana* difiere de las otras dos especies en que tiene el indusio virtualmente ausente. Por otra parte, Reeves (1979) sugiere que *M. lendigera* es un híbrido alotetraploide de *M. marsupianthes* x *M. mexicana*.

En cuanto a la distribución geográfica de dichos taxones, se registra la presencia de *M. marsupianthes* y *M. mexicana* sólo en Guatemala y México; mientras que *M. lendigera* se menciona para Colombia, Costa Rica, Ecuador, Estados Unidos, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, República Dominicana y Venezuela. En México, las especies del complejo ocupan un intervalo altitudinal entre los 1850 y 3400 m y muestran un patrón de distribución similar al continental, en donde *M. lendigera* tiene el mayor intervalo de

distribución, pues se ha registrado en el Distrito Federal y en 17 entidades de la República Mexicana (Mickel y Smith, 2004).

A pesar de que *Myriopteris* se encuentra dentro del grupo de los “helechos cheilanthoides”, donde se incluyen cerca de 400 a 500 especies caracterizadas por sobrevivir en ambientes áridos o semiáridos (Gastony y Rollo, 1996), las tres especies que conforman el complejo *Myriopteris lendigera* se desarrollan principalmente en tipos de vegetación en los que el porcentaje de humedad ambiental es intermedio (bosques templados subhúmedos), tales como el bosque de *Quercus* y el bosque de *Pinus*, en donde se presentan con un hábito de crecimiento terrestre o rupícola (Mickel y Smith, 2004).

2. ANTECEDENTES

Al igual que en otros grupos de plantas, los estudios morfológicos y anatómicos en los helechos han sido usados para comparar y establecer categorías en diferentes niveles taxonómicos, tales como familia, género y especie (Herrera, 1993; Rolleri *et al.*, 2008; Hernández-Hernández *et al.*, 2009; McNeill *et al.*, 2011; Gabriel y Galán y Prada, 2012).

La mayoría de las clasificaciones en los helechos se basan en el estudio de caracteres morfológicos del rizoma, peciolo y lámina (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2001; Mickel y Smith, 2004). Sin embargo, Pacheco y Moran (1999), Silva *et al.* (2001), Rolleri *et al.* (2003) y Hernández-Hernández *et al.* (2006), también han evaluado caracteres a nivel anatómico y concluyen que la variación en el sistema vascular, en especial en el número de cordones vasculares de la traza foliar, y el arreglo y configuración del xilema, son útiles en la sistemática de los helechos.

2.1 Estudios anatómicos

Actualmente las características del rizoma, peciolo y lámina (Gracano *et al.*, 2001), los meristemas del vástago, tejido vascular, arreglos del estele, así como la ontogenia de los estomas, son caracteres de gran importancia para la identificación de diferentes grupos en helechos (Ogura, 1972; Lin y DeVol, 1978; Gracano *et al.*, 2001; Hernández-Hernández *et al.*, 2006; Srivastava y Chandra, 2009; White y Turner, 2012).

Con respecto a los estudios anatómicos destacan los trabajos realizados con las familias: Aspleniaceae (Saiki *et al.*, 1988; Umikalsom, 1992), Dryopteridaceae (Kramer y Green, 1990; Feio *et al.*, 2013), Plagiogyriaceae (Zhang y Nooteboom, 1998), Polypodiaceae

(Zlotnik, 1991) y con los géneros: *Asplenium* (Chaerle y Viane, 2004), *Cheilanthes* (Williams, 1924; Herrera, 1993), *Cyathea* (Godwin, 1932), *Diplazium* (Pacheco *et al.*, 2003), *Dryopteris* (Hernández-Hernández *et al.*, 2006) y el complejo *Polypodium plesiosorum* (Tejero, 2005).

Herrera (1993) analizó la anatomía de las especies *Cheilanthes microphylla* y *C. alabamensis*, mismas que actualmente se ubican dentro del género *Myriopteris* (Grusz y Windham, 2013). En ambas especies observaron nidos de esclereidas en la base del peciolo, el surco entre las alas del xilema, el estele en forma de corazón y la configuración de los haces de xilema en forma de “V”. Herrera (1993) menciona que en la parte media del peciolo y hacia el raquis, los dos haces vasculares mayores tienden a fusionarse, mostrando una forma de “urna” y “mariposa”. El patrón de venación registrado para las especies fue libre y simple, el parénquima en empalizada de la lámina con células dos veces más largas que anchas y algunas en forma de “H”; el parénquima esponjoso con células lobuladas y grandes espacios intercelulares. Las dos especies presentaron estomas de tipo anomocíticos y polocíticos y difirieron en la forma de los haces en la parte media del peciolo que es tipo “mariposa” en *M. alabamensis* y en forma de “urna” en *M. microphylla*.

Recientemente Martínez y Vilte (2012), publicaron un trabajo: “The structure of petioles in *Pteris* (Pteridaceae)” en el que describen la estructura anatómica del peciolo en 12 especies y proponen una clasificación de los haces vasculares para el género analizado.

2.2 Estudios morfológicos

Los estudios morfológicos realizados con helechos pueden dividirse en dos grupos: a) aquellos enfocados a determinar la variación entre individuos en diferentes condiciones ambientales, como los realizados por Kessler *et al.* (2001), Wegner *et al.* (2003), Kessler *et al.* (2007) y Kluge y Kessler (2007), en donde analizan caracteres morfológicos tales como tipo de lámina (monomórfica o dimórfica), rizoma, división de la lámina, densidad de tricomas, densidad de venación, densidad estomática y presencia o ausencia de indusio y yemas, principalmente con la finalidad de determinar su variación morfológica con respecto a gradientes de altitud y de temperatura y b) los que analizan caracteres para llevar a cabo clasificaciones a nivel taxonómico (Rolleri *et al.*, 2003; Hernández-Hernández *et al.*, 2009).

Rolleri *et al.* (2003) analizaron caracteres morfológicos en especies pertenecientes a los géneros *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Christensenia*, *Dannaea* y *Marattia* y como parte sustancial de sus resultados proponen incluirlos dentro de una sola familia, Marattiaceae. Ponce *et al.* (2007), en su trabajo “Typification and relationships of *Cheilanthes incisa* (Pteridaceae)”, estudiaron los caracteres morfológicos principalmente de la lámina y esporas, logrando definir las relaciones taxonómicas entre cinco especies, dos pertenecientes al género *Myriopteris* y tres incluidas en el género *Aspidotis*. Por otro lado, Hernández-Hernández *et al.* (2009) analizaron las especies del complejo *Dryopteris patula* con el objetivo de identificar caracteres morfológicos que permitieran diferenciarlas.

Dentro de los estudios morfológicos con helechos, se han utilizado técnicas de análisis multivariado, con el objetivo de identificar caracteres con valor taxonómico y poder delimitar taxones (Cuadro 1). Algunas de las características consideradas en dichas investigaciones son:

grado de división de la lámina; descripción del raquis; color, forma y diámetro de las esporas; presencia o ausencia de surcos en el peciolo; color, tamaño, indumento (tricomas y escamas) y descripción de las escamas del rizoma (Speer y Hilu, 1999; Small y Hickey, 2001; Lee *et al.*, 2006).

Cuadro 1. Estudios morfológicos en helechos que incluyen análisis multivariado

Estudio	Autor/año
“Systematic of the northern Andean <i>Isoëtes karstenii</i> complex”	Small y Hickey (2001)
“The morphological distinctness of <i>Botrychium minganense</i> and <i>B. crenulatum</i> as assessed by morphometric analysis”	Swartz y Brunsfeld (2002)
“Sistemática de los helechos maratiáceos (Marattiales-Marattiaceae)”	Rolleri <i>et al.</i> (2003)
“The taxonomic status and relationships of bracken ferns (<i>Pteridium</i> : Dennstaedtiaceae) from sub-Saharan Africa”	Thomson <i>et al.</i> (2005)
“A morphometric study and revision of the <i>Asplenium trichomanes</i> group in the Czech Republic”	Ekrt y Stech (2008)
“The <i>Dryopteris patula</i> complex (Dryopteridaceae) in Mexico: morphometric analyses”	Hernández-Hernández <i>et al.</i> (2009)
“Geometric morphometrics as tool to resolve taxonomic problems: the case of <i>Ophioglossum</i> species (ferns)”	Magrini y Scoppola (2010)

2.3 Estudios moleculares

En años recientes la taxonomía en helechos ha cambiado radicalmente, debido al incremento en el número de estudios filogenéticos a nivel molecular realizados durante la última década, en donde se analizan incluso clasificaciones a nivel de familia (Smith *et al.*,

2006a; Christenhusz *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2012; Rothfels *et al.*, 2012). En el Cuadro 2 se mencionan algunos de los trabajos a nivel molecular realizados con diferentes grupos de helechos.

Cuadro 2. Estudios moleculares realizados en helechos

Estudio	Autor/Año
“ <i>Serpocaulon</i> (Polypodiaceae), a new genus segregated from <i>Polypodium</i> ”	Smith <i>et al.</i> (2006a)
“Evolution of the <i>rpoB-psbZ</i> region in fern plastid genomes: notable structural rearrangements and highly variable intergenic spacers”	Gao <i>et al.</i> (2011)
“Farina Production by gametophytes of <i>Argyroschisma nivea</i> (Pteridaceae) and its implications for Cheilanthoid phylogeny”	Gabriel y Galán y Prada (2012)
“Molecular evolution of <i>psbA</i> gene in ferns: unraveling selective pressure and co-evolutionary pattern”	Sen <i>et al.</i> (2012)
“Molecular circumscription and major evolutionary lineages of the fern genus <i>Dryopteris</i> (Dryopteridaceae)”	Zhang <i>et al.</i> (2012)
“Molecular Evidence on the Origin of <i>Osmunda x mildei</i> (Osmundaceae)”	Tsutsumi <i>et al.</i> (2012)
Gaga, a new fern genus segregated from <i>Cheilanthes</i> (Pteridaceae)	Li <i>et al.</i> (2012)
“Molecular evidence for natural hybridation in the mangrove fern genus <i>Acrostichum</i> ”	Zhang <i>et al.</i> (2013)

Hasta el momento existen pocos estudios que incluyan a especies del género *Myriopteris*; destacan los realizados con los complejos *Myriopteris fendleri* (Grusz *et al.*, 2006), *Myriopteris yavapensis* (Grusz *et al.*, 2009) y con los helechos cheilanthoides (Haufler,

2009; Windham *et al.*, 2009). Por otra parte, se han publicado algunas investigaciones que proponen la circunscripción taxonómica del género *Myriopteris* (Grusz y Winham, 2013) y de la especie *Myriopteris windhamii*, como nuevo nombre para *Cheilanthes villosa* (Grusz, 2013); y en un trabajo reciente Grusz *et al.* (2014) definieron los patrones de diversificación de las especies de *Myriopteris* adaptadas a vivir en ambientes áridos y semiáridos.

2.4 Historia taxonómica del complejo *Myriopteris lendigera*

Myriopteris lendigera (*sensu* Grusz y Windham, 2013), fue descrita por A.J. Cavanilles en 1802 bajo el nombre de *Pteris lendigera*. Después de 40 años M. Martens y H.G. Galeotti, incluyeron a dicho taxón dentro del género *Cheilanthes*, asignándole el epíteto *minor*. Posteriormente M.E. Jones en 1930 nombró a la especie como *Pomatophytum pocillatum*. Tras la segregación de *Myriopteris* del género *Cheilanthes*, en donde se incluían 11 especies, A. Feé (1852) fue el primero en nombrar a la especie como *Myriopteris villosa*, debido a la presencia de un falso indusio bien desarrollado. Sin embargo, J.J. Linden y T. Moore (1857) rechazaron su segregación en *Myriopteris* y reubicaron a dicho taxón dentro de *Cheilanthes* con el nombre de *Cheilanthes frigida*.

Myriopteris marsupianthes (*sensu* Grusz y Windham, 2013), fue descrita inicialmente con este nombre por A. Fée en 1852, una de las características de importancia para su inclusión en dicho género fue la presencia de una lámina varias veces dividida, segmentos pequeños y un falso indusio bien diferenciado. Sin embargo, Timothy Reeves en 1947 la consideró dentro del género *Cheilanthes*, lo cual fue apoyado por Mickel y Smith (2004).

Myriopteris mexicana (*sensu* Grusz y Windham, 2013), fue descrita bajo el nombre de *Cheilanthes mexicana* por G.E. Davenport en 1888. Sin embargo, tras la circunscripción del

género *Myriopteris*, Grusz y Windham (2013) proponen una nueva combinación para la especie, por lo que el nombre cambia de *C. mexicana* a *M. mexicana*.

2.5 Concepto de especie

El concepto de especie utilizado en el presente estudio es el morfológico, el cual según Morrone (2013) puede definirse bajo un contexto taxonómico: “una especie es una población o conjunto de poblaciones, cuyos caracteres morfológicos distintivos son, en opinión de un sistemático, suficientes para merecer un nombre binomial”, conceptos semejantes también han sido propuestos por otros autores (Tobias *et al.*, 2010; Singh, 2012; Pavlinov, 2013).

3. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que recientemente ha incrementado el número de estudios realizados con helechos (listados taxonómicos, nuevos registros, aspectos ecológicos y palinológicos), son pocos los trabajos que se han centrado en analizar caracteres y llevar a cabo clasificaciones, ya sea a través de análisis fenéticos y/o filogenéticos. Actualmente, realizar propuestas de clasificación con el propósito de ampliar el conocimiento sobre las especies, la comprensión más profunda de sus semejanzas, diferencias e interrelaciones, es de gran importancia en el conocimiento de la biodiversidad, sobre todo, en grupos taxonómicos complicados como es el caso del género *Myriopteris*, y de manera particular, en el complejo *Myriopteris lendigera* (Grusz *et al.*, 2014). Por ello, en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

- Analizar las características morfológicas y anatómicas de las especies del complejo *Myriopteris lendigera* (*M. lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana*), con la finalidad de definir su *status* taxonómico.

4.2 Objetivos particulares

- Identificar caracteres morfológicos y/o anatómicos que ayuden a confirmar o definir la categoría taxonómica de los miembros del complejo.
- Describir la morfología y anatomía de cada una de las especies que forman el complejo.
- Elaborar una clave dicotómica para la identificación de los taxones pertenecientes al complejo *Myriopteris lendigera*.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Revisión de ejemplares de herbario

La revisión de ejemplares de herbario, permitió conocer el espectro de variación en cuanto a las características morfológicas y anatómicas de las especies del complejo a nivel nacional. En la revisión fueron visitados los herbarios: MEXU (Herbario del Instituto de Biología, de la Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal), IZTA (Herbario de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Estado de México), UAMIZ (Herbario de la Universidad Autónoma Metropolitana, Distrito Federal), ENCB (Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional, Distrito Federal), CHAPA (Herbario del Colegio de Posgraduados, Estado de México), CIIDIR (Herbario del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Durango), IBUG (Herbario del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara, Jalisco), HGOM (Herbario de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo), HEM (Herbario de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Chiapas) y CHIP (Herbario del Jardín Botánico de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas).

Cada uno de los ejemplares de herbario fue observado a través del microscopio estereoscópico y se corroboró su identificación, con base en las claves de Mickel y Smith (2004). Adicionalmente, se tomaron fotografías de las escamas del rizoma, peciolo, lámina, segmentos laminares e indusio, con el fin de analizar posteriormente los caracteres morfológicos para cada una de las especies.

Para realizar la evaluación de las características anatómicas en cada uno de los ejemplares de herbario, se solicitó permiso para la remoción de algunos fragmentos. Las partes

vegetales removidas fueron hidratadas en una solución de NaOH al 5% y colocadas en una estufa a una temperatura de 50°C por cerca de cinco minutos, posteriormente se depositaron en FAA (formaldehído, ácido acético glacial y alcohol etílico; Johansen, 1940) hasta iniciar los cortes del rizoma y peciolo (Hernández-Hernández *et al.*, 2006; Tejero-Díez *et al.*, 2010).

Debido a que los ejemplares Tipo son de gran importancia en la resolución de problemas taxonómicos y básicos en los estudios de sistemática vegetal (Small y Hickey, 2001; López *et al.*, 2005), se solicitó información e imágenes de los ejemplares Tipo de los tres taxones pertenecientes al complejo *Myriopteris lendigera* a los herbarios BR (National Botanic Garden of Belgium), MO (Missouri Botanical Garden), TEX (Herbarium of the University of Texas) y se analizó el isotipo de *M. mexicana* de la colección del herbario MEXU. Sobre las imágenes obtenidas, se realizó la observación y evaluación de caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos de cada uno de los ejemplares Tipo: *M. lendigera* (Galeotti 6464, BR), *M. marsupianthes* (Galeotti H.G. 625 BIS, BR) y *M. mexicana* (C.G. Pringle 827, BR).

5.2 Trabajo en campo

Debido a que las especies del complejo *Myriopteris lendigera* muestran amplia distribución en México (Figura 1), la recolección de ejemplares se realizó en el Estado de México, Hidalgo, Querétaro y Veracruz, pues son las entidades en donde han sido recolectadas dos o más de las especies que integran al complejo (Mickel y Smith, 2004; Pérez-Atilano *et al.*, en revisión).

Para la localización de los sitios de recolecta en cada entidad, se tomó en cuenta la información incluida en las etiquetas de los ejemplares de herbario. De cada sitio se

obtuvieron datos generales del hábitat de las especies, tales como: altitud, coordenadas geográficas y tipo de vegetación. El criterio de clasificación de los tipos de vegetación se realizó de forma cualitativa, considerando la fisonomía y dominancia de las especies, utilizando la nomenclatura propuesta por Rzedowski (2006).

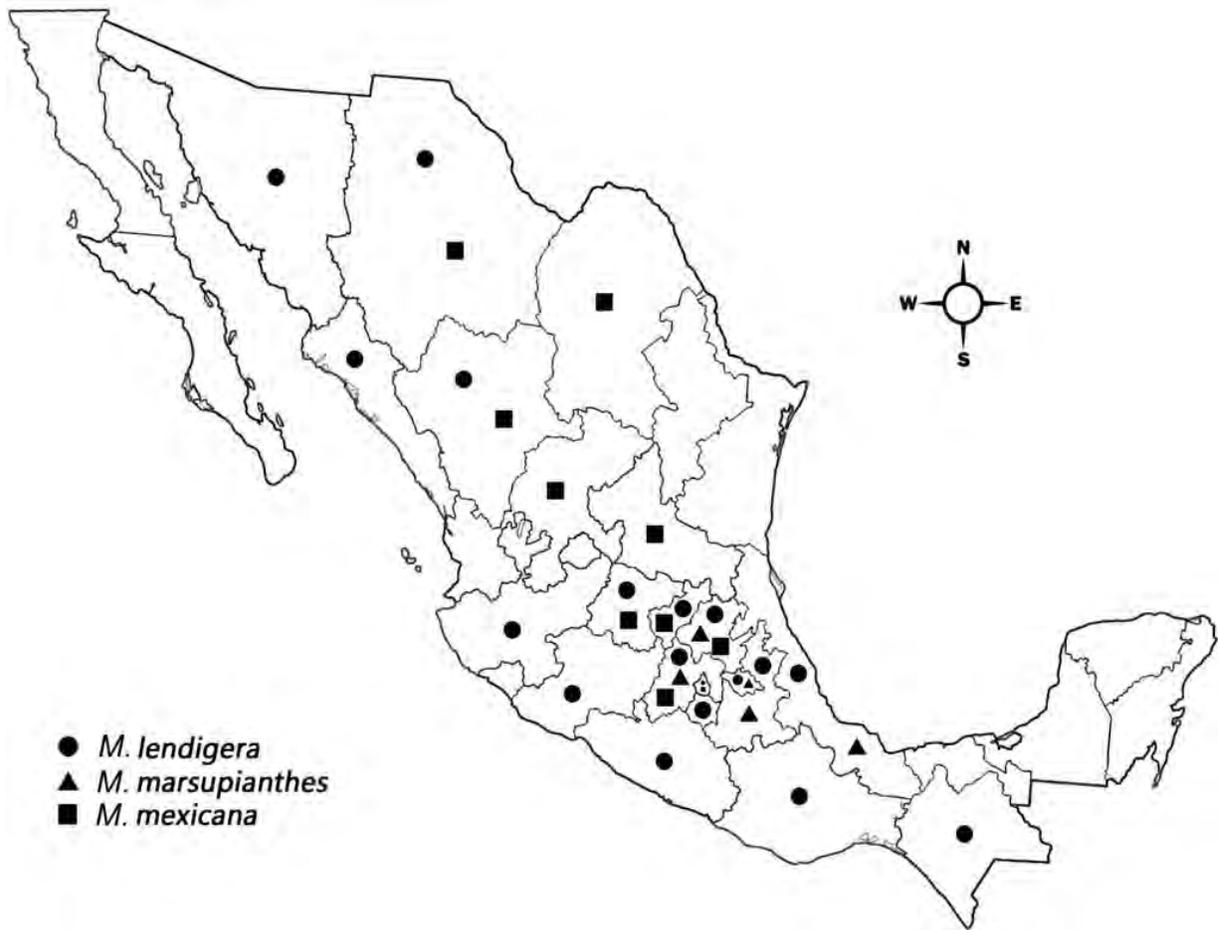


Figura 1. Mapa de distribución de las especies del complejo *Myriopteris lendigera* en México (Mickel y Smith, 2004; Pérez-Atilano *et al.*, en revisión). Círculo = *M. lendigera*, triángulo = *M. marsupianthes* y cuadrado = *M. mexicana*.

