

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE AGRONOMÍA
COMISIÓN DE ESTUDIOS DE POSTGRADO
POSTGRADO EN BOTÁNICA AGRÍCOLA

**MORFOANATOMÍA FOLIAR DE SIETE ESPECIES DE
DICOTILEDÓNEAS QUE CRECEN EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL
EN LA RIBERA DE LA CUENCA ALTA DEL RÍO TOCUYO, ESTADO
LARA-VENEZUELA**

Profa. Gelvis Alvarado

Tutora: Dra. Marina García

Maracay, mayo de 2017

Trabajo de grado presentado como requisito final para optar al título de **Magister Scientiarum** en Botánica Agrícola.

Comité consejero

Dra. Marina García
(Tutora)

Dra. Damelis Jáuregui
(Asesora)

Dr. Hipólito Alvarado
(Asesor)

AGRADECIMIENTOS

- A mi familia, María mi mamá, Alberto mi papá, Flor, Victoria, Jhonatan y Alejandra, gracias por estar conmigo en los días de luz y en los momentos donde no encuentro respuestas oportunas.
- Al Instituto Pedagógico de Caracas, casa donde me formé y continuo formándome por darme la oportunidad de estudiar en “*la casa que vence las sombras*”.
- A la profesora Marina García, mi tutora, por su formación; también a su esposo e hijos, los cuales me brindaron ayuda y apoyo para la realización de este trabajo.
- A la profesora Damelis Jáuregui, la cual fue mi confidente, paciente en todo momento; con mucha dulzura y amor me ayudó en cada paso que di para realizar este trabajo.
- Al profesor Hipólito Alvarado por ser guía en el campo y ayudarme en la colecta, brindar información de la zona y a determinar las especies sometidas a estudio.
- A Ydaima Cousin, gran amiga, por todo el apoyo que me brindó durante este tiempo, sus sabios consejos y sus palabras de aliento me levantaron en los momentos difíciles, también a toda su familia por el cobijo y ayuda.
- A la profesora Tirza Ruiz, por la confianza, consejos y palabras de aliento durante mis estudios de postgrado.
- Al profesor Carlos Rondón, amigo, quien me llevó a esta casa de estudios, me apoyó y sigue haciéndolo a pesar de la distancia.
- A la profesora Marlene Ochoa de Toledo, por las extensas horas de lecturas, orientaciones y regaños.
- Al profesor Juan Linares, amigo, por ayudarme en muchos tópicos de la tesis, también por su apoyo y sabios consejos.
- Al profesor Carlos Lugo, amigo, por ayudarme con el procesamiento de datos, por su apoyo y consejos de vida.
- A María Samuel, amiga, con su apoyo y mística me ayudó en la preparación de las diferentes baterías para el procesamiento del material vegetal.
- A Leglys Contreras, amiga, por sus consejos de vida y apoyo total.
- A la cátedra de Botánica del Instituto Pedagógico de Caracas, cuyos espacios fueron de suma importancia para el desarrollo de este trabajo, y a los excelentes profesores que la integran: Cristian Sánchez, Ysbelia Sánchez, Hanoi Caleca y Efraín Moreno, los cuales con sus consejos y buen humor me ayudaron a no flaquear en ningún momento.

- A los profesores Jesús Aranguren y José Alí Moncada, por darme ánimo y consejos durante el desarrollo de la tesis.
- A la profesora Grisalí por darnos cobijo en su hogar y acompañarnos a la visita al campo.
- A la señora Norbelis Garcés por sus oportunas orientaciones en el procesamiento del material vegetal.
- A la señora Yajaira Guedez por su colaboración en la medición del área foliar de las muestras vegetales.
- Al profesor Arthur Barazarte por ayudarme con los reactivos para el procesamiento del material vegetal.
- A mi tía Carmen, a pesar de que no estás en este plano físico siempre estarás conmigo, bendición, y gracias por hacer de mi niñez la más mágica.

DEDICATORIA

A Diosito, la Virgencita, la Profesora María Francia, al Profesor Lino Valles, a los Ángeles y los Santos que siempre me acompañan. A la vida y su inmensidad.

RESUMEN

Los bosques ribereños son formaciones vegetales ubicadas a orillas de los ríos, por lo general con especies siempreverdes o caducifolias las cuales conforman asociaciones a nivel florístico y fisionómico, que se agrupan en categorías sucesionales de acuerdo a sus adaptaciones a nivel morfológico, fisiológico, anatómico y reproductivo, que garantizan el mantenimiento de las especies a lo largo del tiempo. En el presente trabajo se realizó un estudio morfoanatómico foliar de siete especies de dicotiledóneas: *Sapium glandulosum* (L.) Morong (Euphorbiaceae), *Bauhinia aculeata* L. (Fabaceae), *Calliandra riparia* Pittier (Fabaceae), *Inga vera* Willd. (Fabaceae), *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. (Fabaceae), *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) y *Cecropia peltata* L. (Urticaceae), las cuales crecen en un gradiente altitudinal en la cuenca alta del río Tocuyo, con la finalidad de interpretar algunas variaciones morfológicas y anatómicas foliares en esos taxones y la posible plasticidad fenotípica que permite su adaptación a lo largo de un rango de altitud. Las muestras fueron fijadas en FAA y se procesaron utilizando técnicas clásicas usadas en microscopía óptica. A nivel morfológico, las especies presentaron variaciones principalmente en el tamaño foliar y color de la lámina, mientras que la textura, el indumento y la longitud del pecíolo no mostraron cambios importantes en los taxones. A nivel anatómico, se encontraron diferencias principalmente en características cuantitativas de la lámina, lo cual indica que con la variación en la altitud se producen modificaciones en la estructura foliar, que podrían estar relacionadas con diferencias en la radiación incidente. En cuanto al Índice de Plasticidad Fenotípica (IPF), las especies presentaron modificaciones foliares en mayor o menor cuantía para adaptarse mejor a las condiciones ambientales a lo largo del gradiente; la variable que mostró los valores más altos de IPF, fue la densidad de estomas en la epidermis adaxial. *G. ulmifolia* y *C. riparia* fueron las especies con mayor plasticidad y la menos plástica fue *I. vera*, lo cual sugiere que los dos primeros taxones tienen una mayor capacidad de adaptación al gradiente de altitud, tomando en consideración los caracteres estudiados en esta investigación.

Palabras clave: Bosques ribereños, morfoanatomía foliar, dicotiledóneas.

SUMMARY

Riparian forests are plants formations located on the banks of rivers, usually with evergreen or deciduous species; this vegetation is the result of various associations, which are grouped into successional categories according to their functional adaptations at the morphological, physiological, anatomical and reproductive level; that guarantees the maintenance of the species over time. In the present investigation, a foliar morphoanatomic study of seven species of dicotyledons, was realized: *Sapium glandulosum* (L.) Morong (Euphorbiaceae), *Bauhinia aculeata* L. (Fabaceae), *Calliandra riparia* Pittier (Fabaceae), *Inga vera* Willd. (Fabaceae), *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. (Fabaceae), *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae), and *Cecropia peltata* L. (Urticaceae); all of them growing in an altitudinal gradient in the upper basin of the Tocuayo river. The study was done in order to interpret the morphological and anatomical variations in those taxa and the possible phenotypic plasticity the same phenotypic plasticity of the leaf which allows its adaptation along an altitude range. The samples were fixed in FAA and processed using the classical methods of optical microscopy. At morphological level, the species presented variations mainly in the leaf size and color of the lamina, while the texture, the indument and the length of the petiole showed no significant changes in the taxa. At anatomical level, were found differences at the quantitative level, which indicate that with the variation in altitude changes occur in the foliar structure, which may be related to differences in incident radiation. Regarding to the Index of Phenotypic Plasticity (IPF), the species presented foliar modifications in a greater or lesser extent to a better adapt to the environmental conditions along the gradient; the variable that showed the highest IPF values was the stomatal density in the adaxial epidermis. *G. ulmifolia* and *C. riparia* were the species with the greatest plasticity and the least plastic was *I. vera*, which suggests that the first two taxa have a greater capacity to adapt to the altitude gradient, taking into account the characters studied in this investigation.

Key words: Riparian forests, leaf morphoanatomy, dicotyledons.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
- INTRODUCCIÓN.....	1
Objetivo general.....	5
Objetivos específicos.....	5
- REVISIÓN DE LITERATURA	
A. Bosques ribereños. Estudios de bosques ribereños en Venezuela.....	6
B. Efecto del ambiente sobre la morfoanatomía foliar.....	6
C. Variaciones anatómicas foliares relacionadas con la altitud.....	13
D. Estudios anatómicos foliares en bosques ribereños.....	17
E. Biotipo y características morfoanatómicas foliares de las especies <i>Sapium glandulosum</i> , <i>Bauhinia aculeata</i> , <i>Calliandra riparia</i> , <i>Inga vera</i> , <i>Pithecellobium dulce</i> , <i>Guazuma ulmifolia</i> y <i>Cecropia peltata</i>	19
- MATERIALES Y MÉTODOS.....	24
A. Sitios de muestreo, condiciones climáticas del área y análisis de suelos.....	24
B. Material vegetal.....	27
C. Muestreo y procesamiento del material vegetal.....	27
- RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	31
- Caracterización morfológica.....	31
- Caracterización anatómica.....	38
- Variables anatómicas cuantitativas de la lámina foliar.....	63
- Plasticidad fenotípica foliar.....	70
-CONCLUSIONES.....	76
-REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	77

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Valores promedio para las variables climáticas medidas en tres sectores de la cuenca alta del río Tocuyo.....	26
Tabla 2. Color de la lámina foliar en siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.....	32
Tabla 3. Tabla 3. Valores de área foliar (cm ²) de la lámina (lam), folíolo (fol) o foliólulo (foll) en siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.....	37
Tabla 4. Variables anatómicas medidas en la vista frontal de la lámina foliar en siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.....	67
Tabla 5. Variables anatómicas medidas en la sección transversal de la lámina foliar de siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.....	72
Tabla 6. Valores del índice de plasticidad fenotípica para las variables cuantitativas determinadas en la lámina foliar de siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.....	75

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Mapa con ubicación geográfica del área de estudio.....	25
Figura 2. Vistas de la morfología foliar de siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.....	33
Figura 3. Detalles de la anatomía de la lámina foliar y nervadura central de <i>Bauhinia aculeata</i>	39
Figura 4. Vistas de la sección transversal del pecíolo en <i>Bauhinia aculeata</i> ...	41
Figura 5. Detalles de la anatomía de la lámina foliar, nervadura central y del pecíolo en <i>Calliandra riparia</i>	43
Figura 6. Detalles de la anatomía de la lámina foliar en <i>Cecropia peltata</i>	46
Figura 7. Vistas de la sección transversal de la nervadura central y pecíolo en <i>Cecropia peltata</i>	47
Figura 8. Detalles de la anatomía de la lámina foliar en <i>Guazuma ulmifolia</i> ...	50
Figura 9. Detalles de la anatomía de la nervadura central y del pecíolo en <i>Guazuma ulmifolia</i>	51
Figura 10. Detalles de la anatomía de la lámina foliar de <i>Inga vera</i>	54
Figura 11. Detalles de la anatomía en sección transversal de la nervadura central y el pecíolo en <i>Inga vera</i>	55
Figura 12. Detalles de la anatomía de la lámina foliar, nervadura central y pecíolo en <i>Pithecellobium dulce</i>	57
Figura 13. Detalles de la anatomía de la lámina foliar, nervadura central y pecíolo en <i>Sapium glandulosum</i>	60

ÍNDICE DE ANEXOS

	Pág.
Anexo 1. Análisis físico del suelo de las zonas de estudio.....	94
Anexo 2. Análisis químico del suelo de las zonas de estudio.....	94

INTRODUCCIÓN

En las zonas ribereñas predominan ecosistemas dominados por vegetación arbórea, los cuales están controlados por factores hídricos, edáficos, geográficos y climáticos; dichos ecosistemas juegan un papel importante en el suministro de agua, en el modelado del paisaje, en la regulación de la temperatura de las aguas, y son base fundamental para las comunidades acuáticas y terrestres que allí se desarrollan (Neiff, 2005; Döring y Tockner, 2008; García, 2015). Entre las comunidades terrestres se incluyen los bosques ribereños, que son formaciones vegetales, por lo general, con especies siempreverdes y caducifolias (MARN, 2000).

Los bosques ribereños o riparios están influenciados por una serie de factores adversos que incluyen inundaciones, deslaves, erosión, competencia, herbivoría, vientos fuertes, sequías y hasta heladas. La vegetación de estos bosques está integrada por diversas asociaciones a nivel florístico y fisionómico, que se agrupan en categorías sucesionales de acuerdo a sus adaptaciones a nivel morfológico, fisiológico, anatómico y reproductivo, para garantizar el mantenimiento de las especies vegetales (Dimopoulos y Zogaris, 2008).

La variabilidad de las formaciones vegetales que crecen en los bosques ribereños, depende fundamentalmente de las características del sustrato y de la disponibilidad hídrica. Las plantas que se desarrollan en zonas ribereñas poseen estrategias de supervivencia para adaptarse a las inundaciones debidas a precipitaciones intensas o deshielos, que generalmente son temporales (Banach *et al.* 2009).

Un factor que influye en el establecimiento de los bosques ribereños, es la sensibilidad que éstos tienen para cambiar de forma rápida a través del tiempo, ya sea de manera natural por las condiciones ambientales, o por la intervención antrópica. Durante los últimos años, se ha incrementado la amenaza de estos espacios debido al asentamiento del ser humano a lo largo de los ríos (Dimopoulos y Zogaris, 2008; García, 2015), trayendo como consecuencia su

desaparición de forma gradual en algunas regiones, ya que no se pueden regenerar naturalmente porque la erosión es muy veloz, generando inundaciones severas en poblados cercanos (Rodríguez *et al.* 2010; García, 2015).

En Venezuela, algunos de los ríos que avenan en la vertiente del Caribe han sido intervenidos de forma continua y directa, debido a que las fuentes de agua disponibles en la región son pocas, observándose una afectación de la biota; entre ellos se encuentra el río Tocuyo, explotado desde mucho antes de la conquista española. Este río es el principal surtidor de agua del estado Lara, aportando aproximadamente el 80% de la demanda hídrica de la población urbana y de las zonas agrícolas (Rodríguez *et al.* 2007).

El río Tocuyo ha sido utilizado de forma excesiva para fines agrícolas; además, las condiciones climáticas extremas, el sobrepastoreo, las deforestaciones constantes e ilegales, la recuperación mínima de la cobertura vegetal, la sedimentación de sus suelos y la falta de educación ambiental de los pobladores que habitan en las zonas adyacentes a este río, han traído como consecuencia la perturbación del hábitat de las poblaciones vegetales que allí se desarrollan (Alvarado, 2009; García y Rodríguez, 2010). Los bosques de la cuenca alta del río Tocuyo no escapan de esta problemática, ya que debido al incremento de las actividades agrícolas y ganaderas, se ha reducido el área de estos espacios, generándose además grandes obstáculos para los procesos de recuperación de la vegetación (Salas, 2004).

La cuenca alta del río Tocuyo es considerada un área de protección con fines de uso potencial; la misma se desarrolla entre un paisaje de montaña y pequeños valles, y tiene como principales actividades agrícolas la producción de café y de algunas hortalizas; en el caso de estas últimas, se ha incrementado notablemente su producción en los últimos años, por ser cultivos de ciclo corto, lo que ha provocado problemas de erosión y empobrecimiento de los suelos; además, el uso indiscriminado de agroquímicos ha generado la contaminación del río (Fernández, 2004; García y Rodríguez, 2010).

Alvarado *et al.* (en prensa) señalan que la cuenca alta del río Tocuyo está caracterizada por una gran diversidad vegetal, representada principalmente por las siguientes formaciones vegetales: matorrales deciduos y semideciduos, bosques deciduos, bosques ombrófilos submontanos siempreverdes y bosques ombrófilos montanos siempreverdes. Dichas formaciones se corresponden con las variaciones climáticas, fisiográficas y edáficas dadas por la influencia hídrica de la zona. El área considerada para el presente estudio incluye desde la represa Dos Cerritos hasta la población de Humocaró Alto, y está definida, de acuerdo a Holdridge (1967), como bosque seco premontano en las inmediaciones del embalse y bosque húmedo premontano en la zona cercana a Humocaró Alto.

Alvarado (2009) estudió la flora y la vegetación de la cuenca del río Tocuyo en los estados Lara y Falcón y reportó 135 familias, 395 géneros y 556 especies, señalando que en esta cuenca predominan especies de las familias Leguminosae, Poaceae, Myrtaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y Melastomataceae. Este mismo autor indicó que en la región Humocaró Alto-El Tocuyo se encuentran comunidades vegetales establecidas en las riberas del río (talud) y en zonas posteriores a los bancos de arena del río entre los 600-1000 m de altitud; las mismas están degradadas, debido a las actividades agrícolas que se realizan en este sector, y en consecuencia, la cobertura vegetal presente en la zona está conformada por franjas boscosas reducidas que representan estados sucesionales tempranos hasta tardíos de comunidades vegetales dominadas predominantemente por *Inga vera* Willd., *Sapium glandulosum* (L.) Morong y *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth., entre otras.

Es de hacer notar, que las condiciones hídricas del suelo y las crecidas del río ejercen una influencia importante sobre las especies que se establecen en estos ambientes riparios, siendo los trabajos de Alvarado (2009) los primeros, desde el punto de vista florístico, para la mencionada área de estudio.

Con base en los señalamientos anteriores, en el presente trabajo se realizó un estudio morfoanatómico foliar de siete especies de dicotiledóneas: *Sapium glandulosum* (L.) Morong (Euphorbiaceae), *Bauhinia aculeata* L. (Fabaceae), *Calliandra riparia* Pittier (Fabaceae), *Inga vera* Willd. (Fabaceae),

Pithecellobium dulce (Roxb.) Benth. (Fabaceae), *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) y *Cecropia peltata* L. (Urticaceae); estas especies crecen en un gradiente altitudinal en la cuenca alta del río Tocuyo y pertenecen a una asociación vegetal dominada por *Inga vera* y *Sapium glandulosum*, la cual fue propuesta por Alvarado (2009) como nueva para la ciencia denominándose “**Sapio glandulosi-Ingetum verae**” y la misma se establece en el piso bioclimático Infratropical de acuerdo a Rivas-Martínez (2004). El propósito de esta investigación fue caracterizar la morfoanatomía foliar en esos taxones, con la finalidad de determinar la posible plasticidad fenotípica foliar de estas especies que permite su adaptación a lo largo de un rango de altitud. En tal sentido, es de esperarse que el presente estudio provea una base de datos útil para futuros planes de recuperación de la cuenca del río Tocuyo. La escogencia de estas especies obedece a que ellas constituyen la base de una asociación vegetal reconocida como propia de ambientes riparios, que pertenece a una clase fitosociológica de vegetación ya descrita por Borhidi (1996) para la isla de Cuba, donde se le denomina “**Guazumo-Ceibetea pentandrae Borhidi**” y cuya distribución se circunscribe a las tierras bajas de América Central y el Caribe.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar comparativamente la morfoanatomía foliar en siete (7) especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal en la ribera de la cuenca alta del río Tocuyo (estado Lara-Venezuela).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir algunas características morfológicas de la lámina foliar (color, textura y tamaño) y del pecíolo (longitud y diámetro) de las especies a estudiar para cada piso altitudinal.
2. Caracterizar la anatomía de la lámina foliar y del pecíolo de las especies a investigar, para cada piso altitudinal.
3. Determinar el grado de plasticidad fenotípica foliar de cada una de las especies a estudiar, con base en variables morfoanatómicas cuantitativas de la lámina foliar.

REVISIÓN DE LITERATURA

A. Bosques ribereños. Estudios de bosques ribereños en Venezuela

Los bosques ribereños son formaciones vegetales ubicadas a orillas de los ríos, normalmente sobre bancos y albardones fluviales, asociados a climas macrotérmicos, con un régimen de precipitación que puede ser húmedo, estacional o seco. Un factor que determina la presencia de un bosque ribereño es la humedad del suelo, la cual está regulada por la dinámica del cuerpo de agua que drena los terrenos adyacentes. Estos bosques pueden presentar dos o tres estratos de vegetación y un dosel que varía entre 3 y 40 metros de altura (Rodríguez *et al.* 2010).

En Venezuela, se han realizado diversos estudios relacionados con levantamientos florísticos en bosques ribereños, entre los que se pueden citar los trabajos de Avendaño y Castillo (2006); Acosta *et al.* (2008); Alvarado (2008, 2009, 2010); Díaz (2009); Rodríguez y Colonnello (2009) y Díaz *et al.* (2010); en dichos estudios se han elaborado inventarios florísticos, catálogos y claves para la identificación de las especies.

En otras latitudes también se han efectuado estudios florísticos en bosques ribereños, pudiendo citar los trabajos de Makings (2005), Vrahnakis y Fotiadis (2009) y Fotiadis *et al.* (2010), quienes además de caracterizar e inventariar la flora ribereña, compararon la diversidad florística, aplicaron protocolos centrados en la composición de la vegetación y en la intervención antrópica de las zonas ribereñas, determinaron la distribución topográfica de las especies, realizaron señalamientos sobre los problemas que enfrentan algunos de estos bosques e hicieron algunas evaluaciones de carácter ecológico.

B. Efecto del ambiente sobre la morfoanatomía foliar

Las plantas han desarrollado diversas estrategias que les han permitido establecerse bajo diferentes condiciones ambientales. Rodríguez y Dietrich (2006), señalaron que los factores que pueden afectar el desarrollo de las plantas

se agrupan en internos y externos; los primeros están referidos a los caracteres genéticos que posee el individuo y, los segundos, están asociados a factores ambientales: climáticos (luz, agua, temperatura, vientos y gases), edáficos (textura y estructura del suelo, materia orgánica presente, pH y disponibilidad de nutrientes) y biológicos (malezas, insectos, patógenos, nemátodos, herbívoros y microorganismos del suelo).

La plasticidad fenotípica es la capacidad que posee un individuo para generar fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente; puede ocurrir a nivel de individuo, de especie o de población (Gianoli, 2004).

La hoja, principal órgano fotosintético en las plantas superiores, usualmente presenta mayor plasticidad a nivel fisiológico y morfoanatómico, en comparación con los restantes órganos de la planta, ya que se encuentra expuesta directamente a las condiciones ambientales. La epidermis, por ser el tejido que mantiene contacto directo con el ambiente, es la que generalmente experimenta los mayores cambios (Espírito Santo y Lima, 1999). Ely y Torres (2003) señalaron que la plasticidad en la anatomía foliar es limitada en especies leñosas, debido a que éstas invierten más en el desarrollo de estructuras de sostén que en la modificación de los tejidos de la hoja.

Las hojas que se desarrollan en ambientes xéricos desarrollan mecanismos que les permiten ser eficaces ante condiciones de suplencia hídrica limitada; algunos caracteres foliares xeromórficos son: lámina foliar reducida, cutícula gruesa, presencia de células buliformes o de expansión, alta densidad de tricomas y de estomas, (pudiendo encontrarse estos últimos hundidos o confinados en criptas), parénquima en empalizada y tejidos mecánicos bien desarrollados, en ocasiones con acumulación de mucílago. Por su parte, las hojas hidromórficas presentan gran dimorfismo anatómico, ya que, dependiendo del lugar donde se desarrollen (emergentes, sumergidas o flotantes), mostrarán ciertos caracteres tales como: cutícula delgada; epidermis por lo general con cloroplastos; baja densidad estomática o ausencia de estomas en hojas sumergidas; mesofilo reducido a pocas capas, y por lo general, no hay una distinción clara entre el parénquima en empalizada y el esponjoso, presentándose este último en forma de

aerénquima para la flotabilidad de la planta; poco desarrollo del sistema vascular, con el floema más desarrollado que el xilema; finalmente, poseen escaso tejido mecánico o carecen por completo de éste (Azócar, 2006; Lindorf *et al.* 2006; Paniagua *et al.* 2007).

Entre los trabajos vinculados a variaciones anatómicas foliares con respecto al hábitat, se incluye el de Espírito Santo y Lima (1999), en el que se determinó la plasticidad de *Stromanthe thalia* (Vell.) Braga J.M.A (Marantaceae), creciendo en dos ambientes contrastantes en Río de Janeiro, Brasil. El primer ambiente, es un bosque que recibe poca radiación solar y tiene disponibilidad hídrica durante casi todo el año, donde los individuos se desarrollan a una altitud que varía entre los 800 a 1720 msnm, con una temperatura promedio de 17,8 °C. El segundo, es una extensa planicie donde las plantas están expuestas a alta radiación solar, con una temperatura promedio de 22,8 °C. En el ambiente con alta radiación lumínica, encontraron hojas con un número mayor de capas hipodérmicas, alta densidad estomática, presencia de fibras y mayor grosor de la lámina en comparación con las plantas que crecían en el bosque con poca radiación solar. Los autores establecieron que las diferencias encontradas estuvieron influenciadas principalmente por las variaciones en la temperatura, agua e intensidad lumínica de los dos ambientes indicados.

Un estudio anatómico foliar realizado por Aliscioni (2000), en algunas especies del género *Paspalum* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae); este autor evidenció que las especies que poseen gran adaptabilidad ecológica, se desarrollan en sabanas, praderas de suelos húmedos, ríos, arroyos, zonas costeras o en lugares parcial o completamente inundados, creciendo desde los 2500 a 4200 msnm. Asimismo, se determinó que los taxones desarrollan diversas estrategias de adaptación, tales como: reducción del tamaño de la lámina foliar, plegamiento de la misma como mecanismo para impedir la pérdida de agua, desarrollo de estructuras protectoras de los estomas, pudiendo éstos estar hundidos o expuestos por completo. Asimismo, el autor observó la presencia de macropelos, los cuales pueden aumentar en longitud y frecuencia dependiendo de la intensidad lumínica, exposición a los vientos, disponibilidad hídrica, humedad y altura; además,

destaca que el desarrollo de papilas infladas o evaginadas es típico en ambientes xéricos y salinos. Por otra parte, señaló la existencia de cámaras aeríferas para las especies que crecen en ambientes acuáticos, húmedos o inundables (plantas hidrófitas), y de micropelos, que probablemente cumplen una función secretora de sal en halófitas.

