

Morfología y anatomía del esporofito de *Cheilanthes pilosa* (Pteridaceae)

Hernández, Marcela Alicia; Názaro, María Gabriela;
Orqueda, María Eugenia

Instituto de Morfología Vegetal, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán.
mteran@csnat.unt.edu.ar

► **Resumen** — Hernández, Marcela Alicia; María Gabriela Názaro; María Eugenia Orqueda. 2011. Morfología y anatomía del esporofito de *Cheilanthes pilosa* (Pteridaceae)". *Lilloa* 48 (1). *Cheilanthes pilosa* Goldm. se encuentra en Perú, Bolivia, Chile y Argentina; crece entre los 1500 y los 4000 msm, en las grietas de las rocas. En Argentina se encuentra en el Noroeste, Centro, Cuyo y provincia de Buenos Aires. Se analizaron 11 ejemplares colectados en El Infiernillo, Tucumán, con el objetivo de caracterizar morfológica y anatómicamente esta especie. Se realizaron diafanizados de lámina, cortes histológicos y coloraciones diferenciales. Se calculó: frecuencia estomática y tamaño de estomas y de tricomas. *Cheilanthes pilosa* presenta rizomas escamosos, frondes fasciculadas de 10-25 cm, pecíolos cilíndricos y pilosos, láminas bipinnado a tripinnado-pinnatífidas con márgenes reflexos anchos. Rizoma solenostelico, raíces diarcas, corteza con células de distinto grado de esclerosamiento. Frondes cubiertas de tricomas glandulares con pie de 1-6 células; la epidermis abaxial y la adaxial poseen células rectangulares de paredes gruesas. Pecíolo con epidermis uniestratificada, tejido subepidérmico esclerenquimático y parénquima de paredes gruesas, cilindro protostelico con xilema en forma de V abierta, rodeados por floema, dos estratos de periciclo y endodermis con bandas de Caspary. Lámina hipostomática con estomas anomocíticos de 38,83 x 30,91 μm , densidad estomática 77,87 estomas/ mm^2 ; margen reflexo biestratificado formado por células rectangulares lobuladas. En corte transversal de lámina se observa estructura dorsiventral. Raíces diarcas. Estos caracteres anatómicos y morfológicos permiten reducir la pérdida de agua y favorecen su crecimiento en ambientes xéricos.

Palabras clave. *Cheilanthes pilosa*, helechos cheilanthoides, anatomía.

► **Abstract** — Hernández, Marcela Alicia; María Gabriela Názaro; María Eugenia Orqueda. 2011. "Morphology and anatomy of *Cheilanthes pilosa* Goldman". *Lilloa* 48 (1). Anatomy and morphology of *Cheilanthes pilosa* (Pteridaceae). Instituto de Morfología Vegetal. Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251. *Cheilantes pilosa* Goldm. is a cheilanthoid fern that can be found from Perú to Argentina. It grows on rocky ledges, cliffs, canyon walls, in rock cavities, between 1500 and 4000 m a.s.l. In Argentina it appears in the Northwestern, central, Cuyo regions and in the Buenos Aires province. The aim of this work is to analyse its anatomy and morphology. Frond diaphanization, free hand sections and specific staining were applied. Stomatic size and frequency were calculated for 11 individuals collected in El Infiernillo, Tucumán. This species presents creeping rhizome with narrow scales. Fronds 10-25 cm, petiole terete and pilose; fronds bipinnate, tripinnate pinnatifid. Adaxial epidermis with rectangular cells and abaxial epidermis with isodiametric cells. Fronds with 1-5 cell glandular trichomes with globose head. Lamina hypostomatic with anomocytic stomata of 38,83 μm x 30,91 μm . Stomatic density 77,87 stomates/ mm^2 . Reflex lobulated margins with rectangular cells and trichomes. The mesophyll has 2-3 layers of palisade and 4-6 of spongy parenchyma with protostelic vascular bundle. Petiole has a protostelic vascular bundle with V-shaped xylem. Solenostelic rhizome. Diarch roots with sclerenchymatic cortex surrounding the vascular cylinder. Anatomical and morphological characters that suggest reduction of water lost, are discussed.

Keywords: *Cheilanthes pilosa*; Cheilanthoid ferns, anatomy.

INTRODUCCIÓN

La familia Pteridaceae es cosmopolita, está formada por unos 50 géneros con alrededor de 1000 especies (Smith *et al.*, 2006). Son helechos homosporados que se caracterizan por presentar esporangios en la cara abaxial de la lámina a lo largo de venillas o formando un cenosoro marginal protegido por un margen reflexo modificado o pseudoindusio (Windham & Rabe, 1993; Yastskievich & Moran, 1995; Schuettpelz *et al.*, 2007).