Se recolectaron ejemplares con esporangios desarrollados y se eligieron dos por cada sitio de recolecta: 1) aquellos ejemplares completos (rizoma, peciolo y lámina) que fueron identificados e incorporados a la colección de pteridofitas del herbario HGOM (ASG 4302, 4307, 4311, 4312 y YPA 160,165) y los donados al herbario MEXU (ASG 4301,4307,4308 y YPA 161,164,168,169,171), y 2) los que se separaron en rizoma, peciolo y lámina (primer par de pinnas basales); dichas estructuras fueron colocadas en frascos con FAA, pues en esta solución los tejidos se fijan rápidamente, con alteraciones estructurales mínimas (Hernández-Hernández *et al.*, 2006).

5.3 Trabajo en Laboratorio

5.3.1 Características morfológicas y anatómicas evaluadas

En cada uno de los ejemplares (la información sobre el número y características de los ejemplares, se incluyó en la sección de resultados) se analizó un total de 42 caracteres, de los cuales 30 fueron morfológicos y 12 anatómicos. La elección de las características evaluadas se realizó con base en estudios previos sobre morfología y anatomía en helechos (Hernández-Hernández *et al.*, 2006, 2009; Kessler *et al.*, 2007; Kluge y Kessler, 2007; Tejero-Díez *et al.*, 2010) y en la descripción que presenta Mickel y Smith (2004) para cada una de las especies del complejo *Myriopteris lendigera*, y fueron las siguientes:

Rizoma. Forma de crecimiento (R) y diámetro del rizoma (DR); forma (FER), tamaño (TER) y color (CER); largo (LCER) y ancho (ACER) de las células epidérmicas y largo (LCPR) y ancho (ACPR) de las células del esclerénquima (Mickel y Smith, 2004; Hernández-Hernández *et al.*, 2006, 2009; Kluge y Kessler, 2007).

Pecíolo. Color (CP), diámetro (DP) y longitud del pecíolo (LP); presencia o ausencia de surcos (S), pelos (PP) y/o escamas (EP); largo (LCEP) y ancho (ACEP) de las células epidérmicas; largo (LCPP) y ancho (ACPP) de las células del esclerénquima; número de capas celulares (NCC) del córtex; número (NHV) y forma de los haces vasculares (FHV; Mickel y Smith, 2004; Hernández-Hernández *et al.*, 2006).

Lámina. Grado de división de la lámina (GDL); longitud de la fronda (LF); ancho de la lámina (AL); longitud de la lámina (LL); número de pares de pinnas (NPP); ancho (APB) y longitud (LPB) de la pinna basal, segunda (ASP; LSP) y tercer pinna (ATP; LTP); diámetro (DS) y margen (MS) de los segmentos laminares; ausencia o presencia de papilas (PPA) y pelos en el indusio (PI); ancho del indusio (AI); densidad de tricomas (DT); densidad de venación (DV); diámetro de las esporas (DE) y número de esporas por esporangio (NEE; Mickel y Smith, 2004; Kessler *et al.*, 2007; Moran *et al.*, 2007).

5.3.1.1 Anatomía

Tanto el material recolectado en campo como el obtenido en los herbarios, fue preservado en FAA hasta realizar los cortes de pecíolo y rizoma a mano alzada (Hernández-Hernández *et al.*, 2006; Tejero-Díez *et al.*, 2010). Las estructuras de cada uno de los ejemplares (rizoma, pecíolo y pinnas basales), se lavaron con agua corriente y posteriormente se realizaron los cortes de pecíolo y rizoma con la ayuda de una navaja “Gillette”, de forma manual y fueron colocados en cajas Petri de 60 x 50 mm. Aproximadamente la mitad de los cortes realizados se colocaron en hipoclorito de sodio al 50% durante cinco minutos, después fueron enjuagados y junto con el resto de los cortes fueron deshidratados en alcohol etílico a

diferentes concentraciones: 50, 70 y 96% durante cinco a 10 minutos (Hernández-Hernández *et al.*, 2006).

Posteriormente, los cortes se colocaron en safranina “O” durante una hora para teñirlos; una vez transcurrido el tiempo se procedió a retirar el colorante, eliminando el exceso en soluciones de alcohol etílico al 96 y 100%, y se agregaron de tres a cuatro gotas de verde rápido, transcurridos alrededor de 30 segundos el colorante sintético fue retirado de los cortes utilizando alcohol absoluto, después se les agregó xilol, para finalmente montarlos en resina sintética (Johansen, 1940).

Se obtuvo una imagen fotográfica para cada una de las muestras de rizoma y peciolo, utilizando una cámara Hitachi KP-D51 y un microscopio Olympus BX50, a través del programa Image Pro-Plus, ver. 6.1. Para obtener el largo y ancho de las células epidérmicas, cada una de las imágenes fue analizada con el programa tpsDig ver. 2.16 y se realizaron 10 mediciones por muestra; mientras que para las células del parénquima fueron de 20-25 debido a su elevada variabilidad.

Para describir y evaluar la densidad de venación se llevó a cabo la diafanización de la lámina. Esta técnica consistió en colocar cada una de las pinnas basales en NaOH al 20% para eliminar los pigmentos, se lavaron y aclararon con hipoclorito de sodio al 50%. Posteriormente, se deshidrataron bajo diferentes concentraciones de alcohol etílico (50, 70 y 96%) y fueron colocadas en safranina “O” durante una hora. Una vez transcurrido el tiempo, se lavaron con alcohol al 96% y se les aplicó un cambio de alcohol absoluto hasta eliminar el exceso de colorante. Por último, las pinnas fueron colocadas en xilol por una hora y se montaron en resina sintética (Gardner, 1975; D’Ambrogio, 1986). La densidad de venación se

estimó como el promedio del número de venas que cruzan tres líneas de 1 cm, trazadas perpendicularmente al raquis (Kessler *et al.*, 2007).

5.3.1.2 Morfología

La evaluación de las características morfológicas se realizó en el material herborizado (incluyendo los ejemplares recolectados en el presente estudio), principalmente a través del microscopio estereoscópico (Pérez-García y Riba, 1990). Por cada característica señalada se realizaron cinco mediciones o conteos a partir de las fotografías tomadas a cada uno de los ejemplares y con la ayuda del programa tpsDig versión 2.16 (Canché-Delgado *et al.*, 2011).

La terminología empleada en las descripciones tanto morfológicas como anatómicas, se basó en la literatura revisada para el grupo de los helechos (Ogura, 1972; Lucansky, 1981; Schmid, 1982; Pérez-García y Riba, 1990; Mickel y Smith, 2004).

Para la observación y descripción de las esporas se utilizaron técnicas de microscopía óptica y de microscopía electrónica de barrido; en el primer caso, se tomaron las esporas con una aguja de disección, se colocaron sobre una gota de gelatina glicerinada en estado líquido depositada sobre un portaobjetos, posteriormente se colocó el cubreobjetos y la preparación se dejó a temperatura ambiente durante 24 horas (Gómez-Noguez *et al.*, 2013). Una vez transcurrido este tiempo, se limpió el excedente y la muestra se selló utilizando barniz de uñas transparente. Las preparaciones fueron observadas a través del microscopio óptico y a partir de las fotomicrografías de las esporas se midió el diámetro de las esporas y el grosor del exosporio, con la técnica descrita previamente para los cortes transversales de rizoma y peciolo.

En la técnica de microscopía electrónica de barrido, se utilizaron esporas de los ejemplares de herbario, las cuales se extrajeron con aguja de disección y se depositaron sobre una cinta adhesiva de doble cara conductiva de carbón, colocada sobre un portamuestras de aluminio. Posteriormente, las esporas fueron cubiertas con una a tres capas finas de oro mediante una ionizadora, se observaron en un microscopio electrónico de barrido y se realizó la toma de imágenes digitales (Gómez-Noguez *et al.*, 2013).

El conteo del número de esporas por esporangio se realizó de forma manual, utilizando tanto las pinnas fijadas en FAA como algunos ejemplares de herbario. Se obtuvieron muestras de esporangios individuales y completos siguiendo el método antes descrito para la microscopía óptica de las esporas. Adicionalmente, se utilizó la técnica de squash para separar las esporas y facilitar su conteo; para hacer más eficiente el conteo se capturaron imágenes a través del microscopio estereoscópico con una cámara Hitachi KP-D51 (Grusz *et al.*, 2014).

5.4 Análisis estadístico

Se seleccionaron a las especies *Myriopteris myriophylla* y *Cheilanthes pyramidalis* como taxones de referencia, con la finalidad de corroborar el grado de variabilidad de los caracteres a nivel morfológico y anatómico entre los taxones analizados. Ambas especies poseen caracteres morfológicos distintos a los del complejo *Myriopteris lendigera*, tales como: forma, tamaño y color de las escamas del rizoma, forma del peciolo (surcado o terete), grado de división de la lámina, tamaño y forma del indusio y presencia de papilas (*C. pyramidalis*).

La variación entre las características morfológicas y anatómicas de las especies se analizó por medio de estadísticos descriptivos tales como promedio, desviación estándar y rango. Para comprobar la normalidad de la distribución de los valores de las características

morfológicas y anatómicas, se utilizaron las pruebas de bondad de ajuste Chi-cuadrada y Kolmogorov-Smirnov (Canabos, 1988), mediante el programa de cálculo STATISTICA versión 10 (StatSoft, 2004).

Adicionalmente, se utilizaron técnicas de análisis multivariado para definir la variación en las 28 características morfológicas y las 10 características anatómicas seleccionadas. El análisis de agrupamiento (CA por sus sigla en inglés: Cluster analysis), permitió definir si el número de grupos formados con base en la semejanza en las características de los individuos, concordaba con el número de taxones bajo estudio (Strandby y Christensen, 2009), y con base en ello, sugerir un esquema de clasificación. Los datos morfológicos de los ejemplares Tipo de los tres taxones del complejo *Myriopteris lendigera* se incluyeron en el CA, el cual fue realizado con el programa de cálculo Past-PAleontological STatistics, versión 1.89.

Por otra parte, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), con el fin de conocer la variación entre las características morfológicas y anatómicas a nivel cuantitativo y para simplificar el número de variables, se seleccionaron sólo las que explicaron mayor porcentaje de variación en los datos y de esta forma se eliminó información redundante (McCune y Grace, 2002). Una vez seleccionadas las variables, se aplicó un análisis discriminante (AD), para examinar los patrones de variación e identificar las características morfológicas y/o anatómicas que maximizaran las diferencias entre las especies del complejo. La existencia de diferencias significativas en las características de las especies, fue evaluada utilizando la distancia entre centroides (distancia de Mahalanobis: D^2), con una prueba de F (Hair *et al.*, 1999; Johnson, 2000; McCune y Grace, 2002). El ACP y el AD se realizaron con los programas PC-ORD versión 4.0 y STATISTICA versión 10, respectivamente (StatSoft

2004). Debido que uno de los objetivos del presente estudio fue el tener una referencia de la variabilidad en las características morfológicas y anatómicas entre las especies pertenecientes al complejo taxonómico, en el AD se excluyeron a las dos especies de referencia.

6. RESULTADOS

Con base en los ejemplares recolectados en campo (Cuadro 3) y en los depositados en la colección de los 10 herbarios visitados (CHAPA, CHIP, CIIDIR, ENCB, HEM, HGOM, IBUG, IZTA, MEXU y UAMIZ), se revisaron un total de 223 ejemplares, incluyendo a las especies consideradas como grupos de referencia. Sin embargo, sólo 116 ejemplares fueron apropiados para evaluar todas las características morfológicas, 43 corresponden a *Myriopteris lendigera*, 33 a *M. mexicana*, 29 a *M. marsupianthes*, 6 a *Cheilanthes pyramidalis* y 5 a *M. myriophylla*. Debido a que la mayor parte del material analizado fue de ejemplares de herbario, sólo se lograron analizar 53 especímenes con todos los caracteres anatómicos considerados.

Cuadro 3. Características generales de los sitios de recolección

Estado	Municipio	Altitud (m)	Tipo de vegetación
	Mineral del Monte	2540-2558	Bosque de <i>Quercus</i>
Hidalgo	Omitlán de Juárez	2590	Bosque de <i>Quercus</i>
	El Arenal	2603	Bosque de <i>Quercus</i>
Estado de México	Texcoco	3037-3203	Bosque de <i>Quercus</i>
			Malpaís
Querétaro	Colón	3200-3270	Bosque de <i>Abies</i>
			Bosque de <i>Quercus</i>
			Bosque de <i>Quercus-Pinus</i>
Veracruz	Acajete	2171	Periferia de Bosque de <i>Pinus</i>
	Perote	2595	Matorral xerófilo

La distribución de los ejemplares del complejo *Myriopteris lendigera* analizados, incluye 15 entidades de la República Mexicana, lo cual representa un alto porcentaje de la distribución de las especies (71%); además de que se amplía el área de distribución de *M. marsupianthes* para los estados de Chiapas y Michoacán, debido a que los ejemplares se encontraban mal identificados; en ambas entidades sólo estaba registrada *M. lendigera* (Figura 2).

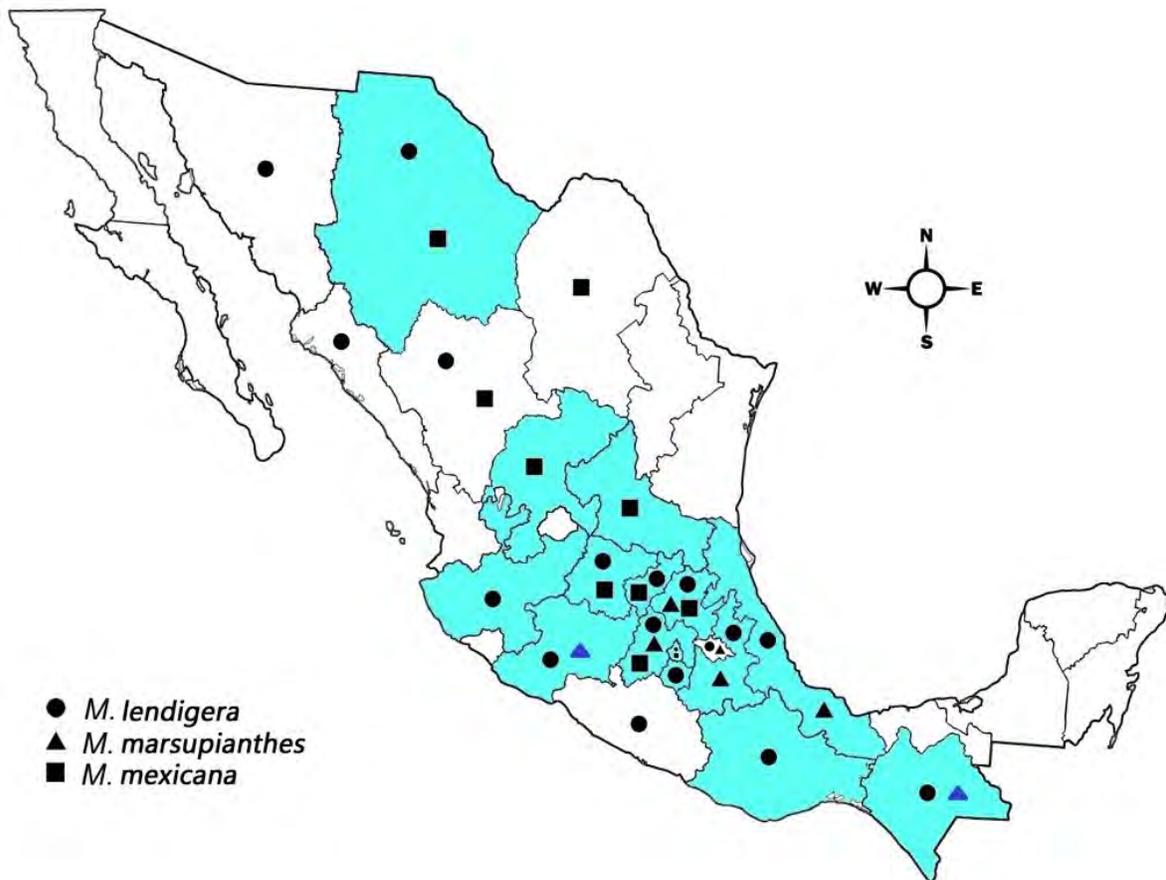


Figura 2. Entidades en donde se han recolectado los ejemplares analizados, de acuerdo con los datos de las etiquetas de herbario, y nueva distribución para *Myriopteris marsupianthes*. Círculo = *M. lendigera*, triángulo = *M. marsupianthes* y cuadrado = *M. mexicana*.

6.1 Estadísticos descriptivos de las características analizadas

Según las medidas de tendencia central (media aritmética) y de dispersión de los datos (rango y desviación estándar) para las 42 características morfológicas y anatómicas analizadas, los valores de la longitud del peciolo (LP), longitud de la fronda (LF), ancho de las células epidérmicas del peciolo (ACEP), largo y ancho de las células del parénquima del rizoma (LCPR; ACPR) y la densidad de venación (DV), mostraron intervalos de variación amplios (Anexo 1).

6.2 Análisis de agrupamiento

El análisis de agrupamiento obtenido con base en las características morfológicas y anatómicas de los ejemplares, permitió distinguir cinco grupos diferentes, los cuales corresponden a los taxones analizados (Figura 3). Los primeros dos grupos los representan *C. pyramidalis* y *Myriopteris myriophylla*, especies que fueron utilizadas como referencia. El tercer grupo está formado por los individuos de *M. mexicana* analizados y el cuarto y quinto grupo están constituidos por los individuos de *M. marsupianthes* y *M. lendigera*, respectivamente. Los tres ejemplares Tipo aparecen entremezclados, con los individuos de la especie a la que corresponden (Figura 3).

6.3 Análisis de Componentes Principales (ACP)

Se realizaron dos ACP con el fin de considerar todas las características evaluadas así como el total de ejemplares analizados: En el primero se incluyeron exclusivamente los caracteres morfológicos evaluados en los 116 ejemplares; mientras que en el segundo ACP,

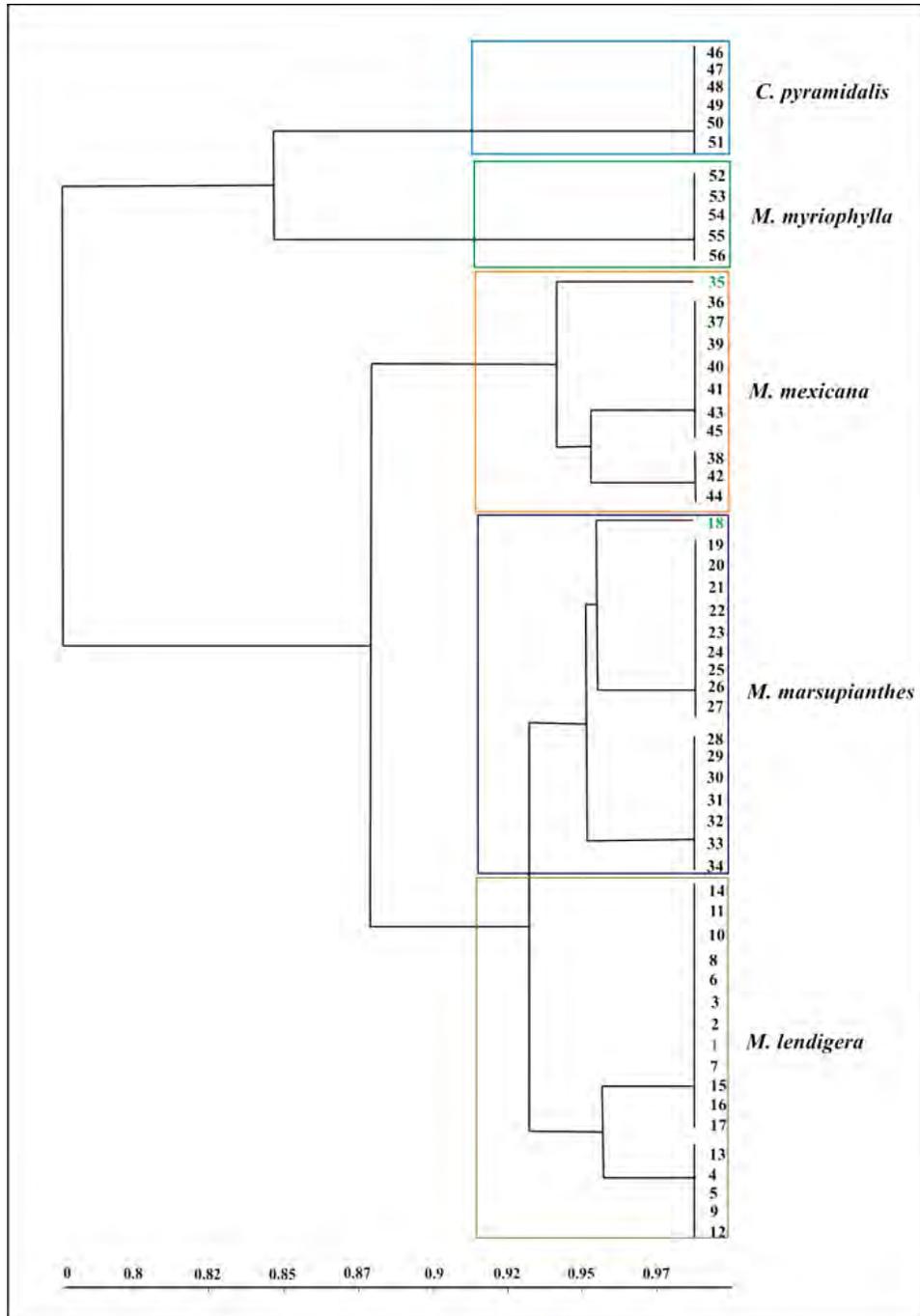


Figura 3. Representación de las asociaciones entre los ejemplares de acuerdo con la semejanza en las características morfológicas y anatómicas evaluadas. Del 1-17 corresponden a *M. lendigera*, 18-34 a *M. marsupianthes*, 35-45 a *M. mexicana*, 46-51 a *C. pyramidalis* y 52-56 a *M. myriophylla*. Los números marcados en color verde corresponden a los ejemplares Tipo de los taxones analizados.

fueron considerados únicamente los 53 especímenes con todas las características morfológicas y anatómicas evaluadas.