Castro *et al.* (2001) analizaron las adaptaciones anatómicas de cuatro especies siempreverdes: *Capparis sola* Macbr. (Capparidaceae), *Clavija longifolia* (Jacq.) Mez. (Theophrastaceae), *Coccoloba padiformis* Meissn. (Polygonaceae) y *Crescentia amazonica* Ducke (Bignoniaceae), que crecen en diferentes condiciones tanto fisiográficas como de drenaje en la Estación Experimental Caparo, ubicada en los llanos occidentales del estado Barinas, Venezuela. Las cuatro especies exhiben hojas hipostomáticas y un mesofilo que no superó los 200 μm de espesor. Particularmente, *C. sola* presenta características de plantas de ambientes secos: epidermis abaxial de paredes gruesas, la cual probablemente le provee soporte a la hoja cuando existe déficit hídrico; sus tricomas se encuentran vinculados a la disminución de la transpiración; además el mesofilo está medianamente desarrollado, y la relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso menor a 1 indica que las hojas de esta especie se encuentran expuestas a una incidencia solar media. Por otro lado, la especie *C. longifolia* crece en un ambiente con déficit hídrico, y sus estomas tienen cuernos cuticulares, los cuales probablemente contribuyan a la disminución de la transpiración; los haces vasculares presentes en el mesofilo se caracterizan por la presencia de casquetes de fibras. *C. padiformis* muestra rasgos asociados a las condiciones contrastantes de humedad a la que se halla sometida durante el año, con períodos de alto déficit hídrico y de inundación; dichos rasgos son: cutícula gruesa, vinculada a una disminución en la transpiración; presencia de células con mucílago e hipodermis asociadas con el almacenamiento de agua; el parénquima esponjoso se muestra como aerénquima que puede contribuir a la ventilación de los tejidos durante la época de inundación. Finalmente, las hojas de *C. amazonica* poseen una anatomía de plantas que crecen en condiciones de alta humedad: células epidérmicas de paredes y cutícula delgadas, y el mesofilo reducido y compacto, concluyendo que

las condiciones a las que se encuentran expuestas las especies contribuyen a que éstas sean siempreverdes.

En las costas del estado Aragua crece la especie *Pithecellobium ungis-cati* (Fabaceae), observándose en ella tres biotipos: árbol, arbusto decumbente y arbusto erecto. García y Lapp (2001) analizaron las modificaciones morfoanatómicas en especímenes de estos tres biotipos procedentes de ambientes contrastantes. El arbusto decumbente crecía en un cerro costanero xerófilo, ubicado a 30 msnm, sometido a fuerte radiación solar; el arbusto erecto crecía en un matorral xerófilo, a 200 msnm, también con alta radiación solar y el árbol, se desarrollaba en una selva estacional a 25 msnm bajo condiciones intermedias de luminosidad. Las variaciones morfoanatómicas en los individuos incluyeron diferencias en el área foliar; el arbusto decumbente presentó la menor área, mientras que en el arbusto erecto las láminas presentaron un área intermedia, siendo el árbol el biotipo con la mayor área, atribuyendo que el menor tamaño de la hoja en los dos primeros biotipos se debe a las condiciones xéricas del ambiente de donde proceden. La cutícula abaxial y adaxial mostró ornamentaciones en el arbusto decumbente y en el arbusto erecto, mientras que el árbol presentó una cutícula lisa. La densidad estomática en el arbusto decumbente fue menor que en el arbusto erecto y el árbol; esto, atribuido posiblemente, al aumento de la humedad relativa del ambiente. La densidad de papilas y tricomas tectores unicelulares fue mayor en el arbusto decumbente en comparación a los otros dos biotipos. Se observaron diferencias en la relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso, en donde el arbusto decumbente y el arbusto erecto mostraron una proporción similar en ambos tejidos siendo ésta mayor a uno en éste último; no obstante, el árbol, presentó parénquima en empalizada de células cortas, lo cual fue asociado con la menor intensidad lumínica de la zona donde crece este biotipo, estableciéndose que, un mayor desarrollo del parénquima en empalizada se produce en respuesta a los ambientes con altas intensidades lumínicas.

García y Lapp (2005) examinaron las variaciones anatómicas foliares en la especie *Oyedaea verbesinoides* DC. (Asteraceae) en individuos que se desarrollan

en tres ambientes diferentes (Ocumare de la Costa, Colonia Tovar y Lara). Los autores encontraron que la especie posee cierto grado de plasticidad estructural en la hoja, que se evidencia principalmente a través de rasgos histológicos tales como: estomas confinados a la epidermis abaxial en las hojas de la Colonia Tovar y de Ocumare de la Costa; pero en las hojas colectadas en Lara observaron estomas de menor tamaño en ambas superficies de la hoja, con mayor densidad en la epidermis abaxial, señalando que posiblemente este comportamiento se encuentre asociado a la poca disponibilidad hídrica y a la alta demanda evapotranspirativa de la región. Asimismo estos autores señalaron que las hojas procedentes del estado Lara presentaron una mayor densidad de tricomas en la superficie abaxial, lo que se vinculó a las condiciones climáticas de la zona, ya que este carácter contribuiría en la prevención de la transpiración excesiva en la hoja. En relación al grosor de la lámina, éste fue mayor en la Colonia Tovar, debido a un incremento del parénquima esponjoso, que podría relacionarse con la mayor altitud y a las diferencias que existen en el grado de insolación de cada ambiente.

Torres *et al.* (2006) estudiaron la estructura anatómica foliar de seis especies pertenecientes a las familias Malvaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Piperaceae, Proteaceae y Sapindaceae que crecen en un bosque ombrófilo mixto en Paraná, Brasil, las cuales son consideradas como plantas esciófitas obligadas, ya que se desarrollan en un ambiente con poca radiación solar, debido a la cobertura cerrada del dosel. Algunas de las características comunes que exhibieron estas hojas se correspondieron con rasgos higromorfos; entre éstos se encuentran: láminas grandes, cutícula delgada y epidermis uniestratificada; en cuanto a la densidad de estomas, los autores encontraron una alta densidad, lo cual no es típico de especies higromórficas, pero se lo atribuyeron a las escasas precipitaciones de la zona. El parénquima en empalizada es uniestratificado y hay de dos a tres capas de parénquima esponjoso, con poco grosor total de la lámina.

Torrecilla *et al.* (2008), efectuaron un estudio morfoanatómico foliar en biotipos de *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae), la cual es una planta polimórfica: el primer biotipo presentaba tallos estoloníferos subterráneos con

ramificaciones decumbentes, el segundo era un arbusto decumbente y el tercero era un árbol, los cuales crecían en tres localidades del estado Aragua-Venezuela: 1- matorral denso de restinga de playa “Catica” (herbazal-arbustal denso bajo); 2- Jardín Botánico Universitario de Maracay “Baltazar Trujillo” (selva decidua montano-baja) y 3- cerro “La Gruta” municipio San Sebastián (matorral deciduo montano-bajo). En los ambientes 1 y 3 las plantas crecían en zonas expuestas a altas intensidades lumínicas, mientras que en la localidad 2 se desarrollaban en el sotobosque con poca radiación solar. Los caracteres diferenciales observados en la especie fueron: el biotipo 3 presentó mayor área foliar, carácter asociado a condiciones hemiesciófitas, con un sustrato no salino y más fértil; la forma de la lámina, que varió de elíptica a elíptica orbicular para el biotipo 1 y elíptica para los otros biotipos, señala que las hojas orbiculares corresponden a plantas que crecen en zonas áridas; de igual forma, en el biotipo 1 observaron cutícula y paredes celulares gruesas en la epidermis adaxial. Dos de los tres biotipos mostraron hojas hipostomáticas (biotipos 1 y 3); asimismo, hubo una notable variación en la densidad estomática, siendo ésta mayor en las hojas del biotipo desarrollado en la costa; además, las plantas exhibieron un crecimiento diferente del mesofilo, siendo éste más desarrollado en los biotipos 1 y 3. Los individuos expuestos a alta radiación solar presentaron un mayor desarrollo del parénquima en empalizada, demostrando que la especie posee plasticidad fenotípica en respuesta a la intensidad lumínica.

Carvalho *et al.* (2009) realizaron un estudio anatómico foliar de *Andira legalis* (Vell.) Toledo (Leguminosae), en la costa norte de Río de Janeiro, Brasil, a lo largo de planicies arenosas bajo condiciones de sol y sombra, encontrando que la especie muestra adaptabilidad en ambos ambientes, y destacaron la fuerte tendencia al xeromorfismo que posee. Entre los rasgos anatómicos resaltantes se pueden citar: paredes gruesas en el tejido epidérmico con abundancia de células taníferas, las cuales probablemente actúan como barrera contra la luz. Las plantas expuestas completamente al sol presentaron alta densidad de estomas y de tricomas. El mesofilo resultó bifacial en las plantas que crecían en sombra y equifacial en los individuos desarrollados al sol, con un mayor grosor de la lámina para esta última. Las hojas de las plantas que se desarrollaban bajo fuerte

radiación lumínica presentaron mayor densidad de nervaduras en comparación con las de sombra.

C. Variaciones anatómicas foliares relacionadas con la altitud

La plasticidad fenotípica también se expresa en plantas que se desarrollan en un gradiente altitudinal, ya que las variaciones en factores tales como temperatura, humedad relativa, presión parcial de CO₂, vientos, precipitaciones, intensidad lumínica, radiación UV y nutrientes presentes en el suelo, pueden influir significativamente en la fisiología y morfoanatomía de las especies vegetales que se establecen bajo estas condiciones (Taguchi y Wada, 2001).

El aumento en la altitud está asociado a caracteres xeromórficos en las hojas, las cuales pueden presentar un área foliar reducida, mayor grosor de las paredes epidérmicas, un incremento en la densidad estomática y variaciones en las dimensiones celulares o en el número de capas en los tejidos presentes en el mesofilo, entre otras características (Briceño *et al.* 2000).

Parolín *et al.* (2004) realizaron un estudio sobre las estrategias adaptativas de los árboles que crecen en un bosque inundable de la Amazonia, destacando variantes morfológicas, anatómicas, fenológicas y fisiológicas entre las especies y en las poblaciones de un taxón a lo largo de un gradiente altitudinal, como por ejemplo el establecimiento de algunas plántulas que crecen rápidamente por encima del gradiente de inundación, manteniendo algunas de sus hojas sobre el agua, el tamaño de las mismas disminuye durante el periodo de inundación, ya sea por el aumento en la senescencia foliar o la pérdida drástica del follaje; anatómicamente, presentan cutícula + pared celular externa y epidermis gruesa en ambas epidermis, estomas hundidos, parénquima esponjoso con pocos espacios intercelulares y haces vasculares transcurrentes.

Entre las investigaciones dirigidas al estudio de variaciones en la histología foliar en plantas que se desarrollan en un gradiente altitudinal, se puede mencionar el trabajo de Briceño *et al.* (2000), quienes encontraron diferencias histológicas foliares en poblaciones de las especies *Lupinus eromonomos* C.P. Smith y *L. meridanus* Moritz ex C.P. Smith (Fabaceae), las cuales crecen en un rango de

altitud desde 3750 hasta 4200 msnm, en el caso de *L. eromonomos* y, de 2200 a 3550 msnm, para *L. meridanus*, en la “Cordillera de Mérida”. Estos autores reportaron que a mayor altitud disminuyó el tamaño de la hoja y varió la anatomía de la lámina, evidenciándose un aumento en el grosor de las paredes celulares epidérmicas de ambas superficies, en donde el tamaño de estas células fue mayor en *L. eromonomos*. Adicionalmente, hubo una disminución en el índice estomático asociado al déficit hídrico, la alta incidencia lumínica y la baja concentración de CO₂. En el mesofilo observaron parénquima en empalizada pluriestratificado con células de gran tamaño; el parénquima esponjoso también mostró múltiples capas y se incrementó el número de haces vasculares por unidad de área. Los autores señalaron que con el aumento de la altitud, las hojas pueden exhibir tamaño reducido con un aumento en el número de capas de los tejidos del mesofilo, producto de las respuestas a condiciones estresantes, tales como las bajas temperaturas y el déficit hídrico.

Por su parte, Kogami *et al.* (2001) compararon la anatomía foliar de dos poblaciones de la hierba *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc., las cuales crecen a 10 y a 2500 msnm respectivamente. Estas poblaciones no presentaron diferencias anatómicas cualitativas, pero sí mostraron variaciones morfométricas en algunos tejidos; las plantas de las dos altitudes presentaron una epidermis más o menos similar, pero los individuos que crecen a 2500 msnm exhibieron mayor espesor de la lámina, debido a un incremento en el grosor de sus tejidos y en la proporción de espacios intercelulares en el parénquima esponjoso.

Ely y Torres (2003) estudiaron las variaciones anatómicas-estructurales de la lámina foliar en *Chaetolepis lindeniana* (Naud) Triana (Melastomataceae), la cual se desarrolla en un rango altitudinal que oscila entre los 2900 a 4100 msnm en el Parque Nacional Sierra Nevada, del estado Mérida; esta especie es típica de los páramos y subpáramos de varios estados del país. Las hojas son xeromórficas, de lámina pequeña, cutícula gruesa, epidermis adaxial con un arreglo que le permite regular la cantidad de luz absorbida, estomas encriptados, esclereidas sub-epidérmicas asociadas con la retención y transporte de agua en la hoja, tricomas pluricelulares en ambas superficies foliares, mesofilo compacto; las células del

parénquima en empalizada están estrechamente unidas, y las del parénquima esponjoso mostraron paredes engrosadas y pocos espacios intercelulares. Los rasgos xeromórficos de la especie están asociados a las condiciones extremas del páramo, entre éstas los fuertes vientos, altas radiaciones solares, cambios abruptos de temperatura diaria, poca disponibilidad de CO₂ atmosférico y escasa disponibilidad hídrica. Los autores señalaron que las hojas no variaron su anatomía foliar a lo largo del gradiente altitudinal, en comparación con otras especies de páramo que poseen plasticidad estructural en éstas, lo cual posiblemente se deba a la reducción que presenta su lámina foliar, y a las limitaciones en la plasticidad que tienen algunas especies leñosas.

Por otra parte Ely *et al.* (2005a) estudiaron la morfoanatomía de la lámina foliar del arbusto *Monochaetum meridense* (H. Karst.) Naudin (Melastomataceae), el cual crece en el Parque Nacional Sierra Nevada-estado Mérida, entre 2400 hasta los 3400 msnm, con el objetivo de vincular la anatomía de la hoja con el rango de distribución altitudinal de esta especie. De acuerdo a los resultados obtenidos por estos autores, la especie no presenta rasgos anatómicos foliares diferenciales a lo largo del gradiente altitudinal, mostrando caracteres mesomórficos tales como cutícula delgada, estomas grandes, células epidérmicas de gran tamaño, parénquima esponjoso con amplios espacios intercelulares y poco tejido esclerenquimático. El parénquima en empalizada se mostró desarrollado y compacto, y se notó la presencia de tricomas glandulares y de esclereidas asociadas a las nervaduras (que posiblemente retengan y difundan agua hacia los vasos), por lo cual concluyeron que *M. meridense* exhibe además algunas adaptaciones de plantas que crecen bajo altas intensidades lumínicas.

Asimismo Ely *et al.* (2005b) estudiaron la anatomía foliar en tres especies de *Miconia* (Melastomataceae) desarrolladas en el Parque Nacional Sierra Nevada a 3000 y 4000 msnm: *M. chionophylla* entre los 3800 a 4000 msnm en lugares sombreados y húmedos, *M. latifolia* desde los 3000 hasta 3500 msnm y *M. tinifolia* entre 3000 a 3500 msnm; estas dos últimas especies crecen en condiciones de alta radiación solar. Los autores encontraron algunas diferencias anatómicas entre estos taxones; así, *M. chionophylla* tiene caracteres

mesomórficos, con cutícula y lámina delgada, células epidérmicas y estomas grandes, densidad estomática baja y escaso desarrollo del parénquima en empalizada. Por otro lado, *M. latifolia* y *M. tinifolia* poseen rasgos xeromórficos, con cutícula gruesa, tricomas glandulares vinculados a la absorción de agua, células epidérmicas pequeñas con paredes engrosadas, estomas pequeños, alta densidad estomática, hipodermis pluriestratificada de paredes gruesas, mesofilo compacto, con un incremento de la vascularización en la lámina; en *M. tinifolia* se observaron esclereidas difusas, a nivel de la nervadura media, también asociadas con la retención de agua en la lámina.

Colmenares *et al.* (2005) estudiaron la morfoanatomía foliar de la especie *Polylepis sericea* Wedd. (Rosaceae), la cual crece en dos localidades del estado Mérida a diferentes altitudes (3500 y 4100 msnm). Los autores encontraron características propias de ambientes xéricos, dadas por la altitud y las características extremas del páramo, entre ellas reducción del área foliar, cutícula gruesa para proteger la hoja contra la transpiración e intensidades lumínicas excesivas; células epidérmicas alargadas verticalmente; hojas hipostomáticas con estomas encriptados; variaciones en la densidad estomática, la cual aumenta con la altitud y la poca disponibilidad hídrica. Las láminas mostraron gran desarrollo del tejido parenquimático, y el parénquima esponjoso presentó paredes engrosadas, lo cual puede ayudar a incrementar la resistencia a la desecación de las hojas.

Recientemente, Jiménez-Noriega *et al.* (2015) realizaron un estudio morfoanatómico foliar de la especie *Ribes ciliatum* Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult (Grossulariaceae), la cual crece en un gradiente altitudinal (2949 - 3545 msnm) en el Cerro Tláloc, región norte de la Sierra Nevada, México, con el propósito de evaluar las modificaciones en la lámina foliar asociadas a ese gradiente. La especie mostró una reducción en el tamaño de los individuos con el incremento de la altitud, probablemente asociado al estrés que generan las bajas temperaturas, la alta intensidad lumínica y suelos pobres en nutrientes. Entre las variaciones anatómicas de la lámina foliar apreciaron una reducción en el grosor del mesofilo, del parénquima en empalizada y del parénquima esponjoso a mayor

altitud. La densidad de estomas también se redujo con el incremento de la altitud y la densidad de tricomas aumentó drásticamente, los autores señalan que los tricomas funcionan como barreras de protección a la radiación solar a medida que se incrementa la altitud.

D. Estudios anatómicos foliares en bosques ribereños

En las zonas ribereñas, la vegetación está condicionada por variaciones ambientales, topográficas y principalmente debido a las inundaciones, pudiendo generarse zonamientos o mosaicos de vegetación con una gran diversidad (Giehl y Jarenkow, 2008).

Las investigaciones realizadas sobre variaciones morfoanatómicas foliares en la vegetación de los bosques ribereños son escasas. En relación a ello, se pueden mencionar los trabajos de Arambarri *et al.* (2006, 2008) quienes examinaron la histología foliar en árboles y arbustos medicinales, pertenecientes a diversas familias botánicas que crecen en un bosque ribereño de la provincia Paranaense, Argentina, con la finalidad de realizar aportes de carácter diagnóstico para una fácil identificación de las especies. Como resultado de la investigación, los autores encontraron algunas diferencias entre los taxones: las hojas son de tipo mesomórfico, higromórfico y xeromórfico; algunas de las características histológicas que observaron en la lámina foliar fueron: cutícula delgada o gruesa, indicando que las cutículas con mayor grosor permiten la protección de la planta frente a la acción de fuertes vientos, excesiva radiación solar y como defensa ante el ataque de patógenos; epidermis uniseriada a multiseriada, esta última asociada a las fuertes intensidades lumínicas a las que puedan estar sometidas las plantas; hojas anfiestomáticas con alta densidad estomática, señalando que la frecuencia de estomas varió con las condiciones ambientales (intensidad lumínica, presión parcial del CO₂) y la altitud donde crecían las especies; presencia de hipodermis, tejido que tiene como función la retención de agua en la hoja y la protección de la misma bajo condiciones ambientales de suplencia hídrica restringida desfavorables; presencia de tricomas en algunas especies, indicando que la densidad de éstos puede estar relacionada con la radiación solar y las precipitaciones del lugar. Los autores señalan que los rasgos xeromórficos

observados en algunas especies pueden estar vinculados con la adaptación de las plantas a zonas con fuerte radiación lumínica o probablemente a características del suelo.

Rodrigues *et al.* (2000) realizaron un estudio anatómico foliar con el fin de determinar las variaciones que se presentan en dos especies arbustivas de *Miconia* (Melastomataceae) que crecen en ambientes diferentes; así, *Miconia ibaguensis* (Bonpl.) Triana y *Miconia stenostachya* DC., pueden desarrollarse en el sotobosque ribereño bajo condiciones de sombra y en “campo cerrado”, correspondiendo este último a un sector con una cubierta continua de hierbas, arbustos y árboles pequeños dispersos, con escasos nutrientes en el suelo, poca humedad y alta incidencia lumínica. Las hojas de los individuos que crecieron expuestos al sol mostraron menor área foliar, cutícula más gruesa, mayor densidad de estomas y tricomas; además presentaron hojas con mayor grosor y con un incremento significativo del parénquima en empalizada. Los autores concluyeron que la intensidad lumínica, la humedad relativa y la disponibilidad de nutrientes presentes en el suelo pueden influir en la plasticidad estructural de las especies indicadas.

Zhuang *et al.* (2011) realizaron un estudio morfoanatómico en la especie *Populus euphratica* Oliv., la cual crece generalmente en desiertos de Asia Central, pero que posee ciertos patrones de plasticidad, ya que ha invadido zonas ribereñas de alta salinidad, con variaciones en el nivel freático, fuertes vientos y en diferentes gradientes altitudinales, estableciéndose satisfactoriamente en estas regiones. Las muestras se colectaron en un rango de altitud que oscilaba de los 836 a 936 msnm en las riberas de un río. Los autores reportaron hojas heteromorfas, las cuales variaron de ovadas con el margen entero en las plantas que crecían a mayor altitud y oblongo-elípticas para las que se desarrollan a 836 msnm; anatómicamente, las hojas presentaron características de ambientes xéricos, los cuales se acentuaron a medida que se incrementó la altitud: cutícula gruesa, aumento en la densidad de tricomas, de estomas y en el grosor de los tejidos del mesofilo. La variabilidad que presenta la especie, es considerada como una ventaja adaptativa que ha permitido a dicho taxón establecerse

satisfactoriamente a mediano y largo plazo en hábitats que poseen condiciones ambientales extremas.

En Venezuela, se han realizado inventarios florísticos de bosques ribereños; pero en la literatura disponible no se encontraron estudios sobre la anatomía de las especies que crecen en éstos.

E. Biotipo y características morfoanatómicas foliares de las especies *Sapium glandulosum*, *Bauhinia aculeata*, *Calliandra riparia*, *Inga vera*, *Pithecellobium dulce*, *Guazuma ulmifolia* y *Cecropia peltata*.

A continuación, se describe el biotipo, así como aspectos de la morfología y anatomía foliar en las especies incluidas en este estudio con base en la información disponible en la literatura.

1. *Sapium glandulosum* (L.) Morong (Familia Euphorbiaceae):

Árbol de 5 a 20 m de alto, posee hojas simples y glabras, de 3 a 18 cm de longitud, de forma oblonga a elíptica-oblonga, ápice acuminado o con menos frecuencia redondeado, margen entero o sub-entero, con glándulas diminutas en el borde, base aguda u obtusa, pecíolos de 6 a 30 mm de longitud, glabros, sulcados (Burger y Huft, 1995). En cuanto a la anatomía foliar, no se encontró información en la literatura disponible para esta especie. Arambarry *et al.* (2006) estudiaron la anatomía foliar de una especie perteneciente al género *Sapium* (*Sapium haemospermum* Müll. Arg.) la cual presenta epidermis simple de células cuadrangulares, mesofilo isobilateral, con laticíferos; además las hojas son anfiestomáticas con estomas anisocíticos.

2. *Bauhinia aculeata* L. (Familia Fabaceae): Árbol siempreverde que puede alcanzar 4 a 7 m de altura, con hojas de coloración verde claro en la superficie adaxial, bilobadas, simples, alternas, base cordada o redondeada, ápice lobado redondeado, superficie adaxial glabra, la abaxial tomentosa con nervaduras prominentes (Aguirre, 2012, Gilman y Watson, 2013). No se encontró información sobre la anatomía foliar de la especie en la literatura disponible; sin embargo, Ferreira *et al.* (2003) realizaron un estudio anatómico foliar de la

especie *Bauhinia blakeana* Dunn., con el propósito de realizar aportes en cuanto a su conocimiento anatómico, ya que la misma es utilizada con fines terapéuticos. Las células de la epidermis adaxial tienen forma rectangular o poligonal, con cutícula estriada; presenta estomas paracíticos y raramente anomocíticos, tricomas tectores y glandulares; la epidermis abaxial muestra una estructura semejante a la adaxial, pero con células más reducidas en tamaño, y en esta superficie hay mayor densidad de estomas y tricomas tectores; estos últimos pueden ser curvos, unicelulares o pluricelulares. El mesofilo es dorsiventral, incluye de tres a cuatro capas de parénquima en empalizada y un parénquima esponjoso de cuatro a cinco estratos, con amplios espacios intercelulares, y con haces vasculares transcurrentes. Nervadura central con tres a cuatro capas de tejido colenquimático; tejido parenquimático con granos de almidón; un anillo de tejido esclerenquimático rodea el haz vascular que tiene forma de arco. Presencia de cristales en forma de drusa y prismáticos en mesofilo y nervadura central. El pecíolo tiene un contorno convexo con dos salientes, con epidermis y cutícula similar a la de la lámina. Presencia de cristales similares a los de la lámina; tricomas tectores uni o pluricelulares, estos últimos en mayor densidad. Subepidérmicamente, se observan de tres a cuatro capas de tejido colenquimático, seguidas de seis a siete estratos de parénquima fundamental; hay uno a dos haces vasculares en los salientes del pecíolo, y éstos son del tipo colateral y los restantes, ubicados hacia la región central del pecíolo, son bicolaterales.