En Argentina la familia Pteridaceae presenta 21 géneros con amplia distribución biogeográfica en el país, crecen en las regiones Andino-Patagónica, Noroeste, Noreste, Cuyo, centro del país y en la Llanura Pampeana (Sota, 1977; Ponce *et al.*, 2008).

Existe falta de consenso en la delimitación de la familia Pteridaceae y su taxonomía (Prado *et al.*, 2007). Smith *et al.*, (2006) clasifican a la familia Pteridaceae en 5 subfamilias, lo que está avalado por estudios moleculares realizados para las especies que se encuentran en Brasil (Prado *et al.*, 2007). La subfamilia Cheilanthoideae, con distribución cosmopolita, incluye 16 géneros, 10 de los cuales habitan en el Cono Sur (Ponce *et al.*, 2008). Esta subfamilia constituye el mayor grupo de helechos adaptados a ambientes xéricos, semixéricos o estacionalmente xéricos de zonas tropicales y subtropicales. Los helechos queilanthoides reúnen los géneros *Adiantopsis*, *Bommeria*, *Cheilanthes*, *Conniogramme*, *Cryptogramma*, *Doryopteris*, *Hemionitis*, *Llavea*, *Notholaena*, *Paracetarach*, *Pellaea* y *Trachypteris* (Tryon *et al.*, 1990). Además se consideran pertenecientes a esta subfamilia los géneros *Argyrochosma* (Windham, 1987), *Astrolepis* (Benham & Windham, 1992) y *Cassebeera* (Sota & Giudice, 2004).

Se generan así continuos cambios en la clasificación de los helechos queilanthoides basados en la evidencia de evolución convergente de caracteres en el grupo en relación a ambientes adversos. La preferencia por los ambientes xéricos caracteriza a los helechos queilanthoides y los diferencia del resto de los helechos. Se interpreta que esta innova-

ción ecológica pudo ser el factor clave de la diversificación inicial de las Pteridaceae y del éxito de este grupo en la actualidad (Gastony & Rollo, 1995; Prado *et al.*, 2007, Schuettpelz *et al.*, 2007).

El género *Cheilanthes* Sw., tal como hoy está circunscripto, es conflictivo con respecto a una clasificación genérica natural, por lo que requiere de nuevos estudios a fin de caracterizar los distintos grupos evolutivos (Gastony & Rollo, 1998; Schuettpelz *et al.*, 2007).

Cheilanthes es el género de mayor tamaño dentro de los helechos queilanthoides, que incluye plantas pequeñas a medianas, saxícolas o terrestres (Sota, 1977) de distribución casi cosmopolita, frecuentes en lugares rocosos de zonas montañosas (Tryon & Tryon, 1982). Está constituido por aproximadamente 200 especies. Presenta dos áreas de mayor diversidad, la primera y más importante por el número de especies se encuentra en México y zona sudoeste de Estados Unidos de Norteamérica, con cerca de 50 especies y una segunda, en los Andes de Colombia a Bolivia con 30 especies (Tryon & Tryon, 1982).

Cheilanthes pilosa es una especie saxícola que se extiende desde Perú hasta Argentina y Chile, a lo largo de la región andina. En Argentina se encuentra en las regiones del Noroeste, Cuyo, centro del país y en Buenos Aires, crece entre los 1500 y 4000 msnm (Sota, 1977; Tryon & Stolze, 1989; Sota *et al.*, 2001; Sota *et al.*, 2009), en grietas de rocas sobre laderas y barrancos.

Los antecedentes de *Cheilanthes pilosa* están relacionados principalmente con descripciones morfológicas en algunas floras (Sota, 1977; Tryon & Stolze, 1989; Sota, *et al.*, 2001; Sota *et al.*, 2009) y estudios de gametofitos (Gabriel y Galán & Prada, 2010).

Existen numerosos trabajos sobre la anatomía de distintas especies del género *Cheilanthes*. Hevly (1963) realizó un trabajo sobre las características morfológicas y anatómicas de los helechos queilanthoides del sur de Estados Unidos. Nayar (1963) investigó acerca de las características morfológicas y anatómicas de algunas especies de *Cheilan-*

thes. Ponce (1982) analizó la morfología ecológica comparada de las Filicopsidas de Sierras de Buenos Aires, entre las cuales se mencionan cinco especies del género *Cheilanthes*. Hernández de Terán (1992) realizó un estudio anatómico comparativo y una clave de reconocimiento de las especies tucumanas del género en el que compara siete especies que crecen en el Noroeste argentino. Hernández y Albornoz (2001), realizaron un estudio de anatomía y morfología foliar de ocho especies de *Cheilanthes* del Noroeste Argentino. Hernández *et al.*, (2008) analizaron la anatomía de rizoma, raíz y micorrizas arbusculares de *Cheilanthes pruinata* Kaulf. y *Cheilanthes myriophylla* Desv.