En el primer ACP, los dos primeros componentes explican el 65.99% de la variación de las características morfológicas (Cuadro 4). Los valores positivos o negativos de las correlaciones entre cada una de las características y los dos primeros componentes indican la co-variación entre las mismas; si los valores tienen signos diferentes, las variables antagonizan entre sí de manera significativa. Las variables que explicaron la mayor variación en los datos, con respecto al primer componente principal fueron: longitud del peciolo (LP), ancho del indusio (AI), longitud de la fronda (LF), longitud de la lámina (LL), ancho de la lámina (AL) y longitud y ancho de las pinnas: basal, segunda y tercera (LPB, APB, LSP, ASP, LTP y ATP). Con respecto al segundo componente o eje, las variables más representativas fueron: diámetro del rizoma (DR), tamaño de las escamas del rizoma (TER) y número de pares de pinnas (NPP; Cuadro 4).

En el segundo ACP, los dos primeros ejes explican el 48.86% de la variación en las características morfológicas y anatómicas de las especies analizadas (Cuadro 5). Las variables más correlacionadas con el primer componente principal fueron: longitud del peciolo (LP), ancho del indusio (AI), longitud de la fronda (LF), ancho de la lámina (AL) y longitud y ancho de la pinna basal, segunda y tercer pinna (LPB, APB, LSP, ASP, LTP y ATP). Mientras que el diámetro del rizoma (DR), número de pares de pinnas (NPP), ancho de las células epidérmicas del peciolo (ACEP) y longitud de las células del parénquima del peciolo (LCP), son las características que mejor representan la variación de los datos con respecto al segundo eje o componente (Cuadro 5).

Cuadro 4. Raíces propias, porcentaje de varianza explicada y correlaciones entre las características morfológicas con respecto a los dos primeros componentes principales

Componente	1	2
Raíz propia	8.11	2.44
Varianza explicada (%)	50.68	15.30
Varianza acumulada (%)	50.68	65.99
Características		
1. DR	-0.22	-0.75*
2. TER	-0.34	-0.56*
3. LP	-0.76*	0.36
4. DP	-0.39	0.31
5. DS	0.035	0.13
6. AI	-0.44*	-0.24
7. LF	-0.84*	0.42
8. LL	-0.78*	0.43
9. AL	-0.92*	-0.12
10. NPP	-0.33	0.73*
11. LPB	-0.89*	-0.17
12. APB	-0.83*	-0.41
13. LSP	-0.91*	0.031
14. ASP	-0.88*	-0.28
15. LTP	-0.88*	0.14
16. ATP	-0.90*	-0.16

* Caracteres que explicaron mayor porcentaje de variación y que fueron seleccionados para realizar el análisis discriminante

Cuadro 5. Raíces propias, porcentaje de varianza explicada y correlaciones entre las características morfológicas y anatómicas, para los dos primeros componentes principales

Componente	1	2
Raíz propia	7.89	4.81
Varianza explicada (%)	30.35	18.50
Varianza acumulada (%)	30.35	48.86
Características		
1. DR	0.39	0.71*
2. TER	0.57	0.44
3. LP	0.67*	-0.40
4. DP	0.47	-0.22
5. DS	0.035	-0.19
6. AI	0.71*	0.23
7. LF	0.71*	-0.48
8. LL	0.64	-0.51
9. AL	0.94*	0.06
10. NPP	0.19	-0.69*
11. LPB	0.89*	0.05
12. APB	0.84*	0.29
13. LSP	0.87*	-0.24
14. ASP	0.87*	0.13
15. LTP	0.73*	-0.36
16. ATP	0.85*	0.03
17. LCEP	0.10	0.58
18. ACEP	0.06	0.74*
19. LCER	0.35	0.49
20. HACER	0.25	0.16
21. LCPP	0.06	0.64*
22. ACPP	-0.03	0.53
23. LCPR	0.27	0.49
24. ACPR	0.16	0.48
25. NCC	-0.04	-0.20
26. DV	0.12	-0.33

* Caracteres que explicaron mayor porcentaje de variación y que fueron seleccionados para realizar el análisis discriminante

6.4 Análisis discriminante (AD)

Al igual que el ACP se realizaron dos análisis discriminantes (AD), uno con las variables morfológicas seleccionadas con base en los resultados del primer ACP. El segundo con las características que mejor explicaron los dos primeros ejes o componentes principales a partir de los datos morfológicos y anatómicos.

Las primeras dos funciones canónicas explican el 100% de la variación en los datos, la primera con una raíz propia de 4.56 explica el 95.59% de la varianza total y se encuentra representada principalmente por la longitud del peciolo (LP), ancho del indusio (AI), longitud de la fronda (LF) y ancho de la segunda pinna (ASP). La segunda función canónica con una raíz propia de 0.21 explica el 4.4% de la variación en los datos y las características morfológicas que mejor la representan son: diámetro del rizoma (DR), longitud de la lámina (LL), número de pares de pinnas (NPP) y longitud de la segunda pinna (LSP). La prueba de Lambda de Wilks indica que el ancho del indusio (AI) es la variable que mejor permite discriminar entre las especies analizadas (Cuadro 6; Figura 4a).

Las distancias de Mahalanobis (Cuadro 7; Figura 5), indican que la variación morfológica entre las especies es altamente significativa ($p < 0.01$). El diagrama de ordenación muestra que la agrupación de los puntos es acorde con la de las especies analizadas: los puntos que representan las características de los individuos de *M. mexicana* están claramente separados de los puntos de *M. lendigera* y *M. marsupianthes*. Sin embargo, es perceptible una pequeña zona de solapamiento entre los puntos que representan a estas dos últimas especies (Figura 5).

Cuadro 6. Análisis discriminante de la variación morfológica para las especies analizadas. ** $p < 0.01$

Variables	Función Canónica 1	Función Canónica 2	Lambda de Wilks	F
1. DR	0.10	0.41	0.96	1.49
2. TER	0.01	0.15	0.99	0.16
3. LP	-0.99	1.88	0.97	1.00
4. AI	1.07	0.19	0.29	106.13**
5. LF	0.71	-2.61	0.98	0.47
6. LL	-0.21	0.71	0.99	0.15
7. AL	-0.18	0.09	0.99	0.23
8. NPP	-0.13	0.75	0.94	2.43
9.LPB	0.03	-0.24	0.99	0.05
10. APB	-0.09	0.22	0.99	0.08
11. LSP	0.07	-0.73	0.98	0.72
12. ASP	0.51	-0.00	0.97	1.32
13. LTP	0.07	-0.13	0.99	0.06
14. ATP	0.13	0.33	0.99	0.26
Raíz característica	4.56	0.21	-	-
Varianza acumulada (%)	95.59	4.40	-	-

El segundo AD, incluye las 14 variables morfológicas y anatómicas seleccionadas a partir del ACP. Las dos primeras funciones canónicas explicaron el 100% de la varianza total de los datos de las tres especies analizadas (Cuadro 8), el valor de la raíz propia para la primer función discriminante fue de 5.13, y explicó el 77.6% de la variación, un resultado similar al obtenido con el AD que incluyó únicamente variables morfológicas; dicha función canónica está relacionada principalmente con la longitud del peciolo (LP), ancho del indusio (AI), longitud de la fronda (LF), ancho de la segunda pinna (ASP), pero a diferencia del

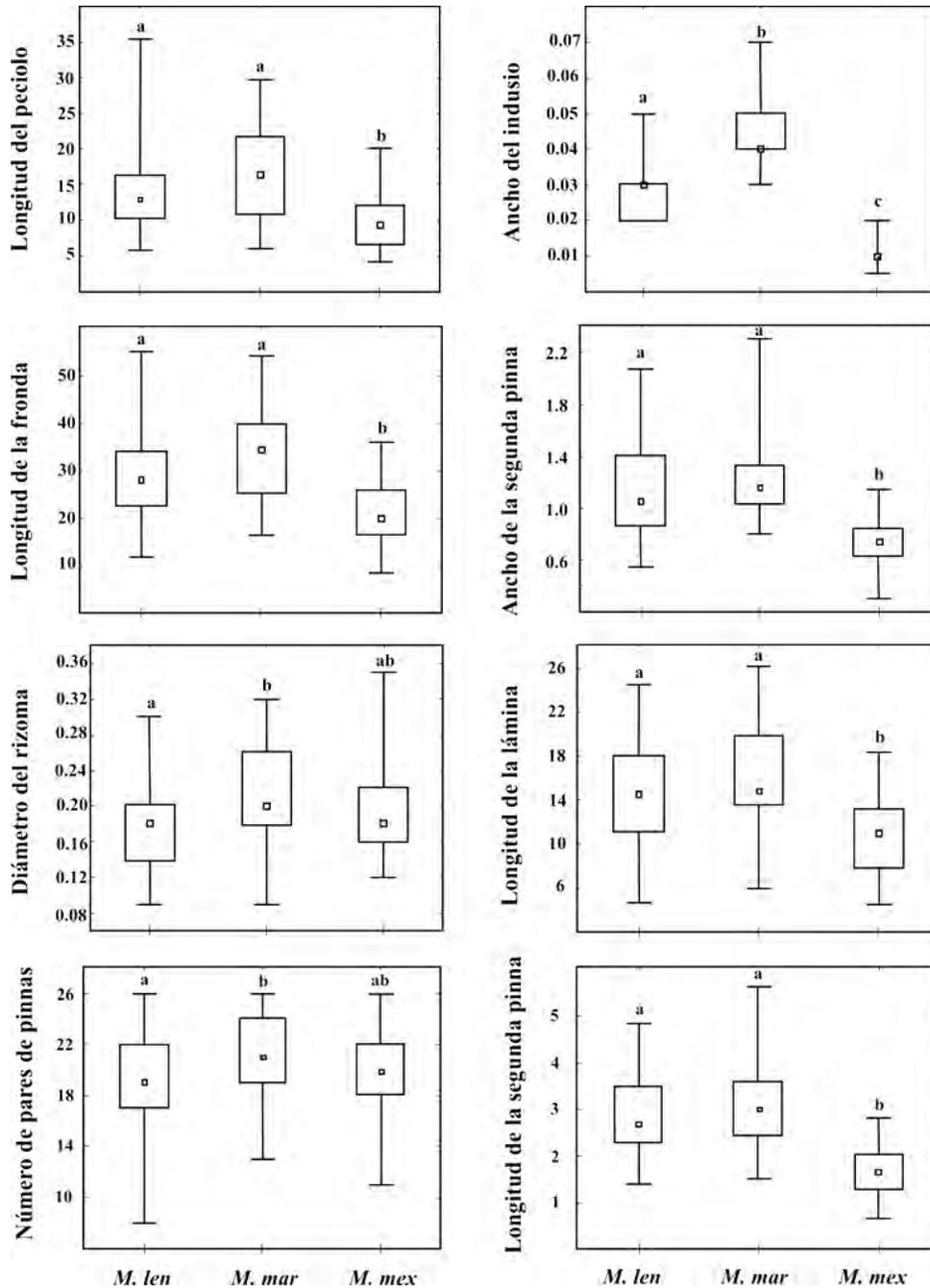


Figura 4a. Análisis de varianza de las ocho características morfológicas que explicaron mayor porcentaje de variación en el AD morfológico. Valor mínimo y máximo (bigotes), del 25 al 75% de los datos (cuadro grande) y mediana (cuadro pequeño). Letras distintas indican diferencias significativas en las características entre taxones, con base en la prueba de Tukey. Las letras ab juntas indican que no hay diferencias estadísticamente significativas en las características morfológicas de *M. mexicana*, con respecto a las otras dos especies.

Cuadro 7. Matriz de distancias de Mahalanobis entre las especies analizadas a nivel morfológico. ** $p < 0.01$

	<i>M. lendigera</i>	<i>M. marsupianthes</i>	<i>M. mexicana</i>
<i>M. lendigera</i>	-	5.92**	10.96**
<i>M. marsupianthes</i>		-	29.45**
<i>M. mexicana</i>			-

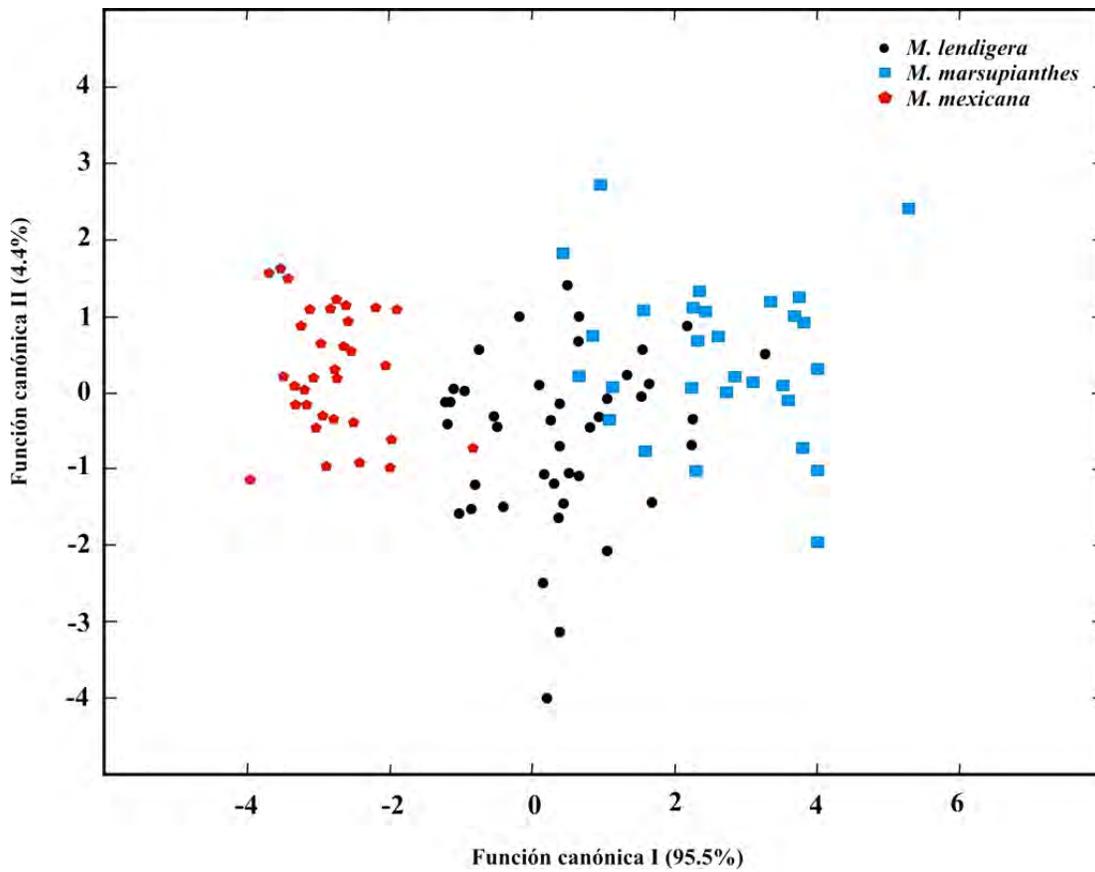


Figura 5. Diagrama de ordenación del AD a partir de las dos primeras funciones canónicas, para las 14 características morfológicas de 105 ejemplares.

primer AD, la variable ancho de la pinna basal (APB), también fue de importancia en la discriminación de las especies (Figura 4b). La segunda función canónica con una raíz característica de 1.48 explica el 22.39% de la variación y las características morfológicas que mejor explican dicha función canónica son: ancho de la lámina (AL), longitud de la pinna basal (LPB) y longitud de la segunda pinna (LSP; Cuadro 8; Figura 4a, b). Con base en la prueba de Lambda de Wilks las variables que pueden ayudar a discriminar entre las especies del complejo taxonómico son: ancho del indusio (AI), ancho de la lámina (AL) y ancho de la pinna basal (APB; Cuadro 8).

Cuadro 8. Análisis discriminante de la variación morfológica y anatómica para las especies analizadas. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

Variabes	Función Canónica 1	Función Canónica 2	Lambda de Wilks'	F
1. DR	-0.12	-0.64	0.84	2.41
2. LP	1.08	-1.27	0.88	1.72
3. AI	-1.32	-0.21	0.30	29.88**
4. LF	-0.91	1.87	0.89	1.56
5. AL	0.76	-3.18	0.63	7.41**
6. NPP	0.08	-0.31	0.97	0.27
7. LPB	-0.49	1.49	0.81	2.92
8. APB	1.02	-1.35	0.79	3.38*
9. LSP	0.41	1.47	0.80	3.14
10. ASP	-1.46	0.42	0.81	2.95
11. LTP	-0.45	0.53	0.91	1.17
12. ATP	0.15	0.62	0.94	0.69
13. ACEP	0.29	0.28	0.93	0.97
14. LCPP	0.26	0.05	0.95	0.58
Raíz propia	5.13	1.48		
Varianza acumulada (%)	77.6	22.39		

Las distancias de Mahalanobis (D^2 ; Cuadro 9) indican que la variación morfológica y anatómica es significativa entre las especies analizadas ($p < 0.01$). Con respecto al diagrama

de ordenación (Figura 6), se pueden observar claramente tres diferentes nubes de puntos que representan a las tres especies del complejo. Las diferencias más evidentes son entre el conjunto de puntos que están ubicados en el cuadrante de números negativos (-x,-y) del diagrama (*M. marsupianthes*), con respecto a los que se encuentran en el cuadrante de los números positivos y negativos (x,-y), que corresponden a *M. mexicana*. Tal como ocurrió en el diagrama de ordenación de la Figura 5, se puede observar que el espectro de variación en las características morfológicas y anatómicas de *M. lendigera* es intermedio entre el de *M. marsupianthes* y *M. mexicana*, y los puntos que representan a este taxón se concentran en dos diferentes cuadrantes (-x,y; x,y) del diagrama (Figura 6).

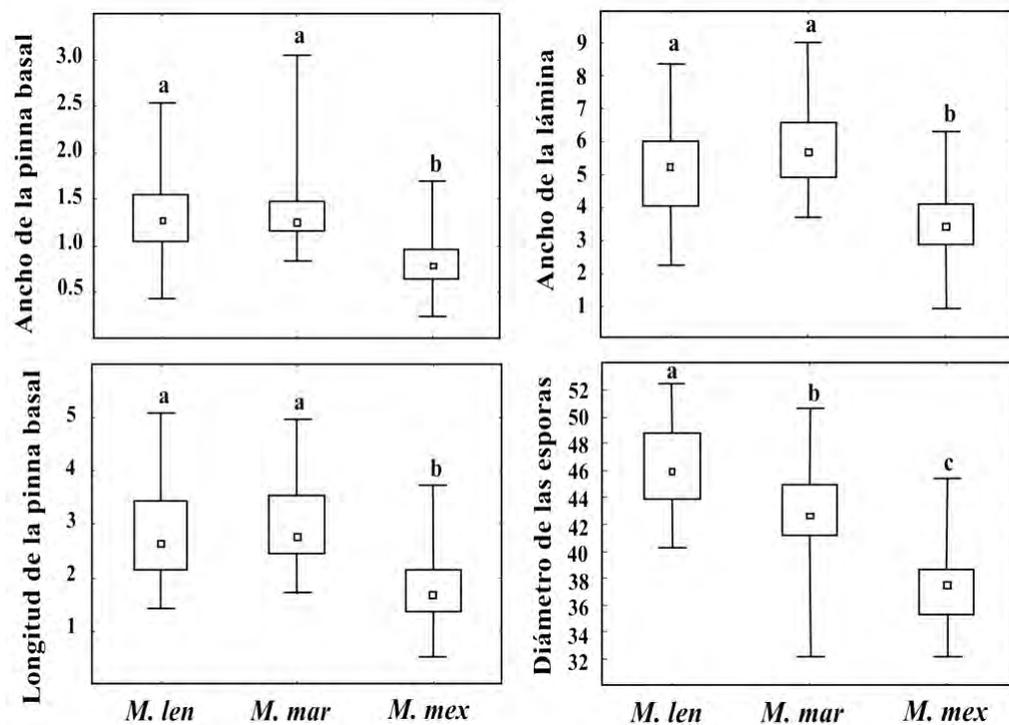


Figura 4b. Análisis de varianza de las características morfológicas que explicaron mayor porcentaje de variación en el AD morfológico y anatómico (excepto diámetro de las esporas). Valor mínimo y máximo (bigotes), del 25 al 75% de los datos (cuadro grande) y mediana (cuadro pequeño). Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas, con base en la prueba de Tukey.