3. *Calliandra riparia* Pittier (Familia Fabaceae): Especie constituida por arbustos o pequeños árboles de 1 a 5 m de altura; presentan un par de pinnas por hoja, alternas, folíolos compuestos de 8 a 16 pares, linear-oblongos u ovado-elípticos, glabros o esparcidamente ciliados, base asimétrica, levemente cordada-redondeada (Bello y Forero, 2005; Rodríguez y Gámez, 2010). A pesar de que existe un amplio estudio sobre su taxonomía, para el momento de la consulta no se encontró información disponible en relación a su anatomía foliar. Otra especie del género, *Calliandra haematocephala* Hassk., muestra en sección transversal epidermis adaxial con una capa de células sub-rectangulares; la epidermis abaxial tiene una estructura similar a la adaxial, excepto que posee numerosos estomas paracíticos; presenta tricomas unicelulares con el ápice parcialmente curvo o

acuminado, y raramente se observan tricomas glandulares unicelulares o pluricelulares. El mesofilo es isobilateral, con parénquima en empalizada hacia las dos superficies de la lámina, con dos estratos hacia la cara adaxial y uno hacia la abaxial; posee células alargadas, las cuales varían en longitud: las de la superficie abaxial, son más cortas. El parénquima esponjoso está constituido por una a cinco capas de células, con pocos espacios intercelulares. El pecíolo puede ser más o menos circular o sub-circular, con una marcada depresión en el lado superior con dos salientes prominentes. El sistema vascular del pecíolo presenta de cuatro a seis haces vasculares, además de dos haces accesorios hacia los salientes, ambos de tipo colateral. Las células del mesofilo y del pecíolo contienen cristales prismáticos de oxalato de calcio (El-Emary *et al.* 2003).

4. *Inga vera* Willd. (Familia Fabaceae): Árbol caducifolio, de 5 a 12 m (hasta 20 m) de altura, con hojas alternas, compuestas (4-6 folíolos), pinnadas y vellosas, elíptico-oblongas, de 18 a 30 cm de largo, arregladas en dos hileras divergentes; ápice acuminado, y glándulas conspicuas, una entre cada par de folíolos. Pecíolo acanalado, raquis alado, ambas estructuras pubescentes. Estípulas laterales, ovadas y caducas (Rodríguez y Gámez, 2010; Conabio, 2012). En cuanto a la anatomía foliar, Borges *et al.* (2013) señalan que, en sección transversal la hoja presenta una cutícula/pared celular delgada, con epidermis simple; en vista frontal, la epidermis adaxial y la abaxial están constituidas por células de paredes anticlinales sinuosas, y la hoja es hipostomática con estomas paracíticos; mesofilo dorsiventral; el parénquima en empalizada constituido por dos a cuatro capas, las cuales están dispuestas de forma perpendicular a la lámina; el parénquima esponjoso exhibe de tres a cinco estratos, con amplios espacios intercelulares. Pruebas histoquímicas indican la presencia de grasas en la cutícula y de compuestos fenólicos en la epidermis, en el parénquima en empalizada y en el parénquima esponjoso.

5. *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. (Familia Fabaceae): Especie arbórea que puede alcanzar los 20 m de alto; presenta hojas alternas, compuestas, bipinnadas y cada pinna está conformada por 2 folíolos de base desigual, borde entero y extremos de forma redonda; con espinas en su base, pecíolos largos con

un par de espinas de origen estipular y nectarios donde se unen sus folíolos (Red Nacional de Jardines Botánicos, 2008; Rodríguez y Gámez, 2010). Respecto a su anatomía foliar, la epidermis es uniestratificada, con células en forma elíptica o tabular y con ornamentaciones cuticulares en forma de retículo. Estomas paracíticos o anomocíticos que pueden estar presentes tanto en la superficie adaxial como en la abaxial; tricomas tectores unicelulares abundantes de paredes delgadas y ápice agudo; presencia de papilas en la epidermis abaxial. Mesofilo bifacial, con una capa de parénquima en empalizada y de cinco a siete capas de parénquima esponjoso, de células isodiamétricas. Sistema vascular constituido por haces colaterales cerrados, con una vaina esclerenquimática o un casquete de fibras hacia el floema. Pecíolo con epidermis uniestratificada, con tricomas iguales a los de la lámina; subepidérmicamente hay de tres a cuatro capas de parénquima clorofiliano, las cuales se alternan con colénquima angular; sistema vascular representado por haces vasculares colaterales abiertos, presencia de células taníferas asociadas al tejido conductor (García y Torrecilla, 1999; Jáuregui, 2012).

6. *Guazuma ulmifolia* Lam. (Familia Malvaceae): Árbol de 5 a 15 m de alto. Hojas simples, alternas, ovaladas o lanceoladas, de 5 a 18 cm de largo y de 2-6 cm de ancho, membranosas, con el borde ligeramente dentado, con pubescencia tanto en el haz como en el envés (Rondón y Cumana, 2006; Ramalho, 2007). En cuanto a la anatomía foliar, la cutícula de la lámina foliar es ligeramente estriada; epidermis simple, constituida por células de paredes anticlinales rectas con mucílago. Las células de la epidermis son isodiamétricas, con paredes anticlinales rectas y moderadamente gruesas; en la epidermis abaxial las células presentan paredes anticlinales casi rectas y delgadas. Tricomas estrellados con algunas células organizadas alrededor de la célula basal de éstos y tricomas glandulares con pie unicelular y cabeza ovoide o alargada pluricelular en ambas superficies de la lámina, pero, en la abaxial se observan además tricomas tectores uni o pluricelulares; estomas anomocíticos ubicados principalmente en la epidermis abaxial. El mesofilo es bifacial, pudiéndose distinguir cuatro capas de parénquima en empalizada y cinco de parénquima esponjoso poco diferenciado, con cristales prismáticos de oxalato de calcio. Presencia de haces vasculares colaterales de

tamaño reducido, rodeados por una vaina parenquimática. La nervadura central es biconvexa; presenta un haz vascular colateral abierto, rodeado de esclerénquima y una vaina parenquimática. Compuestos fenólicos presentes en la epidermis, tejido parenquimático y en las células ubicadas en las proximidades del sistema vascular (Duarte *et al.* 2011; Scalon *et al.* 2011; Jáuregui, 2012).

7. ***Cecropia peltata* L. (Familia Urticaceae)**: Árbol de 25 a 50 metros de alto; hojas de 60 a 70 cm de largo y 50 de ancho aproximadamente, palmatilobuladas, con lámina 7-11 lobulada, ásperas, espiraladas y dispuestas en los extremos de las ramas, peltadas, simples, alternas; la superficie adaxial y abaxial presenta pubescencia de color blanquecino (Haiek y Tillett, 2010; Méndez, 2011). Respecto a su anatomía foliar, no hay información en la literatura disponible. Otra especie del género, *Cecropia loefling* Iter Hispan, tiene hojas bifaciales, con células epidérmicas voluminosas, especialmente las de la superficie abaxial; a continuación se observan una a dos capas de hipodermis; una capa de parénquima en empalizada y un parénquima esponjoso compacto. Haces vasculares transcurrentes; nervadura central prominente hacia la superficie abaxial, con presencia de tejido colenquimático y parenquimático hacia la periferia, y células mucilaginosas aisladas; sistema vascular compuesto por un anillo interrumpido de haces vasculares, rodeados por fibras. Presencia de cristales en forma de drusas en el mesofilo, con mayor frecuencia en la nervadura central y el pecíolo (Bonsen y Welle, 1983).

MATERIALES Y MÉTODOS

A. Sitios de muestreo, condiciones climáticas del área y análisis de suelos

El lugar donde se muestrearon las especies se encuentra ubicado en el estado Lara, específicamente en la cuenca alta del río Tocuyo; la zona de estudio abarcó tres sectores: el primero, se encuentra cercano al embalse Dos Cerritos, en el sector “Los Patios” ubicado a 682 msnm 09°41'51,6” Lat. N, 69°51'8,8” Long. O; el segundo sector llamado “La Esperanza”, está ubicado a 800 msnm 09°40'12” Lat. N, 69°55'51,5” Long. O y, el último denominado “La Palomera” se ubica a 1030 msnm, 09°35'53,6” Lat. N, 69°58'57,4” Long. O (Fig. 1).

La cuenca alta del río Tocuyo presenta un clima característico de la zona intertropical, donde la diferencia entre los valores de temperatura del mes más cálido y el más frío no supera los 5°C. En cuanto a las precipitaciones se ha sectorizado a la cuenca alta en dos zonas de diferentes regímenes pluviométricos anuales: la primera, ubicada en la vertiente que drena hacia la zona xérica de la depresión de Quibor, presenta un régimen bimodal caracterizado por la presencia de dos máximos pluviométricos durante el año: el primero, entre los meses de abril y junio, y el segundo, de menor magnitud, se ubica en el mes de octubre. La segunda zona, está situada hacia el área montañosa, y es donde se encuentran los valores de altitud más elevados; su régimen pluviométrico es transicional, con un pico leve en el mes de octubre y un valor máximo de precipitación en el mes de junio; los meses más cálidos son marzo y abril y los menos cálidos son junio y julio (López y Andressen, 1996).

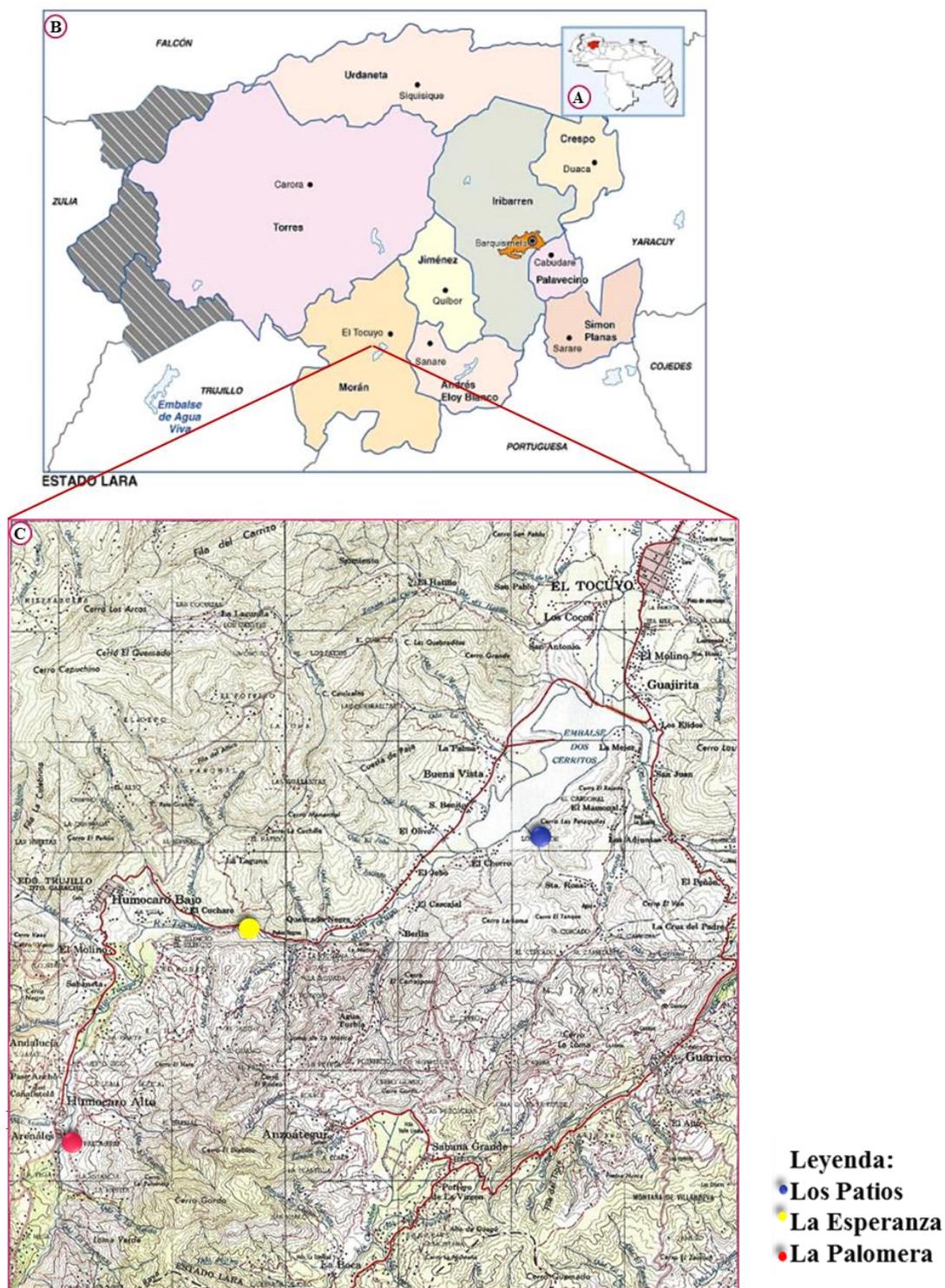


Figura 1. Mapa con ubicación geográfica del área de estudio, del Municipio Morán, estado Lara, (A): Situación relativa nacional; (B): situación relativa regional y (C): Situación relativa local. Mapas (A) y (B), tomado de <http://www.a-venezuela.com/mapas/map/html/estados/lara.html>. Mapa (C): Modificado de: Dirección de Cartografía Nacional (1975), El Tocuyo, hojas 6244 y 6245, escala 1: 100.00.

En cada sector, durante el muestreo, se registraron datos de temperatura y de humedad relativa, con un termohigrómetro marca HANNA Instruments, modelo H18564, y de intensidad lumínica a través de un radiómetro marca ACCUPAR, modelo LP-80, los cuales se indican en la Tabla 1.

Tabla 1. Valores promedio para las variables climáticas medidas en tres sectores de la cuenca alta del río Tocuyo.

Sector	Radiación ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Humedad Relativa (%)	Temperatura (°C)
Dos Cerritos - Los Patios (682 msnm)	1408	58	30
La Esperanza (800 msnm)	1924	60	31
La Palomera (1030 msnm)	2265	60	29

Asimismo, se tomaron muestras de suelo a 15 y 30 centímetros de profundidad en las tres zonas de estudio y éstas fueron analizadas en el Laboratorio General de Suelos, Instituto de Edafología de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, para la determinación de: textura, pH, conductividad eléctrica (CE) y contenido de materia orgánica. Es de hacer notar que los suelos de las zonas ribereñas se encuentran sometidos a fluctuaciones del nivel del agua; el sustrato puede ser rico en nutrientes y materia orgánica, influyendo de esta manera en el crecimiento y diversidad de las especies vegetales que allí se desarrollan (Granados-Sánchez *et al.* 2006). Los suelos de la zona de estudio son mayormente del tipo Kastanozems (Alvarado, 2009), los cuales según la FAO (2015), son de coloración parda oscura y con alto contenido de materia orgánica. También presentan materiales calcáreos, yeso y, en menor proporción, sodio (Alvarado, 2009). Según los resultados obtenidos, la textura de los suelos de las zonas de estudio indican que éstos son en su mayoría franco-

arenosos (Anexo 1); el pH de los suelos varió en las tres zonas de estudio, siendo ligeramente alcalino a 682 msnm, ligeramente a moderadamente ácido para 800 msnm y a 1030 msnm los suelos son fuertemente ácidos (Anexo 2). En cuanto a la conductividad eléctrica (CE), ésta fue más o menos similar en los tres sitios de muestreo, con valores menores a 1, lo cual significa que se trata de suelos no salinos, ya que según el Laboratorio de Salinidad de los Estados Unidos (USSLS, 1954) un suelo se considera salino si su CE es mayor a 4 dS.m^{-1} . En cuanto al contenido de materia orgánica, a medida que se incrementó la altitud también se observó un aumento en la concentración de la misma (Anexo 2).

B. Material vegetal:

El muestreo se realizó sobre siete especies que se desarrollan en el rango de altitud ya indicado: *Sapium glandulosum* (L.) Morong (Euphorbiaceae), *Bauhinia aculeata* L. (Fabaceae), *Calliandra riparia* Pittier (Fabaceae), *Inga vera* Willd. (Fabaceae), *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. (Fabaceae), *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) y *Cecropia peltata* L. (Urticaceae). El material foliar de cada especie fue colectado en dos pisos altitudinales diferentes: *B. aculeata*, *C. peltata*, *G. ulmifolia* y *S. glandulosum* se colectaron a 682 msnm y 1030 msnm; mientras que en *C. riparia*, *I. vera* y *P. dulce* las muestras se colectaron a 800 y 1030 msnm, debido a que no todas las especies se encontraron en los tres sectores estudiados. Sobre este aspecto pueden influir diversos factores; entre ellos se destaca la intervención antrópica, observándose que la vegetación propia de la zona ha sido desplazada por cultivos y los suelos se han venido degradando por el pastoreo, la quema y la deposición de desechos sólidos.

C. Muestreo y procesamiento del material vegetal:

Caracterización morfológica: Se seleccionaron aleatoriamente tres individuos adultos por especie y en cada uno de éstos se recolectaron cuatro hojas ubicadas en la zona media de tres ramas expuestas de la planta. Las muestras se mantuvieron separadas por individuo, especie y sector; en el caso particular del área foliar, se tomaron 30 hojas por especie en cada sitio de muestreo.

En cada muestra, se determinó el color, utilizando para ello una carta de colores (Ferguson, 2012); en cuanto a la textura y el indumento de las superficies foliares, se siguió lo propuesto por Moreno (1984) y Agostini y Velázquez (2002). Para observar el indumento se usó una lupa marca OPTIMA, modelo ZM-160AT. Además, se determinó el área de la lámina foliar en las especies que presentan hojas simples, de los folíolos, en el caso de aquellas cuyas hojas son compuestas y de los foliólulos en las especies con hojas bicompuestas, usando para ello un medidor digital modelo CID, Inc. Leaf Area Meter CI-202. Adicionalmente, se midió el diámetro y largo del pecíolo, para ello se utilizó una regla milimetrada.

Caracterización anatómica: En las mismas plantas seleccionadas para la caracterización morfológica, se muestrearon un total de seis hojas por especie para su caracterización anatómica, seleccionando aquellas ubicadas en la parte media de ramas expuestas y de éstas se tomaron porciones del tercio medio de la lámina foliar, para el caso de hojas simples, o de los folíolos o foliólulos, en el caso de las hojas compuestas y bicompuestas; asimismo se tomaron porciones en la zona central del pecíolo. Las muestras se lavaron con agua y luego se fijaron en FAA (formaldehído-ácido acético-etanol 70%) hasta su procesamiento.

Posteriormente, las muestras de la lámina, del pecíolo fueron deshidratadas en una batería ascendente de alcohol butílico terciario (ABT); se incluyeron en parafina y luego se efectuaron secciones transversales con un microtomo de rotación a grosor variable (8 a 18 μm) según la muestra; los cortes se colocaron en láminas portaobjeto y se efectuó tinción doble progresiva con safranina-fast green. Finalmente, el montaje se realizó en bálsamo de Canadá para la obtención de láminas permanentes (Johansen, 1940).

Adicionalmente, se realizaron cortes transversales a mano alzada para efectuar pruebas histoquímicas con el fin de determinar la presencia de lignina, grasas, almidón y taninos en las secciones de las láminas y pecíolos, siguiendo para ello los protocolos propuestos por Johansen (1940).

Para el estudio de las epidermis de la lámina foliar, se realizaron macerados parciales, para lo cual se tomaron trozos de éstas, de aproximadamente

0,5 cm², y se colocaron en hipoclorito de sodio comercial (3,25%) a temperatura ambiente o en estufa, dependiendo de la consistencia del material vegetal. Posteriormente, las muestras se lavaron con agua destilada, y se manipularon para realizar la separación mecánica de ambas epidermis y retirar los restos de mesofilo; luego las secciones se tiñeron con azul de toluidina acuosa (0,1%) y se montaron en una solución de agua-glicerina (v:v). En algunos casos, donde no se logró obtener los macerados parciales, se realizaron aclarados de epidermis siguiendo el protocolo de Dizeo de Strittmatter (1973), para ello se colocaron muestras de aproximadamente 0,5 cm² en alcohol al 96% y se llevaron a ebullición suave por 10 minutos, luego se trasladó el material a una solución de alcohol al 96% y NaOH al 5% en proporción 1:1 y se llevó nuevamente a ebullición por 10 minutos, se efectuaron varios lavados con agua destilada y se transfirieron a una solución de hipoclorito de sodio al 5% por unos minutos, se efectuaron varios lavados con agua destilada nuevamente, y, finalmente, se procedió a la tinción y el montaje, de manera similar a la forma en que se hizo con los macerados parciales.

Las láminas obtenidas fueron observadas bajo un microscopio óptico para realizar las descripciones correspondientes, y se tomaron imágenes de las diferentes secciones con un microscopio óptico marca NIKON E-200 con cámara incorporada Evolution LC Color. En el caso de las secciones de los pecíolos de *C. peltata*, *I. vera* y *S. glandulosum* las vistas generales fueron tomadas bajo un microscopio estereoscópico marca OPTIMA con una cámara digital Panasonic LUMIX 14 MP, debido a su diámetro mayor. Asimismo, con ayuda de un ocular micrométrico se midieron las siguientes variables anatómicas: grosor de la cutícula + pared tangencial externa de la epidermis (adaxial y abaxial), grosor de las epidermis e hipodermis (de estar presente), espesor del parénquima en empalizada, parénquima esponjoso y grosor total de la lámina; también se determinó la densidad de estomas y tricomas, se calculó la relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso y el índice estomático (IS) mediante la siguiente relación:

$$IS = \frac{S}{S+E} \times 100$$

Donde:

IS= Índice estomático

S= Número de estomas/mm²

E= Número de células epidérmicas/mm²

Se efectuaron al menos 30 mediciones para cada variable, en distintas preparaciones microscópicas escogidas al azar, manteniendo la distinción, individuo, especie y sector.

El índice de plasticidad fenotípica (IPF) de cada especie se estimó con base a las variables morfoanatómicas cuantitativas determinadas, usando la ecuación propuesta por Valladares *et al.* (2000), mediante la siguiente relación:

$$IPF = (V_M - V_m)/V_M$$

Donde V_M es el valor mayor y V_m el valor menor de la media de la variable. Si estos dos valores son iguales o casi iguales, la plasticidad fenotípica es nula. Si el valor de V_M es muy grande y el de V_m es muy pequeño, la plasticidad será máxima; cuanto más próximo a uno (1) sea el valor de IPF, existirá mayor plasticidad.

El IPF fue calculado para las siguientes variables: área foliar de la lámina foliar, folíolos y foliólulos, grosor de la cutícula + pared celular externa (adaxial y abaxial), grosor de la epidermis (adaxial y abaxial), grosor de la hipodermis adaxial (si está presente), espesor del parénquima en empalizada y del parénquima esponjoso y densidad de estomas y tricomas.

Los resultados obtenidos en cuanto a las variables cuantitativas determinadas, se organizaron en una base de datos y se calculó la media, desviación estándar y el coeficiente de variación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización morfológica

- ***Bauhinia aculeata***: Hojas de color moderadamente verde amarillento tanto en la cara adaxial como en la abaxial (Tabla 2); ambas superficies de textura suave; glabrescente, con tricomas abundantes hacia los márgenes de la lámina; pecíolo de 15 mm de largo x 1 mm de diámetro, pubescente (Figs. 2A, 2B). No se observaron diferencias para las variables color, textura e indumento de la lámina foliar ni en el tamaño del pecíolo en las dos altitudes.
- ***Calliandra riparia***: Foliólulos de color verde amarillento grisáceo en la superficie adaxial y verde amarillento pálido en la abaxial, a los 800 msnm, mientras que a 1030 msnm éstos fueron verde oliva ligero en la superficie adaxial y verde amarillento fuerte en la abaxial (Tabla 2); textura más o menos lisa en ambas superficies; setulosa, los tricomas son escasos en ambas caras, largos y cortos, los largos se ubican hacia los márgenes de la lámina y los cortos hacia el resto de la superficie; pecíolo de 8 a 10 mm de largo x 1 mm de diámetro, pubescente (Figs. 2C, 2D). No se observaron variaciones en textura, indumento y tamaño del pecíolo en las dos altitudes.
- ***Cecropia peltata***: La coloración de sus hojas varió de verde amarillento pálido en la superficie adaxial a verde amarillento ligero en la abaxial a 682 msnm y de verde grisáceo claro en la superficie adaxial a verde amarillento pálido en la abaxial para 1030 msnm (Tabla 2); textura de la superficie adaxial áspera a muy áspera, mientras que la abaxial es suave a ligeramente áspera; la lámina es pilosa en la cara adaxial y densamente lanulosa en la abaxial, donde uno de sus tipos de tricoma forma una red intrincada densa; pecíolo de 150 a 320 mm de largo x 8 a 9 mm de

Tabla 2. Color de la lámina foliar en siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.