Se presenta la caracterización anatómica y morfológica de *Cheilanthes pilosa* en relación a su ambiente. Se espera que estos datos, puedan ser una información de utilidad en la resolución de los problemas taxonómicos del grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de muestreo.— Se realizaron muestreos en la provincia de Tucumán, departamento Tafí del Valle, localidad El Infiernillo.

Técnicas anatómicas utilizadas.— Se trabajó con material fresco y herborizado. Estudios anatómicos y morfológicos se realizaron sobre un total de 11 individuos con 5 repeticiones para cada uno. Los ejemplares colectados fueron depositados en el Herbario LIL.

Para el análisis de las epidermis se usó la técnica de diafanizado de Dizzeo de Strittmater (D' Ambrogio de Argüeso, 1986) y de Foster (Johansen, 1940). Las coloraciones utilizadas para las epidermis fueron safranina y azul de crescilo brillante.

Para el estudio de los tejidos del esporofito de *Cheilanthes pilosa* se realizaron cortes transversales y longitudinales a mano alzada de lámina, raquis, pecíolo, rizoma y raíz. Se utilizó la técnica de tinción diferencial azul astral-safranina (Bruno *et al.*, 2008).

Para determinar los distintos tipos de estomas se utilizó la clasificación para las Filicósida de Van Cotthen (1970).

Análisis de datos.— Se calcularon los valores promedio, valores máximos y mínimos y desviación estandar de las siguientes variables anatómicas: densidad estomática, largo y ancho de estomas, de cabeza glandular del tricoma y del largo de tricoma. Se calcularon además valores máximos y mínimos.

Los preparados semipermanentes realizados se encuentran en la Histoteca del Instituto de Morfología Vegetal-Fundación Miguel Lillo. Para realizar las observaciones y tomar las fotografías de los preparados se utilizó el microscopio óptico (Zeiss AxioStar Plus), con cámara fotográfica digital (Canon Power Shot de 7,1 MP) y el microscopio estereoscópico (Olympus SZX7), con cámara digital (Olympus SP-350 de 8 MP). Para los esquemas de cortes de pecíolo y rizoma se utilizó la simbología propuesta por Metcalfe & Chalk (1972).

El material observado en el microscopio electrónico de barrido Supra SS VP ZEISS se fijó en glutaraldeído y se metalizó con oro paladio para su observación.

Material examinado.— Tucumán, Dpto. Tafí del Valle, Localidad El Infiernillo, El Roque-dal, 30-XI-04, Hernández, Terán y Rodríguez 183, 188 (LIL); 19-IX-05, Hernández y Muruaga 166, 174 (LIL); 09-XII-05, Hernández, Bedascarrasbure, Terán y Altamirano 261 (LIL); 10-III-06, Hernández y Albornoz 316, 317, 318 (LIL); 21-V-10, Hernández, Názaro y Orqueda 1379, 1380, 1381 (LIL).

RESULTADOS

EXOMORFOLOGÍA

Plantas con rizomas rastreros, gruesos (Fig. 1B), con tricomas glandulares con pie pluricelular (Fig. 2K), densamente escamosos con escamas concoloras, castañas, brillantes alargadas de 1,5-2,5 mm de longitud por 0,20-0,30 mm de ancho, con inserción basal, con glándulas apicales y laterales (Fig. 1C y D). Frondes fasciculadas de 10-25 cm de largo; pecíolos castaños oscuros, gruesos, teretes, cubiertos de tricomas glandulares; escamosos en la base, 1/2 a 2/3 del largo total de la fronde; láminas bipinnadas