Cuadro 9. Matriz de distancias de Mahalanobis entre las especies analizadas, a nivel morfológico y anatómico. ** $p < 0.01$

	<i>M. lendigera</i>	<i>M. marsupianthes</i>	<i>M. mexicana</i>
<i>M. lendigera</i>	-	10.96**	17.64**
<i>M. marsupianthes</i>		-	32.50**
<i>M. mexicana</i>			-

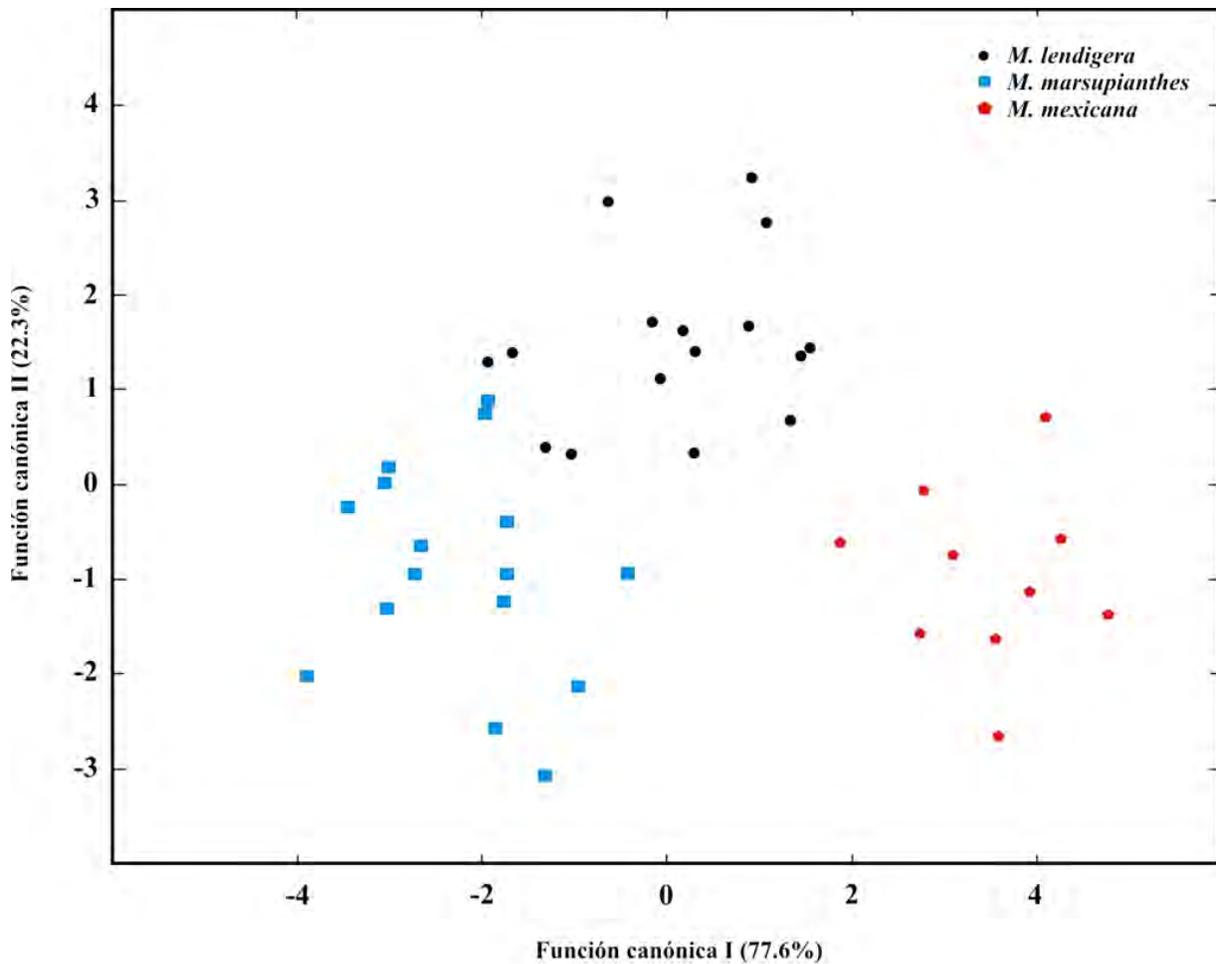


Figura 6. Diagrama de ordenación del AD a partir de las dos primeras funciones canónicas para las 14 características morfológicas y anatómicas seleccionadas en 42 ejemplares.

6.5 Descripción anatómica y morfológica de las especies analizadas

Debido a que las tres especies pertenecientes al complejo *M. lendigera* presentan una estructura muy similar a nivel anatómico, a continuación se presenta su descripción en conjunto, haciendo énfasis en las diferencias que se detectaron entre las especies.

6.5.1 Anatomía

Rizoma. Presenta escamas que van de esparcidas a abundantes (Figura 7a). La epidermis es uniestratificada, con paredes delgadas y células de diferente forma, desde ovalada, rectangular a cuadrada, miden de 17.23 a 37.20 μm de largo y 12.27 a 38.84 μm de ancho (Figura 7b). El córtex está constituido por esclerénquima y parénquima (Figura 7c). El esclerénquima se encuentra subyacente a la epidermis, forma más de siete estratos de células grandes, de paredes gruesas y de forma poligonal e isodiamétrica (Figura 7d). Las células del parénquima se distribuyen comúnmente en cuatro estratos, son de paredes delgadas, de forma ovalada a redonda y presentan pequeños espacios intercelulares (Figura 7d). Tanto las células del esclerénquima como las del parénquima, tienen un contenido de color oscuro que generalmente ocluye su lumen celular (Figura 7a). La endodermis es uniestratificada, distintiva por sus células rectangulares y por la banda de Caspary en sus paredes radiales; además estas células tienen un contenido no birrefringente con luz polarizada. La endodermis rodea al periciclo, el cual se encuentra constituido por 4 a 5 estratos celulares (Figura 7e). Presenta un solo haz vascular anficribal en forma de “C” o anillo (Figura 7a), en donde el floema rodea por completo al xilema; el floema se encuentra representado principalmente por células pequeñas, mientras que el xilema posee elementos traqueales de diferentes diámetros (Figura 7f).

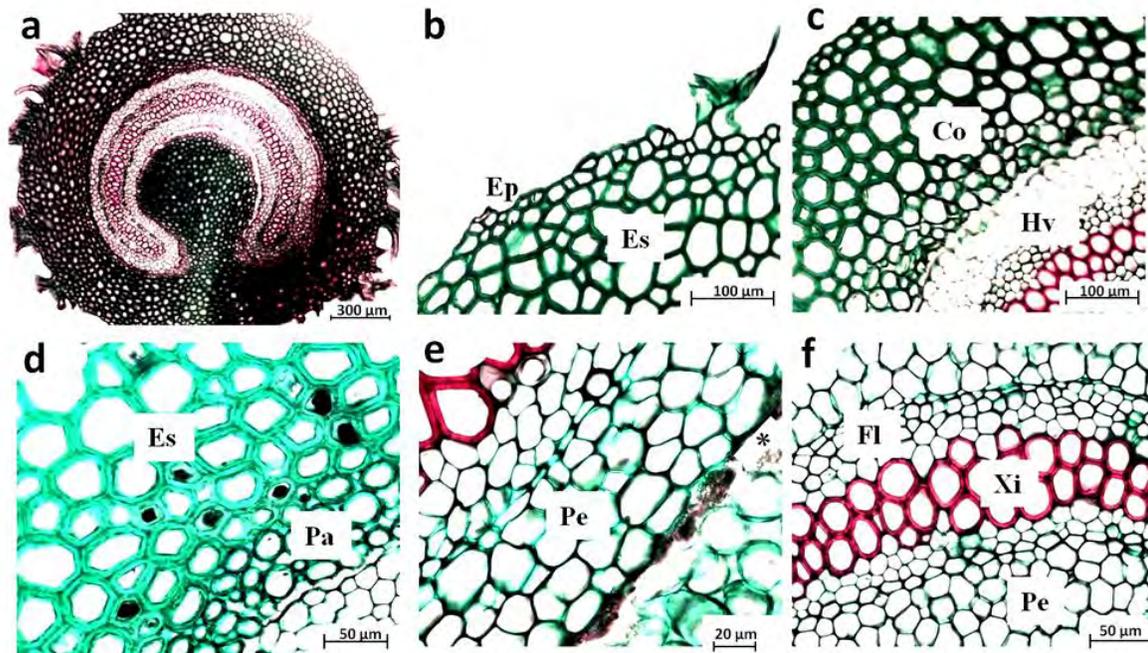


Figura 7. Descripción del tejido del rizoma. **a.** *M. mexicana*, vista general del corte transversal. **b.** *M. marsupianthes*, epidermis. **c.** *M. lendigera*, cortex. **d.** *M. lendigera*, esclerenquima y parénquima. **e.** *M. marsupianthes*, endodermis y periciclo. **f.** *M. lendigera*, xilema y floema. Co = córtex, Ep = epidermis, Es = esclerenquima, Fl = floema, Hv = haz vascular, Pa = parénquima, Pe = periciclo, Xi = xilema, * = endodermis.

Peciolo. La cutícula es lisa, translúcida y muy delgada, sólo fue posible observarla en algunas preparaciones, sin embargo, se detectó para las tres especies pertenecientes al complejo *Myriopteris lendigera*. La epidermis es uniestratificada, con células de forma ovalada a rectangular, de paredes gruesas y lumen reducido, miden de 9.99 a 28.44 µm de largo y 7.80 a 29.76 µm de ancho (Figura 8a, b). El córtex está constituido por esclerenquima y parénquima (Figura 8b). En la parte externa subyacente a la epidermis se encuentra el esclerenquima, conformado por tres a cinco estratos de células en *M. lendigera* y *M. mexicana*, mientras que en *M. marsupianthes* llegan a presentarse hasta ocho estratos celulares

(Figura 8b). Las esclereidas son de forma ovalada, rectangular a pentagonal, de paredes gruesas y sin espacios intercelulares, miden de 19.3 a 46.72 μm de largo y 13 a 43.44 μm de ancho. Las células del parénquima generalmente se distribuyen en más de ocho estratos, son de forma ovalada a redonda, de paredes delgadas y con pequeños espacios intercelulares (Figura 8b). El número total de estratos celulares en el córtex es de 9 a 18 estratos y al igual que las células del esclerénquima y parénquima del rizoma, tienen contenido de color oscuro que ocluye el lumen celular (Figura 8a). La endodermis es uniestratificada, con células rectangulares, banda de Caspary en sus paredes radiales y un contenido no birrefringente con luz polarizada, que proporciona un aspecto cristalino a las células (Figura 8c).

El periciclo se encuentra conformado por 2 a 6 estratos celulares (Figura 8c). Tanto en la base del peciolo como hacia el raquis la traza foliar se compone de un sólo haz vascular; sin embargo, su arreglo cambia a lo largo de dicho eje. La forma de los haces vasculares en la base es en “V”, con los cordones vasculares separados y los extremos curvados hacia la superficie adaxial (Figura 8d); mientras que en la porción distal, la traza foliar adquiere forma de “Vh” (Figura 8e) y “mariposa” (Figura 8f). En cada uno de los casos, las células del floema rodean completamente al xilema, el floema se encuentra representado principalmente por células pequeñas, de forma cuadrada, pentagonal y hexagonal, mientras que el xilema presenta elementos traqueales de diferentes diámetros (Figura 8c, f).

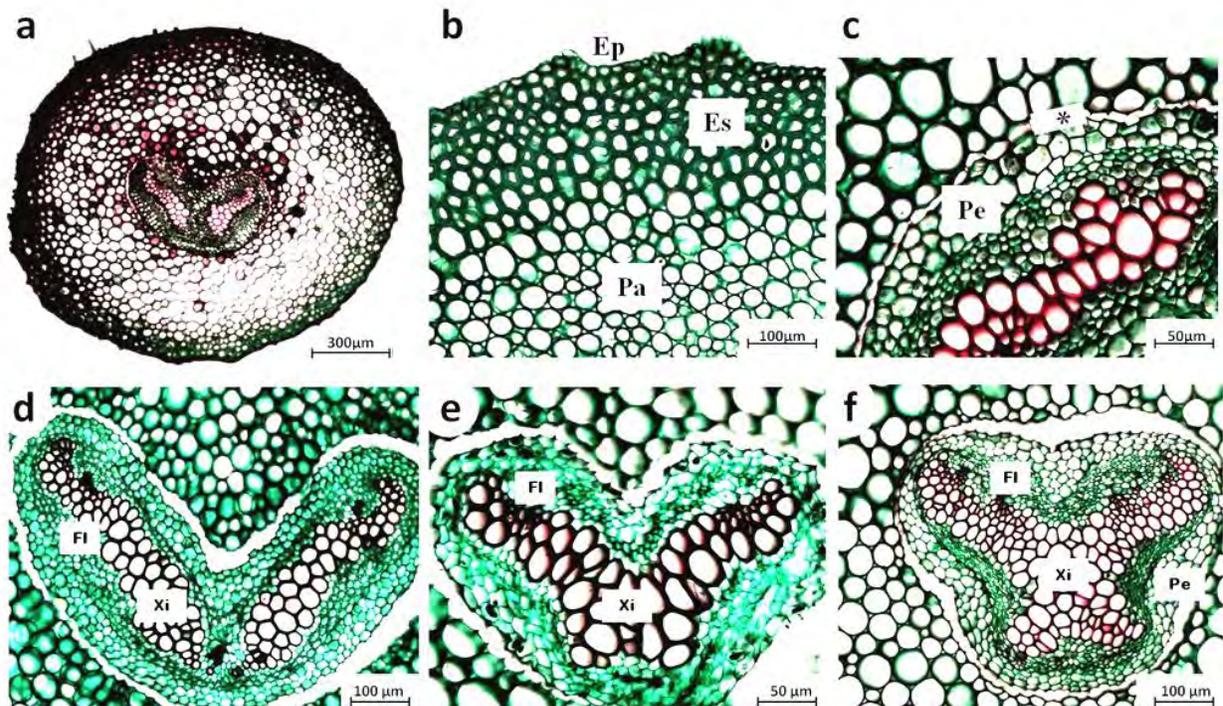


Figura 8. Descripción del tejido del peciolo. **a.** *M. mexicana*, vista general del corte transversal. **b.** *M. marsupianthes*, epidermis, esclerenquima y parénquima. **c.** Endodermis y periciclo. **d.** *M. lendigera*, traza foliar en forma de “V”. **e.** En forma de “Vh”. **f.** *M. marsupianthes*, traza foliar en forma de “mariposa”. Ep = epidermis, Es = esclerenquima, Fl = floema, Pa = parénquima, Pe = periciclo, Xi = xilema y * = endodermis.

Lámina. En la superficie presenta células epidérmicas alargadas y con paredes onduladas (Figura 9a, b). El patrón de venación es libre, debido al grado de división de la lámina en las especies (tres veces pinnada en *M. mexicana* y hasta cuatro veces pinnada en la base de *M. lendigera* y *M. marsupianthes*), las venas después de la cóstula pueden dividirse hasta cuatro veces, presentan terminaciones muy pronunciadas y culminan muy cerca del margen de los segmentos (Figura 9c). En el extremo de cada vena terminal se ubican los esporangios, los cuales contienen 64 esporas tanto en *M. lendigera* como en *M. marsupianthes*

y *M. mexicana* (Figura 9d). Las esporas son triletas, con perisporio evidente al microscopio óptico, de color pardo claro en *M. lendigera* y *M. marsupianthes* y pardo oscuro en *M. mexicana*. Miden $40.17-(46.07)-52.35 \pm 3.12 \mu\text{m}$ de diámetro en *M. lendigera*, $32.09-(42.16)-50.6 \pm 4.39 \mu\text{m}$ en *M. marsupianthes* y $32.09-(37.28)-45.42 \pm 3.09 \mu\text{m}$ en *M. mexicana* (Figuras 4b, 9e, 10). El grosor del exosporio es de $1.28-(1.84)-3.36 \pm 0.42 \mu\text{m}$ en *M. lendigera*, $1.09-(1.96)-2.84 \pm 0.44 \mu\text{m}$ en *M. marsupianthes* y $1.15-(1.51)-2.09 \pm 0.22 \mu\text{m}$ en *M. mexicana* (Figuras 9e, 10).

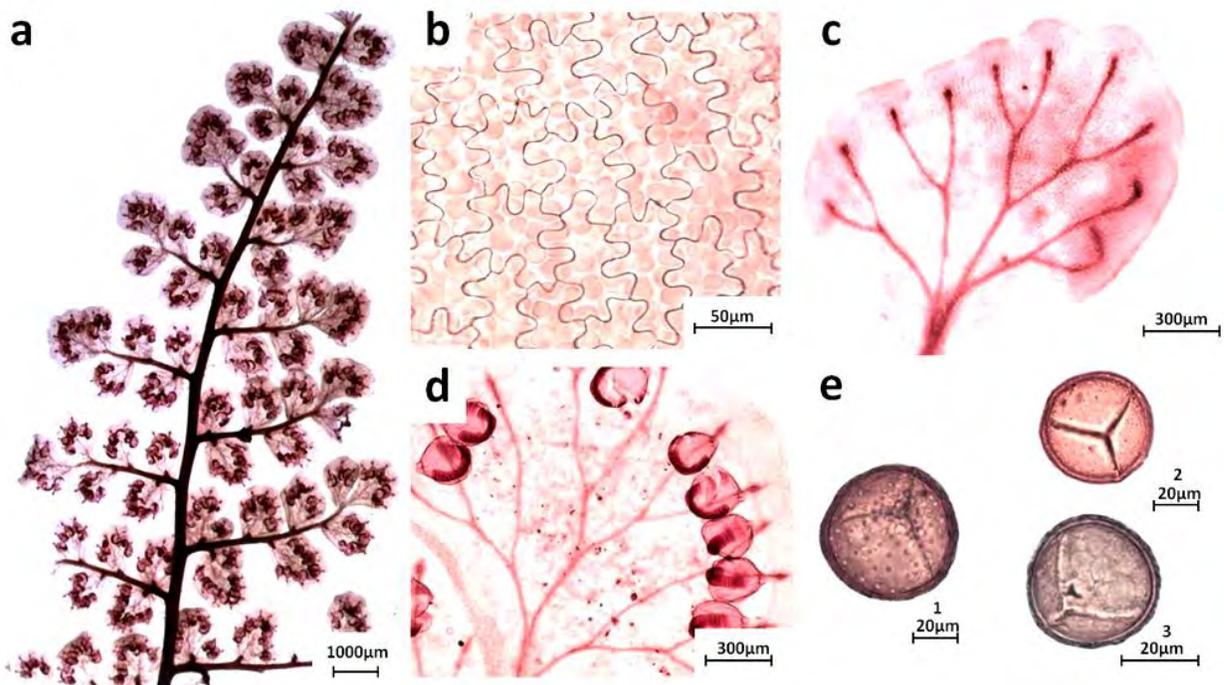


Figura 9. Descripción de la lámina diafanizada. **a.** *M. mexicana*, vista general de la pinna. **b.** *M. lendigera*, células epidérmicas de paredes onduladas. **c.** *M. marsupianthes*, venación libre. **d.** *M. mexicana*, esporangios en las venas terminales. **e.** Esporas. 1 = *M. lendigera*, 2 = *M. marsupianthes*, 3 = *M. mexicana*.