Especie	682 (msnm)		800 (msnm)		1030 (msnm)	
	Superficie adaxial	Superficie abaxial	Superficie adaxial	Superficie abaxial	Superficie adaxial	Superficie abaxial
<i>Bauhinia aculeata</i>	Moderadamente verde amarillento (5GY7/6)	Moderadamente verde amarillento (5GY7/6)	-	-	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/4)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/6)
<i>Calliandra riparia</i>	-	-	Verde amarillento grisáceo (5GY 5/2)	Verde amarillento pálido (5GY 6/4)	Verde oliva ligero (5GY 5/4)	Verde amarillento fuerte (5GY 6/8)
<i>Cecropia peltata</i>	Verde amarillento pálido (5GY 6/4)	Verde amarillento ligero (5GY 8/4)	-	-	Verde grisáceo claro (5GY 6/2)	Verde amarillento pálido (5GY 8/2)
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/6)	Verde amarillento claro (5GY 8/6)	-	-	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/4)	Verde amarillento claro (5GY 8/6)
<i>Inga vera</i>	-	-	Verde amarillento fuerte (5GY 6/8)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/6)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/6)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/4)
<i>Pithecellobium dulce</i>	-	-	Moderadamente verde amarillento (5GY 6/6)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/6)	Verde amarillento pálido (5GY 6/4)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/6)
<i>Sapium glandulosum</i>	Moderadamente verde amarillento (5GY 5/6)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/6)	-	-	Verde amarillento pálido (5GY 6/4)	Moderadamente verde amarillento (5GY 7/4)

Las siglas corresponden a la tabla de Munsell (Ferguson 2012).



Figura 2. Vistas de la morfología foliar de siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo. *Bauhinia aculeata*: 682 msnm (A) y 1030 msnm (B); *Calliandra riparia*: 800 msnm (C) y 1030 msnm (D); *Cecropia peltata*: 682 msnm (E) y 1030 msnm (F); *Guazuma ulmifolia*: 682 msnm (G) y 1030 msnm (H); *Inga vera*: 800 msnm (I) y 1030 msnm (J); *Pithecellobium dulce*: 800 msnm (K) y 1030 msnm (L); y *Sapium glandulosum*: 682 msnm (M) y 1030 msnm (N). Sin escala gráfica.

diámetro, pubescente. Lámina foliar y pecíolo muy urticantes (Figs. 2E, 2F). No se observaron variaciones en textura, indumento y tamaño del pecíolo en las dos altitudes.

- ***Guazuma ulmifolia***: Hojas de coloración moderadamente verde amarillento en la superficie adaxial a verde amarillento claro en la abaxial (Tabla 2); su textura varió de áspera en la superficie adaxial a 682 msnm hasta moderadamente áspera para 1030 msnm, siendo suave en la abaxial; flocosa en la adaxial y tomentosa en la abaxial, con mayor cantidad de tricomas en esta última superficie, más abundantes hacia la nervadura central; pecíolo de 10 a 15 mm de largo x 2 mm de diámetro, pubescente. (Figs. 2G, 2H). No se observaron variaciones en el indumento y tamaño del pecíolo en las dos altitudes.
- ***Inga vera***: Foliólulos de coloración verde amarillento fuerte en la superficie adaxial a moderadamente verde amarillento en la abaxial para 800 msnm y moderadamente verde amarillento en ambas superficies para 1030 msnm (Tabla 2); textura muy áspera a 800 msnm y moderadamente áspera para 1030 msnm; pilosas, con tricomas cortos y largos, abundantes hacia la nervadura central en las dos epidermis; pecíolo de 8 a 10 mm de largo x 2 a 3 mm de diámetro, pubescente (Figs. 2I, 2J). No se observaron variaciones en el indumento y tamaño del pecíolo en las dos altitudes.
- ***Pithecellobium dulce***: Hojas de coloración moderadamente verde amarillento en ambas superficies para 800 msnm y verde amarillento pálido en la adaxial a moderadamente verde amarillento en la abaxial para 1030 msnm (Tabla 2); de textura suave, glabrescente en la superficie adaxial y pilosa en la abaxial con tricomas abundantes hacia la nervadura central; pecíolo de 8 mm de largo x 1 mm de diámetro, pubescente (Figs. 2K 2L). No se observaron variaciones en textura, indumento y tamaño del pecíolo en las dos altitudes.
- ***Sapium glandulosum***: Hojas de coloración moderadamente verde amarillento en ambas superficies a 682 msnm y verde amarillento pálido

en la adaxial a moderadamente verde amarillento en la abaxial a 1030 msnm (Tabla 2); textura coriácea, en ambas superficies; glabra; pecíolo de 18 mm de largo x 2 a 3 mm de diámetro, glabro. Tanto la lámina como el pecíolo segregan látex de color blanquecino, urticante y de consistencia viscosa (Figs. 2M, 2N). No se observaron variaciones en textura, indumento y tamaño del pecíolo en las dos altitudes.

Al comparar los caracteres morfológicos en las hojas provenientes de los pisos altitudinales considerados, se encontró variación en cuanto al color en cinco de las siete especies estudiadas; esta característica se mantuvo igual en *B. aculeata* y en *G. ulmifolia*. Las variaciones en la coloración de la lámina foliar a lo largo del gradiente altitudinal, pueden ser debidas a cambios en la cantidad de pigmentos protectores, entre los que destacan aquellos involucrados en el ciclo de las xantofilas, violaxantina, anteraxantina y zeaxantina, tal como lo señalan Molina-Montenegro (2008) y Montenegro y Caviares (2010), siendo ésta una estrategia que presentan algunas plantas como mecanismo de protección ante la radiación, ya que les permite disipar el calor, sin que se afecte el mecanismo fotosintético. Asimismo, puede ser que hayan ocurrido cambios en la cantidad de clorofila, Demmig-Adams y Adams (1996) señalaron que a mayor altitud puede ocurrir disminución de la relación clorofila/pigmentos protectores. Asimismo, Öncel *et al.* (2004) no encontraron cambios en el contenido de clorofila al cambiar la altitud, pero si en la relación carotenoides/clorofila, la cual se hace mayor con el incremento en altura.

La textura de la hoja resultó diferente solo en *G. ulmifolia* e *I. vera*, variando desde una textura áspera a la altitud menor a una menos áspera, a la mayor altitud, aún cuando se esperaría que las condiciones climáticas imperantes en la zona de mayor altitud provocarían modificaciones más drásticas; este aspecto ha sido poco considerado en otros estudios. Dudley (1978) trabajó en Melastomataceae creciendo en un gradiente altitudinal en Perú, y evidenció solo dos texturas: flexible y coriácea; este autor encontró que muchas de las especies estudiadas tenían hojas flexibles hasta 2630 m de altura y que a partir de allí, ocurrió un cambio abrupto hacia la condición coriácea.

En cuanto al indumento se registraron variaciones, pero solo considerando las dos superficies foliares. El tipo de indumento se ha señalado como una variable de importancia taxonómica, no influenciado por el ambiente (Theobald *et al.* 1988; Rendón-Carmona *et al.* 2006). Lo que puede variar es la densidad tricomática, aspecto que se analizará más adelante. La longitud y diámetro de los pecíolos resultaron semejantes en ambas altitudes, para todas las especies. Esta variable tampoco ha sido muy explorada en relación con la altitud; sin embargo, Dudley (1978) encontró que en hojas de diferentes especies de Melastomataceae, la longitud del pecíolo disminuyó con la altitud. Achá *et al.* (2010) establecen que las variaciones que presentan algunas hojas en su morfología, color e indumento pueden deberse a factores limitantes de su entorno, entre ellos mencionan la radiación, como factor importante.

En relación al tamaño de la lámina, folíolos y foliólulos, tres especies (*C. riparia*, *I. vera* y *P. dulce*) mostraron una reducción del tamaño con el incremento en la altitud, en el resto se observó un incremento en esta variable (Tabla 3). La reducción en el tamaño foliar de los taxa antes citados coincide con lo planteado por Dudley (1978), Briceño *et al.* (2000), Colmenares *et al.* (2005) y Jiménez-Noriega *et al.* (2015) quienes observaron reducción en dicha variable e indicaron que podía deberse a los factores ambientales reinantes a mayor altitud, entre ellos la radiación, la cual se hace más intensa. Por el contrario, el incremento en el tamaño foliar de las especies *B. aculeata*, *C. peltata*, *G. ulmifolia* y *S. glandulosum* permite inferir que las condiciones ambientales no son limitantes para el crecimiento vegetativo de estas especies, tal como ha sido señalado por Molina-Montenegro y Cavieres (2010). Según los datos de precipitación de El Tocuyo (MARN, 2010), la precipitación aumenta a medida que se incrementa la altitud, lo cual pudo haber favorecido el incremento del área foliar en las cuatro especies mencionadas, coincidiendo con lo señalado por Doria *et al.* (2010) en *Cecropia schreberiana* Miq. (Urticaceae), especie que se desarrolla en un gradiente altitudinal en las montañas de Luquillo, Puerto Rico, observándose que el área foliar se incrementó con la altitud, al igual que la precipitación.

Tabla 3. Valores de área foliar (cm²) de la lámina (lam), folíolo (fol) o foliólulo (foll) en siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.

Especie/órgano		Altitud (msnm)		
		682	800	1030
<i>Bauhinia aculeata</i>	Lámina	21,7±4,2 (19,8)	-	25,0±6,2 (24,8)
<i>Calliandra riparia</i>	Foliólulo	-	1,1±0,2 (16,2)	0,8±0,4 (55,8)
<i>Cecropia peltata</i>	Lámina	1298,0±665,5 (51,3)	-	1753,4±965,0 (55,0)
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Lámina	25,0±4,0 (16,3)	-	54,0±11,0 (20,0)
<i>Inga vera</i>	Folíolo	-	25,2±4,0 (15,1)	16,0±4,2 (27,3)
<i>Pithecellobium dulce</i>	Foliólulo	-	13,0±3,4 (27,3)	8,0±2,0 (20,0)
<i>Sapium glandulosum</i>	Lámina	18,0±3,0 (15,0)	-	34,0±5,0 (14,4)

Otro de los factores que puede influir en el tamaño foliar es la disponibilidad de nutrientes en el sustrato. Cabe indicar que las cuatro especies en las que se evidenció incremento en el área foliar con la altitud, fueron muestreadas a 682 y 1030 msnm y el contenido de materia orgánica en este último piso altitudinal fue sustancialmente mayor, en comparación con el primero (Anexo 2), lo cual pudo haber influenciado el incremento en la superficie de la lámina de las especies ya indicadas.

Caracterización anatómica

Bauhinia aculeata L.

Lámina foliar: En vista frontal, las células típicas de la epidermis adaxial y abaxial tienen paredes onduladas y delgadas (Figs. 3A, 3B y 3C). Se observaron dos tipos de tricomas: 1) tectores cortos bicelulares (Figs. 3B, 3E); 2) tectores largos multicelulares, los primeros con ápice agudo y los segundos con ápice romo, ubicados principalmente, en la epidermis abaxial; las células epidérmicas que rodean la base de los tricomas largos adoptan forma de roseta. Hoja anfiestomática con estomas anomocíticos (Fig. 3B). En sección transversal, las epidermis son uniestratificadas; la adaxial con células cuadrangulares a rectangulares y la abaxial con células de pared externa convexa, llegando en ocasiones a ser papilosa (Figs. 3D, 3E). La lámina es bifacial; el mesofilo está constituido por dos a tres capas de parénquima en empalizada, de células largas y estrechas, y por dos a tres capas de parénquima esponjoso de células redondeadas y ovaladas, con pocos espacios intercelulares (Figs. 3D, 3E). Asimismo, se distinguieron en el mesofilo células taníferas y drusas escasas. Los haces vasculares son colaterales cerrados y están rodeados por una vaina parenquimática, constituida por células de forma y tamaño variable, carentes de cloroplastos (Fig. 3D) con extensiones hacia ambas epidermis en los haces principales (haces vasculares transcurrentes); cristales tipo drusa (Fig. 3D) y romboédricos, abundantes en las células de la vaina vascular. En la proximidad de la nervadura central, la lámina foliar se estrecha drásticamente, quedando constituida por las epidermis y tres a cuatro capas de clorénquima homogéneo (Figs. 3F, 3G).

Nervadura central prominente hacia la superficie abaxial (Fig. 3F), con epidermis uniestratificada, de células con características semejantes a las de la lámina; subepidérmicamente, hacia la cara adaxial, se distinguieron de tres a cuatro capas de clorénquima, las cuales son continuas con las de la lámina, y en la superficie abaxial se diferenciaron dos capas de colénquima angular; seguidamente, se observaron de una a tres capas de parénquima de células voluminosas algunas de ellas con taninos (Fig. 3H), siendo menor el número de

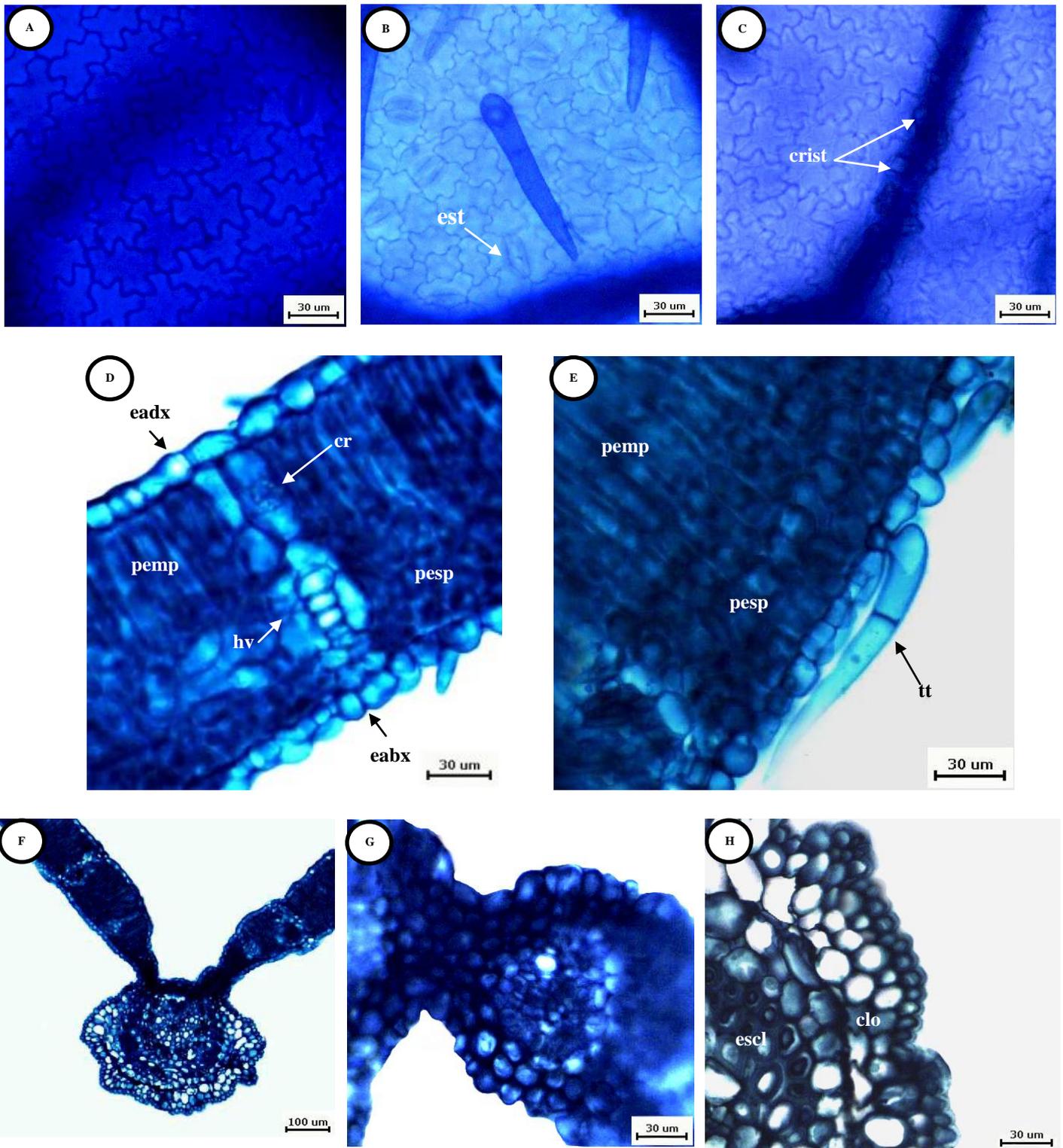


Figura 3. Detalles de la anatomía de la lámina foliar y nervadura central de *Bauhinia aculeata*. Vista paradérmica de la epidermis adaxial a 682 msnm (A) y abaxial a 1030 msnm (B) con detalle de cristales prismáticos en (C). Sección transversal de la lámina foliar a 1030 msnm (D), y a 682 msnm (E). Sección transversal de la nervadura central a 682 msnm (F); detalle de la anterior mostrando el estrechamiento en la zona de unión entre la nervadura y la lámina foliar (G) detalle del lado abaxial de la región externa a 682 msnm (H). clo: clorénquima; cr: cristal; eadx: epidermis adaxial; eabx: epidermis abaxial; escl: esclerenquima; est: estoma; pemp parénquima en empalizada; pesp: parénquima esponjoso; tt: tricoma tector.

estratos de este tejido hacia la superficie adaxial. El sistema vascular está constituido por un haz colateral cerrado dispuesto en forma de U abierta hacia la superficie adaxial, el cual está limitado abaxialmente por esclerénquima (Fig. 3F).

Pecíolo: De contorno circular, pero con un saliente a cada lado hacia la superficie adaxial (Fig. 4A). Epidermis uniestratificada, de células cuadrangulares con tricomas tectores similares a los descritos en la lámina foliar. La región cortical está formada por una a dos capas de colénquima en posición subepidérmica; seguidas por 9 a 11 capas de clorénquima de células redondeadas, en algunas de las cuales se distinguen drusas o cristales prismáticos, siendo estos últimos más abundantes en la capa que limita con el tejido esclerenquimático, el cual bordea casi completamente al tejido vascular ubicado en la zona central de esta estructura. El sistema vascular de la porción central del pecíolo está constituido por cuatro a cinco haces vasculares de tipo colateral abierto, dos más grandes ubicados hacia la superficie abaxial y dos a tres más pequeños en posición contraria, en ambas caras los haces tienden a fusionarse. Asociadas al tejido floemático son evidentes células taníferas y células parenquimáticas que contienen almidón. En cada saliente se observa un haz vascular colateral cerrado con un casquete de esclerénquima en la zona floemática (Fig. 4B).

La anatomía de la lámina, de la nervadura central y del pecíolo de esta especie fue similar en las dos altitudes consideradas. Los rasgos histológicos observados son similares a los descritos para *B. variegata* L. (Duarte *et al.* 2007); asimismo, la estructura anatómica de la nervadura central es semejante a la referida para *B. bakleana* L. (Ferreira *et al.* 2003). Por otra parte, *B. aculeata* tiene tricomas solo en la epidermis abaxial, al igual que *B. racemosa* L. y *B. bakleana* L.; no obstante; en esta última especie no se refiere la presencia de tricomas cortos bicelulares; en cuanto al tipo de estomas, en las especies *B. bakleana* L.; *B. malabarica* L., *B. purpurea* L., y *B. tomentosa* L. se cita la presencia de estomas paracíticos y anisocíticos (Albert y Sharma, 2013), mientras que éstos son anomocíticos en *B. aculeata* al igual que en *B. racemosa*.

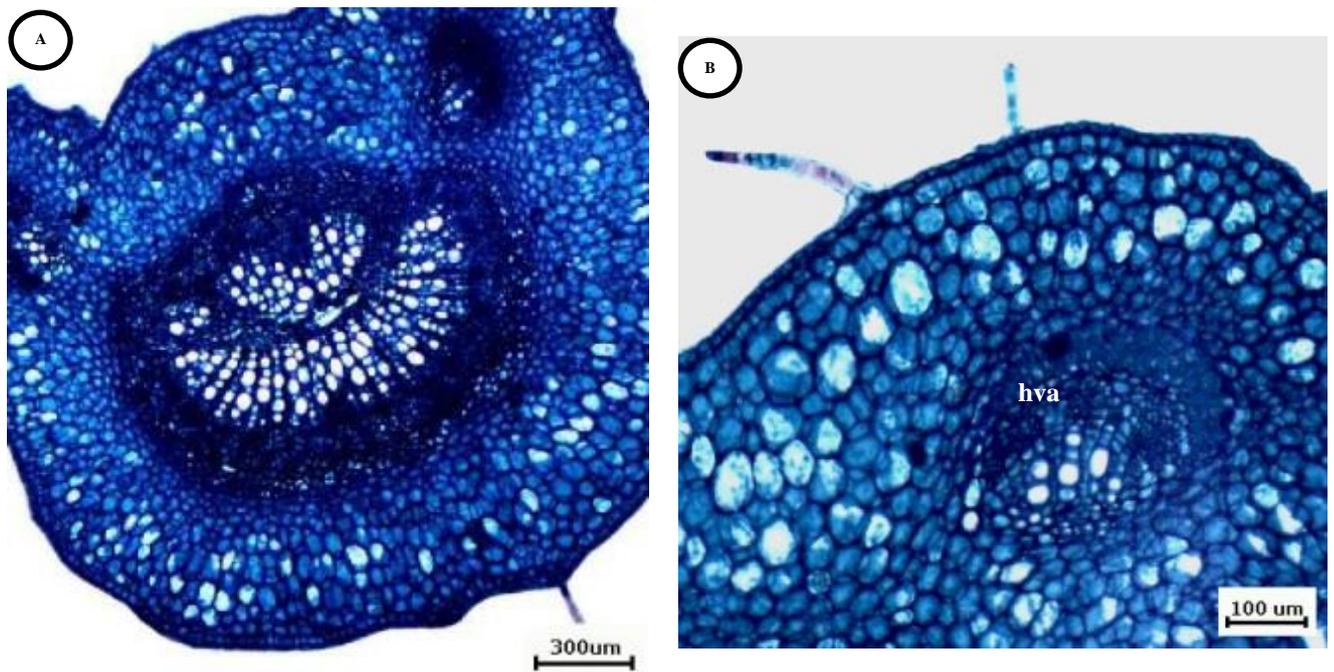


Figura 4. Vistas de la sección transversal del pecíolo en *Bauhinia aculeata* a 1030 msnm (A) con detalle en la región del saliente, mostrando haz vascular accesorio (B). hva: haz vascular accesorio.

***Calliandra riparia* Pittier**

Lámina foliar: En vista frontal, las células epidérmicas típicas presentan paredes onduladas y relativamente delgadas, tanto en la epidermis adaxial como en la abaxial (Figs. 5A, 5B, 5C). Se observaron dos tipos de tricomas: 1) tricomas tectores unicelulares de ápice agudo con células epidérmicas dispuestas en forma arrosetada en su base, de longitud variable, ubicados en ambas epidermis (Figs. 5A, 5B); y 2) tricomas glandulares con pedículo bicelular y cabeza unicelular, solo en la superficie abaxial (Fig. 5C). Hojas anfiestomáticas con estomas anomocíticos pero en la epidermis adaxial, éstos solo se localizan en la proximidad de las venas (Figs. 5B, 5C). En sección transversal, las epidermis son uniestratificadas, con células cuadrangulares a rectangulares en ambas superficies, la mayoría de ellas con taninos (Figs. 5D, 5E). La hoja es bifacial, con el mesofilo formado por una o dos capas de parénquima en empalizada, de células alargadas y estrechas, y por parénquima esponjoso que presenta de tres a cuatro capas de células, con pocos espacios intercelulares (Figs. 5D, 5E). Los haces vasculares son de tipo colateral cerrado, los mayores están rodeados por un anillo esclerenquimático (Fig. 5D); mientras que los haces menores tienen esclerenquima, adaxial y abaxialmente. Se observaron cristales romboédricos en las células parenquimáticas adyacentes a la vaina esclerenquimática de los haces vasculares (Fig. 5D).

La nervadura central posee epidermis uniestratificada; las células epidérmicas adaxiales son similares a las de la lámina, pero las de la epidermis abaxial tienen pared celular externa convexa; las células de ambas epidermis contienen taninos. Debajo de la epidermis adaxial, es evidente una capa de parénquima clorofiliano con células de forma similar a las del parénquima en empalizada de la lámina, pero mucho más cortas, mientras que en la superficie abaxial se distinguen dos capas de tejido parenquimático de células redondeadas. La porción central de la nervadura está ocupada por el tejido vascular, el cual está constituido por un haz colateral cerrado, delimitado por un anillo esclerenquimático y por fuera de éste se diferencia una vaina parenquimática con abundantes cristales romboédricos (Fig. 5F).