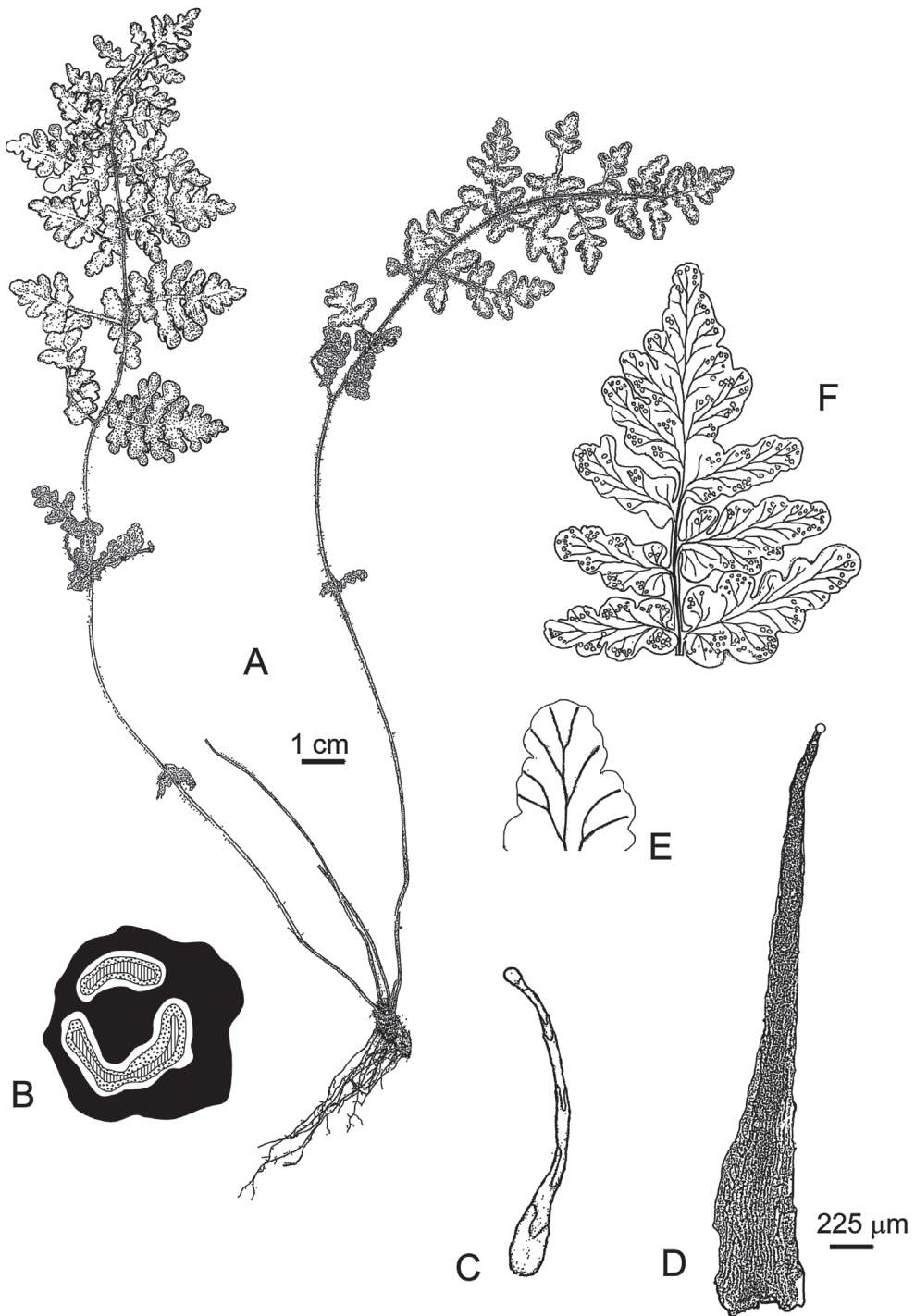


Figura 1. *Cheilanthes pilosa*. **A.** Aspecto general del esporofito. **B.** Esquema de corte transversal de rizoma según la simbología de Metcalfe & Chalk (1972). **C.** **D.** Detalle de escamas con glándula apical. **E.** Detalle de la nerviación. **F.** Detalle de la nerviación cara abaxial y esporangios.

a tripinnada-pinnatifidas, de contorno lanceolado, con las pinnas distanciadas (Fig. 1A); láminas cubiertas por tricomas glandulares en ambas superficies (Fig. 3A); márgenes fuertemente reflexos, lobulados o crispados; nerviación abierta (Fig. 1E y F). Raquis pilosos semiteretes de 6-13 cm de longitud. Soros pauciesporangiados formados por 3-5 esporangios ubicados en las terminaciones de los nervios levemente ensanchados (Fig. 1F).

ANATOMÍA

Anatomía de la lámina.— En vista superficial, la epidermis adaxial presenta células rectangulares, con paredes sinuosas, mientras que la epidermis abaxial posee células isodiamétricas, lobuladas, de paredes engrosadas (Fig. 2A). Las láminas son hipostómicas con estomas de tipo anomocítico; sobre-elevados con respecto a las demás células epidérmicas (Fig. 2A; 3B). Los valores obtenidos en relación al tamaño de los estomas son 30(38,83)50 μm de longitud y 21(30,91)48 μm de ancho, con una desviación de 6,61 y 4,89 respectivamente; densidad estomática de 88,89 estomas/ mm^2 con desviación de 34,68.

Las frondes se encuentran cubiertas de tricomas glandulares sobre toda la superficie (Fig. 2B; 3A). Los tricomas de la epidermis adaxial presentan una cabeza y un pie formado por 1-3 células. Sus medidas son de 25(48,48)175 μm , con una desviación de 27,23. En la epidermis abaxial existen tricomas con una cabeza unicelular, cuyos valores son 30(39,6)47,5 μm de longitud y de latitud 22,5(30,85)32,5 μm con una desviación de 5,19 y 6,06 respectivamente (Fig. 3A). El pie de estos tricomas está formado por 1-6 células; la longitud total del mismo posee valores de 80(281,60)1100 μm y una desviación de 198,89.