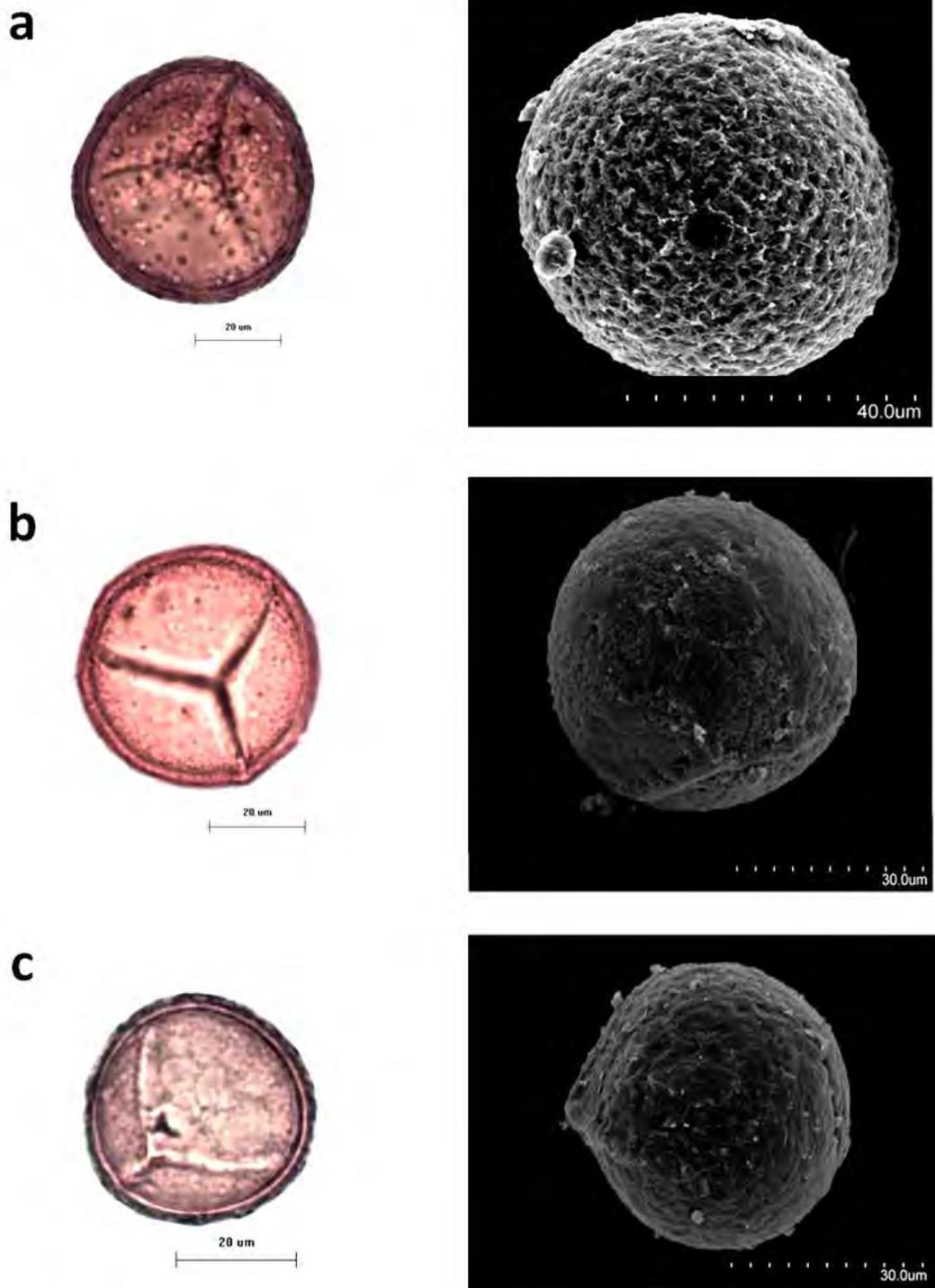


Figura 10. Esporas triletas del complejo *Myriopteris lendigera*; izquierda microscopio óptico, derecha microscopio de barrido. **a.** *M. lendigera*. **b.** *M. marsupianthes*. **c.** *M. mexicana*.

6.5.2 Morfología

a) *Myriopteris lendigera*

Rizoma largo rastrero, horizontal, de 0.09 a 0.30 cm de diámetro; escamas del rizoma con márgenes enteros, lineares a ligeramente lanceoladas en la base, concoloras, anaranjado a dorado, ocasionalmente bicoloras, lustrosas o de color café oscuro, de 0.12 a 0.36 cm de largo; frondas espaciadas, de 11.85 a 54.96 cm de largo (Figura 11a); peciolo abarcando 1/2-3/5 de la longitud de la fronda, de color café a castaño oscuro, terete (raramente acanalado en la base), lustroso, con pelos acroscópicos color dorado a anaranjado pálido, peciolo de 5.83 a 35.34 cm de largo; lámina ovada a lanceolada, con 8 a 26 pares de pinnas, tres veces pinnada y hasta cuatro veces pinnada en la base (Figura 11b), superficie adaxial glaba, superficie abaxial y raquis cubiertos por pelos finos y largos (1.5-3.5 mm), mezclados con escamas lineares de no más de 3 células de ancho en la base (Figura 11c), tricomas cubriendo del 25 al 50% de la superficie abaxial de la lámina, láminas de 4.60 a 24.48 cm de largo y 2.25 a 8.36 cm de ancho; pinna basal de 1.41 a 5.08 cm de largo y 0.43 a 2.55 cm de ancho (Figura 11b); segunda pinna de 1.41 a 4.84 cm de largo y 0.55 a 2.07 cm de ancho; tercer pinna de 1.22 a 5.93 cm de largo y 0.45 a 1.83 cm de ancho; segmentos ligeramente lobulados a crenados, moniliformes, de 0.07 a 0.19 cm de diámetro (Figura 11d); falso indusio bien diferenciado, color hialino, con densos a esparcidos pelos en la interfase del falso indusio y la lámina, falso indusio de 0.02 a 0.05 cm de ancho (Figura 11d); soros más o menos continuos en el margen de los segmentos.

Hábitat y sustrato de crecimiento: Se pueden encontrar en un intervalo altitudinal de entre los 1300 a 3320 m. Los tipos de vegetación en los que se encuentra son: bosque mesófilo de

montaña, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus-Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Abies*, bosque de *Cupressus-Abies*, bosque de *Abies-Quercus*, bosque de *Abies-Juniperus*, malpaís, matorral de *Quercus* y matorral xerófilo. Puede ser terrestre o rupícola, crece en laderas de bosques o cañadas, sobre pendientes rocosas y comúnmente al borde de caminos e incluso en bosques alterados. Algunos de los ejemplares han sido recolectados sobre acantilados basálticos, sustratos ígneos y derrames lávicos.

Distribución: México (Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Sonora, Tlaxcala y Veracruz; Figura 1), Colombia, Costa Rica, Ecuador, Estados Unidos de América (Arizona y Texas), Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, República Dominicana y Venezuela.

Material examinado: **Chihuahua:** Rio Basiguare. A pocos kilómetros del camino a Creel y el rio Urique, 1900 m, 19 Octubre 1977, *B. Robert & W.A. Weber 8316* (MEXU¹). **Distrito Federal:** Delegación Tlalpan. A 1 km al N de Santo Tomás de Ajusco, 2850 m, 8 enero 1984, *J. Hernández R. 1047* (UAMIZ²). **Guanajuato:** Municipio de Atarjea. Los Pinitos, por Carricillo, 2150 m, 26 noviembre 1991, *E. Ventura & E. López 9862* (MEXU³). **Hidalgo:** Parque Nacional El Chico. Cerro El Zumate, Sierra de Pachuca, a 11.5 km del NE de Pachuca, 2800-2850 m, 2 julio 1978, *Samantha Caughlan 308* (MEXU⁴); Zacualtipán de Ángeles. Presa Piedra Blanca, 2003 m, 4 julio 2009, *MGPP 079* (HGOM⁶); Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Huasca, 2538 m, 12 octubre 2007, *ALCH 274* (HGOM⁸); Parque Nacional El Chico. Campamento Los Cedros, 2976 m, 6 junio 2008 *HSM 049* (HGOM⁹); Ixmiquilpan. La Lagunita, 2565 m, 5 enero 2012, *YPA 120* (HGOM¹⁵); El Chico, 3000 ± 100 m, 17 febrero

1979, *Pozos Banda, Aguirre Olavarrieta, Ortiz Gmz.* (IZTA^{16,17,19}); El Chico, 2700-3040 m, 27 febrero 1982, *Sánchez Martín 8* (IZTA¹⁸); El Chico, 2710 m, 2 febrero 1980, *Mexicano Camacho Ma. Estela* (IZTA²⁰); Municipio de Zempoala. En ladera N del Cerro del Tecajete, cerca de Santa María Tecajete, 2500 m, 20 septiembre 1981, *E. Días V. 288* (IZTA²¹). **Jalisco:** Sierra de la Campana. A lo largo de la carretera a Mascota, de 7 a 8 kilómetros al NE de los Volcanes, 1900-2000 m, 23-25 octubre 1952, *Rogers Mcvaugh 13705* (MEXU²²). **Estado de México:** Municipio de Ocuilan. Tilapa a Chalma, 28.5 km al SE de Toluca, 2700 m, 19 julio 1989, *D. Tejero Díez & R. Fragoso 2991* (MEXU²³); Municipio de Ajapusco. Cerro Jaltepec, 2600 m, 5 noviembre 1975, *A. Ventura A. 522* (MEXU²⁴); Texcoco. Cerro Tláloc, 2800 m, septiembre 2000, *Arturo Sánchez González 509* (HGOM²⁵); Municipio de Jilotepec. Las Peñas, 2600 m, 30 enero 1983, *Mauro Martínez 2* (IZTA²⁶); Municipio de Texcalyacac. Carretera Texcalyacac-Techuchulco, ladera S del volcán Tres Cruces, 2310 m, 2 diciembre 1989, *González, O. Miranda, J. 13* (IZTA²⁷); Municipio de Zempoala. Lagunas de Zempoala, 2950 m, 25 enero 1981, *Gómez Ramírez* (IZTA²⁸); Municipio de Coyotepec. Alcaparosa, 17 enero 1982, *Beatriz Silva S.* (IZTA²⁹). **Michoacán:** Municipio de Paracho. Parte alta del Cerro del Águila, 3300 m, 24 agosto 1990, *E. García y cols. 3146* (MEXU³⁰); San Lorenzo. 23 enero 1967, *J. Rees & Baltazar 639* (MEXU³¹). **Morelos:** Municipio de Tepoztlán. Estación del Tren el Parque, rumbo a Tlcatenco, en el cerro de Iztapalapa, 2225 m, 13 septiembre 1994, *A. Mendoza, et al. 63* (MEXU³²). Municipio de Huitztlac. Parque Nacional Lagunas de Zempoala, 2865 m, 1 enero 1995, *Vargas F.M. 37* (IZTA³³). **Oaxaca:** Departamento Ixtlán. A 2 km al E de Ixtlán, 2194- 2286 m, 13 septiembre 1970, *John T. Mickel 4434* (ENCB³⁴). **Puebla:** Texaxac. Salto de Agua, a 3 km al S de Teziutlán, agosto 1967, *Riba, Tryon y Tryon 328* (MEXU³⁵). **Querétaro:** Municipio de Colón. Ejido Trigos, parte baja del Cerro

Zamorano, 2650 m, 30 junio 1996, *M. Gómez S. 505* (MEXU³⁶). **Veracruz:** La Joya. Al O de La Joya, 2400 m, 8 julio 1966, *A. Gómez 1410* (MEXU³⁷); Cerca de Jalapa, *Riba, Tryon y Tryon 348* (MEXU³⁸); Vertiente del volcán Pico de Orizaba. En el borde con el estado de Puebla, 3100 m, 27 julio 1971, *L.I. Hevling & A. Gómez-Pompa 2038* (MEXU³⁹); Municipio de Acajete. La Joya, 2171 m, 29 marzo 2014, *YPA 160, ASG 4301* (HGOM^{40, 41}); Municipio de Perote. Cerro de Tenextepac, 2595 m, 29 marzo 2014, *YPA 161, ASG 4302* (HGOM^{42, 43}).

* Los números en superíndice indican a los ejemplares cuyas características (morfológicas y/o anatómicas) fueron evaluadas en el presente estudio.

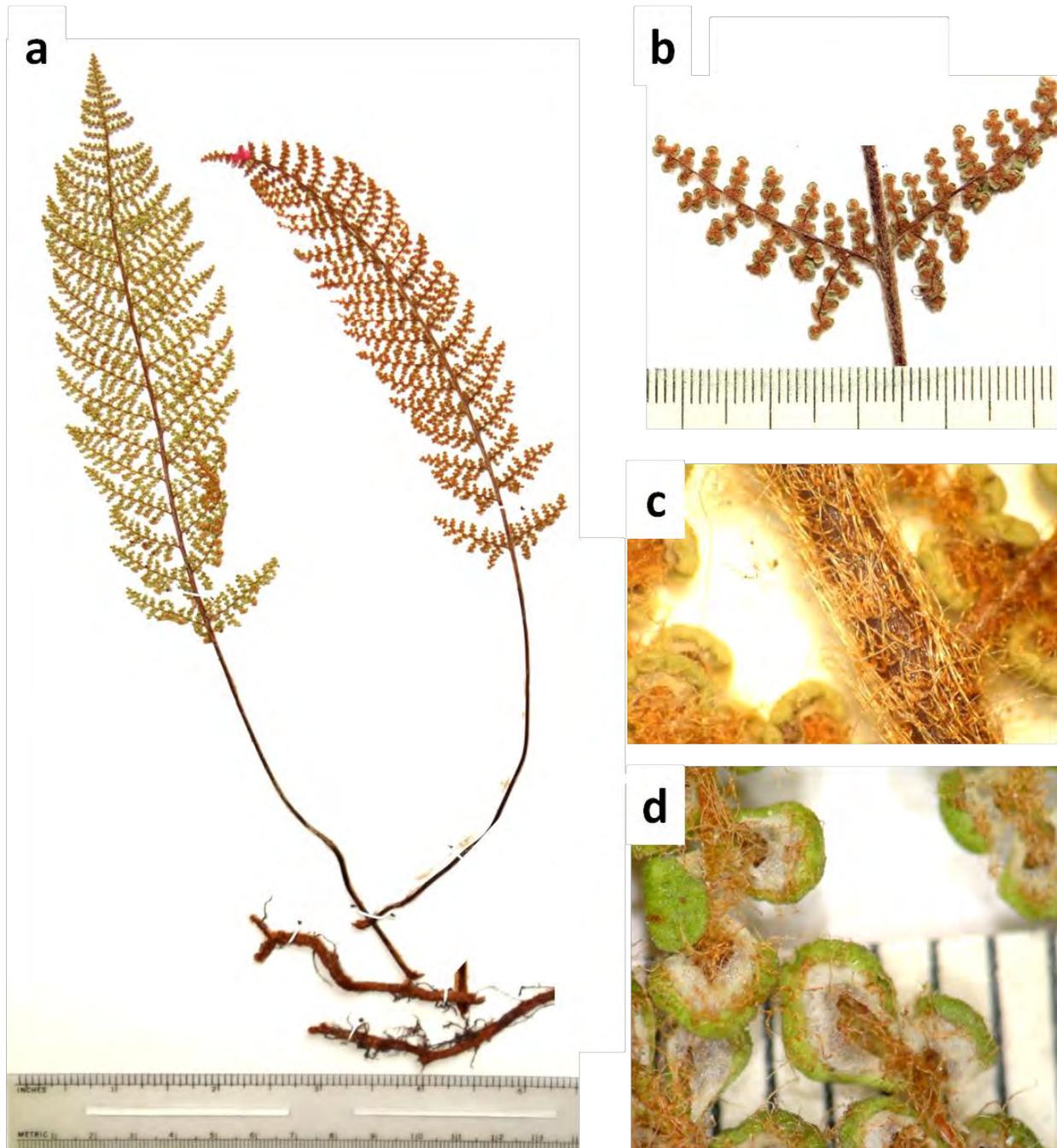


Figura 11. *Myriopteris lendigera*. **a.** Fronda. **b.** Pinnas basales. **c.** Pelos mezclados con escamas lineares sobre el raquis **d.** Segmentos laminares e indusio.

b) *Myriopteris marsupianthes*

Rizoma largo rastrero, horizontal, de 0.09 a 0.32 cm de diámetro; escamas del rizoma con márgenes enteros, lineares a ligeramente lanceoladas en la base, usualmente con puntas finas y retorcidas, de color dorado a café lustrosas (raramente bicoloras), de 0.12 a 0.36 cm de largo; frondas espaciadas, de 16.49 a 54.10 cm de largo (Figura 12a); peciolo abarcando 1/2-2/5 de la longitud de la fronda, de color café a castaño lustroso, terete, con pelos acroscópicos color dorado a anaranjado pálido, mezclados con escamas de más de tres células de ancho en la base, peciolo de 6.07 a 29.77 cm de largo; laminas deltadas, con 13 a 26 pares de pinnas, tres veces pinnadas a cuatro veces pinnadas en la base (Figura 12b), superficie adaxial glabra, superficie abaxial y raquis cubiertos por pelos finos y largos, mezclados con escamas de más de tres células de ancho en la base (Figura 12c), tricomas cubriendo generalmente del 1 al 25% de la superficie abaxial de la lámina, láminas de 6 a 26.18 cm de largo y 3.71 a 9 cm de ancho; pinna basal de 1.70 a 4.96 cm de largo y 0.84 a 3.06 cm de ancho (Figura 12b); segunda pinna de 1.51 a 5.63 cm de longitud y 0.80 a 2.31 de ancho; tercer pinna de 1.90 a 4.80 de largo y 0.73 a 2.07 cm de ancho; segmentos ligeramente crenados a redondeados, moniliformes, de 0.06 a 0.18 cm de diámetro (Figura 12d); falso indusio bien diferenciado, cubriendo casi totalmente la superficie abaxial de los segmentos, color hialino a blanco, carecen de pelos en la interfase de la lámina y el falso indusio, falso indusio de 0.03 a 0.07 cm de ancho (Figura 12d); soros más o menos continuos en el margen de los segmentos.

Hábitat y sustrato de crecimiento: Se pueden encontrar en un intervalo altitudinal de entre 940 y 3400 m. Los tipos de vegetación en los que se registran son: bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Abies*, bosque de *Abies-Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus-Abies*, bosque de *Abies-Alnus-Quercus*, “matorral alto” y vegetación secundaria. Puede ser terrestre o

rupícola, crece en laderas de bosques y cañadas. Algunos de los ejemplares han sido recolectados sobre suelos arcillosos.

Distribución: México (Chiapas, Estado de México, Hidalgo, Michoacán, Puebla, Tlaxcala y Veracruz; Figura 2) y Guatemala.

Material examinado: **Chiapas:** Camino al Cerro Zentehuitz, 8 junio 1986, *Homero Pérez* 23 (HEM⁴⁴). **Hidalgo:** Municipio del Arenal. Los Frailes, 2198 m, 19 agosto 2011, *YPA* 62 (HGOM⁴⁵); Municipio de Omitlán, 2590 m, 3 julio 2013, *YPA* 162 (HGOM⁴⁷); Municipio de Omitlán, 30 junio 2010, *ASG* 4303, *ASG* 4304, *ASG* 4305 (HGOM^{48, 49, 51}); Municipio de Real del Monte, 2558 m, 11 julio 2013, *YPA* 163 (HGOM⁵⁰); Municipio de Real del Monte, 2540 m, 11 julio 2013, *YPA* 164 (HGOM⁵²); Municipio de Real del Monte, 2555 m, 11 julio 2013, *ASG* 4306 (HGOM⁵³); Municipio del Arenal. Los Frailes, 2603 m, 11 julio 2013, *ASG* 4307 (HGOM⁵⁴). **Estado de México:** C. de Azompan. Tequexquinahuac, 2860 m, 1 agosto 1954, *E. Matuda et al.* 31197 (MEXU^{55,56}); Municipio de Texcoco. Brecha al Cerro Tláloc, ± 15 km al E de Chapingo, 3000 m, 23 enero 1988, *L.I. Aguilera G.* 8 (UAMIZ^{57,58}, UAMIZ⁶⁷); Municipio de Texcoco. San Pablo Ixayoc, 2600 m, 23 febrero 1975, *M.L. Arreguín* 518 (ENCB⁵⁹); Municipio de Texcoco. Cerro Tláloc, 2800 m 11 octubre 2013, *YPA* 165, *YPA* 166, *YPA* 167, *ASG* 4308, *ASG* 4309, *YPA* 168 (HGOM^{60,61,62,63,64,65}); Municipio de Texcoco. Atlapulco, 13 km al SE de Tequexquinahuac, por la brecha al Cerro Tláloc, 2990-3010 m, 25 enero 1986, *Stephen D. Koch & M. González L.* 861 (CHAPA⁶⁶). **Michoacán:** Municipio de Paracho. Parte alta del Cerro del Águila, 3300 m, 24 agosto 1990, *E. García et al.* 3146 (ENCB⁶⁸). **Puebla:** Municipio de Ciudad Cerdán. 1 km al S de San Isidro Vaquerías, *Pedro Tenorio L.* 15874 (MEXU⁶⁹). **Veracruz:** Municipio de Calcahualco. Rincón de Atotonilco, a

10 km al O de Escola, Barranca del Rio Jamapa, 2100 m, 26 junio 1985, *J.L. Martínez E.F. Vazquez* 338 (UAMIZ⁷⁰); Municipio de Orizaba. A 6 km al SO de Orizaba, sobre carretera México-Veracruz, 940 m, 6 febrero 1988, *S. Levy T. 13* (ENCB⁷¹); Municipio de Orizaba. A 6 km al SO de Orizaba, sobre carretera México-Veracruz, 940 m, 6 febrero 1988, *S. Levy T. 13* (CHAPA⁷²).