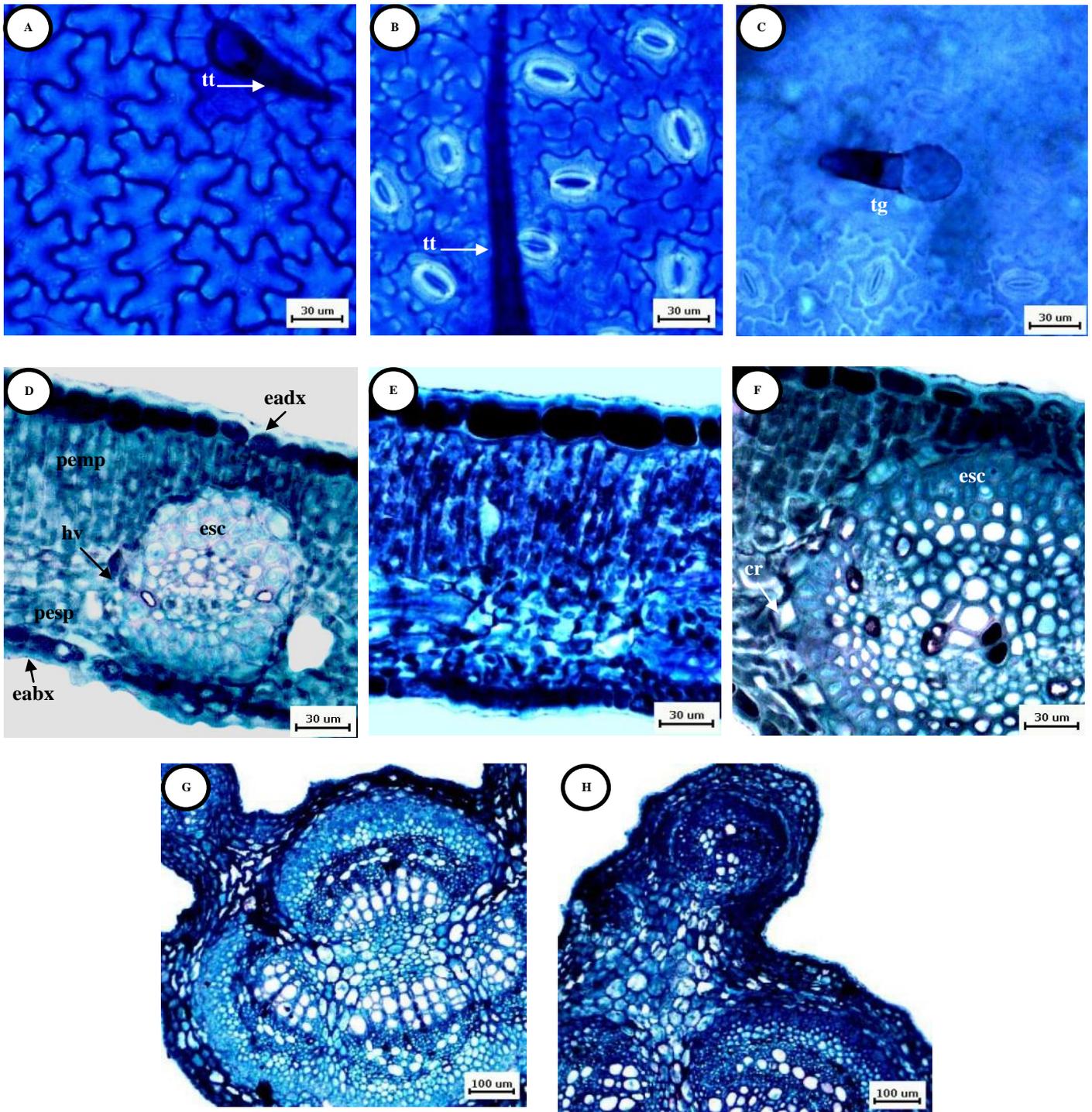


Figura 5. Detalles de la anatomía de la lámina foliar, nervadura central y del pecíolo en *Calliandra riparia*. Vistas paradérmicas de la epidermis a 1030 msnm, adaxial (A) y abaxial (B, C). Secciones transversales la lámina foliar a 800 msnm (D) y 1030 msnm (E). Sección transversal de la nervadura central a 800 msnm (F). Sección transversal del pecíolo a 800 msnm (G) con detalle en el saliente en (H). cr: cristales; eadx: epidermis adaxial; eabx: epidermis abaxial; esc: esclerenquima; pemp: parénquima en empalizada; pesp: parénquima esponjoso; tg: tricoma glandular; tt: tricoma tector.

Pecíolo: es de contorno aproximadamente circular, con un saliente a cada lado hacia la superficie adaxial (Fig. 5G). Epidermis uniestratificada, de células pequeñas, redondeadas, con la pared externa más cutícula muy gruesa y con taninos; solo se observaron tricomas tectores unicelulares alargados, similares a los descritos en la lámina. La región cortical presenta de cuatro a cinco capas de tejido clorenquimático, con taninos y granos de almidón en algunas células. Asimismo, en esta región, son evidentes cristales prismáticos, los cuales son abundantes en la capa adyacente al tejido esclerenquimático que bordea al tejido vascular. El sistema vascular está constituido por tres haces vasculares colaterales abiertos que adoptan forma de arco, ubicados hacia la superficie abaxial y uno prominente también colateral abierto hacia el lado adaxial, estos haces presentan fibras organizadas a modo de casquetes, y con intrusiones hacia el parénquima que separa cada haz en la superficie abaxial; adicionalmente, en cada saliente se observó un haz vascular de tipo colateral cerrado, con un casquete de fibras en la región floemática (Fig. 5H).

La anatomía de la lámina, de la nervadura central y del pecíolo de esta especie fue similar en las dos altitudes consideradas. Sus rasgos histológicos coinciden con lo que reporta la literatura clásica (Metcalf y Chalk, 1950), además la especie es semejante a *C. surinamensis* Benth. en el tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de los estomas y en el tipo de éstos (Serra Gama *et al.* 2009). Asimismo se observó similitud en los caracteres estructurales de *C. riparia* y *C. haematocephala*, excepto por el tipo de estomas, y en el tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo (El-Emary *et al.* 2003).

***Cecropia peltata* L.**

Lámina foliar: En vista frontal, la epidermis adaxial presenta células típicas de paredes rectas a levemente onduladas (Fig. 6A), y en la abaxial éstas son onduladas y delgadas. Se evidenció la presencia de cuatro tipos de tricomas: 1) tectores unicelulares, de pared gruesa y ápice agudo, de diferentes tamaños, cuya base puede ser arrossetada (Fig. 6A), siendo éstos más largos en la superficie abaxial (Fig. 6 D); 2) tectores unicelulares cortos, con forma de agujijón, y de base arrossetada (Figs. 6 E, 6G); en algunos de estos tricomas hay una acumulación de

material denso, de coloración oscura; 3) tectores unicelulares filiformes muy alargados, los cuales forman una red intrincada en la superficie abaxial (Fig. 6C), y 4) glandulares con pedicelo unicelular y cabeza pluricelular, localizados solo en la epidermis adaxial (Fig. 6B). En sección transversal, las epidermis son uniestratificadas; la adaxial posee células típicas cuadrangulares a rectangulares, mientras que en la abaxial son cuadrangulares a redondeadas y más pequeñas que las adaxiales (Figs. 6E, 6F). Hoja anfiestomática, con estomas anomocíticos, los cuales se encuentran ligeramente por encima del resto de las células epidérmicas en la superficie abaxial y al mismo nivel en el caso de la adaxial (Figs. 6C, 6E). Debajo de la epidermis adaxial se apreció una hipodermis constituida por una a dos capas de células elípticas, algunas de ellas con taninos y drusas (Figs. 6E, 6F y 6G). La hoja es bifacial, el parénquima en empalizada y esponjoso mostraron un número de estratos diferentes en las dos altitudes estudiadas, a 682 msnm el parénquima en empalizada presentó de uno a dos estratos, mientras que para 1030 msnm mostró de dos a tres estratos, las primeras capas de células muy largas y estrechas, y la última de células cortas; además, tiene de seis a ocho capas de parénquima esponjoso para 682 msnm, y de siete a nueve capas a 1030 msnm, de células redondeadas y con pocos espacios intercelulares (Figs. 6E, 6F). En el clorénquima fueron evidentes células taníferas y drusas escasas (Fig. 6H). El sistema vascular está conformado por haces vasculares colaterales cerrados, los haces mayores están rodeados por una vaina parenquimática que se extiende hacia ambas epidermis (haces transcurrentes), mientras que en los menores ésta en ocasiones se extiende hacia la epidermis abaxial (Fig. 6E).

La nervadura central es prominente hacia la superficie abaxial y plana hacia la adaxial; posee epidermis constituida por células pequeñas cuadrangulares, con tricomas iguales a los de la lámina. Subepidérmicamente, se observaron múltiples capas de colénquima angular y de parénquima clorofiliano; ambos tejidos son apreciables tanto en la zona adaxial como en la abaxial de la nervadura; en algunas células de estos tejidos se evidenció acumulación de taninos y presencia de drusas, además de cavidades secretoras, estas últimas más

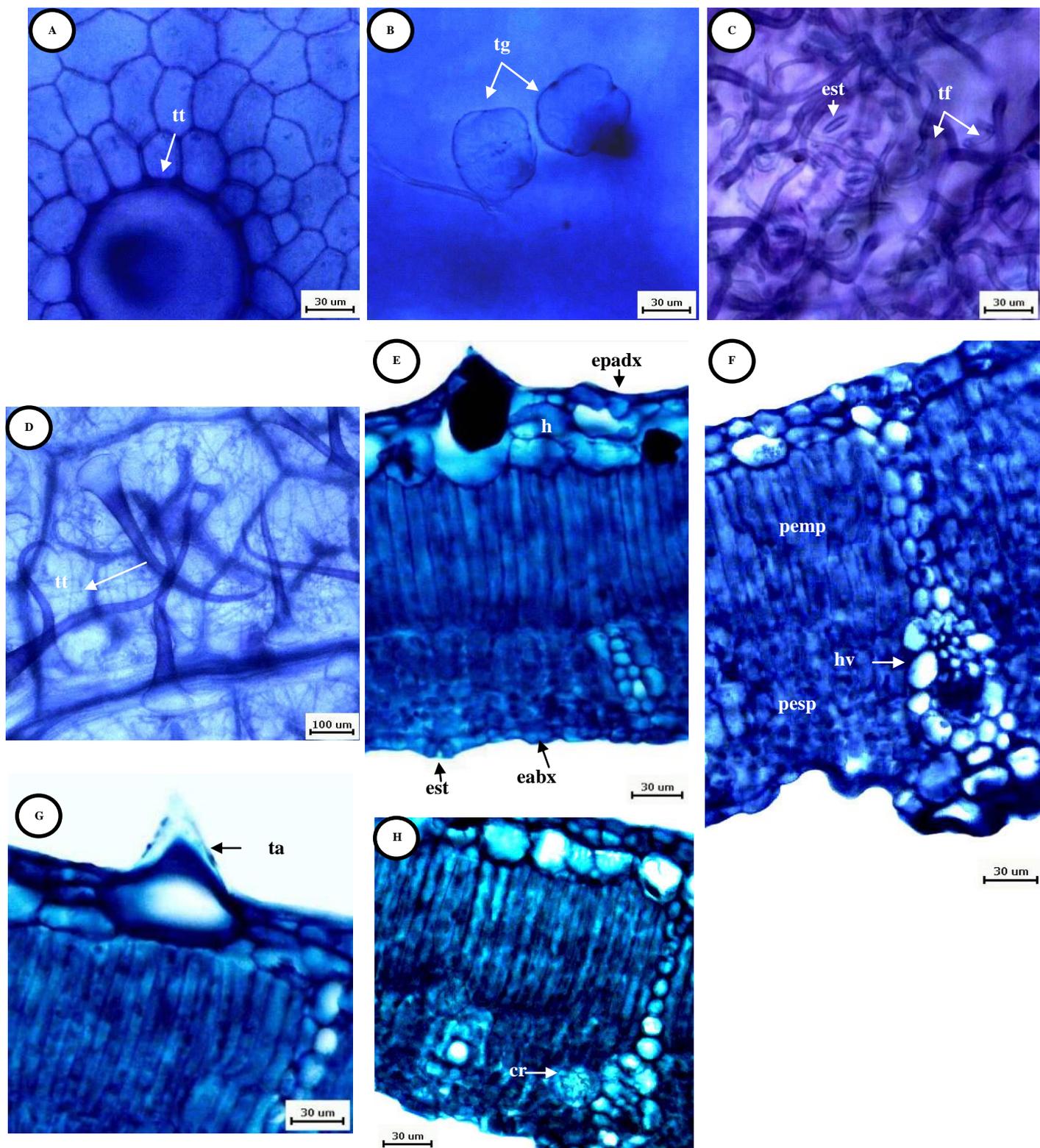


Figura 6. Detalles de la anatomía de la lámina foliar en *Cecropia peltata*. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial a 682 msnm (A, B); epidermis abaxial a 1030 msnm (C) y 682 (D). Sección transversal de la lámina foliar a 682 msnm (E), y 1030 msnm (F); detalles de la anterior mostrando tricoma tipo aguijón en la epidermis adaxial (G); y cristal tipo drusa en el parénquima esponjoso (H). cr: cristal; eadx: epidermis adaxial; eabax: epidermis abaxial; est: estoma; h: hipodermis; hv: haz vascular; pemp: parénquima en empalizada; pesp: parénquima esponjoso; ta: tricoma aguijón; tf: tricoma filiforme; tg: tricoma glandular; tt: tricoma tector.

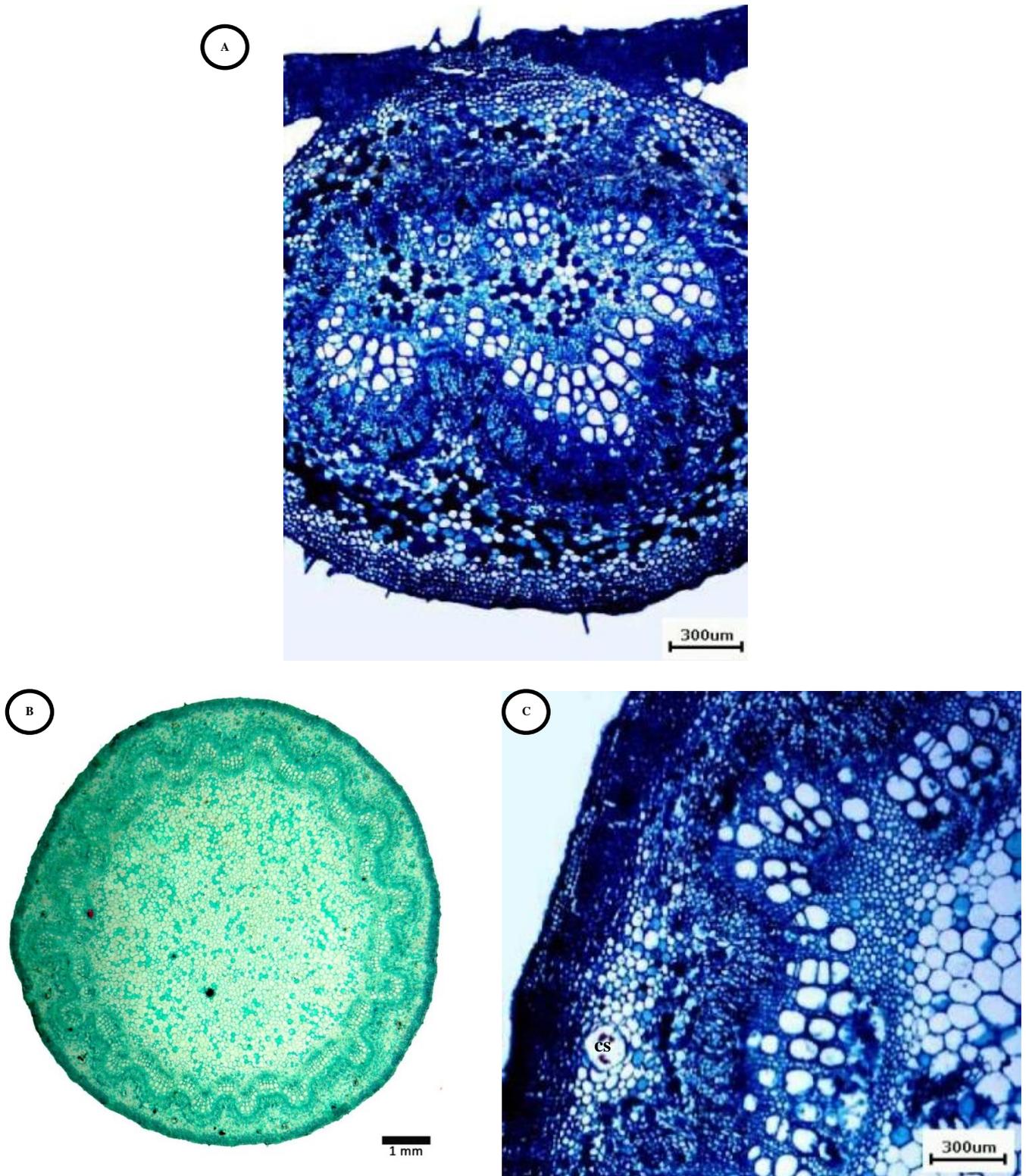


Figura 7. Vista de la sección transversal de la nervadura central en *Cecropia peltata*, a 682 msnm (A) y del pecíolo a 1030 msnm (B), Detalle de la anterior mostrando cavidad secretora (C). cs: cavidad secretora.

abundantes hacia la superficie abaxial. El tejido vascular se organiza en forma de un anillo sinuoso conformado por 10 a 12 haces colaterales cerrados; en ocasiones son evidentes haces pequeños y menos complejos, ubicados fuera del anillo. En la zona interna a estos haces es visible tejido parenquimático (Fig. 7A).

Pecíolo: Éste se observó de contorno circular en sección transversal (Figs.7B, 7C). La epidermis es uniestratificada, constituida por células ovoides pequeñas, con tricomas similares a los descritos en la lámina. Subepidérmicamente, se presenta colénquima angular de aproximadamente 15 a 16 capas; a continuación, 13 a 14 capas de parénquima clorofiliano, en el cual se distinguen cavidades secretoras y numerosas drusas. El sistema vascular se organiza en forma de anillo continuo, sinuoso, constituido por haces vasculares colaterales abiertos los cuales poseen radios interfasciculares estrechos. La región central está constituida por parénquima, con células redondeadas y ovoides, de paredes delgadas, algunas de ellas con drusas.

En este taxón se observó variación en el número de estratos del parénquima en empalizada y del esponjoso al comparar las dos altitudes, mientras que la anatomía de la nervadura central y del pecíolo fue similar. Algunos rasgos estructurales observados coinciden con la descripción para el género propuesta por Metcalfe y Chalk (1950), pero estos autores incluyen el género en las Moraceae. Esta especie difiere de *C. loefling* en la ubicación de los estomas, ya que la primera tiene hojas anfiestomáticas y la segunda hipostomáticas. En relación a los tricomas se destacan los aguijones, los cuales presentaron una acumulación de material denso y de coloración oscura; Setoguchi *et al.* (1993) trabajaron con idioblastos acumuladores de sílice en hojas de Cecropiaceae (Urticales) y Doria *et al.* (2010), estudiaron la variación de la hoja de *Cecropia schreberiana* Miq. que crece en un gradiente altitudinal en un bosque experimental en Luquillo, Puerto Rico, en estos trabajos los autores coinciden en indicar que la acumulación de sílice puede ser un mecanismo de protección de la planta contra el ataque de insectos y patógenos que pueden generar daños y enfermedades en la hoja.

***Guazuma ulmifolia* Lam.**

Lámina foliar: En vista frontal, las células típicas de la epidermis adaxial muestran paredes rectas (Fig. 8A), y las de la abaxial son levemente onduladas y delgadas (Fig. 8C). Se observaron dos tipos de tricomas: 1) tectores multicelulares estrellados, sésiles y pedicelados, ubicados principalmente hacia las venas de la superficie abaxial (Figs. 8B, 8E, 8F y 8G) y 2) glandulares con pedicelo bicelular y cabeza multicelular en ambas superficies. Hoja hipostomática, con estomas anomocíticos y paracíticos (Figs. 8B y 8C), los cuales se encuentran ligeramente por encima del resto de las células epidérmicas. En sección transversal, las epidermis adaxial y abaxial tienen células típicas de cuadrangulares a rectangulares (Figs. 8D, 8E y 8F). Por debajo de la epidermis adaxial se apreció una hipodermis constituida por una a dos capas de células de diferentes formas, la cual puede contener mucílago e interrumpida en algunas zonas por cavidades secretoras (Fig. 8F); la hoja es bifacial, con clorénquima relativamente compacto, el cual resultó con un número de estratos diferente en las dos altitudes estudiadas, a 682 msnm se observaron hasta tres estratos de parénquima en empalizada, mientras que a 1030 msnm mostró hasta dos capas, las células de este tejido son estrechas y cortas; el parénquima esponjoso también fue distinto, estaba conformado por cinco a ocho capas a 682 msnm y por tres a cuatro a 1030 msnm, en este caso las células son redondeadas a ligeramente alargadas, con pocos espacios intercelulares (Figs. 8D, 8E y 8F). Haces vasculares colaterales cerrados, los mayores rodeados por una vaina parenquimática, con algunas de sus células taníferas y otras con contenido granuloso, además, son evidentes extensiones parenquimáticas hacia ambas epidermis (haces transcurrentes); los haces menores presentan una vaina con características similares a las de los haces mayores, pero no poseen extensiones (Fig. 8I). Presencia de cristales prismáticos asociados a las venas y en el clorénquima; en este último también se pueden encontrar células taníferas.

La nervadura central es prominente hacia la superficie abaxial y con un saliente poco pronunciado hacia la adaxial; con células epidérmicas de pared

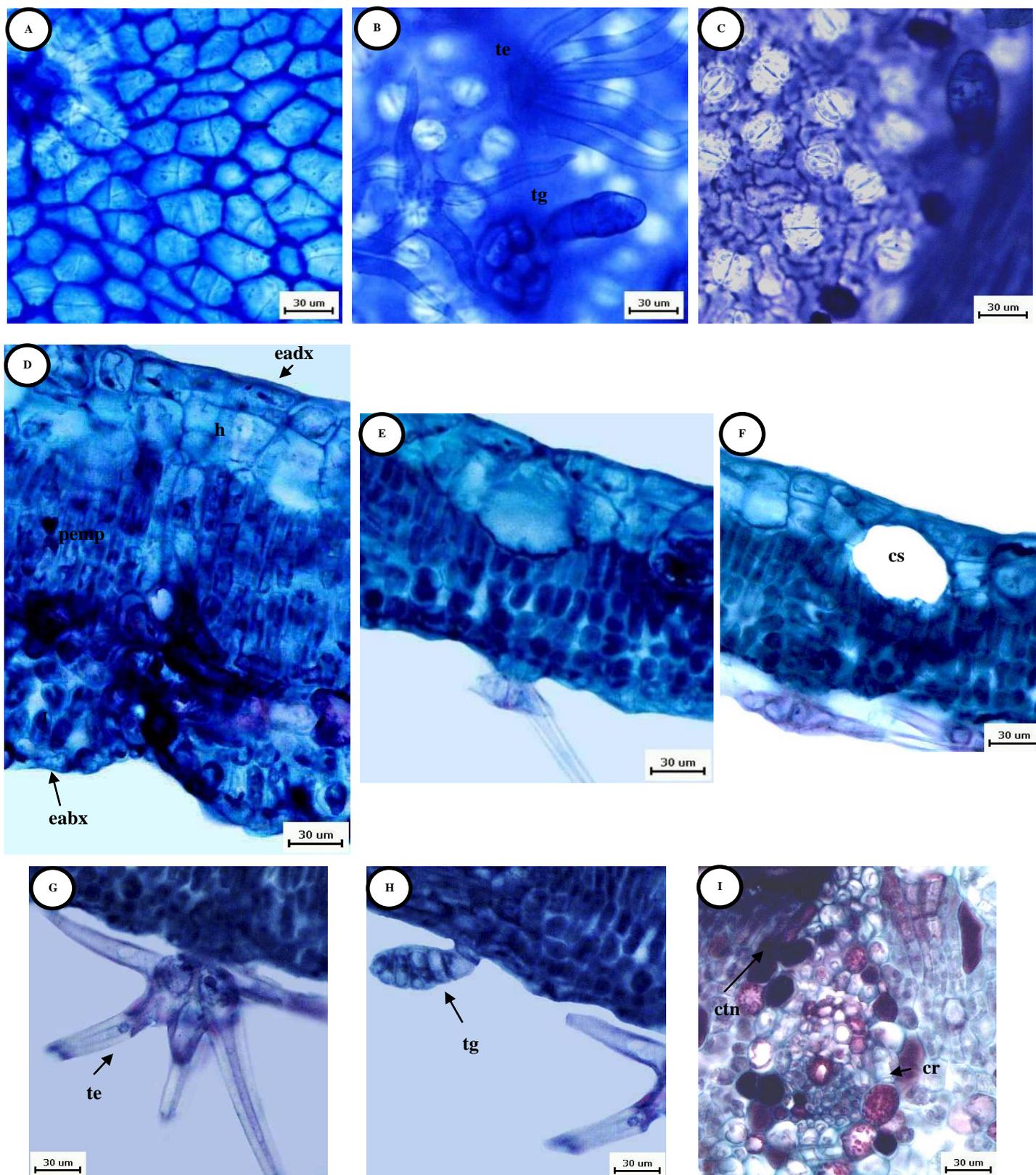


Figura 8. Detalles de la anatomía de la lámina foliar en *Guazuma ulmifolia*. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial (A) y epidermis abaxial a 682 msnm (B) y 1030 msnm (C). Sección transversal de la lámina foliar a 682 msnm (D) y 1030 msnm (E), detalle de la sección transversal de la lámina a 1030 msnm mostrando cavidad secretora en (F). Tricoma estrellado (G), tricoma glandular (H), y haz vascular con células taníferas y célula con cristal (I). cs: cavidad secretora; cr: cristal; eadx: epidermis adaxial; eabax: epidermis abaxial; hv: haz vascular; h: hipodermis; pemp: parénquima en empalizada; pesp: parénquima esponjoso; te: tricoma estrellado; tg: tricoma glandular; ctn: célula con acumulación de taninos.