El margen de la lámina fuertemente reflexo y de borde sinuoso; se encuentra formado por células rectangulares lobuladas de paredes delgadas (Fig. 2E). En sección transversal, el margen reflexo modificado es biestratificado (Fig. 2F).

La lámina en sección transversal presenta estructura dorsiventral. Ambas epidermis son uniestratificadas, la adaxial presenta cutícula lisa y gruesa (Fig. 2C). El mesófilo está formado por parénquima en empalizada 2-3 estratificado, y el esponjoso con 4-6 estratos. Los haces vasculares de los nervios son de tipo protostélico (Fig. 2D).

Anatomía del pecíolo.— El pecíolo presenta epidermis uniestratificada y tejido subepidérmico constituido por 4-7 estratos esclerenquimáticos. Hacia el interior, la corteza está formada por 8-10 estratos de células parenquimáticas de paredes gruesas. El cilindro vascular es del tipo protostélico, el xilema presenta forma de V abierta rodeado externamente por floema. Posee periciclo biestratificado y endodermis con bandas de Caspary con engrosamientos en las paredes radiales; en el pecíolo se observan numerosos tricomas glandulares formados por un pie y una cabeza unicelulares (Fig. 2H).

En el transcurso del pecíolo se observa un único haz vascular en toda su longitud (Fig. 2G). En la base de los mismos se observan dos grupos xilemáticos muy próximos que se fusionan formando un solo grupo que recorre la porción basal, media y distal del pecíolo.

Anatomía del rizoma.— En sección transversal, se observa la epidermis uniestratificada y corteza esclerosada. La estela es solenostélica; con meristelas cada una formada por xilema rodeado por floema, periciclo biestratificado y endodermis con bandas de Caspary con engrosamientos en las paredes radiales.

Las escamas del rizoma poseen células alargadas de paredes gruesas y levemente esclerosadas en la porción central, márgenes con glándulas apicales y laterales (Fig. 1C y D; 2L y M); estas últimas pueden o no presentar pie.

Anatomía de la raíz.— La raíz presenta epidermis uniestratificada, corteza formada por 6-8 estratos de células con distinto grado de esclerosamiento, las más esclerosadas se ubican en la porción interna de la corteza (Fig. 2N). La estela es tipo diarca y se en-