* Los números en superíndice indican a los ejemplares cuyas características (morfológicas y/o anatómicas) fueron evaluadas en el presente estudio.

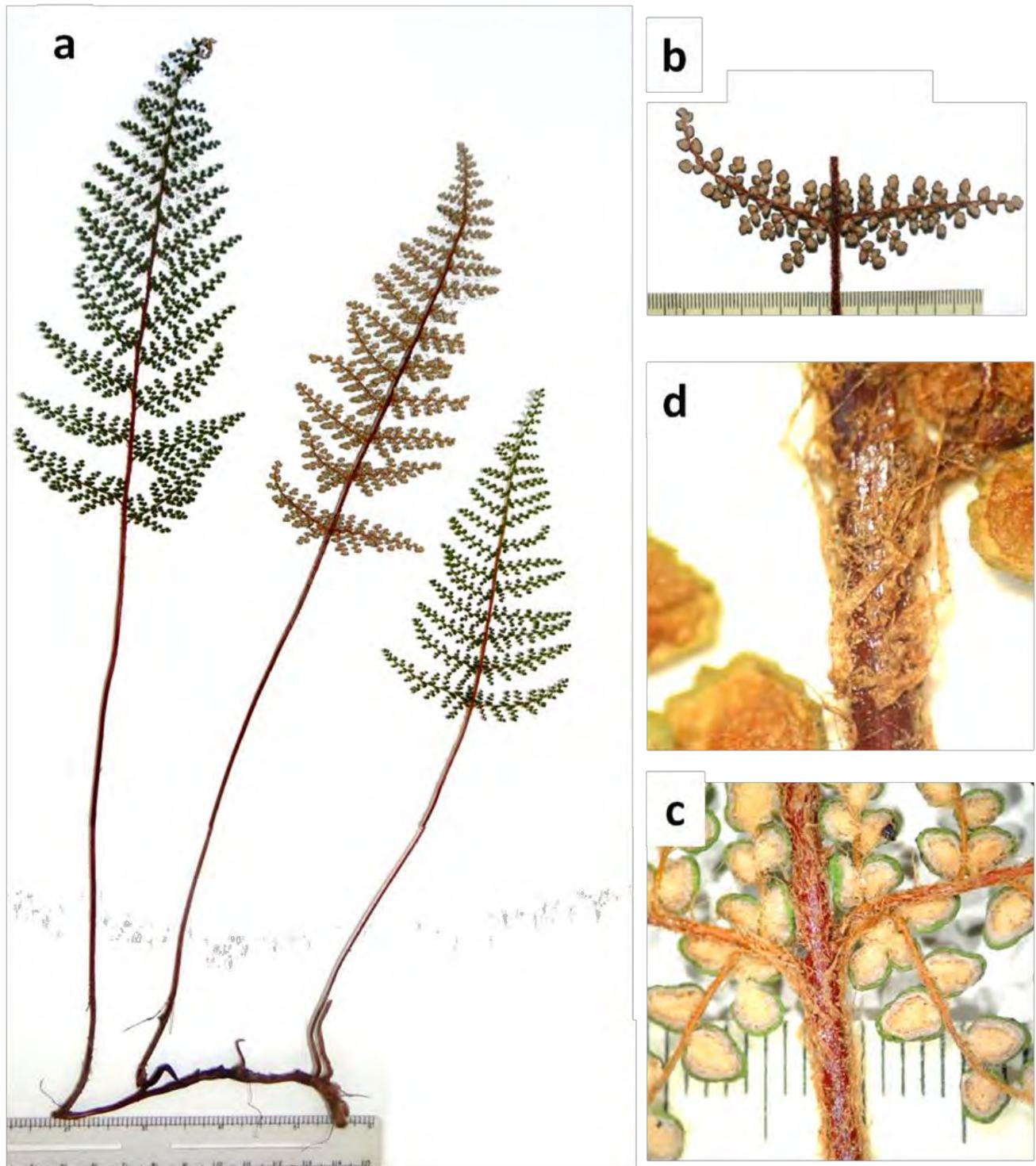


Figura 12. *Myriopteris marsupianthes*. **a.** Fronda. **b.** Pinnas basales. **c.** Escamas sobre el raquis. **d.** Segmentos laminares e indusio.

c) *Myriopteris mexicana*

Rizoma largo rastrero, horizontal, de 0.12 a 0.35 cm de diámetro; escamas del rizoma con márgenes enteros, lineares a ligeramente lanceoladas en la base, con los ápices finos y retorcidos, de color dorado u ocasionalmente café lustrosas, de 0.07 a 0.38 cm de largo; frondas agrupadas a ligeramente espaciadas, de 8.69 a 36.10 cm de largo (Figura 13a); peciolo abarcando 1/2 a 2/3 de la longitud de la fronda, de color café o castaño, lustrosos, teretes, con pelos acroscópicos color anaranjado a dorado, peciolo de 4.16 a 20.07 cm de largo; láminas lanceoladas a deltadas, con 11 a 26 pares de pinnas, tres veces pinnadas (Figura 13b), superficie adaxial glabrescente, superficie abaxial y raquis cubiertos por pelos finos y largos (Figura 13c), generalmente cubriendo más del 50% de la superficie abaxial de la lámina. Láminas de 4.56 a 18.37 cm de largo y 0.95 a 6.31 cm de ancho; pinna basal de 0.52 a 3.74 cm de largo y 0.24 a 1.69 cm de ancho (Figura 13b); segunda pinna de 0.67 a 2.82 cm de largo y 0.30 a 1.14 cm de ancho; tercer pinna de 0.50 a 2.98 cm de largo y 0.30 a 1.27 cm de ancho; segmentos redondeados, moniliformes, de 0.05 a 0.13 cm de diámetro (Figura 13d); falso indusio reducido, color hialino, ausencia de pelos en la interfase del indusio y la lámina, indusio de 0.005 a 0.02 cm de ancho (Figura 13d); soros más o menos continuos en los márgenes de los segmentos.

Hábitat y sustrato de crecimiento: Se pueden encontrar en un intervalo altitudinal de entre 1850 a 3270 m. Los tipos de vegetación en los que se registran son: bosque de *Abies*, bosque de *Quercus*, bosque de *Quercus-Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Pinus-Juniperus*, bosque de *Pinus-Quercus-Juniperus*, bosque de *Juniperus-Quercus-Pinus*, pastizal, malpaís, matorral de *Quercus* y matorral xerófilo. Puede ser terrestre o rupícola, crece en laderas de

bosques y zonas rocosas, e incluso en lugares abiertos. Algunos ejemplares han sido recolectados sobre suelo rojizo, arcilloso, andesítico y de litosol derivado de basalto.

Distribución: México (Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, México, Querétaro, San Luis Potosí y Zacatecas; Figura 1) y Guatemala.

Material examinado: **Chihuahua:** Majalca, 2050-2100 m, 29 septiembre 1934, *F.W. Pennell 19302* (MEXU⁷³); San Francisco del Oro. A 14 km de Guadalupe y Calvo, 2133 m, 14 noviembre 1967, *Kimmach & Brandt 1026* (MEXU⁷⁴). **Distrito Federal:** Contreras. 4° Dinamo, septiembre 1943, *Hno. José Sánchez 210* (MEXU^{75,76}). **Guanajuato:** Dolores Hidalgo. Al N de las montañas de la carretera a Dolores Hidalgo, 20 km al NO de Guanajuato, 17 enero 1964, *D.S. Correll & Helen B. Correll 28816* (MEXU⁷⁷); Municipio de Tierra Blanca. Parte alta del Cerro Zamorano, 3100 m, 25 noviembre 1988, *Rzedowski 47912* (MEXU⁷⁸, ENCB⁸²); Cañada Grande. Cerca de Cañada Grande, 41 km al NE de León, 2450 m, 14 julio 1987, *Rzedowski 43738* (UAMIZ⁷⁹); Municipio de Jerécuaro. La Piedra China, 2600 m, 7 junio 1986, *H. Díaz Barriga 3233* (UAMIZ⁸⁰, ENCB⁸³, CIIDIR⁸⁵); Municipio de Guanajuato. La Cuenca de la Esperanza, Santa Gertrudis, 2000 m, 20 octubre 1994, *Reyes Gutiérrez González 1* (UAMIZ⁸¹); Municipio de Dolores Hidalgo. 7 km al NE de Santa Rosa, 2530 m, 11 octubre 1992, *R. & J.D. Galván 4001* (ENCB⁸⁴). **Hidalgo:** Epazoyucan. 2 km al S de Epazoyucan, 2650 m, 28 junio 1981, *M.L. Arreguín 714* (UAMIZ⁸⁶); Epazoyucan. Cerro Alto, 2 km al S de Epazoyucan, 2650 m, 6 septiembre 1973, *F. Gómez-Lorence 80* (ENCB⁸⁷). **Estado de México:** Municipio Nicolás Romero. Carretera Nicolás Romero-Villa del Carbón, 2 km al OE de San José, 2630 m, 18 noviembre 1995, *I. Oble & M. Flores 46* (UAMIZ⁸⁸); Municipio de Epazoyucan. Cerro Alto, 2 km al S de Epazoyucan, 2500 m, 10 noviembre 1974,

Y. Herrera Arrieta 82 (CIIDIR⁸⁹). **Querétaro:** Municipio de Colón. Cerro Zamorano, 3037-3203 m, 6 septiembre 2013, *YPA 169, ASG 4310, YPA 170, ASG 4311, ASG 4312, YPA 171* (HGOM^{90,91,92,93,94,95}); Municipio del Colón. Parte más alta del Cerro Zamorano, 3200-3270 m, 13 noviembre 1971, *Rzedowski & McVaugh 432* (ENCB⁹⁶). **San Luis Potosí:** Sierra de San Miguelito. Al S de San Luis Potosí, 2000-2300 m, 28 julio 1934, *Francis W. Pennell 17673* (MEXU^{97,98}); Municipio de Arriaga. Cañón, al N de San José de la Purísima, 2310 m, 12 septiembre 1998, *A. Mendoza R., J. Ceja, A. Espejo & A.R. López F. 304* (UAMIZ⁹⁹); Sierra de San Miguelito. Al S de la Ciudad de San Luis Potosí, 3122 m, 21 junio 1954, *Rzedowski 3122* (ENCB¹⁰⁰); Sierra de San Miguelito. Cerca de La Placa, ± 2300 m, 22 noviembre 1958, *J. Rzedowski 9379* (ENCB¹⁰¹). **Zacatecas:** Municipio de Jerez de García Salinas. A 2 km de la Presa “El Cargadero”, 2331 m, 13 octubre 2007, *Ana Jaramillo Pérez, Leticia Pacheco, Andrés Sánchez Morales & Lucia Rodríguez Romero 63* (UAMIZ^{102,103}); Municipio de Sombrerete. Sierra de Órganos, 9 km después del entronque de la carretera Sombrerete-Durango, con rumbo a San Francisco de Órganos, 2320 m, 6 septiembre 2005, *A. Mendoza R., J. Ceja., A. Espejo., A.R. López-Ferrari & I. Ramírez. 951* (CIIDIR¹⁰⁴); Municipio de San Pedro Piedra Gorda. Cerro Prieto, 2400 m, septiembre 1980, *S. Trujillo & R. del Castillo ZA163* (CHAPA¹⁰⁵).

* Los números en superíndice indican a los ejemplares cuyas características (morfológicas y/o anatómicas) fueron evaluadas en el presente estudio.

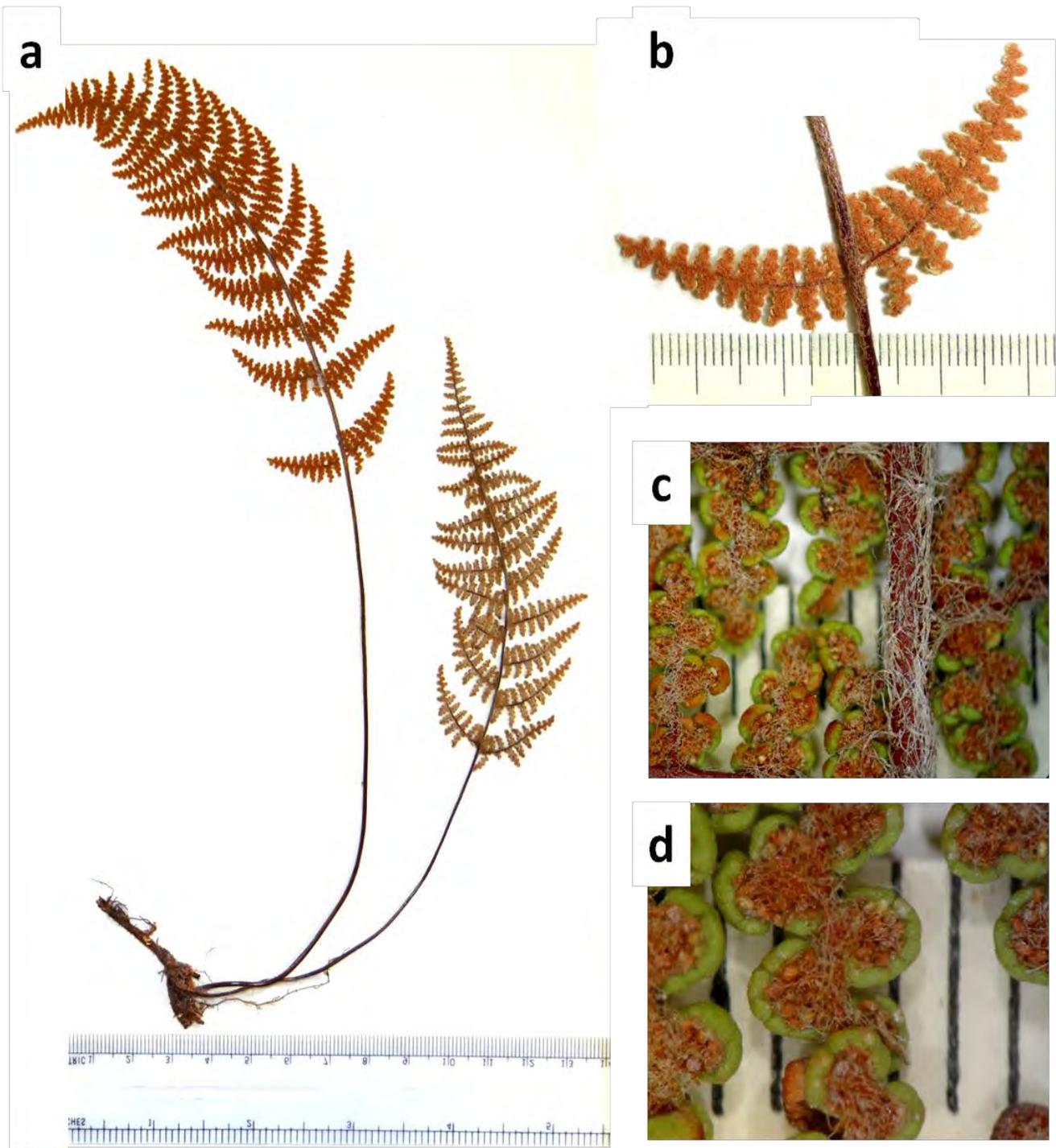


Figura 13. *Myriopteris mexicana*. **a.** Fronda. **b.** Pinnas basales. **c.** Pelos sobre el raquis **d.** Segmentos laminares e indusio.

Cuadro 10. Características morfológicas distintivas entre los taxones pertenecientes al complejo *Myriopteris lendigera*. En todos los casos la unidad de medida es en cm.

Características/especies	<i>M. lendigera</i>	<i>M. marsupianthes</i>	<i>M. mexicana</i>
Ancho de la lámina (AL)	2.25-8.36	3.71-9	0.95-6.31
Ancho de la pinna basal (APB)	0.43-2.55	0.84-3.06	0.24-1.69
Ancho del indusio (AI)	0.02-0.05	0.03-0.07	0.005-0.02
Tipo de peciolo	Terete a acanalado en la base	Terete	Terete
Escamas sobre estípite y raquis	De menos de 3 células de ancho	Más de 3 células de ancho	Ausentes
Grado de división de la lámina (ADL)	3 a 4 veces pinnada en la base	3 a 4 veces pinnada en la base	3 veces pinnada
Densidad de tricomas	Cubriendo del 26-50% de la superficie abaxial	1-25%	>50%
Margen de los segmentos	Ligeramente lobulados a crenados	Ligeramente crenado a redondeados	Redondeados
Pelos en la interface del indusio y la lámina	Presentes	Ausentes	Ausentes

6.6 Clave dicotómica para las especies del complejo *Myriopteris lendigera*

1. Estípite y raquis con pelos, falso indusio reducido, de 0.005 a 0.02 cm de ancho..... *M. mexicana*
1. Estípite y raquis con pelos y escamas, falso indusio bien diferenciado, de 0.02 a 0.07 cm de ancho..... 2
2. Estípite y raquis con escamas de menos de tres células de ancho, presencia de pelos esparcidos a abundantes en la interface del indusio y la lámina..... *M. lendigera*
2. Estípite y raquis con escamas de más de tres células de ancho, ausencia de pelos en la interface del indusio y la lámina..... *M. marsupianthes*

7. DISCUSIÓN

En estudios previos se ha considerado que los caracteres anatómicos del rizoma, peciolo y lámina pueden ser de importancia en la clasificación de las especies de helechos (Ogura, 1972; Lin y DeVol, 1978). Sin embargo, los caracteres anatómicos cuantitativos evaluados en *M. lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana* resultaron ser muy similares entre sí y ninguno de ellos fue de relevancia en la discriminación de las especies. A pesar de ello, se reconoce que la forma y número de los haces vasculares pueden ser de gran relevancia a niveles superiores, tales como familia o género (Palacios-Ríos, 1992) y pueden llegar a ser menos perceptibles a nivel específico. En la familia Pteridaceae, Punetha (1990), Herrera (1993), Bondada *et al.* (2006) y Martínez y Vilte (2012) han encontrado de uno a tres haces vasculares, tal como ocurrió en el presente estudio, pues se observó un haz vascular tanto en el rizoma como peciolo. Por el contrario, en familias como Dryopteridaceae se han registrado de tres a ocho haces (Pacheco y Lorea, 1985; Palacios-Ríos, 1992; Hernández-Hernández *et al.*, 2006) e incluso en familias como Marattiaceae se mencionan más de 30 haces vasculares en el peciolo (Velasco, 1971).

De acuerdo con la clasificación que propone Ogura (1972) para las formas de la traza foliar en helechos, *M. lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana* se encuentran dentro del tipo “hipocampo”. Dicha forma fundamental también ha sido registrada por Herrera (1993) para las especies *M. alabamensis* y *M. microphylla* y menciona que la configuración del xilema cambia a lo largo del peciolo y raquis (Herrera, 1993), lo cual también fue observado en las especies analizadas en el presente estudio a partir del material removido en los herbarios.

Existen trabajos a nivel anatómico que han permitido detectar diferencias entre especies: por ejemplo, Hernández-Hernández *et al.* (2006) proponen que el número de hileras de células en el esclerénquima es importante para separar a *Dryopteris wallichiana* de *Dryopteris maxonii*. Esta información es relevante debido a que las especies analizadas en la presente investigación mostraron diferencias en cuanto al número de capas de células de esclereidas en el rizoma, lo que es más evidente en *M. marsupianthes* (hasta 8 estratos) con respecto a *M. lendigera* y *M. mexicana* (3-5 estratos).

Por otra parte, se ha considerado que el patrón de venación es otro carácter de importancia en helechos, de acuerdo con Arreguín-Sánchez *et al.* (2001) las formas más comunes son, libre con dicotomías y reticulada formando areolas. Las especies de *Myriopteris* estudiadas presentan un patrón de venación libre, misma que describió Herrera (1993) para las especies *M. alabamensis* y *M. microphylla*; en contraste, los géneros *Campyloneurum*, *Microgramma*, *Niphidium* y *Pleopeltis* poseen un tipo de venación reticulada y con areolas (Zlotnik, 1991). En el extremo de cada vena terminal se ubican los esporangios de las tres especies analizadas, característica que Grusz y Windham (2013) mencionan como diagnóstica para el género *Myriopteris*.

La aplicación de técnicas de análisis multivariado tanto en helechos como en otros grupos de plantas (Swartz y Brunsfeld, 2002; De Luna y Gómez-Velasco, 2008) ha sido de gran utilidad no sólo en la delimitación de especies o poblaciones, sino también para la identificación de caracteres que contribuyen a la diferenciación entre especies (Paris y Windham, 1988). En el presente estudio se encontró que el grado de semejanza en las características morfológicas y/o anatómicas de los ejemplares examinados (representada tanto

en el análisis de agrupamiento como en los diagramas de ordenación), sugiere que los taxones *Myriopteris lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana* son especies validas; y que la LP, AI, LF, ASP, DR, LL, NPP, LSP, APB, AL y LPB son los caracteres cuantitativos más importantes para discriminar o diferenciar entre estas especies.