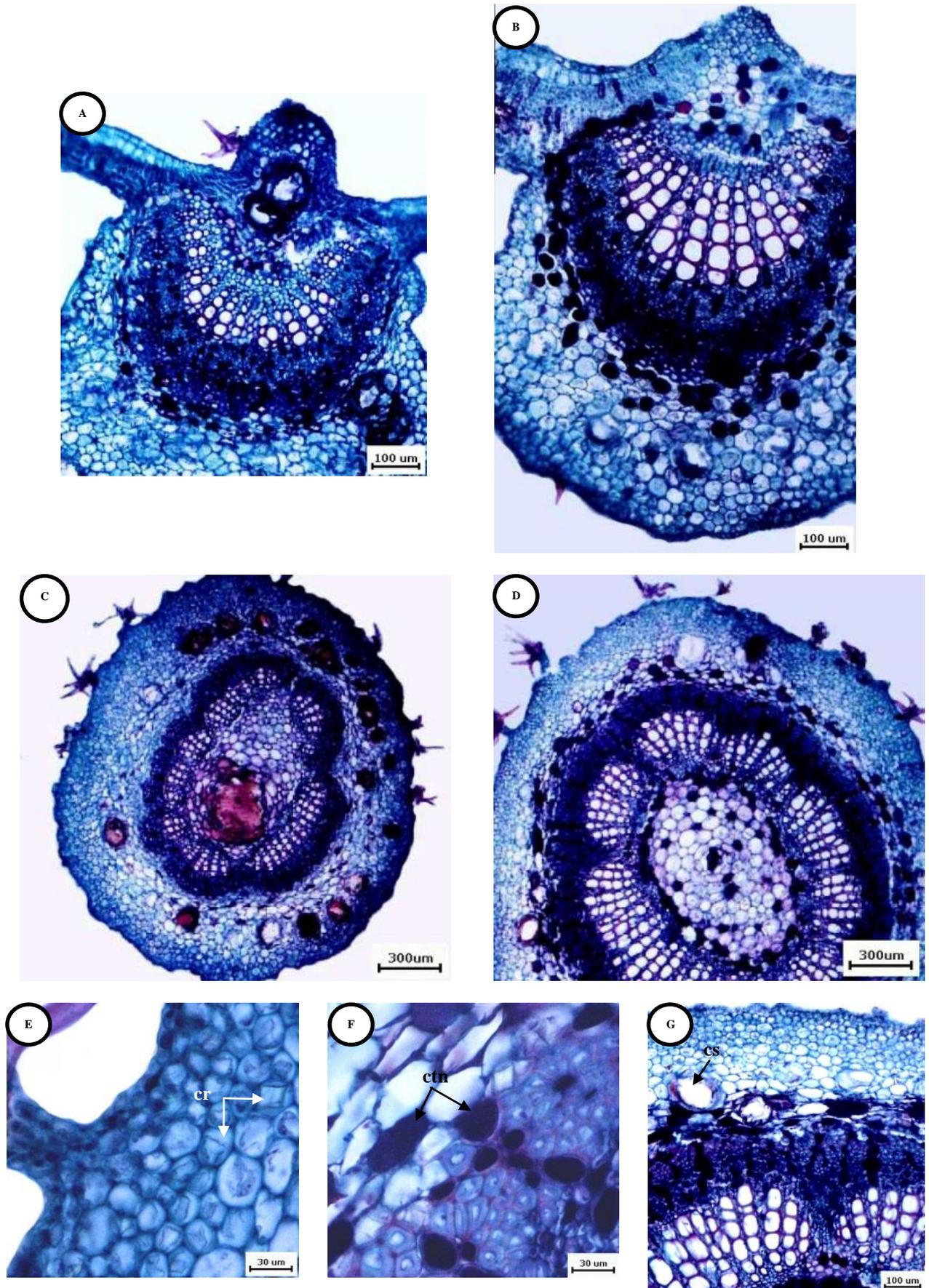


Figura 9. Detalles de la anatomía de la nervadura central y del pecíolo en *Guazuma ulmifolia*. Sección transversal de la nervadura central a 682 msnm (A) y 1030 msnm (B). Vista de la sección transversal del pecíolo a 682 msnm (C) y 1030 msnm (D). Detalles del pecíolo a 682 msnm mostrando cristales en células de la corteza (E), células taníferas asociadas al tejido vascular (F) y cavidad secretora en las adyacencias al tejido floemático (G). cr.: cristal; cs: cavidad secretora; ctn: célula con acumulación de taninos.

externa convexa y tricomas multicelulares estrellados semejantes a los descritos en la lámina foliar. Subepidérmicamente, se observaron seis capas de tejido colenquimático hacia la superficie adaxial y de cuatro a cinco en la abaxial; seguidamente fueron evidentes cinco a siete capas de parénquima de reserva amilácea hacia la cara adaxial y 13 a 14 la abaxial; en esta región son evidentes células taníferas y cavidades secretoras. El sistema vascular está formado por un haz colateral cerrado, dispuesto en forma de arco y también son evidentes células taníferas en el floema (Figs. 9A, 9B).

Pecíolo: El contorno de esta estructura es circular en sección transversal (Figs. 9C, 9D). Epidermis con células de pared externa ligeramente convexa y tricomas únicamente del tipo estrellado semejantes a los descritos en la lámina. Subepidérmicamente, se observaron de seis a ocho capas de tejido colenquimático, seguidas por siete a ocho estratos de parénquima clorofiliano de células redondeadas. En esta zona son evidentes cavidades secretoras, células taníferas y cristales prismáticos (Figs. 9E, 9G). A continuación, se observa una banda casi continua de esclerénquima, interrumpida por células taníferas (Fig. 9F); dicha banda rodea al tejido vascular, el cual está compuesto por un anillo discontinuo de tejido vascular secundario, que está interrumpido por un grupo de células parenquimáticas; en el tejido floemático se visualizaron células taníferas y cristales prismáticos. La región central está ocupada por parénquima con células taníferas abundantes y algunas cavidades secretoras.

En *G. ulmifolia* se observó variación en el número de estratos del parénquima en empalizada y esponjoso al comparar las dos altitudes, mientras que la anatomía de la nervadura central y del pecíolo fue similar. La anatomía foliar de este taxón coincide con lo que reporta la literatura clásica (Metcalfé y Chalk, 1950), pero estos autores incluyen el género en las Sterculiaceae. Los caracteres epidérmicos de esta especie se corresponden con lo señalado por Jáuregui (2012), con ligeras diferencias en lo relativo a la distribución de tricomas; también presenta caracteres similares a los reportados por Gámez (2013) en el mesofilo, no obstante, el arreglo histológico de la nervadura central difiere de lo señalado por

Roth y Lindorf (2002), ya que estos autores reportaron la irrupción del parénquima en empalizada de la lámina foliar hacia dicha estructura.

***Inga vera* Wild.**

Lámina foliar: En vista frontal, las células típicas de la epidermis mostraron paredes levemente onduladas en la cara adaxial, mientras que en la abaxial el grado de ondulación fue mayor. Se encontraron dos tipos de tricomas: 1) tectores unicelulares, de ápice agudo en ambas superficies (Figs. 10C, 10F) y 2) glandulares con pedicelo bicelular y cabeza multicelular, localizados solo en la superficie abaxial (Figs. 10BC, 10G). Hoja hipostomática con estomas anomocíticos y paracíticos (Fig. 10B). En sección transversal posee epidermis uniestratificada, la adaxial con células típicas cuadrangulares, y en la abaxial similares a las primeras, pero más pequeñas, algunas de ellas con taninos (Figs. 10D, 10E). Hoja bifacial, en el mesofilo se observaron dos capas de parénquima en empalizada, con células muy alargadas, estrechas y con pocos espacios intercelulares; el parénquima esponjoso está conformado por tres a cinco estratos de células de formas diversas, en forma de aerénquima, que poseen un arreglo bastante laxo, dejando entre sí espacios intercelulares amplios (Figs. 10D, 10E). Los haces vasculares son colaterales cerrados (Fig. 10F) y algunos de ellos están rodeados por una vaina esclerenquimática, las células parenquimáticas próximas a la vaina vascular tienen cristales prismáticos.

Nervadura central prominente hacia ambas superficies, pero más pronunciada hacia la abaxial, con epidermis uniestratificada, de células globosas a elípticas con pared celular externa convexa en ambas superficies; seguidamente se observaron de cuatro a cinco capas de tejido parenquimático. Limitando al tejido vascular fue visible un anillo esclerenquimático. El tejido vascular está compuesto por cinco haces colaterales cerrados, dos de ellos se ubican hacia la cara abaxial y adoptan forma de arco, otros dos más pequeños tienen un arreglo lineal y se ubican hacia la región central de la nervadura; el quinto haz se dispone hacia la cara adaxial en posición contraria a los otros cuatro. En todo el sistema vascular son evidentes células taníferas y cristales prismáticos (Fig. 11A).

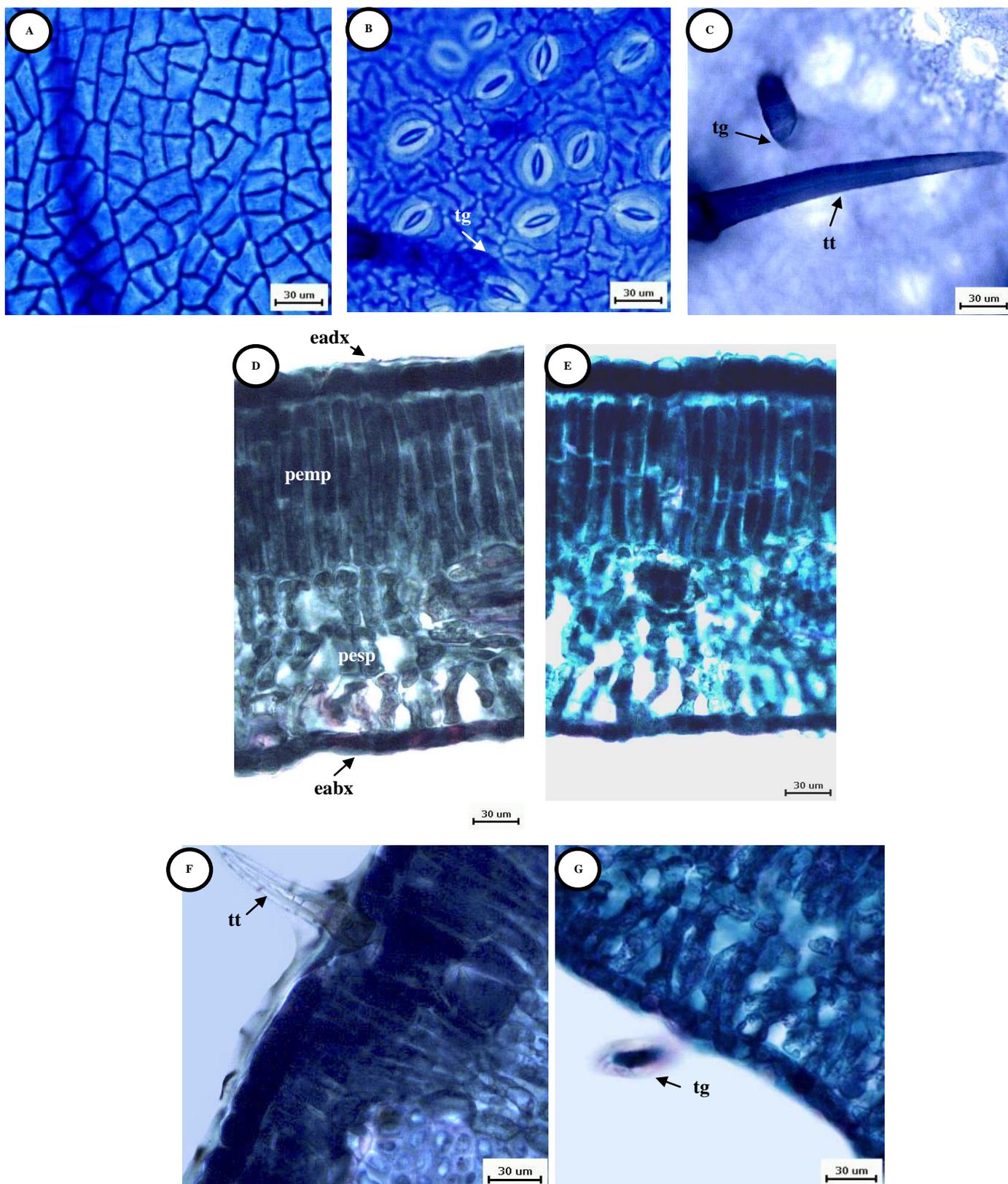


Figura 10. Detalles de la anatomía de la lámina foliar de *Inga vera*. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial a 800 msnm (A) y abaxial a 1030 msnm (B, C). Sección transversal de la lámina foliar a 800 msnm (D) y 1030 msnm (E). Detalles a 800 msnm mostrando tricoma tector en epidermis adaxial (F) y tricoma glandular en epidermis abaxial en (G). eadx: epidermis adaxial; eabx: epidermis abaxial; pemp: parénquima en empalizada; pesp: parénquima esponjoso; tg.: tricoma glandular; tt: tricoma tector.

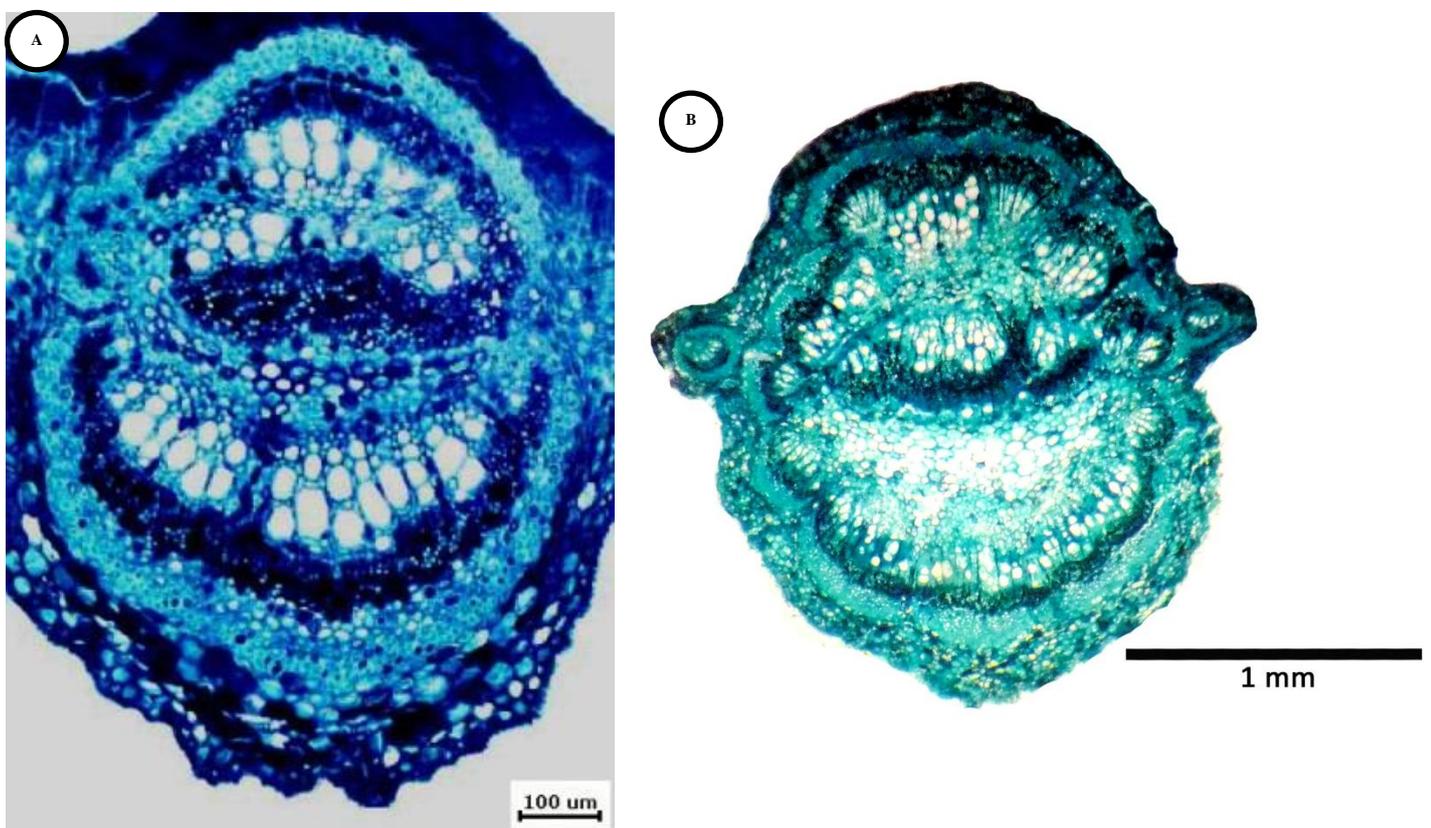


Figura 11. Detalles de la anatomía en sección transversal de la nervadura central y el pecíolo en *Inga vera*. Vista de la nervadura central a 1030 msnm (A) y del pecíolo a 800 msnm (B).

Pecíolo: El contorno es circular pero con un saliente a cada lado hacia la superficie adaxial (Figs. 11B). Epidermis uniestratificada, de células pequeñas y de formas variadas con tricomas tectores y glandulares similares a los descritos en la lámina foliar. La región cortical está formada por siete a ocho capas de tejido parenquimático. El sistema vascular se organiza en forma de un anillo con haces vasculares colaterales cerrados provistos de casquetes esclerenquimáticos que confluyen en ocasiones, entre un haz y otro; se observaron hacia la región adaxial y en el interior del anillo de dos a tres haces en posición variable y de complejidad diferente. Asimismo, en cada saliente se distinguieron de uno a dos haces vasculares colaterales cerrados, limitados por tejido esclerenquimático. Hay células taníferas en el tejido conductor y en el parénquima; en este último también se aprecian cristales prismáticos.

La anatomía de la lámina, de la nervadura central y del pecíolo fue similar en las dos altitudes consideradas. Anatómicamente, *I. vera* coincide con lo que reporta la literatura clásica (Metcalf y Chalk, 1950). Asimismo, tiene relación con la especie *Inga verna* subsp. *affinis* en las características de los tricomas glandulares (Arambarry *et al.* 2006). Estos autores también presentaron información anatómica del pecíolo de esa especie, pudiendo destacar que es diferente al observado en *I. vera*, ya que en *I. verna* los haces vasculares se disponen en un doble arco, uno de ellos dispuesto en la cara adaxial y el otro hacia la abaxial, ambos formando una estructura más o menos circular, además presentan haces vasculares suplementarios en la región medular.

***Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.**

Lámina foliar: En vista frontal, las células epidérmicas típicas de las dos epidermis presentan paredes onduladas (Figs. 12A, 12B). Se observaron dos tipos de tricomas 1) papilas unicelulares en la superficie abaxial (Fig. 12B, 12C y 12D) y 2) tectores unicelulares de ápice agudo, en ambas superficies. Hoja anfiestomática, con estomas anomocíticos y paracíticos; en la superficie adaxial éstos se localizan en las adyacencias de las nervaduras (Fig. 12B). En sección transversal presenta epidermis uniestratificada; la adaxial con células típicas cuadrangulares a rectangulares, mientras que la abaxial tiene células rectangulares

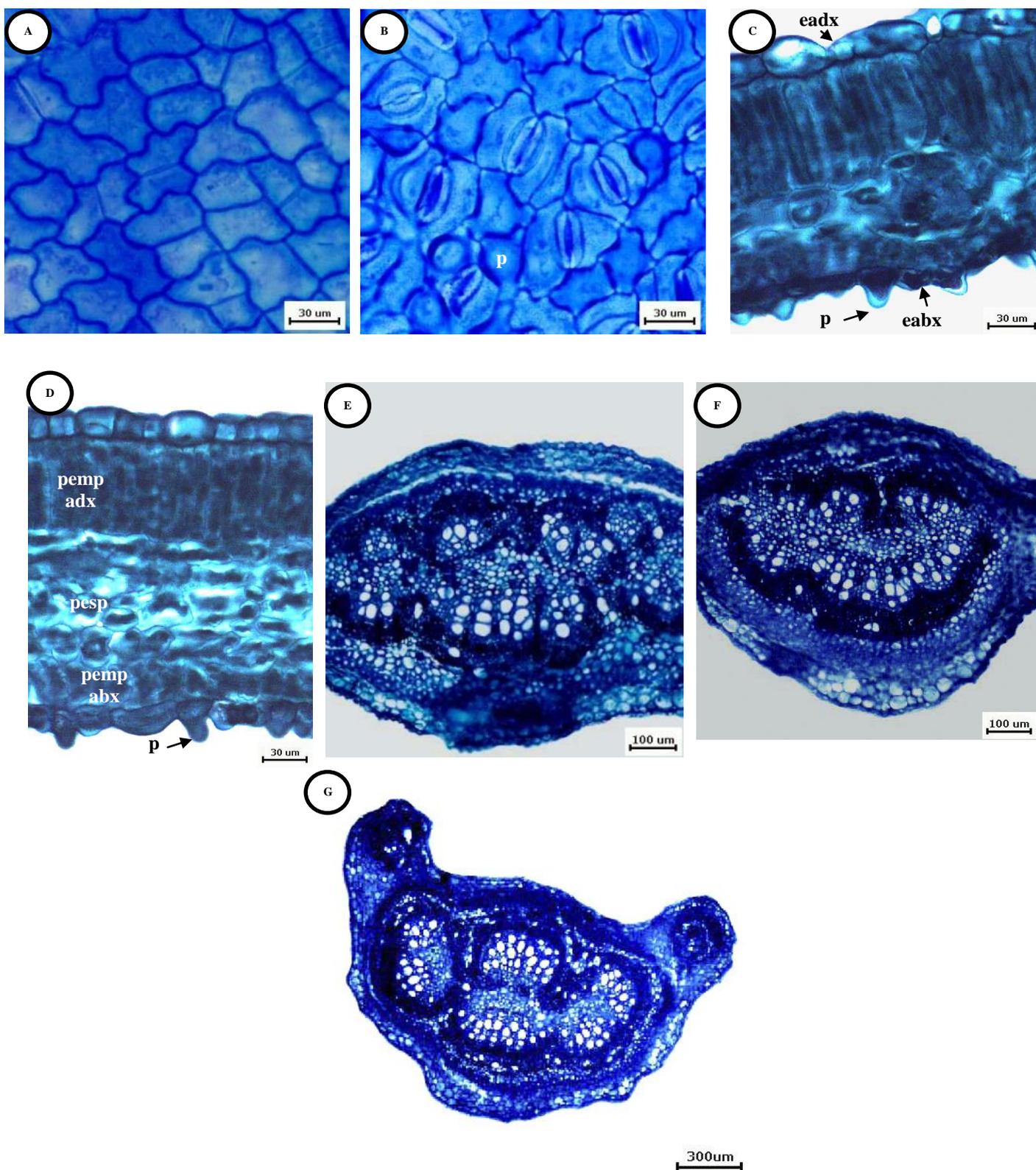


Figura 12. Detalles de la anatomía de la lámina foliar, nervadura central y pecíolo en *Pithecellobium dulce*. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial a 1030 msnm (A) y abaxial a 800 msnm (B). Sección transversal de la lámina foliar a 800 msnm (C) y 1030 msnm (D). Nervadura central a 800 msnm (E) y 1030 msnm (F). Sección transversal del pecíolo a 800 msnm (G). eadx: epidermis adaxial; eabax: epidermis abaxial; p: papila; pempadx: parénquima en empalizada adaxial; pempabx: parénquima en empalizada abaxial; pesp: parénquima esponjoso.

de pared externa convexa y numerosas papilas, algunas de ellas con taninos (Figs. 12C, 12D). Hoja equifacial, el mesofilo consta de una capa de parénquima empalizada en ambas caras para las dos altitudes estudiadas, las células de la adaxial son largas y angostas, mientras que las de la abaxial son más cortas pero también estrechas, en la zona central son evidentes de tres a cinco capas de parénquima esponjoso a 800 msnm y de cinco a seis capas para 1030 msnm; con cristales romboédricos en sus células, más abundantes en la cercanía de los haces vasculares (Figs. 12C, 12D). Estos últimos son colaterales cerrados con casquetes de esclerénquima hacia el floema y el xilema.

Nervadura central prominente hacia la superficie abaxial; la epidermis es uniestratificada, con células de pared celular externa convexa en ambas superficies; subepidérmicamente, se observaron de tres a cuatro capas de parénquima clorofiliano con reserva de almidón en algunas células; seguidamente se aprecia un anillo casi continuo de esclerénquima, con células taníferas. El sistema vascular está conformado por seis haces vasculares colaterales abiertos: tres de mayor tamaño, hacia la superficie abaxial y tres haces pequeños frente a éstos en la región adaxial. Son evidentes células taníferas en la región floemática (Figs. 12E, 12F).

Pecíolo: El contorno es aproximadamente circular con un saliente a cada lado hacia la superficie adaxial (Fig. 12G). Células epidérmicas cuadrangulares a rectangulares. Subepidérmicamente, se distinguieron de dos a tres capas de tejido colenquimático y de cinco a seis de parénquima clorofiliano, con células redondeadas; a continuación, se observó un anillo casi continuo de esclerénquima el cual rodea los haces vasculares. Sistema vascular compuesto por seis haces de tipo colateral abierto, tres de ellos ubicados hacia la superficie adaxial y tres hacia la abaxial; el haz central de la superficie adaxial desarrolla extensiones floemáticas hacia el centro; a nivel del floema son evidentes células taníferas. Además, se observaron dos haces accesorios uno en cada saliente, éstos son de tipo colateral cerrado, con un casquete de esclerénquima sobre la región floemática.

En este taxón se observó variación en el número de estratos del parénquima esponjoso al comparar las dos altitudes, mientras que la anatomía de la nervadura central y del pecíolo fue similar. Anatómicamente *P. dulce* coincide con lo que reporta la literatura clásica (Metcalfé y Chalk, 1950) y con lo descrito por García y Torrecilla (1999) para esta misma especie, a excepción de la alternancia de colénquima y esclerénquima en la zona cortical del pecíolo, la cual no fue observada en este estudio. El tipo de estoma en *P. dulce* difiere al encontrado por Jáuregui (2012), ya que este autor reporta para la especie estomas anomocíticos, mientras que en este trabajo se encontraron estomas anomocíticos y paracíticos.