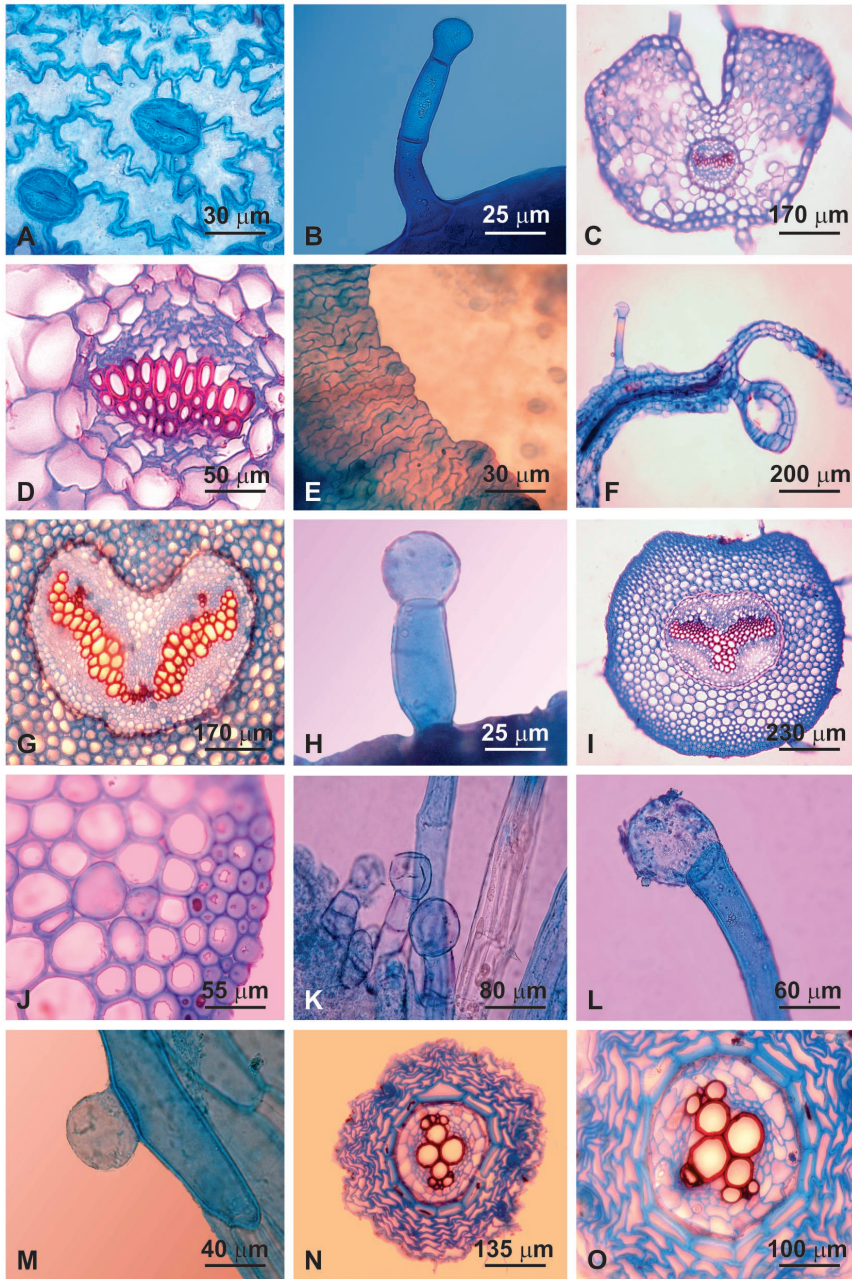


Figura 2. Anatomía. **A.** Epidermis abaxial mostrando estomas y células epidérmicas con paredes sinuosas. **B.** Tricoma en la cara abaxial de lámina. **C.** Corte transversal de lámina en región proximal. **D.** Haz vascular protostélico de la lámina. **E.** Margen reflexo con células rectangulares. **F.** Corte transversal de lámina con esporangio mostrando margen reflexo. **G.** Corte transversal peciolo. **H.** Tricoma glandular del peciolo. **I.** Corte tranversal de raquis mostrando haz vascular con xilema en forma de V abierta. **J.** Corteza de raquis esclerosada. **K.** Tricomas glandulares del rizoma. **L.** Glándula apical de escama rizomática. **M.** Glándula lateral de escama rizomática. **N.** Corte transversal de raíz mostrando tejido esclerenquimático de la corteza. **O.** Detalle estela diarca. Material utilizado para la anatomía Hernández y Albornoz 316, 318; Hernández *et al.*, 1379, 1380, 1381.

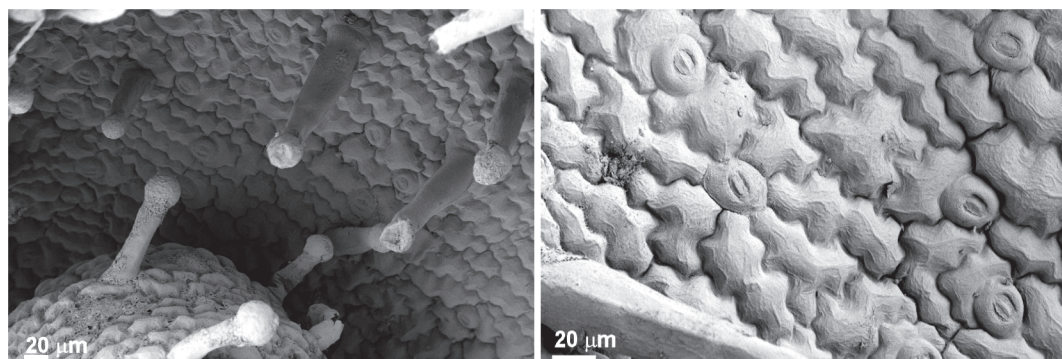


Figura 3. Fotomicrografía de epidermis. **A.** Epidermis abaxial con tricomas glandulares y estomas. **B.** Estomas anomocíticos de epidermis abaxial. Material Fotografiado Hernández *et al.*, 1380.

cuenta rodeada por un periciclo uniestratificado y la endodermis presenta bandas de Caspary (Fig. 20).

Observaciones ecológicas.— *Cheilanthes pilosa* es una especie terrestre, de ambientes xéricos o semixéricos; su condición de planta reviviscente favorece su supervivencia en el período desfavorable de sequía e inviernos fríos en ambientes montañosos. En los muestreos se observó que crecen en general debajo o en las grietas de las rocas y protegidas por la sombra de las mismas; no se las encontró entre arbustos. En el Noroeste de Argentina es un elemento escaso.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Los helechos queilanthoides más frecuentes en las zonas montañosas del Noroeste argentino, por encima de los 2500 msn, se presentan en ambientes asociados a afloramientos rocosos y son *Cheilanthes myriophylla*, *C. pruinata*, *Pellaea ternifolia* y *Argyrochosma nivea*. A diferencia de estas especies, *Cheilanthes pilosa* es escasa, lo que está indicando requerimientos ecológicos limitados o nichos ecológicos estrechos. Estas observaciones son coincidentes con las de Sota *et al.* (2001), que la mencionan como escasa en el Valle de Lerma.

Los tricomas glandulares y las escamas del rizoma, sumado a las bases persistentes de los pecíolos, al tejido esclerenquimático

en raquis, pecíolos, y rizomas y a su crecimiento debajo de las rocas o en las grietas de las mismas, así como la reviviscencia que presenta esta especie, son características xeromórficas que aseguran una mayor protección para las condiciones extremas de los ambientes que habitan.