De los caracteres cuantitativos antes mencionados, el único incluido en la clave de Mickel y Smith (2004) es el ancho del indusio (AI), mientras que la longitud de la fronda (LF) y el diámetro del rizoma (DR) son características que dichos autores sólo mencionaban en la descripción de *M. lendigera*. El resto de los caracteres (LP, ASP, LL, NPP, LSP, APB, AL y LPB) no habían sido evaluados en las especies analizadas. Algunos de ellos en particular, el ancho y la longitud de las primeras pinnas de la lámina, pueden ser de gran importancia en la delimitación e identificación de especies en helechos, pues han resultado relevantes también en estudios previos (Barrington, 1985; Swartz y Brunsfeld, 2002; Hernández-Hernández *et al.*, 2009).

Con respecto a los caracteres cualitativos, Grusz *et al.* (2014) indican que las tres especies pertenecientes al complejo taxonómico poseen un estípite terete. Sin embargo, en el presente estudio se observó que algunos ejemplares de *M. lendigera* poseen un estípite acanalado en la base. Al igual que la mayoría de las especies pertenecientes al género *Myriopteris*, las tres especies analizadas presentan un raquis terete. Grusz *et al.* (2014) mencionan que existen dos tipos de segmentos en los helechos del género *Myriopteris*, los parecidos a bolsas (40%) y los segmentos alargados (60%); tanto *M. lendigera* como *M. marsupianthes* y *M. mexicana* presentaron segmentos redondeados, parecidos a bolsas, con

márgenes recurvados y un falso indusio bien diferenciado, características que dichos autores también refieren para el género (Grusz *et al.*, 2014).

Por otra parte, Mickel y Smith (2004) mencionan como carácter diagnóstico la presencia (*M. marsupianthes*) o ausencia (*M. lendigera* y *M. mexicana*) de escamas sobre el peciolo y raquis. Sin embargo, en el presente estudio se observó que *M. lendigera* si presenta escamas sobre el raquis, pero a diferencia de las de *M. marsupianthes* son esparcidas, parecidas a pelos y con menos de tres células de ancho en la base. La presencia o ausencia de escamas y/o pelos ha sido de gran importancia en la delimitación de taxones en helechos, desde niveles supra hasta infraespecíficos (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2001; Mickel y Smith, 2004), y la familia Pteridaceae no es la excepción, pues incluye taxones con una amplia variación en tipos de indumento, en gran parte debido a la habilidad excepcional de sobrevivir en una gran variedad de ambientes (Hevly, 1963; Wollenweber, 1984; Koch *et al.*, 2009; Johnson *et al.*, 2012). Adicionalmente, Grusz *et al.* (2014) mencionan que dentro de *Myriopteris* la variación en el indumento (pelos y escamas), es el carácter taxonómico más importante para la identificación de las especies (Reeves, 1979; Tryon y Tryon, 1982; Windham y Rabe, 1993; Mickel y Smith, 2004).

Aunque los caracteres cuantitativos antes mencionados son los que mejor contribuyen a la discriminación de las especies según los análisis multivariados (ACP y AD), el largo y ancho de la tercer pinna (LTP y ATP) también presentaron diferencias significativas, según la prueba de Tukey aplicada en el análisis de varianza, sobre todo entre *M. mexicana* con respecto a *M. lendigera* y *M. marsupianthes*, apoyando en segunda instancia la validez de las especies analizadas. Por otra parte, los caracteres que no resultaron informativos en los

análisis multivariados ni en el análisis de varianza son el tamaño de las escamas del rizoma (TER), diámetro del peciolo (DP) y diámetro de los segmentos (DS). De esta forma, se asume que la combinación de los tres caracteres antes mencionados entre las especies pertenecientes al complejo *Myriopteris lendigera* son los que hacen difícil su diferenciación. Sin embargo, debido a la variabilidad que dichos caracteres llegan a presentar en otras especies, han sido importantes para la identificación tanto a nivel supra o infraespecífico en helechos (Paris y Windham, 1988; Mickel y Smith, 2004).

En todos los casos (incluyendo caracteres morfológicos y/o anatómicos), los diagramas de ordenación del ACP y AD fueron similares en cuanto a la forma de agrupación de los individuos de las especies analizadas. *Myriopteris mexicana* se separa claramente de *M. lendigera* y *M. marsupianthes*, al igual que la variabilidad de los caracteres tanto morfológicos como anatómicos de *M. marsupianthes* y *M. mexicana* incluyen la variación de *M. lendigera*. Por otra parte, la distribución de los individuos en los diagramas de ordenación indica que la variabilidad de *M. lendigera* y *M. marsupianthes* es más amplia con respecto a *M. mexicana* y entre las dos primeras hay individuos que tienen un solapamiento ligero. Esto puede deberse al número de individuos incluidos en el análisis (Figura 5 vs Figura 6), por lo que se considera que se tienen representados los valores extremos en las características cuantitativas para cada una de las especies. Por otra parte, el solapamiento parcial observado puede atribuirse a que *M. lendigera* y *M. marsupianthes* comparten caracteres como la LP, LF, ASP, LL, LSP, APB, AL y LPB.

A pesar de la similitud en algunas de las características, los individuos de *Myriopteris marsupianthes* tienden a formar un grupo, debido a que caracteres cuantitativos como: ancho

del indusio (AI), diámetro del rizoma (DR), número de pares de pinnas (NPP), diámetro de las esporas; y caracteres cualitativos como: la presencia de escamas sobre el raquis y peciolo de más de cinco células de ancho en la base (EP) y la ausencia de pelos en la interfase del indusio y la lámina (PI), permiten separarlos de *M. lendigera*. Mickel y Smith (2004) sólo consideran al AI, EP y PI para la diferenciación entre *M. lendigera* y *M. marsupianthes*, por lo que el presente trabajo contribuye con un conjunto de caracteres, incluyendo el diámetro de las esporas, para separarlas. Es importante mencionar que el diámetro de las esporas es una de las características poco consideradas para la identificación en helechos, por lo que se propone que debería ser considerada en la taxonomía del grupo (Gómez-Noguez *et al.*, 2013).

Se ha atribuido que la variabilidad morfológica entre las especies de plantas es influenciada principalmente por el ambiente en el que se desarrollan (Halloy y Mark, 1996; Hietz, 2010; Lüttge *et al.*, 2011; Feio *et al.*, 2013). En este sentido, la coincidencia o solapamiento de los individuos de *Myriopteris lendigera* y *M. marsupianthes* que no fueron recolectados en el mismo sitio en el diagrama de ordenación, puede atribuirse a que probablemente se desarrollaron en condiciones ambientales (tipos de vegetación y altitud) muy parecidas (Kennedy y Park, 1996; Lüttge *et al.*, 2011).

Una de las principales aportaciones de los análisis morfométricos es en el aspecto práctico, pues permiten discriminar con diferentes grados de exactitud a los taxones (Swartz y Brunsfeld, 2002; Magrini y Scoppola, 2010). Sin embargo, por si mismos son insuficientes, pues es de gran importancia conocer el grupo biológico, analizar su espectro de variación y de esta forma, poder detectar nuevos caracteres en la delimitación o diferenciación entre especies. Además, es necesario considerar otros caracteres que han probado ser relevantes en estudios

previos en la delimitación entre taxones (Ogura, 1972; Mayer y Messler, 1993; Speer y Hilu, 1999; Hernández-Hernández *et al.*, 2006, 2009).

Actualmente es de gran importancia la realización de trabajos interdisciplinarios (Gödel, 1995), en este sentido los estudios moleculares constituyen una herramienta importante, pues pueden robustecer y confirmar la información obtenida por medio de métodos tradicionales (Swartz y Brunsfeld, 2002). Con respecto a estudios enfocados en complejos taxonómicos en helechos sobresalen los realizados por Small y Hickey (2001), Chao *et al.* (2012) y Perrie *et al.* (2013) en donde incluyen en primera instancia análisis morfométricos y algunos de ellos apoyan o complementan la información obtenida por medio de inferencias filogenéticas a través de caracteres moleculares (Perrie *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2013). Una de las ventajas de estos análisis es que se pueden conocer las relaciones filogenéticas entre las especies, así como la evolución de los caracteres (Grusz *et al.*, 2009, 2014; Haufler, 2009).

Grusz y Windham (2013), en su propuesta de la circunscripción del género *Myriopteris*, hacen mención de la posibilidad de que *M. lendigera* sea un híbrido tetraploide de *M. marsupianthes* y *M. mexicana* (Knobloch *et al.*, 1975; Reeves, 1979; Mickel y Smith, 2004). Actualmente se cuenta con numerosas herramientas para detectar este mecanismo, una de ellas es la interpretación en diagramas de ordenación, realizados con base en caracteres morfológicos (Barrington, 1988). El diámetro y número de esporas por esporangio son características que también han sido empleadas en el reconocimiento de híbridos o especies poliploides (Moran, 2004). Por otra parte, la aplicación de cariotipos o conteos cromosómicos ha sido una de las técnicas más utilizadas (Windham y Yatskievych, 2003), así como la

electroforesis de enzimas (Barrington, 1990). Recientemente la secuenciación de regiones del DNA nuclear y su análisis a nivel filogenético han sido de gran importancia en la comprensión sobre la biología y evolución de diferentes grupos de organismos, así como de sus relaciones filogenéticas (Windham y Yatskievych, 2003; Grusz *et al.*, 2009).

En el presente estudio, se observó en los diagramas de ordenación que *Myriopteris marsupianthes* y *M. mexicana* incluyen la variabilidad morfológica y anatómica de *M. lendigera* (Figura 5 y 6); Barrington (1988), obtuvo resultados similares en su trabajo sobre la detección de un híbrido (*P. x potteri*) entre *Polystichum acrostichoides* y *P. braunii*. Barrington (1990), Moran (2004, 2014) y Chao *et al.* (2012), mencionan que los híbridos generalmente poseen una morfología intermedia con respecto a la de sus progenitores, pero que es común que no corresponda exactamente a un 50% de similitud: el intervalo de variación en la semejanza puede estar sesgado hacia uno u otro de los parentales. Con base en la información anterior, es probable que el solapamiento parcial observado en el presente estudio entre algunos individuos de *M. lendigera* y *M. marsupianthes*, esté relacionado con una mayor semejanza en las características morfológicas y/o anatómicas entre el taxón considerado por Reeves (1979) como de origen híbrido (*M. lendigera*) y uno de sus parentales (*M. marsupianthes*).

Con respecto al diámetro de las esporas, usualmente se reconoce que los híbridos o poliploides tienen células más grandes que sus progenitores diploides (Moran, 2004) y según los resultados obtenidos, el diámetro de las esporas de *M. lendigera* es mayor con respecto al encontrado en *M. marsupianthes* y *M. mexicana*. Sin embargo, las esporas de *M. lendigera* no se observaron abortadas, colapsadas u obscurecidas, características que según Moran (2014) es

típico en organismos híbridos no fértiles. El número de esporas por esporangio (64 ó 32) en helechos cheilanthoides se encuentra ampliamente relacionado con el modo reproductivo: sexual o apomítico, respectivamente (Moran, 2004) y en los tres taxones pertenecientes al complejo se encontró que poseen 64 esporas por esporangio, por lo que se puede asumir que la forma de reproducción en las tres especies es sexual (Grusz *et al.*, 2014).

De modo que si *Myriopteris marsupianthes* y *M. mexicana* dieron lugar a *M. lendigera* por medio de la hibridación, ésta última fue capaz de duplicar su número cromosómico, permitiendo el apareamiento normal de los cromosomas durante la meiosis y en consecuencia, que sus esporas sean viables. Windham y Yatskievych (2003), indican que *M. lendigera* es tetraploide, con un número cromosómico $n = 60$, mientras que Mickel y Smith (2004) mencionan que *M. marsupianthes* y *M. mexicana* son especies diploides con $n = 30$. La información anterior apoya la propuesta bien conocida, de que la hibridación y la poliploidía son mecanismos ampliamente relacionados y por ello han sido considerados como procesos evolutivos de gran importancia dentro de la especiación en helechos y en especial entre helechos myriopteroides (Barrington *et al.*, 1989; Moran, 2004; Grusz *et al.*, 2014).

En general, se reconoce que las especies de helechos poliploides llegan a adquirir mayor distribución que sus progenitores diploides (Knobloch, 1976; Barrington *et al.*, 1989; Moran, 2004), tal como se observó en el presente trabajo en los taxones analizados, pues la distribución de *Myriopteris lendigera* es mayor que la de *M. marsupianthes* y *M. mexicana*, tanto a nivel nacional como mundial (Mickel y Smith, 2004). En este sentido, se asume que las poblaciones del poliploide o “híbrido fértil” están sometidas a la selección natural y que las condiciones ambientales diferenciales pueden originar el surgimiento de nuevas características

no encontradas en los progenitores (Reeves, 1979; Moran, 2004; Grusz *et al.*, 2009), es por ello que se ha considerado a la poliploidía como un mecanismo de diversificación.

Con base en las evidencias discutidas en el presente estudio, así como en el trabajo elaborado por Grusz *et al.* (2014) sobre los patrones de diversificación en ambientes xéricos en *Myriopteris*, en el cual infieren la filogenia del género (Anexo 2), *Myriopteris lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana* son consideradas entidades distintas actualmente, las tres con la capacidad de reproducción sexual y sobre todo, con caracteres morfológicos tanto cualitativos como cuantitativos únicos, que permiten su identificación.

A pesar de que en la presente investigación se analizaron individuos de las tres especies recolectados sólo en México, se propone que la determinación de dichos taxones como entidades morfológicas diferentes se considere como un resultado más general, es decir, a nivel mundial, porque las siguientes razones: Dos de las especies: *Myriopteris marsupianthes* y *M. mexicana* se distribuyen sólo en Guatemala y México (Mickel y Smith, 2004), por lo que es probable que la variabilidad morfológica de estas dos especies esté bien representada en los individuos examinados. En cuanto a *M. lendigera*, que se distribuye en el sur de Estados Unidos de América, en Centroamérica y Sudamérica; se analizaron algunos individuos provenientes de algunos países de estas tres regiones, con el fin de obtener una adecuada representación de su variabilidad morfológica. Los individuos analizados fueron recolectados en Colombia (*Kjell von Sneidern*, NY), Estados Unidos (*G. Yatskievych 83-161A*, MO; *M.D. Windham*, *G. Yatskievych 82-219*, ARIZ; *C.E. Jenkins 3387*, *P.C. Fischer 6839*, ARIZ; *Sin colector (ARIZ 5365)*, ARIZ), República Dominicana (*George R. Proctor 39267*, NY) y Venezuela (*Alejandra Vasco, J. Grande 841*, NY).

Con excepción de la LPB, que en el ejemplar recolectado en Venezuela fue de 5.62 cm vs 1.41-5.08 cm de los ejemplares examinados en el presente estudio; en todos los casos se encontró que los individuos de *Myriopteris lendigera* poseen caracteres morfológicos tanto cualitativos como cuantitativos que corresponden con la descripción morfológica general elaborada para esta especie. Por lo tanto, se propone que las descripciones y la clave dicotómica desarrolladas en el presente estudio, son adecuadas para la identificación de las tres especies en toda su área de distribución.

8. CONCLUSIONES

I. La agrupación de los ejemplares dentro del análisis de agrupamiento y diagramas de ordenación, según las características morfológicas y anatómicas evaluadas, permiten sugerir que *Myriopteris lendigera*, *M. marsupianthes* y *M. mexicana* son especies válidas o entidades morfológicas definidas.

II. Los caracteres morfológicos cuantitativos que mejor contribuyen en la discriminación de las especies son la LP, AI, LF, ASP, DR, LL, NPP, LSP, APB, AL y LPB y los cualitativos las EP, PI, AI y DT. El ancho y la longitud de las primeras pinnas de la lámina en helechos, así como el diámetro de las esporas fueron caracteres de gran importancia en el reconocimiento de las especies, por lo que se sugiere que sean consideradas en los análisis para la delimitación e identificación de especies en helechos.

III. La identificación de caracteres morfológicos únicos tanto cualitativos como cuantitativos, permitió elaborar una clave dicotómica para diferenciar a las especies analizadas, a lo largo de su área de distribución.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Arreguín-Sánchez Ma. de la L., Fernández-Nava R., Palacios-Chávez R. y Quiroz-García D.L. 2001. Pteridoflora ilustrada del estado de Querétaro, México. Primera Edición. Secretaría de Educación Pública. 470 pp.
- Barrington D.S. 1985. The morphology and origin of a new *Polystichum* hybrid from Costa Rica. *Systematic Botany* 10: 199-204.
- Barrington D.S. 1990. Hybridization and allopolyploidy in central American *Polystichum*: cytological and isozyme documentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 297-305.
- Barrington D.S., Haufler C.H. y Werth C.R. 1989. Hybridization, reticulation, and species concepts in the ferns. *American Fern Journal* 79: 55-64.
- Bondada B., Tu C. y Ma Lena. 2006. Surface structure and anatomical aspects of Chinese brake fern (*Pteris vittata*; Pteridaceae). *Brittonia* 58: 217-228.
- Canabos G.C. 1988. Probabilidad y Estadística, Aplicaciones y Métodos. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 592 pp.
- Canché-Delgado A., García-Jain S.E., Vaca-Sánchez M.S. y Cuevas-Reyes P. 2011. Cambios en la morfología floral y foliar en *Crataegus tracyi*: importancia de la asimetría fluctuante como indicador de estrés ambiental. *Biológicas* 13: 44-49.
- Chaerle P. y Viane R.L.L. 2004. Leaf anatomy and the occurrence of false veins in *Asplenium* (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 187-194.

- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 797 pp.
- Chao Y.S., Dong S.Y., Chiang Y.C., Liu H.Y. y Chiou W.L. 2012. Extreme Multiple Reticulate Origins of the *Pteris cadieri* complex (Pteridaceae). International Journal of Molecular Sciences 13: 4523-4544.
- Christenhusz M.J.M. y Chase M.W. 2014. Trends and concepts in fern classification. Annals of Botany 0: 1-14.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.C. y Schneider H. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. Phytotaxa 19: 7-54.
- Chuang Y.Y. y Liu H.Y. 2003. Leaf Epidermal Morphology and Its Systematic Implications in Taiwan Pteridaceae. Taiwania 48: 60-71.
- D' Ambrogio A.A. 1986. Manual de técnicas de histología vegetal. Hemisferio Sur. Argentina. 83 pp.
- De Luna E. y Gómez-Velasco G. 2008. Morphometrics and the Identification of *Braunia andrieuxii* and *B. secunda* (Hedwigiaceae, Bryopsida). Systematic Botany 33: 219-228.
- Ekrt L. y Stech M. 2008. A morphometric study and revision of the *Asplenium trichomanes* group in the Czech Republic. Preslia 80: 325-347.

- Feio A.C., Andrade de Aguilar-Días A.C. y Potiguara R.C.V. 2013. *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae-Fern) of Amazon Rainforest in Brazil: Anatomic Characterization and Adaptive Strategies. *American Journal of Plant Sciences* 4: 1863-1871.
- Gabriel y Galán J.M. y Prada C. 2012. Farina Production by Gametophytes of *Argyrosma nivea* (Poir.) Windham (Pteridaceae) and its Implications for Cheilanthoid Phylogeny. *American Fern Journal* 102: 191-197.
- Gao L., Zhou Y., Wang Z.W., Su Y.J. y Wang T. 2011. Evolution of the *rpoB-psbZ* region in fern plastid genomes: notable structural rearrangements and highly variable intergenic spacers". *BMC Plant Biology* 64: 1-13.
- Gardner R.O. 1975. An overview of botanical clearing technique. *Satain Technology* 50: 99-105.
- Gastony G.J. y Rollo D.R. 1996. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid fern (Pteridaceae: Cheilanthoidae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal* 85: 341-360.
- Gödel K. 1995. *Collected Works*. Oxford University Press.
- Gómez-Noguez F., Pérez-García B., Mendoza-Ruiz A. y Orozco-Segovia A. 2013. Flora palinológica de los helechos y licofitas de Río Malila, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 91: 135-154.
- Goodwin H. 1932. Anatomy of the stele of *Cyathea medullaris* Sw. *New Phytologist* 31: 254-264.

- Gracano D., Alves-Azevedo A. y Prado J. 2001. Anatomía foliar das especies de Pteridaceae do Parque estadual do Rio Doce (PERD-MG). *Revista Brasileira de Botânica* 24: 333-347.
- Grusz A.L. 2013. *Myriopteris windhamii* sp. nov., a new name for *Cheilanthes villosa* (Pteridaceae). *American Fern Journal* 103: 112-117.
- Grusz A.L. y Windham M.D. 2013. Towar a monophyletic *Cheilanthes*: The resurrection and recircumscription of *Myriopteris* (Pteridaceae). *PhytoKeys* 32: 49-64.
- Grusz A. L., Windham M.D., Metzgar J. y Pryer K.M. 2006. Polyploids and Reticulate Voids: the *Cheilanthes fendleri* complex revisited. Botanical Society of America annual meeting, Chico, CA.
- Grusz A.L., Windham M.D. y Pryer K.M. 2009. Deciphering the origins of apomictic polyploids in the *Cheilanthes yavapensis* complex (Pteridaceae). *American Journal of Botany* 96: 1636-1645.
- Grusz A.L., Windham M.D., Yatskievych G., Huiet L., Gartony G.J. y Pryer K.M. 2014. Patterns of Diversification in the Xeric-adapted Fern *Myriopteris* (Pteridaceae). *The American Society of Plant Taxonomists* 39: 698-714.
- Hair Jr. J.F., Anderson R.E., Tatham R.L. y Blck W.C. 1999. Análisis multivariante. 5a Edición. Prentice Hall Iberia, Madrid, España. 788 pp.
- Halloy S.R.P., y Mark A.F. 1996. Comparative leaf morphology spectra of plant communities in New Zealand, the Andes and the European Alps. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 26: 41-78.