***Sapium glandulosum* (L.) Morong**

Lámina foliar: En vista frontal, se observaron las células epidérmicas típicas con paredes onduladas en ambas epidermis (Figs. 13A, 13B). Hoja anfiestomática con estomas anomocíticos y paracíticos, sin tricomas (Figs. 13A, 13B). En sección transversal, las epidermis son uniestratificadas, la superficie adaxial con células cuadrangulares a rectangulares, y la abaxial con células similares, pero de menor tamaño (Figs. 13C, 13D). La lámina es bifacial, el mesofilo formado por una capa de parénquima en empalizada, con células alargadas, y de siete a ocho capas de parénquima esponjoso; algunas drusas son evidentes en este tejido (Figs. 13C, 13D). Haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática (Fig. 13D).

Nervadura central con una prominencia aguda en ambas superficies, siendo mayor hacia la superficie abaxial; epidermis uniestratificada, constituida por células de pared celular externa convexa. Subepidérmicamente, se observaron cuatro capas de colénquima en lado adaxial, limitado a ambos lados por parénquima en empalizada, y 12 capas de colénquima en la superficie abaxial, mientras que a los lados se evidenciaron tres a cuatro capas de colénquima. Seguidamente, se visualizaron un número variable de capas de parénquima de reserva amilácea en ambas regiones. El sistema vascular está constituido por un número variable de haces vasculares colaterales cerrados muy próximos entre sí,

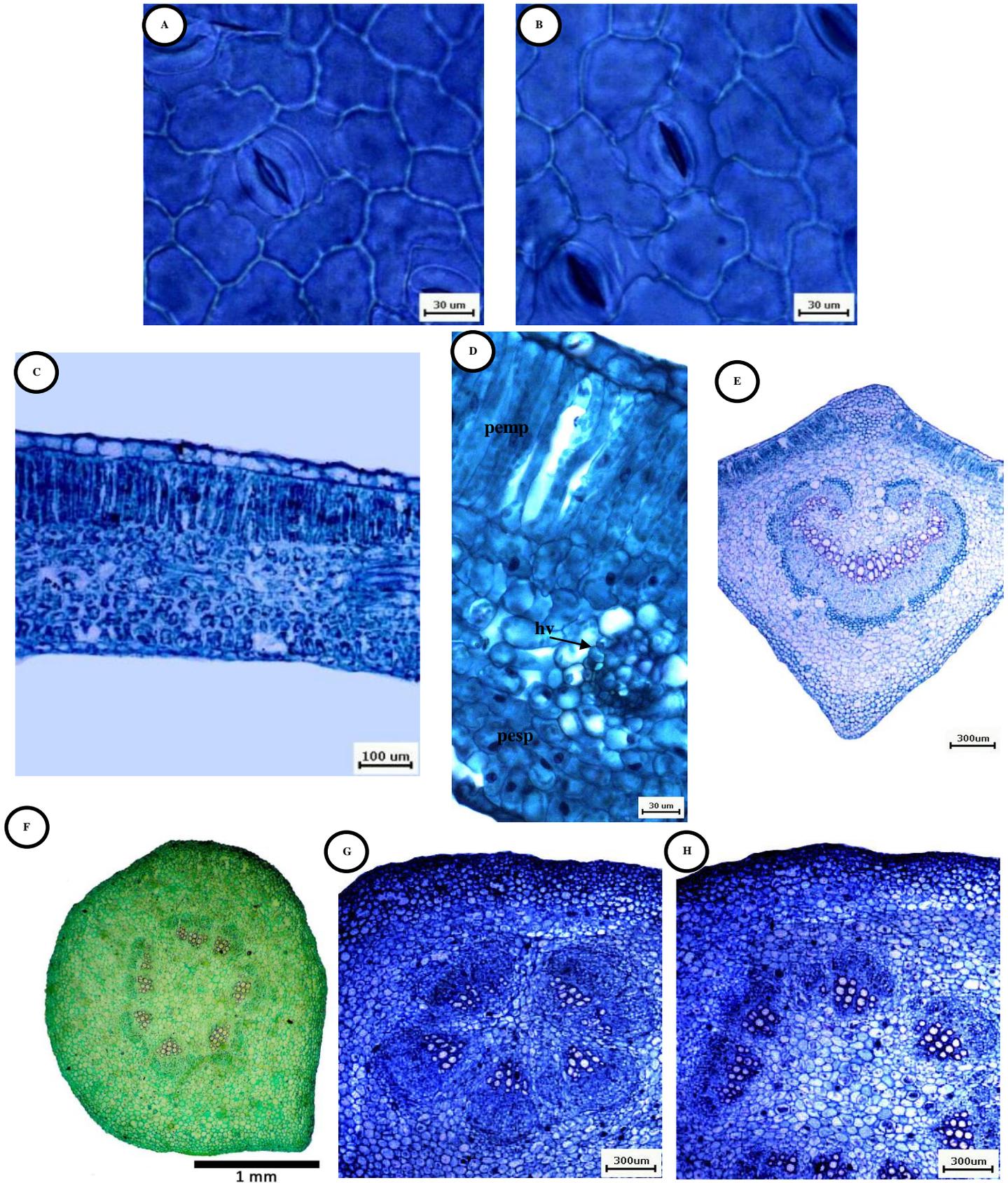


Figura 13. Detalles de la anatomía de la lámina foliar, nervadura central y pecíolo en *Sapium glandulosum*. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial (A) y abaxial (B) a 682 msnm. Sección transversal de la lámina foliar a 682 msnm (C); detalle de la anterior (D). Detalles de la anatomía de la nervadura central a 682 msnm (E). Secciones transversales de los pecíolos, con vista general a 1030 msnm (F) y detalles a 682 msnm (G) y 1030 msnm (H). hv.: haz vascular; pemp: parénquima en empalizada; pesp: parénquima esponjoso.

los cuales adoptan forma de arco con extremos involutos; en la región floemática son evidentes casquetes de fibras (Fig. 13E).

Pecíolo: Es de contorno circular en sección transversal con una pequeña proyección hacia la superficie abaxial (Figs. 13F, 13G). Las células epidérmicas son cuadrangulares con pared celular externa convexa. Subepidérmicamente, se observaron de seis a siete capas de tejido colenquimático y a continuación de 14 a 15 estratos de parénquima clorofiliano seguidos de 18 a 20 capas de parénquima reservante de almidón, las más internas, con algunas células taníferas y drusas. Sistema vascular compuesto por cinco a ocho haces de tipo colateral cerrado, dispuestos en forma de anillo discontinuo. Región central constituida por células parenquimáticas redondeadas con drusas.

La anatomía de la lámina, de la nervadura central y del pecíolo fue similar en las dos altitudes consideradas. *S. glandulosum* difiere de la especie *S. haematospermum* descrita por Arambarry *et al.* (2006) respecto al tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo, ya que la primera especie resultó bifacial y la segunda, isofacial; además se distinguen por el tipo de estomas, ya que en el primer taxón son anomocíticos y paracíticos y en el otro son anisocíticos.

Al analizar en conjunto los rasgos anatómicos descritos en los párrafos anteriores para las siete especies estudiadas, se evidenció que la mayoría de éstas poseen hojas anfiestomáticas (*B. aculeata*, *C. riparia*, *C. peltata*, *I. vera*, *P. dulce* y *S. glandulosum*) y todas mostraron estomas anomocíticos, pero un 57% de ellas tenían además de los anteriores, estomas paracíticos (*G. ulmifolia*, *I. vera*, *P. dulce* y *S. glandulosum*). Roca (2012) y Valerio *et al.* (2013) señalan que las hojas anfiestomáticas son indicativas de plantas que se desarrollan en ambientes con altas intensidades lumínicas.

El mesofilo bifacial fue un carácter constante en las especies estudiadas, excepto para *P. dulce*, donde éste resultó equifacial. Fue notorio el incremento en el número de capas del parénquima clorofiliano en *C. peltata* a mayor altitud; también fue superior el número de estratos del parénquima esponjoso en el piso altitudinal mayor en la especie antes citada y en *P. dulce*. Este comportamiento es

interesante, ya que refleja plasticidad en los caracteres anatómicos foliares de estas especies. Es de hacer notar, que la radiación se incrementó con la altitud y éste puede ser el principal factor que influenció el aumento en el número de capas del parénquima clorofiliano del mesofilo en dichas especies; este comportamiento, ya se ha observado en hojas de especies que crecen en ambientes con alta radiación solar (Dickison, 2000; Lindorf *et al.* 2006). Cabe indicar que en *I. vera* se evidenció arreglo laxo en el parénquima esponjoso; según Ciccarelli *et al.* (2009), los espacios intercelulares grandes en este tejido pueden actuar como cámaras que albergan el CO₂, lo que reduce el tiempo necesario en el que los estomas están abiertos para el intercambio gaseoso, disminuyendo la pérdida de agua.

Todas las especies tienen cristales en los tejidos foliares, y el tipo y abundancia de éstos no difirió a las dos altitudes consideradas, los mismos son prismáticos en *B. aculeata*, *C. riparia*, *G. ulmifolia*, *I. vera* y *P. dulce* y tipo drusa en *B. aculeata*, *C. peltata* y *S. glandulosum*. Según Jáuregui-Zúñiga y Moreno (2004) no se conoce con exactitud la función de los cristales de oxalato de calcio en las plantas, al parecer contribuyen al mantenimiento del metabolismo del calcio en las mismas, pueden constituir un mecanismo de defensa, o ser una respuesta a condiciones estresantes; asimismo, se ha indicado que los mismos pueden reflejar de manera uniforme la radiación solar entre las células del mesofilo (Pimentel *et al.* 2011). La presencia de cristales en hojas de Fabaceae es considerado un carácter de valor diagnóstico (Metcalf y Chalk, 1950), los mismos pueden estar asociados a las vainas de los haces vasculares como se observó en *B. aculeata*, *C. riparia*, *I. vera* y *P. dulce*. Igualmente, en el resto de las familias donde están incluidas las especies estudiadas se cita la ocurrencia de cristales (Watson y Dallwitz, 1992), siendo en varios casos de valor diagnóstico.

La presencia de taninos en la mayoría de los tejidos de las especies estudiadas puede estar actuando como barrera protectora ante la radiación (Pyykkö, 1966, Jáuregui y Torres, 2014) aunque no se evidenciaron diferencias para este carácter a las dos altitudes. Respecto a esto, Stephanou y Manetas (1997) señalan que los compuestos fenólicos en la epidermis, tal como sucede en *C.*

riparia, *I. vera* y *P. dulce* incrementan la absorción de luz ultravioleta, evitando la penetración de la misma a los tejidos internos. Funcionalmente, también se han vinculado a la protección contra la herbivoría y la putrefacción de la planta (Lindorf *et al.* 2006, Alvarado y Jáuregui, 2011).

Se debe indicar, que la anatomía de la nervadura central y del pecíolo no presentó modificaciones estructurales evidentes en las especies al comparar los dos pisos altitudinales, probablemente los cambios ambientales generan modificaciones en características no evaluadas en este estudio.

Variables anatómicas cuantitativas de la lámina foliar

Las especies *C. riparia*, *I. vera* y *S. glandulosum* presentaron mayor densidad de estomas (DE) en las dos epidermis a mayor altitud (Tabla 4). Briceño *et al.* (2000), Molina-Montenegro y Caviarés (2010), Arambarri *et al.* (2012) y Jiménez-Noriega (2014), señalan que a mayor altura la radiación solar y la temperatura influyen en el incremento del número de estomas por unidad de área. Por otra parte, Roca (2012) indica que el aumento en esta variable en un gradiente altitudinal puede ser un mecanismo en algunas especies para incrementar el intercambio gaseoso. Asimismo, Valerio *et al.* (2013) señalan que ese aumento, posiblemente permite un intercambio gaseoso más efectivo en los períodos donde las condiciones de suplencia hídrica favorecen la apertura de los mismos.

Cabe indicar que en virtud de que la DE determina el área potencial para el intercambio gaseoso, esta característica es de considerable importancia ecofisiológica (Woodward, 1987). Por el contrario, en *B. aculeata*, *C. peltata* y *G. ulmifolia* la DE fue menor a mayor altitud, en las dos epidermis (Tabla 4), coincidiendo con lo indicado por Toral *et al.* (2010) para *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl., creciendo en localidades a diferentes altitudes en Chile; estos autores explican que la disminución en la densidad estomática permite evitar la transpiración excesiva, garantizando así la adaptación de la especie a condiciones de mayor demanda hídrica. En *P. dulce* hubo un comportamiento particular, ya que en la superficie adaxial el número de estomas por unidad de área foliar se incrementó con la altitud, pero en la abaxial disminuyó (Tabla 4). Estos resultados

muestran que cada especie responde de manera diferente ante los cambios en el ambiente.

Con respecto al índice estomático (IS), en el caso de las especies hipostomáticas: *G. ulmifolia* presentó el valor menor de esta variable a mayor altitud, mientras que en *I. vera* éste se mantuvo igual. En los taxones con hojas anfiestomáticas dicho índice varió cuando se consideró la epidermis adaxial o abaxial en relación con las altitudes estudiadas. En las dos epidermis de *B. aculeata* ocurrió disminución de este índice a mayor altitud, mientras que en *C. riparia* y la cara adaxial de *P. dulce* y *S. glandulosum* hubo un incremento a mayor altitud. Por otra parte en la epidermis adaxial de *C. peltata* el IS fue menor a mayor altitud; y al revisar la epidermis abaxial de esta especie y de *S. glandulosum*, el valor del mismo aumentó (Tabla 4). Solo en *I. vera* el IS se mantuvo constante en las dos altitudes, lo cual parece indicar que dicha variable no fue afectada por el ambiente en el caso particular de esta especie, lo que coincide con lo indicado por Wilkinson (1979) quien señaló que este carácter puede ser de valor taxonómico, ya que no es afectado por el ambiente; no obstante, en las restantes especies, el IS varió con la altitud.

Las experiencias de Kouwenberg *et al.* (2007) con *Quercus kelloggii* Newb. y *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* (Hook.f.) Oerst. creciendo en un gradiente altitudinal en Nueva Zelanda, indican que el incremento en el índice estomático y la densidad estomática al aumentar la altitud constituyen estrategias para contrarrestar la disminución de la presión parcial del CO₂ o el aumento de la radiación UV. La disminución observada en el IS de algunas de las especies o en una de sus epidermis ha sido indicada por Briceño *et al.* (2000) en especies de *Lupinus* creciendo en un gradiente altitudinal, estos autores se lo atribuyen a la combinación de la elevada intensidad lumínica, al déficit hídrico que pueda existir en la zona y a la menor concentración de CO₂.

En cuanto a la densidad de tricomas, en el caso particular de *C. peltata* y *G. ulmifolia*, ésta fue mayor a menor altitud, mientras que en *C. riparia* ocurrió lo contrario; en *I. vera* y *B. aculeata* no se observaron cambios apreciables en esta variable con la altitud y en *P. dulce* el número de tricomas por unidad de área tuvo

un ligero incremento a mayor altitud en la epidermis adaxial y disminuyó en la epidermis abaxial (Tabla 4). Se ha indicado que el aumento en la densidad de tricomas a medida que se incrementa la altitud, constituye una barrera protectora ante la radiación y la acción del viento (Molina-Montenegro, 2008); además, puede contribuir a aumentar la reflectancia de la luz e impedir la fotoinhibición (Levizou *et al.* 2004).

Asimismo, Arambarri *et al.* (2012), han sugerido que el aumento en la densidad tricomática impide la pérdida excesiva de agua en especies expuestas a una intensa radiación solar. Roy *et al.* (1999) señalan que la densidad de tricomas puede incrementarse en lugares donde existe déficit de nutrientes, lo que puede explicar la mayor densidad de tricomas en *C. peltata* y *G. ulmifolia* cuando crecieron a menor altitud, ya que en esa área el contenido de materia orgánica fue menor (Anexo 2). En *P. dulce* ocurrió un aumento considerable en la densidad de papilas a medida que se incrementó la altitud (donde la radiación es mayor y posiblemente la disponibilidad hídrica es menor), lo que confirma lo señalado por Aliscioni (2000), quien señaló que la densidad de papilas puede aumentar en especies que crecen en ambientes más secos; asimismo, Arambarri *et al.* (2012) han sugerido que la presencia de papilas en algunas especies, a pesar de que es un rasgo propio de la misma, puede considerarse un rasgo adaptativo para el desarrollo en ambientes con suministro restringido de agua, ya que las papilas brindan protección a los estomas contra la pérdida excesiva de agua por transpiración y brindan protección a los mismos.

El grosor de la pared celular más cutícula adaxial incrementó ligeramente con la altitud en todas las especies, excepto en *I. vera* y en *P. dulce*, donde el mismo fue semejante en las dos altitudes (Tabla 4). En el caso de la epidermis abaxial, esta variable se mantuvo casi constante en todas las especies. El aumento en el grosor de la cutícula con el incremento de la altitud ha sido señalado por Ely y Torres (2003) en *Chaetolepis lindeniana* (Naud) Triana; Colmenares *et al.* (2005) en *Polylepis sericea* Wedd. y Zhuang *et al.* (2011) en *Populus euphratica* Oliv.; estos autores coinciden en que el aumento en el grosor de la cutícula con el incremento de la altitud puede ser un mecanismo de protección para evitar la

pérdida excesiva de agua por transpiración, debido al aumento de la intensidad lumínica a mayor altitud.

En relación al grosor de las epidermis, las especies que presentaron mayor grosor en ambas caras a menor altitud fueron *C. riparia* e *I. vera*; contrario a lo observado en *G. ulmifolia* y *P. dulce*, las cuales mostraron mayor grosor a mayor altitud, para el primer taxón y en el segundo solo en la cara adaxial; por su parte, en *C. peltata* el valor más alto de esta variable se evidenció en la epidermis adaxial a menor altitud, mientras que en la epidermis abaxial no hubo variación, en tanto que en *S. glandulosum* el grosor mayor se registró en la epidermis adaxial a mayor altitud y la epidermis abaxial no presentó variaciones; en cuanto a *B. aculeata*, no hubo variación en el espesor de las epidermis con la altitud (Tabla 4). Dickison (2000) y Dzomeku (2012) señalan que las epidermis gruesas protegen a la planta frente a la acción de fuertes vientos ayudando a contrarrestar la pérdida de agua por transpiración, disminuyendo los efectos negativos de la radiación ultravioleta sobre el mesofilo; por su parte, Augusto da Silva *et al.* (2015) establecen que el grosor del tejido epidérmico puede variar con la intensidad lumínica, de modo que las hojas expuestas a mayor intensidad de luz tienden a desarrollar una epidermis más gruesa, tal como se observó en *G. ulmifolia* y *S. glandulosum*. La disminución en el grosor de la epidermis al aumentar la altitud fue observado en algunas de las especies estudiadas por Jiménez-Noriega (2014), pero sin discutir al respecto. Es probable que las especies compartan un microclima particular que determina este comportamiento. Adicionalmente, se ha indicado que la radiación UV-B ejerce un efecto inhibitorio sobre la expansión de la epidermis de la cara adaxial, que es la que principalmente recibe el flujo de dicha radiación (Carrasco-Ríos, 2009), esta radiación comúnmente es mayor a mayor altitud.

C. peltata y *G. ulmifolia* fueron las únicas especies que presentaron hipodermis, en el primer taxón, este tejido fue más grueso a menor altitud, mientras que en el segundo se observó lo contrario (Tabla 5). Este tejido ha sido descrito para *G. ulmifolia* por Barajas *et al.* (2014) quienes refieren que está

Tabla 4. Variables anatómicas medidas en la vista frontal de la lámina foliar en siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.

Especie/altitud (msnm)	Densidad estomas ep. adaxial (N°/mm ²)	Densidad estomas ep. abaxial (N°/mm ²)	Índice estomático (IS)		Densidad tricomas ep. adaxial (tt + tg) (N°/mm ²)	Densidad tricomas ep. abaxial (tt + tg) (N°/mm ²)	Densidad tricomas (p.) ep. abaxial (N°/mm ²)	
			Ep. adax	Ep. abax				
<i>Bauhinia aculeata</i>	682	38,0±37,4 (99,0)	615,2±46,3 (8,0)	2,0	17,0	-	181,0±15,0 (8,1)	-
	1030	18,1±16,3 (90,2)	589,0±55,3 (9,4)	1,0	15,1	-	180,0±15,1 (8,4)	-
<i>Calliandra riparia</i>	800	13,61±9,8 (72,2)	405,0±40,0 (10,0)	1,0	19,0	6,0±5,0 (78,0)	7,1±7,0 (91,0)	-
	1030	22,0±19,2 (89,0)	440,2±38,0 (9,0)	2,1	26,0	45,0±15,0 (33,0)	28,0±6,3 (23,0)	-
<i>Cecropia peltata</i>	682	38,0±27,0 (71,3)	613,3±53,0 (9,0)	2,0	28,0	25,2±7,2 (29,0)	628,0±110,0 (18,0)	-
	1030	16,0±13,2 (85,0)	566,2±28,0 (5,0)	0,4	30,1	15,0±7,0 (46,0)	618,0±95,2 (15,4)	-
<i>Guazuma ulmifolia</i>	682	-	1029,0±95,2 (9,3)	-	30,2	30,0±9,0 (30,0)	204,0±18,4 (9,0)	-
	1030	-	1004,0±90,0 (9,0)	-	27,0	23,3±13,0 (55,0)	55,0±17,0 (30,3)	-

Los datos en paréntesis () corresponden al coeficiente de variación; ep. (epidermis); tt (tricoma tector); tg (tricoma glandular); p. (papilas); Ep. adax (epidermis adaxial); Ep. abax (epidermis abaxial).

Continuación Tabla 4.

Especie/altitud (msnm)	Densidad estomas ep. adaxial (N°/mm ²)	Densidad estomas ep. abaxial (N°/mm ²)	Índice estomático (IS)		Densidad tricomas ep. adaxial (tt + tg) (N°/mm ²)	Densidad tricomas ep. abaxial (tt + tg) (N°/mm ²)	Densidad tricomas (p.) ep. abaxial (N°/mm ²)	
			Ep. adax	Ep. abax				
<i>Inga vera</i>	800	-	591,0±41,0 (7,0)	-	15,0	9,3±6,0 (61,1)	28,0±11,2 (41,0)	-
	1030	-	627,0±39,1 (6,2)	-	15,0	9,0±7,0 (76,0)	28,0±17,0 (60,0)	-
<i>Pithecellobium dulce</i>	800	20,0±19,0 (96)	610,4±42,4 (7,0)	1,0	23,0	9,0±4,4 (51,0)	21,0±7,0 (32,0)	563,0±57,0 (10,1)
	1030	35,4±20,0 (56,4)	587,0±24,0 (4,1)	2,0	22,0	10,0±6,0 (59,2)	15,0±6,0 (38,0)	1032,0±98,0 (10,0)
<i>Sapium glandulosum</i>	682	78,3±12,0 (15,0)	126,0±20,0 (16,0)	10,3	12,3	-	-	-
	1030	86,4±11,0 (13,0)	182,1±20,0 (11,0)	11,0	20,0	-	-	-

Los datos en paréntesis () corresponden al coeficiente de variación; ep. (epidermis); tt (tricoma tector); tg (tricoma glandular); p. (papilas); Ep. adax (epidermis adaxial); Ep. abax (epidermis abaxial).

constituido por una a dos capas de células. Asimismo, en el caso de otras especies de *Cecropia* han indicado la existencia de hipodermis (Bonsen y Welle, 1983), por lo que esta estructura parece ser propia de las especies de este género. Sin embargo, en ambientes xéricos la presencia de hipodermis se asocia con la reserva de agua y con una disminución en la transpiración al reducir el calentamiento de los tejidos internos de la lámina (Lapp *et al.* 2013, Simioni, 2016); el incremento en grosor de la hipodermis con la altitud, en el caso de *G. ulmifolia*, probablemente sea una forma de compensar y proteger la lámina foliar, mientras que en *C. peltata* esta respuesta no se hizo evidente.

La mayoría de los taxones, excepto *G. ulmifolia* y *S. glandulosum* presentaron mayor grosor del parénquima en empalizada a mayor altitud (Tabla 5). La relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso fue mayor a 1 en *B. aculeata*, *C. riparia*, *C. peltata* y *G. ulmifolia* en las dos altitudes, mientras que en *I. vera* dicho valor fue alcanzado a mayor altitud, ya que a menor altitud tuvo un valor inferior a la unidad, al igual que en *P. dulce* y *S. glandulosum*, no obstante, dicha relación fue superior a 0,5 (Tabla 5), lo que indica que más de la mitad del mesofilo está ocupado por parénquima en empalizada. En *C. peltata* esta relación no mostró cambios con la altitud, mientras que en el resto de las especies la misma se incrementó y solo en *P. dulce* ésta disminuyó. El incremento en el desarrollo del parénquima en empalizada, se ha vinculado con el aumento en la intensidad lumínica (Dickison, 2000; Rodrigues *et al.* 2000). En la mayoría de los estudios de plantas creciendo en ambientes con alta radiación solar, ésta ha sido una respuesta constante (Ely *et al.* 2005a; Ferreira *et al.* 2015). Además, se ha señalado que el parénquima en empalizada con células largas y arreglo más compacto puede actuar como barrera de protección contra la pérdida de agua (Dengler, 2002). Por otro lado, el parénquima esponjoso resultó compacto en la mayoría de los taxones, lo cual se ha referido como rasgos de hojas de sol (Jáuregui y Torres, 2014).