Al considerar los caracteres morfológicos de *Cheilanthes pilosa* en particular, merece ser mencionado en primer lugar el carácter que le dio su nombre a esta especie, la presencia de tricomas glandulares que cubren rizoma, pecíolos, raquis y ambas epidermis foliares. Es un carácter diagnóstico entre los helechos de la subfamilia Cheilanthoidea.

El rizoma se encuentra densamente cubierto por tricomas glandulares y escamas. La presencia de estos tricomas glandulares, se cita por primera vez para *Cheilanthes pilosa*; este carácter fue encontrado además para *Cheilanthes myriophylla* (Hernández *et al.*, 2008). Las escamas rizomáticas presentan glándulas dispuestas tanto lateralmente como en el ápice, carácter que no fue citado para esta especie si bien se conoce para otras especies helechos queilanthoides del noroeste de Argentina: *Cheilanthes myriophylla* (Hernández *et al.*, 2008), *Adiantopsis chlorophylla* (Hernández & Rodríguez, 2010), *Doryopteris concolor* (Hernández *et al.*, 2010). Nayar (1963) cita la presencia de glándulas en las escamas de diez especies de *Cheilanthes* que habitan ambientes xéricos de India.

Los resultados anatómicos y morfológicos del esporofito de *Cheilanthes pilosa* son similares con los que Hevly (1963) define para los helechos queilanthoides que crecen en el desierto del sudoeste de Estados Unidos de Norteamérica y Méjico y son coincidentes con los encontrados para otras especies de *Cheilanthes*, así como para otras especies de helechos queilanthoides del Noroeste de Argentina (Hernández de Terán, 1993; Hernández & Albornoz, 2001; Albornoz y Hernández, 2006 y Hernández *et al.*, 2008).

Los caracteres anatómicos encontrados en esta especie como láminas hipostomáticas, estomas pequeños, láminas densamente cubiertas de tricomas glandulares, microfilia y márgenes fuertemente reflexos aseguran el mantenimiento de un ambiente húmedo en la zona próxima a los estomas.

A nivel de la base del pecíolo se observa siempre un haz vascular, el estudio detallado del mismo permite verificar que está formado por dos grupos xilemáticos que se unen próximos a la zona de inserción del pecíolo en el rizoma.

Históricamente los distintos pteridólogos intentaron alcanzar una clasificación natural, tanto para la subfamilia Cheilanthoideae, como para los distintos géneros dentro de esta subfamilia. Posiblemente la separación de géneros pequeños con límites bien definidos, como es el caso de *Argyrososma* y *Astrolepis* permite ordenar algunos grupos. El pasaje de muchas de las especies de *Notholaena* a *Cheilanthes*, hizo más urgente la necesidad de redefinición de este último género, que en este momento posee el mayor número de especies y es el más heterogéneo dentro de los helechos queilanthoides (Smith *et al.*, 2006; Prado *et al.*, 2007).

Los estudios de filogenia molecular de la Familia Pteridaceae e investigaciones sobre palinología, desarrollo de los gametofitos, anatomía y morfología de esporofito y gametofito proporcionarán aportes de utilidad en la resolución de los problemas taxonómicos del género y de otros helechos queilanthoides.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al personal de Iconografía del Área Botánica, Fundación Miguel Lillo, por su colaboración en la realización de las láminas. A la Srta. Fabiana Ríos por su apoyo con el material de herbario.