- Haufler M. 2009. Using Plastid and Nuclear DNA Sequences to Redraw Generic Boundaries and Demystify Species Complexes in Cheilanthoid Ferns. *American Fern Journal* 99: 128-132.
- Hernández-Hernández V., Terrazas T. y Ángeles G. 2006. Anatomía de seis especies de helechos del género *Dryopteris* (Dryopteridaceae) de México. *Revista de Biología Tropical* 54: 1157-1169.
- Hernández-Hernández V., Terrazas T. y Delgadillo-Moya C. 2009. The *Dryopteris patula* complex (Dryopteridaceae) in Mexico: morphometric analyses. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 103-112.
- Hernández-Hernández V., Terrazas T., Mehltreter K. y Ángeles G. 2012. Studies of petiolar anatomy in ferns: structural diversity and systematic significance of the circumendodermal band. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169: 596-610.
- Herrera M.C.M. 1993. Anatomía de dos especies de *Cheilanthes* Swartz. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. México. 107 pp.
- Hevly R.H. 1963. Adaptations of cheilanthoid ferns to desert environments. *Journal of the Arizona Academy of Science* 2: 164-175.
- Hietz P. 2010. Fern adaptations to xeric environments. pp. 140-176. *En*: Mehltreter K., Walker L.R. y Sharpe M.J. (eds.). *Fern Ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Johansen D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York, EEUU. 523 pp.

- Johnson A.K., Rothfels C.J., Windham M.D. y Pryer K.M. 2012. Unique expression of a sporophytic character on the gametophytes of Notholaenid ferns (Pteridaceae). *American Journal of Botany* 99: 1118-1124.
- Johnson D.E. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thomson Editores, Mexico. 553 pp.
- Kennedy D. y Park R.B. 1996. Morphology and evolution of vascular plants. W.H. Freeman and Company. New York. 626 pp.
- Kessler M., Parris B.S. y Kessler E. 2001. A comparison of Mount Kinabalu, Borneo, and Parque Nacional Carasco, Bolivia. *Journal of Biogeography* 28: 611-622.
- Kessler M., Siorak Y., Wunderlich M. y Wegner C. 2007. Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology* 34: 693-971.
- Kluge J. y Kessler M. 2007. Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. *Ecotropica* 13: 27-43.
- Knobloch I.W. 1976. Pteridophyte hybrids. Publications from the museum of Michigan State University, East Lansing.
- Knobloch I.W., Tai W. y Adangappuram T. 1975. Chromosome counts in *Cheilanthes* and *Aspidotis* with a conspectus of the cytology of the Sinopteridaceae. *American Journal of Botany* 62: 649-654.

- Koch K., Bhushan B. y Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science* 54: 137-178.
- Kramer K.U. y Green P.S. 1990. Pteridophytes and Gymnosperms. pp. 1-277. *En*: Kubitzki K. (ed.) *The families and genera of vascular plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lee S.J., Kim Y.D., Suh Y., Lee S.K. y Park C.W. 2006. Morphological and chromosomal variation of the *Dryopteris varia* (L.) Kuntze complex (Dryopteridaceae) in Korea. *Plant Systematics and Evolution* 262: 37-52.
- Li F.W., Pryer K.M. y Windham M.D. 2012. *Gaga*, a New Fern Genus Segregated from *Cheilanthes* (Pteridaceae). *Systematic Botany* 37: 845-860.
- Lin B.L. y DeVol C.D. 1978. The use of stipe characters in fern taxonomy II. *Taiwania* 23: 77-95.
- López-Enríquez I.L., González-Elizondo M.S. y González-Elizondo M. 2005. Type specimens of vascular plants in the herbarium of the Instituto Politecnico Nacional in Durango, Mexico (CIIDIR). *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 24: 119-126.
- Lucansky T.W. 1981. Chain ferns of Florida. *American Fern Journal* 71: 101-108.
- Lüttge U., Beck E. y Bartels D. 2011. *Plant Desiccation Tolerance*. Springer. Heidelberg Dordrecht London, New York. 386 pp.

- Magrini S. y Scoppola A. 2010. Geometric morphometrics as a tool to resolve taxonomic problems: the case of *Ophioglossum* species (ferns). *Tools for Identifying Biodiversity: Progress and Problems* 10: 251-256.
- Martínez O.G. y Vilte I. 2012. The Structure of Petioles in *Pteris* (Pteridaceae). *American Fern Journal* 102: 1-10.
- Mayer M.S. y Mesler M.R. 1993. Morphometric evidence of hybrid swarms in mixed populations of *Polystichum munitum* and *P. imbricans* (Dryopteridaceae). *Systematic Botany* 18: 248-260.
- McCune B. y Grace J.B. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design. Glenden Beach, Oregon. 300 pp.
- McNeill J.M., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.H., Herdendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'Home van Reine W.F., Smith G. F., Wirsema J.H. y Turland N.J. 2011. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*. Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia. ISBN 978-3-87429-425-6.
- Mickel J.T. y Smith A.R. 2004. *The Pteridophytes of México*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. New York, United States of America. 1054 pp.
- Moran R.C. 2004. *A natural history of ferns*. Timber Press.
- Moran R.C. 2014. *Neotropical genera of ferns and lycophytes, a guide for student*. New York Botanical Garden.

- Moran R.C., Garrison H.J. y Rouhan G. 2007. Spore morphology in relation to phylogeny in the fern genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). *International Journal of Plant Sciences* 168: 905-929.
- Morrone J.J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 508 pp.
- Nakazato T. y Gastony G.J. 2001. Molecular phylogenetics of *Anogramma* species and related genera (Pteridaceae: Taenitidoideae). *Systematic Botany* 28: 490-502.
- Ogura Y. 1972. *Comparative anatomy of the vegetative organs of the Pteridophytes*. Borntraeger, Berlín. 502 pp.
- Pacheco L. y Lorea H. 1985. Clave para la identificación de los géneros de Pteridofitas de Veracruz. México. *Biotica* 10: 157-175.
- Pacheco L.S., Mendoza A., Silva-Puente S. y Granados. B. 2003. Estructura mucilaginosa en helechos y plantas afines con énfasis en el género *Diplazium* (Woodsiaceae). *Contacto* 48: 56-60.
- Pacheco L.S. y Moran R.C. 1999. Monograph of the neotropical species of *Callipteris* with anastomosing veins (Woodsiaceae). *Brittonia* 51: 343-388.
- Palacios-Ríos M. 1992. *Las Pteridofitas del estado de Veracruz, México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 364 pp.
- Paris C.A. y Windham M.D. 1988. A biosystematic investigation of the *Adiantum pedatum* complex in eastern north America. *Systematic Botany* 13: 240-255.

- Pavlinov I.Y. 2013. The Species Problem, Why Again?. pp. 3-37. *En*: Pavlinov I.Y. (ed.). The Species Problem-Ongoing Issues. ISBN: 978-953-51-0957-0.
- Pérez-Atilano Y., Sánchez-González A. y Tejero-Díez J.D. In review. Species richness, distribution, and morphological variation of pteridophytes in a semi-arid region of Mexico. *American Fern Journal*.
- Pérez-García B. y Riba R. 1990. Glosario para Pteridophyta (Helechos y Plantas Afines). Consejo Nacional de Flora de México A.C. México, D.F.
- Perrie L.R., Brownsey P.J., Lockhart P.J. y Large M.F. 2013. Evidence for an allopolyploid complex in New Zeland *Polystichum* (Dryopteridaceae). *New Zeland Journal of Botany* 41: 189-215.
- Ponce M., Prado J. y Morbelli M. 2007. Typification and Relationships of *Cheilanthes incise* (Pteridaceae). *American Fern Journal* 97: 140-148.
- Punetha N. 1990. Vascular morphology of stipe and rachis in some western Himalayan species of *Pteris* Linn. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences Plant Science* 100: 399-407.
- Reeves T. 1979. A monograph of the fern genus *Cheilanthes* subgenus *Physapteris* (Adiantaceae). Tesis Arizona State University.
- Rolleri C.H., Lavalle M.C., Mengascini A. y Rodríguez M. 2003. Sistemática de los helechos maratiáceos (Marattiales-Marattiaceae). *Revista del Museo de La Plata, Botánica* 16: 1-21.

- Rolleri C.H., Prada C. y Passarelli L. 2008. Estudios morfológicos y taxonómicos en *Blechnum* (Blechnaceae-Pteridophyta): *B. tabulare* y *B. magellanicum*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65: 179-195.
- Rothfels C.J., Sundue M.A., Schuettpelz E., Kato M., Larsson A., Kuo L.Y. y Pryer K.M. 2012. A revised classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales). *Taxon* 61: 515-533.
- Rothfels C.J., Windham M.D., Grusz A.L., Gastony G.J. y Pryer K.M. 2008. Toward a monophyletic *Notholaena* (Pteridaceae): resolving patterns of evolutionary convergence in xeric-adapted ferns. *Taxon* 57: 712-724.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. Primera Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 504 pp.
- Saiki Y., Matsumoto M. y Mitsuda Y. 1988. Vascular patterns in the petiole of Aspleniaceae. *Proceeding of the ISSP*: 273-278.
- Schmid R. 1982. The terminology and classification of steles: Historical perspective and the outlines of a system. *The Botanical Review* 48: 817-931.
- Sen L., Fares M., Su Y.J. y Wang T. 2012. Molecular evolution of *psbA* gene in ferns: unraveling selective pressure and co-evolutionary pattern. *BMC Evolutionary Biology* 12: 1-13.
- Silva P.D., Pacheco M. y Mendoza M.S. 2001. Morfología y anatomía foliar de dos géneros *Diplazium* y *Callipteris* (Woodsiaceae). *En: XV Congreso Mexicano de Botánica, Querétaro, México. CD-ROM.*

- Singh B.N. 2012. Concepts of species and modes of speciation. *Current Science* 103: 784-790.
- Small R.L. y Hickey R.J. 2001. Systematic of the northern Andean *Isoetes karstenii* complex. *American Fern Journal* 91: 41-69.
- Smith A.R., Hans-Peter K., Haufler C.H., Ranker T.A. y Schneider H. 2006a. *Serpocaulon* (Polypodiaceae), a new genus segregated from *Polypodium*. *Taxon* 55: 919-930.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G., 2006b. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731.
- Speer W.D. y Hilu K.W. 1999. Relationships between two infraspecific taxa of *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae). I. Morphological evidence. *Systematic Botany* 23: 305-312.
- Srivastava A. y Chandra S. 2009. Structure and Organization of the Rhizome Vascular System of Four *Polypodium* Species. *American Fern Journal* 99: 182-193.
- StatSoft Inc. (2004). STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com
- Strandby U. y Christensen K.I. 2009. A morphometric study of the *Abies religiosa-hickelii guatemalensis* complex (Pinaceae) in Guatemala and Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 280: 59-76.
- Swartz L.M. y Brunsfeld S.J. 2002. The morphological and genetic distinctness of *Botrychium minganense* and *B. crenulatum* as assessed by morphometric analysis and RAPD markers. *American Fern Journal* 92: 249-269.

- Tejero-Díez J.D. 2005. Revisión taxonómica del complejo *Polypodium plesiosorum* Kunze (Polypodiaceae, Polypodiophyta). Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México, D.F. 115 pp.
- Tejero-Díez J.D. 2009. Helechos y Licopodios. pp. 167-175. *En*: Ceballos G., List R., Garduño G., Muñozcano-Quintanar M.J., Collado E. y San Román J.E. (eds.). La diversidad biológica del Estado de México, estudio de estado. Gobierno del Estado de México. México, D.F.
- Tejero-Díez J.D., Aguilar-Rodríguez S., Terrazas T. y Pacheco L. 2010. Arquitectura y Anatomía Foliar del complejo *Polypodium plesiosorum sensu* Moran (Polypodiaceae). *Revista de Biología Tropical* 58: 955-976.
- Thomson J.A., Chikuni A.C. y McMaster C.S. 2005. The taxonomic status and relationships of bracken ferns (*Pteridium*: Dennstaedtiaceae) from sub-Saharan Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148: 311-321.
- Tobias J.A., Seddon N., Spottiswoode C.N., Pilgrim J.D., Fishpool L.D.C. y Collar N.J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *The International Journal of Avian Science* 11: 1-23.
- Tryon R.M. y Tryon A.F. 1982. Ferns and allied plants, with special reference to tropical America. Springer-Verlag, New York.
- Tryon R.M., Tryon A.F. y Kramer K.U. 1990. Pteridaceae. pp. 230-256. *En*: Kramer K.U. y Green P.S. (eds.). The families and genera of vascular plants. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer-Verlag, Berlin.

- Tsutsumi C., Hirayama Y., Kato M., Yatabe-Kakugawa Y. y Zhang S.Z. 2012. Molecular Evidence on the Origin of *Osmunda x mildei* (Osmundaceae). *American Fern Journal* 102: 55-68.
- Umikalsom Y. 1992. Anatomical studies of the Malaysian Aspleniaceae and Athyriaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 110: 111-119.
- Velasco-Colín R. 1971. Estudio anatómico comparativo de dos especies del género *Marattia* (Marattiales, Pteridophyta). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 63 pp.
- Wegner C., Wunderlich M. y Kessler M. 2003. Foliar C:N Ratio of Ferns along an Andean Elevational Gradient. *Biotropica* 35: 486-490.
- Williams M.M. 1994. Anatomy of *Cheilanthes tenuifolia*. *Botanical Gazette* 78: 378-396.
- Windham M.D., Huiet L., Schuettpelz E., Grusz A.L., Rothfels C.J., Beck J.B., Yatskievych G. y Pryer K.M. 2009. Using plastid and nuclear DNA sequences to redraw generic boundaries and demystify species complexes in cheilanthoid ferns. *American Fern Journal* 99: 128-132.
- Windham M.D. y Rabe E. 1993. *Cheilanthes*. pp. 152-169. *En*: (eds.). *Flora of North America North of Mexico*, vol. 2. *Flora of North America Editorial Committee*. Oxford University Press, New York.
- Windham M.D. y Yatskievich G. 2003. Chromosome studies of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) from the Western United States and Mexico. *American Journal of Botany* 90: 1788-1800.

- Withe R.A. y Turner M.D. 2012. The Anatomy and Occurrence of Foliar Nectaries in *Cyathea* (Cyatheaceae). *American Fern Journal* 102: 91-113.
- Wollenweber E. 1984. Exudate flavonoids of Mexican ferns as chemotaxonomic markers. *Revista Latinoamericana de Química* 15: 3-11.
- Zhang L.B., Zhang L., Dong S.Y., Sessa E.B., Gao X.F. y Ebihara A. 2012. Molecular circumscription and major evolutionary lineages of the fern genus *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *Evolutionary Biology* 12: 180-195.
- Zhang R., Liu T., Wu W., Li Y., Chao L., Huang Y., Shi S. y Zhou R. 2013. Molecular evidence for natural hybridation in the mangrove fern genus *Acrostichum*. *BMC Plant Biology* 13: 1-9.
- Zhang X.C. y Nootboom H.P. 1998. A taxonomic revision of Plagiogyriaceae (Pteridophytes). *Blumea* 43: 401-469.
- Zlotnik E.A. 1991. Anatomía de Polypodiaceae s. str. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 103 pp.

Anexo 1. Estadísticos descriptivos para las características morfológicas y anatómicas de las especies del complejo *Myriopteris lendigera*

	N			Promedio			Intervalo			Desviación estándar			K-S		
	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>
1. R	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. DR	43	29	33	0.17	0.21	0.19	0.21	0.23	0.23	0.05	0.05	0.05	0.27	0.13	0.16
3. FER	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4. TER	43	29	33	0.20	0.22	0.18	0.24	0.24	0.31	0.06	0.06	0.06	0.16	0.13	0.15
5. CER	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6. CP	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7. LP	43	29	33	13.87	17.01	9.90	29.51	23.70	15.91	5.21	7.06	4.23	0.95	0.09	0.11
8. DP	43	29	33	0.10	0.10	0.08	0.13	0.10	0.10	0.02	0.02	0.02	0.18	0.34	0.18
9. S	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10. EP	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11. PP	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12. GDL	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13. DS	43	29	33	0.10	0.12	0.07	0.12	0.12	0.08	0.02	0.03	0.01	0.28	0.16	0.42
14. MS	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15. PPA	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16. AI	43	29	33	0.02	0.04	0.00	0.03	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	0.16	0.21	0.49
17. PI	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18. DT	43	29	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19. LF	43	29	33	28.47	33.47	21.02	43.11	37.61	27.41	8.47	10.41	7.69	0.07	0.09	0.12
20. LL	43	29	33	14.38	16.22	11.15	19.88	20.18	13.81	4.42	4.51	4.03	0.04	0.13	0.09
21. AL	43	29	33	5.07	5.84	3.54	6.11	5.29	5.36	1.48	1.43	1.22	0.05	0.16	0.14

Anexo 1. Estadísticos descriptivos de las características morfológicas y anatómicas para las especies del complejo *Myriopteris lendigera*

	N			Promedio			Intervalo			Desviación estándar			K-S		
	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>
22. NPP	43	29	33	19.00	21.20	19.69	18.00	13.00	15.00	3.96	3.36	3.19	0.12	0.14	0.14
23. LPB	43	29	33	2.80	3.03	1.75	3.67	3.26	3.22	0.92	0.83	0.65	0.08	0.16	0.12
24. APB	43	29	33	1.30	1.44	0.82	2.12	2.22	1.45	0.48	0.51	0.31	0.12	0.27	0.12
25. LSP	43	29	33	2.85	3.09	1.71	3.43	4.12	2.15	0.84	0.95	0.56	0.07	0.11	0.09
26. ASP	43	29	33	1.13	1.27	0.73	1.52	1.51	0.84	0.35	0.39	0.19	0.1	0.22	0.09
27. LTP	43	29	33	2.84	3.13	1.81	4.71	2.90	2.48	0.95	0.76	0.64	0.06	0.12	0.13
28. ATP	43	29	33	1.05	1.19	0.71	1.38	1.34	0.97	0.33	0.30	0.23	0.08	0.1	0.1
29. LCEP	34	21	23	17.17	14.72	16.76	18.33	13.05	18.00	4.84	3.23	4.38	0.11	0.16	0.19
30. ACEP	34	20	23	13.66	12.30	14.58	20.61	7.86	21.24	4.17	2.48	4.55	0.12	0.15	0.27
31. LCER	27	22	21	25.01	25.53	25.31	19.71	15.22	12.00	5.84	4.29	3.28	0.08	0.17	0.15
32. ACER	27	22	21	20.96	20.56	21.13	26.57	15.52	10.49	6.05	3.66	3.12	0.08	0.1	0.14
33. LCPP	32	21	23	21.34	17.58	21.95	20.35	14.24	22.50	5.11	4.17	5.35	0.07	0.12	0.14
34. ACP	32	21	23	17.74	13.95	17.54	15.60	10.96	17.28	4.42	3.15	4.83	0.09	0.15	0.28
35. LCPR	27	23	21	31.35	32.41	31.20	29.69	14.15	26.08	6.56	3.86	6.29	0.14	0.13	0.18
36. ACPR	28	23	21	25.01	27.82	25.38	28.26	24.80	16.62	6.50	6.02	4.06	0.13	0.11	0.1
37. NCC	31	20	20	13.09	15.05	13.65	9.00	7.00	6.00	2.28	1.53	1.69	0.15	0.19	0.19
38. DV	38	23	26	48.67	56.72	51.18	62.67	105.00	102.67	16.97	28.53	24.02	0.1	0.15	0.14
39. NHV	38	24	27	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-

Anexo 1. Estadísticos descriptivos de las características morfológicas y anatómicas para las especies del complejo *Myriopteris lendigera*

	N			Promedio			Intervalo			Desviación estándar			K-S		
	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>	<i>M. len</i>	<i>M. mar</i>	<i>M. mex</i>
40. FHV	38	24	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41. DE	38	36	32	46.07	42.16	37.28	12.18	18.51	13.33	3.12	4.39	3.09	-	-	-
42. NEE	8	9	3	64	64	64	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Anexo 2. Filogenia del género *Myriopteris* con base en las secuencias de los genes *rbcL*, *atpA* y *trnG-trnR* a través del análisis de máxima verosimilitud (Tomado de Grusz *et al.*, 2014).