BIBLIOGRAFÍA

- Albornoz, P. & M. Hernández. 2006. Anatomía y Endomicorriza en *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link subsp. *ternifolia* (Pteridaceae) en Tucumán (Argentina). Lilloa 43 (1-2): 13-21.
- Benham, D. M. & M. D. Windham. 1992. Generic Affinities of the Star-Scaled Cloak Ferns. Amer. Fern J. 82 (2): 47-58.
- Bruno, G.; L. Stiefkens; M. Hadid; I. Liscovsky; M. T. Cosa & N. Dottori. 2007. Efecto de la contaminación ambiental en la anatomía de la hoja de *Ligustrum lucidum* (Oleaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 42 (3-4): 231-236.
- D'Ambrogio de Argüeso. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal. pp. 52. Hemisferio Sur. Bs. As.
- Gabriel y Galán, J. M. & C. Prada. 2010. Gametophyte of the Andean Fern *Cheilanthes pilosa* Goldm. (Pteridaceae). Amer. Fern J. 100 (1): 32-38.
- Gastony, G.J. & D.R. Rollo. 1995. Phylogeny and genetic circumscriptions of Cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) inferred from rbcL Nucleotide sequences. Amer. Fern J. 85 (4): 341-360.
- Gastony, G. J. & D. R. Rollo. 1998. Cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) in the Northwestern United States and Adjacent Mexico- A molecular Phylogenetic reassessment of the generic lines. Aliso 17 (2): 131-144.
- Hernández de Terán, M. A. 1992. Análisis hitofoliar comparado de las especies tucumanas de *Cheilanthes* Swartz (Pteridophyta, Adiantaceae). Lilloa 38 (1): 33-38.
- Hernández, M.A & P. Albornoz. 2001. Morfología y Anatomía foliar en especies de *Cheilanthes* (Pteridaceae) del noroeste argentino. Lilloa 40 (2): 187-207.
- Hernández, M. A.; P. Albornoz; F. Rodríguez & S. Serrano. 2008. Anatomía de rizoma, raíz y micorrizas arbusculares en *Cheilanthes pruinata* Kaulf. Y *C. myriophylla* Desv. (Pteridaceae) en el noroeste Argentino. Lilloa 45 (1-2): 73-82.
- Hernández, M. & F. Rodríguez. 2010. Morfología y anatomía del esporofito de *Adiantopsis chlorophylla* (Pteridaceae). Lilloa 47 (1-2): 84-93.
- Hernández, M.; G. Terán & P. Albornoz. 2010. Morfología, anatomía y endomicorrizas en el esporofito de *Doryopteris concolor* (Pteridaceae). Lilloa 47 (1-2): 73-83.

- Hevly, R. H. 1963. Adaptations of Cheilanthoid ferns to Desert Environments. *Journal of the Arizona Academy of Science* 2: 164-175.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. Inc. N. York.
- Metcalfe, C. R. & L. Chalk. 1972. *Anatomy of the Dicotyledons, leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes*. Oxford University Press.
- Nayar, B. K. 1963. The morphology of some species of *Cheilanthes*. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 58: 449-460.
- Ponce, M. M. 1982. Morfología ecología comparada de las Filicopsidas de las sierras australes de Buenos Aires (República Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21 (1-4): 187-211.
- Ponce, M. M.; J. Prado. & G. E. Giudice. 2008. Pteridaceae. Pp. 115-136. En: Zuloaga, F. O.; Morrone, O. y Belgrano, M. (Eds.) *Catálogo de plantas vasculares del Cono Sur*. Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard. 107: 115-132.
- Prado, J.; C. del Nero Rodríguez; A. Salatino & M. L. Salatino. 2007. Phylogenetic relationships among Pteridaceae, including Brazilian species, inferred from rbcL sequences. *Taxon* 56 (2): 355-368.
- Schuettpelz, E.; H. Schneider; L. Huiet; M. D. Windham & K. M. Pryer. 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: Assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 1172-1185.
- Smith, A. R.; K. M. Prayer; E. Schuettpelz; P. Korall; H. Schneider & P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55 (3): 705-731.
- Sota de la, E. R. 1977. Pteridophyta. En A. Cabrera (ed). *Flora de la Provincia de Jujuy*. R. A. Col. Cientif. INTA, Bs As. Tomo 13.
- Sota, E. R.; M. Ponce; D. G. Martínez; G. E. Giudice & G. I. Michelena. 2001. Pteridaceae RCHB. En *Aportes botánicos de Salta*. Ser. Flora 6 (9).
- Sota de la, E. R. & G. E. Giudice. 2004. Aportes morfoestructurales para el reconocimiento de *Cassebeera* Kaulf. como género monotípico (Pteridaceae - Pteridofita). *Candollea* 59 (2): 181-189.
- Sota, E. R.; M. L. Luna; G. E. Giudice & J. P. Ramos Giacosa. 2009. Sinopsis de las Pteridofitas de la Provincia de San Luis (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 44 (3-4): 367-385.
- Tryon, R. M. & A. F. Tryon. 1982. *Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America*. Springer - Verlag. New York.
- Tryon, R. M. & R. G. Stolze. 1989. Pteridophyta of Peru. *Fieldiana, Bot.*, 22 (2): 23-27.
- Tryon, R. M.; A. F. Tryon & K. U. Kramer. 1990. Pteridaceae. In: Kramer, K. U., Green, P. S. (Eds), *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 1. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer-Verlag, Berlin, pp. 230-256.
- Van Cotthen, W. 1970. Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. / Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 40: 81-239.
- Windham, M. D. 1987. *Argyrochosma*, a New Genus of Cheilanthoid Ferns. *Amer. Fern J.* 77 (2): 37-41.
- Windham, M. D. & E. W. Rabe. 1993. *Cheilanthes*. In: *Flora of North America North of Mexico*, vol 2, 152-169. Oxford University Press, New York, USA.
- Yastskievich, G. & R. C. Moran. 1995. *Cheilanthes*. En: Davidse, G.; M. Sousa y S. Knapp (Eds.). *Flora Mesoamericana* 1: 121-129.