En *B. aculeata*, *C. peltata* y *P. dulce*, el espesor total de la lámina foliar, aumentó al incrementar la altitud, mientras que en *C. riparia* éste fue similar en los dos sitios de muestreo; en tanto que en las especies restantes esta variable

disminuyó, siendo la magnitud de esa reducción notablemente mayor en *G. ulmifolia* (Tabla 5). Se ha indicado que una respuesta frecuente en plantas que crecen a mayor altitud y en condiciones de alta radiación es un incremento en el grosor de la hoja (Briceño *et al.* 2000, Colmenares *et al.* 2005); sin embargo, hay que considerar que las especies responden de forma distinta ante condiciones ambientales particulares.

Con base al análisis en conjunto de los cambios morfoanatómicos foliares que se evidenciaron en las especies estudiadas con la altitud, se puede inferir que posiblemente el factor ambiental que mayormente influencia a los mismos es el incremento en la radiación solar a medida que aumenta la altitud, ya que en mayor o menor cuantía, dependiendo de la especie, los rasgos típicos del heliomorfismo se acentuaron a medida que aumentó la altitud. Asimismo, fue notorio que no todas las especies investigadas mostraron las mismas modificaciones en la hoja al variar la altitud, lo que claramente es un reflejo de las diferencias propias de cada especie en su capacidad de ajuste a los cambios medioambientales.

Plasticidad fenotípica foliar

Las variaciones morfoanatómicas foliares cuantitativas discutidas antes se reflejan en el índice de plasticidad fenotípica (IPF). En la Tabla 6 se muestran los valores obtenidos para este índice. Considerando en conjunto los valores de IPF para las distintas variables dentro de cada especie, se evidencia que el grado de plasticidad fenotípica resultó mayor fueron *G. ulmifolia* y *C. riparia*, ya que en ambas, al menos tres caracteres mostraron un IPF mayor a 0,5, mientras que en *P. dulce*, *C. peltata*, *B. aculeata* y *S. glandulosum* solo una variable en cada especie mostró esa tendencia y en *I. vera* el máximo valor de IPF obtenido fue 0,4. Esto indica que esos dos taxones tienen una mayor capacidad de adaptación frente a los cambios ambientales que se generan en el gradiente altitudinal.

En el resto de las especies, hubo en general poco ajuste en las variables estudiadas, sin embargo, es posible que en ellas ocurran otros cambios morfológicos, anatómicos o fisiológicos, no incluidos en este estudio, o que se activen modificaciones en otros órganos, para poder ajustarse a las variaciones

medioambientales que ocurren con la altitud. Puglielli *et al.* (2015) estudiaron simultáneamente la plasticidad morfológica, anatómica y fisiológica en *Sesleria nitida* Ten. (Poaceae) creciendo bajo condiciones de alta y baja radiación, y encontraron que resultaron más plásticas las características fisiológicas con un IPF de 0,58, en relación a 0,29 para las variables morfológicas y 0,18 en el caso de las anatómicas. Otro trabajo de este tipo, fue el realizado por Pompelli *et al.* (2012), quienes estudiando la plasticidad fenotípica del café ante concentraciones variables de nitrógeno y dos regímenes de luz, registraron un IPF mayor en variables fisiológicas/bioquímicas que en las morfoanatómicas. Sultan (2003) señaló que las especies y las poblaciones pueden mostrar diferentes patrones de plasticidad individual y por ende capacidades distintas para responder a las fluctuaciones ambientales, lo cual explica el comportamiento diferente en las especies y en las variables.

Al analizar el comportamiento del IPF en las especies con mayor grado de plasticidad fenotípica, se observó que en *G. ulmifolia* las variables más plásticas fueron: el área foliar, densidad de tricomas en la epidermis abaxial y grosor del parénquima esponjoso sobre la base de que ese IPF es mayor a 0,5, por otra parte, en *C. riparia*, la densidad de tricomas en ambas epidermis, así como la densidad de estomas en la epidermis adaxial resultaron las variables con mayor IPF.

La variable más plástica considerando el gradiente altitudinal fue la densidad de estomas en la epidermis adaxial ya que de las cinco especies con hoja anfiestomática, cuatro mostraron un IPF mayor a 0,5 para esta variable, mientras que en *S. glandulosum*, por el contrario, el IPF para esta variable fue sumamente bajo. La densidad de tricomas en la epidermis abaxial mostró un IPF superior a 0,7 en *G. ulmifolia* y *C. riparia*, mientras que la densidad de tricomas en la epidermis adaxial de esta última especie el IPF fue el más alto observado en este estudio, ya que se acercó a la unidad. Para el área foliar, sólo en dos especies (*G. ulmifolia* y *S. glandulosum*) el IPF fue mayor a 0,5, en tanto que el grosor del parénquima esponjoso, solo en *G. ulmifolia* fue superior a 0,5. En forma similar a lo obtenido en este estudio, De Lima *et al.* (2014) señalaron que la densidad de

Tabla 5. Variables anatómicas medidas en la sección transversal de la lámina foliar de siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo. 72

Especie/ altitud (msnm)	Variables								Grosor total	
	Grosor pared celular + cutícula adaxial (µm)	Grosor pared celular +cutícula abaxial (µm)	Grosor epidermis adaxial (µm)	Grosor epidermis abaxial (µm)	Grosor hipodermis (µm)	Grosor p. en emp. (µm)	Grosor p. esp. (µm)	Relación p. en emp./p. esp.		
<i>Bauhinia aculeata</i>	682	1,6±1,0 (31,1)	1,0±0,3 (28,0)	9,6±2,0 (21,0)	9,4±1,1 (12,0)	-	54,3±5,0 (9,1)	19,4±4,3 (22,2)	2,79	95,2±6,0 (6,0)
	1030	1,8±0,4 (23,0)	1,1±0,4 (32,5)	9,6±2,0 (18,3)	9,4±2,0 (21,1)	-	62,0±2,3 (4,0)	19,0±3,4 (18,4)	3,31	102,2±4,5 (4,4)
<i>Calliandra riparia</i>	800	2,7±1,0 (17,3)	2,0±0,2 (12,3)	14,2±4,0 (25)	8,0±2,0 (24,0)	-	54,0±4,0 (7,4)	34,1±6,0 (16,3)	1,57	114,4±7,1 (6,2)
	1030	3,0±0,3 (11,0)	2,0±0,3 (15,0)	12,0±1,4 (12,2)	7,0±1,0 (12,0)	-	62,0±5,0 (8,0)	27,0±3,0 (9,4)	2,29	112,0±6,0 (5,3)
<i>Cecropia peltata</i>	682	2,0±1,0 (25,2)	2,0±1,0 (30,0)	11,1±2,0 (16,1)	6,0±1,2 (21,0)	18,2± 5,0 (26,0)	59,0± 6,1 (11,0)	37,4±5,0 (13,0)	1,56	135,0±20,0 (15,0)
	1030	2,1± 0,4 (17,5)	2,0±0,3 (16,0)	10,4± 3,0 (24,0)	6,1± 1,2 (20,0)	15,2± 8,0 (51,0)	66,2± 20,0 (30,0)	42,0±15,2 (37,0)	1,58	144,0± 47,0 (33,0)
<i>Guazuma ulmifolia</i>	682	2,4±1,0 (21,0)	2,0±1,0 (28,2)	11,0±2,0 (14,0)	6,0±1,1 (20,0)	17,0±4,0 (22,0)	60,0±6,0 (10,0)	50,1±8,3 (17,0)	1,18	147,1±13,0 (9,0)
	1030	3,0±0,4 (16,0)	2,0±0,4 (20,4)	13,0±4,1 (32,0)	7,0±2,0 (26,0)	28,4±8,4 (29,5)	29,0±5,0 (17,1)	20,4±7,0 (34,1)	1,40	102,0±12,0 (11,3)

Los datos en paréntesis () corresponden al coeficiente de variación; p. en emp. (parénquima en empalizada); p. esp. (parénquima esponjoso).

Continuación Tabla 5.

Especie/ altitud (msnm)	Variables								Grosor total	
	Grosor pared celular + cutícula adaxial (µm)	Grosor pared celular +cutícula abaxial (µm)	Grosor epidermis adaxial (µm)	Grosor epidermis abaxial (µm)	Grosor hipodermis (µm)	Grosor p. en emp. (µm)	Grosor p. esp. (µm)	Relación p. en emp./p. esp.		
<i>Inga vera</i>	800	2,4±1,0 (20,0)	2,0±0,4 (23,0)	13,3±2,0 (15,0)	9,0±1,4 (16,0)	-	64,0±4,0 (6,1)	76,4±6,0 (8,0)	0,83	167,0±8,1 (5,0)
	1030	2,4±1,0 (20,3)	2,0±1,0 (27,0)	11,0±2,0 (14,0)	7,0±2,0 (22,0)	-	68,0±10,2 (15,1)	66,2±11,0 (16,0)	1,02	156,29±15,1 (9,64)
<i>Pithecellobium dulce</i>	800	2,3±1,0 (21,0)	2,0±0,3 (16,0)	16,3±3,0 (17,0)	13,0±2,1 (17,0)	-	26,1±14,0 (52,3)	30,0±4,0 (13,1)	0,88	115,0±6,0 (5,1)
	1030	2,0±0,4 (24,3)	2,0±1,0 (30,0)	16,4±2,0 (12,0)	15,0±2,0 (13,0)	-	31,0±17,2 (56,0)	38,1± 4,2 (11,1)	0,80	134,2±10,0 (7,1)
<i>Sapium glandulosum</i>	682	2,1±0,4 (20,0)	2,0±1,0 (25,0)	17,2±4,0 (21,3)	10,0±3,0 (28,1)	-	93,0±6,4 (7,0)	133,2±17,0 (13,0)	0,69	257,3±18,1 (7,0)
	1030	2,5±1,0 (19,1)	2,0±1,0 (24,1)	19±2,2 (12,0)	10,0±2,2 (22,0)	-	88,3±8,0 (9,0)	120,0±10,4 (9,0)	0,73	241,1±13,0 (5,4)

Los datos en paréntesis () corresponden al coeficiente de variación; p. en emp. (parénquima en empalizada); p. esp. (parénquima esponjoso).

de estomas fue uno de los parámetros que presentó mayor plasticidad frente a la intensidad lumínica. La disponibilidad hídrica también puede jugar un papel fundamental sobre esa característica de modo de evitar la transpiración excesiva y mantener la eficiencia del proceso fotosintético, a fin de garantizar la supervivencia de las especies en el tiempo, a lo largo del gradiente altitudinal (Toral *et al.* 2010). Estas respuestas plásticas, medidas mediante el IPF, tienen implicaciones importantes vinculadas a la dinámica ecológica del lugar y proporcionan evidencias de adaptación de las plantas que allí coexisten, tal como fue indicado por Xu *et al.* (2009).

Tabla 6. Valores del índice de plasticidad fenotípica para las variables cuantitativas determinadas en la lámina foliar de siete especies de dicotiledóneas que crecen en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Tocuyo.

Variable	<i>Bauhinia aculeata</i>	<i>Calliandra riparia</i>	<i>Cecropia peltata</i>	<i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Inga vera</i>	<i>Pithecellobium dulce</i>	<i>Sapium glandulosum</i>
Área foliar	0,1	0,3	0,3	0,6	0,4	0,4	0,5
Grosor pared celular externa + cutícula adaxial	0,1	0,1	0	0,1	0	0,3	0,1
Grosor pared celular externa + cutícula abaxial	0,1	0	0,1	0	0,1	0,1	0
Grosor epidermis adaxial	0	0,2	0,1	0,1	0,2	0	0,1
Grosor epidermis abaxial	0	0,1	0,1	0,2	0,2	0	0
Grosor hipodermis	-	-	0,2	0,4	-	-	-
Grosor parénquima en empalizada	0,1	0,1	0,1	0,3	0,1	0,1	0
Grosor parénquima esponjoso	0	0	0,1	0,6	0,1	0,1	0,1
Grosor total de la lámina	0,1	0	0,1	0,4	0,1	0	0,1
Densidad estomas adaxial	0,5	0,6	0,8	-	-	0,6	0,1
Densidad estomas abaxial	0	0,1	0,1	0	0,1	0	0,3
Densidad tricomas adaxial	-	0,7	0,4	0,2	0,1	0,1	-
Densidad tricomas abaxial	0	0,7	0	0,7	0	0,3	-
Densidad papilas abaxial	-	-	-	-	-	0,5	-

CONCLUSIONES

1. De las variables morfológicas estudiadas, solo el color y el área foliar mostraron variaciones con el incremento de la altitud.
2. Las características morfológicas de la lámina foliar que se modificaron con el gradiente fueron el color y el área foliar, mientras que en las variables anatómicas cuantitativas presentaron variaciones en la densidad de estomas y tricomas adaxial y abaxial, grosor de la pared celular + cutícula adaxial, grosor de la epidermis adaxial y abaxial y grosor del parénquima del empalizada y esponjoso, siendo la magnitud de los cambios variable, dependiendo de la especie.
3. Con base en el comportamiento del índice de plasticidad fenotípica, *G. ulmifolia* y *C. riparia* fueron las especies con mayor plasticidad y lo contrario se observó en *I. vera*.
4. La variable con mayor Índice de Plasticidad Fenotípica en el gradiente de altitud estudiado, fue la densidad de estomas en la epidermis adaxial.
5. El factor ambiental que parece estar más relacionado con la plasticidad fenotípica observada en las especies es la radiación, cuya intensidad aumentó con la altitud provocando la aparición de rasgos típicos de hojas de sol.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. ACHÁ S., M. CONERJO-MEJÍA, A. FUENTES & I. LOZA. 2010. Variación morfológica en el follaje de *Prunus tucumanensis* Lillo en un gradiente altitudinal-latitudinal en Bolivia. Poster. X Congreso Latinoamericano de Botánica, La Serena, Chile.
2. ACOSTA, C., A. MONDRAGÓN & H. ALVARADO. 2008. Contribución de la flora arbórea de un sector del bosque ribereño “Los Letreros”, estado Trujillo, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 52 (1): 21-31.
3. AGOSTINI, G., & D. VELÁZQUEZ. 2002. Guía para la elaboración de una descripción morfológica de espermatófitos, taxonomía de angiospermas. Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela. 74 p.
4. AGUIRRE, Z. 2012. Especies forestales de los bosques secos del Ecuador. Guía dendrológica para su identificación y caracterización. Proyecto manejo forestal sostenible ante el cambio climático. MAE/FAO-Finlandia, Quito, Ecuador. 140 p.
5. ALBERT, S. & B. SHARMA. 2013. Comparative foliar micromorphological studies of some Bauhinia (Leguminosae) species. *Turk. J. Bot.* 37: 276-281.
6. ALISCIONI, S. 2000. Anatomía ecológica de algunas especies del género *Paspalum* (Poaceae, Panicoideae y Paniceae). *Darwiniana* 38 (3-4): 187-207.
7. ALVARADO, H. 2008. Aspectos estructurales y florísticos de cuatro bosques ribereños de la cuenca del río Aroa, estado Yaracuy, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 31(1): 273-290.

8. ALVARADO, H. 2009. Flora y vegetación ribereña de la cuenca del río Tocuyo, estados Lara y Falcón (Venezuela). Tesis doctoral. Universidad de Alicante, España. 528 p.
9. ALVARADO, H. 2010. Caracterización estructural y florística de un bosque ribereño de la cuenca del río Tocuyo (Tocuyo Occidental), Estado Lara, Venezuela. *Ernstia* 20 (1): 1-20.
10. ALVARADO, G. & D. JÁUREGUI. 2011. Anatomía del raquis y la lámina foliar de *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer y *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae, Arecoideae). *Pittieria* 35: 71-83.
11. ALVARADO, H., A. MONDRAGÓN, & M. ALONSO. Flora ribereña de la cuenca del río Tocuyo, estados Lara, Trujillo y Falcón, Venezuela. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado. Estado Lara. Venezuela; Universidad de Alicante, Centro de Estudios de Doctorado y Postgrado. Instituto Iberoamericano de la Biodiversidad, Alicante. España. p 58. (En prensa).
12. ARAMBARRI, A., S. FREIRE, M. COLARES, N. BAYÓN, M. NOVOA, C. MONTI & S. STENGLEIN. 2006. Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from gallery forests of the Paranaense Province (Argentina). Part 1. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 41(3-4): 233 - 268.
13. ARAMBARRI, A., S. FREIRE, M. COLARES, N. BAYÓN, M. NOVOA, C. MONTI & S. STENGLEIN. ARAMBARRI, A., S. FREIRE, M. COLARES, N. BAYÓN, M. NOVOA, C. MONTI & S. STENGLEIN. 2008. Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from misiones forest of the Paranaense Province (Argentina). Part 2. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 43 (1-2): 31 - 60.
14. ARAMBARRI A., C. MONTI, N. BAYÓN, M. HERNÁNDEZ, M. NOVOA & M. COLARES. 2012. Ecoanatomía foliar de arbustos y árboles del distrito Chaqueño Oriental de la Argentina. *Bonplandia* 21 (1): 5-26.

15. AUGUSTO DA SILVA, C., M. DOS SANTOS, L. DOS SANTOS, K. BATISTA & L. BENEDITO. 2015. Morphological and anatomical aspects of the leaves of *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) under different lighting conditions. *Rev. Biol. Neotrop.* 12 (2): 74-80.
16. AVENDAÑO, N. & A. CASTILLO. 2006. Catálogo de especies arbustivas de los bosques ribereños en Eláreuca-Sipapo-Orinoco medio, municipio Autana, estado Amazonas. *Acta Bot. Venez.* 29 (2): 235-256.
17. AZÓCAR, C. 2006. Relación entre la anatomía foliar, forma de vida y mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en diferentes especies en el páramo de Piedras Blancas. Trabajo Especial de Grado. Universidad de los Andes, Venezuela. 64 p.
18. BANACH, K., A. BANACH, L. LAMERS, H. DE KROON, R. BENNICELLI, A. SMITS & E. VISSER. 2009. Differences in flooding tolerance between species from two wetland habitats with contrasting hydrology: implications for vegetation development in future floodwater retention areas. *Ann. Bot.* 103: 341-351.
19. BARAJAS, L., N. HERREÑO, A. MEJÍA, P. BORREGO & L. POMBO. 2014. Guásimo, *Guazuma ulmifolia*. Departamento de Ciencias Básicas Fundación Universitaria Juan N. Corpas. Escuela de Medicina. Bogotá, Colombia. 26 p.
20. BELLO, M. & E. FORERO. 2005. Revisión del género *Calliandra* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) en Colombia. Estudios en leguminosas colombianas. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 174 p.
21. BONSEN, K., & B. WELLE. 1983. Comparative wood and leaf anatomy of the Cecropiaceae (Urticales). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. París.* 5: 151-177.
22. BORGES, N., C. DA SILVA, R. GUILLERME, S. FERNANDES & M. DA CUNHA. 2013. Anatomia foliar de *Inga vera* Willd. (leguminosae), de uma área

- reflorestada do município de Itaocara-RJ. Resúmen Congreso Fluminense de Iniciação Científica e Tecnológica. Brasil.
23. BORHIDI, A. 1996. Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. Hungarian Academy of Sciences y Hungarian National Research Fund, Budapest. 923 p.
24. BRICEÑO, B., A. AZÓCAR, M. FARIÑAS & F. RADA. 2000. Características anatómicas de dos especies de *Lupinus* L. de Los Andes venezolanos. *Pittieria* 1 (29/30): 21-35.
25. BURGER, W. & M. HUFT. 1995. Flora Costaricensis, Family # 113 Euphorbiaceae. Fieldiana: Botany, N° 36. Museum of Natural History. USA. 169 p.
26. CARRASCO-RÍOS L. 2009. Efecto de la radiación ultravioleta-B en plantas. *Idesia* 27 (3): 59-76.
27. CARVALHO, D., C. FRANCA & F. RUBIO. 2009. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Bot. Bras.* 23 (1): 267-273.
28. CASTRO, M., J. GUEVARA & A. MAGALLANES. 2001. Anatomía foliar de cuatro especies siempreverdes presentes en la zona de banco, subbanco y bajío de la Estación Experimental Caparo (Estado Barinas). *Ernstia* 11 (1): 51-74.
29. CICCARELLI, D., L. FORINO, M. BALESTRI, & A. PAGNI. 2009. Some leaf anatomical adaptations of *Calystegia soldanella*, *Euphorbia paralias* and *Otanthus maritimus* to the ecological conditions of coastal sand dune systems. *Caryologia* 62 (2): 142-151.
30. COLMENARES, M., F. RADA & R. LUQUE. 2005. Anatomía foliar de *Polylepis sericea* Wedd. Rosaceae a dos altitudes en los altos andes venezolanos. *Plantula* 3 (3): 141-148.

31. CONABIO. 2012. *Inga vera*. Documento en línea. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/43-legum24m.pdf. Fecha de consulta: Mayo, 15 2012.
32. DE LIMA W., M. TORRES, N. COSMO & A. IKE. 2014. Leaf morphological plasticity of tree species from two developmental stages in *Araucaria* forest. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 57 (4): 476-485.
33. DEMMIG-ADAMS, B. & W. ADAMS. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Elsevier Science* 1 (1): 21-26.
34. DENGLER N. 2002. An integral part of botany. (Review of integrative plant anatomy by W.C. Dickison). *Am. J. Bot.* 89: 369-374.
35. DÍAZ, W. 2009. Composición florística de las comunidades vegetales aledañas al tercer puente sobre el río Orinoco, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 43: 337-354.
36. DÍAZ, W., J. RUEDA, O. ACOSTA, O. MARTÍN & H. CASTELLANOS. 2010. Composición florística del bosque ribereño del río San José, reserva forestal de Imataca, estado Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 33 (1): 1-21.
37. DICKISON, W. 2000. Integrative plant anatomy. Academic Press, Massachusetts. 531 p.
38. DIZEO DE STRITTMATTER. C. 1973. Nueva técnica de diafinización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15: 126-129
39. DIMOPOULOS, P. & S. ZOGARIS. 2008. Flora y vegetación de ribera. En: Arizpe, D., A. Mendes, & J. Rabaça (Eds). Áreas de ribera sostenibles, una guía para su gestión. Ripidurable, Generalitat Valenciana. España. p. 66-81.
40. DORIA, G., M. FERNÁNDEZ-BURGOS, D. POWELL & J. SCHMIDT. 2010. Altitudinal leaf variation in *Cecropia schreberiana* (Urticaceae) in the Luquillo experimental forest Puerto Rico. *Acta Científica* 24 (1-3): 35-45.

41. DÖRING, M. & K. TOCKNER. 2008. Morfología y dinámica de las áreas de ribera. En: Arizpe, D., A. Mendes, & J. Rabaça, (Eds). Áreas de ribera sostenibles, una guía para su gestión. Ripidurable, Generalitat Valenciana. España. p. 22-27.
42. DUARTE, M., A. SILVA, R. COSTA & L. FARIA. 2007. *Bauhinia variegata*: diagnose morfoanatômica e análise comparativa entre exemplares de regiões climáticas distintas. *Lat. Am. J. Pharm.* 26 (6): 837-845.
43. DUARTE, M., E. DRANKA & M. YANO. 2011. Análise microscópica foliar de Mutamba (*Guazuma ulmifolia* Lam., Malvaceae). *Visão Acadêmica* 12 (2): 7-17.
44. DUDLEY, E. 1978. Adaptive radiation in the Melastomataceae along an altitudinal gradient in Perú. *Biotropica* 10 (2): 134-143.
45. DZOMEKU, M. 2012. Leaf anatomical variation in relation to stress tolerance among some woody species on the Accra plains of Ghana. *Plant Develop.* 19: 13-22.
46. EL-EMARY, N., M. MAKBOUL, M. ABDEL-HAFIZ & M. MAGDY. 2003. Macro-and micromorphology of the stem and leaf of *Calliandra haematocephala* (HASSK.) cultivated in Egypt. *Bull. Pharm. Sci.* 26: 153-170.
47. ELY, F. & F. TORRES. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el páramo del parque nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3 (2): 101-115.
48. ELY, F., F. TORRES & J. GAVIRIA. 2005a. Morfología y anatomía foliar de *Monachetum meridense* (Melastomataceae). *Acta Bot. Venez.* 28 (2): 197-212.
49. ELY, F., F. TORRES & J. GAVIRIA. 2005b. Relación entre la morfoanatomía foliar de tres especies de *Miconia* (Melastomataceae) con su hábitat y distribución altitudinal en el parque nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 28 (2): 275-300.

50. ESPÍRITO SANTO, A. & H. LIMA. 1999. Estudo da plasticidade anatómica foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J.M.A. Braga (Marantaceae) em dois ambientes de Mata Atlântica. *Rodriguésia* 50 (76/77):109-124.
51. FAO. 2015. El suelo es un Kastanozem. Documento en línea. Disponible en: <http://www.eweb.unex.es/eweb/edafo/FAO/Kastanozem.htm>. Fecha de consulta: 18 de julio de 2015.
52. FERGUSON, J. 2012. Color name diagrams for the Munsell color charts for plant tissues. University of Toronto, Canadá. 18 p.
53. FERNÁNDEZ, A. 2004. Situación actual del sector agropecuario en la cuenca alta del río Tocuyo, en el municipio Morán del estado Lara. Comisión Interinstitucional para la Conservación de la Hoya del río Tocuyo. Serie: Informe general sobre la cuenca alta N° 04041102. Venezuela-estado Lara. Documento en línea. Disponible en: <http://www.barquisimeto.intercable.net.ve/riotocuyo/Documentos.htm>. Fecha de consulta: 17 noviembre de 2011.
54. FERREIRA, J., E. VELASCO, A. PAULA, R. ARAÚJO & J. PACHECO. 2003. Anatomía foliar de *Bauhinia blakeana* Dunn. *Rev. Bras. Farmacogn.* 13:11-14.
55. FERREIRA, S., W. SILVA, D. GRACIANO-RIBEIRO, J. FRANCO, R. BEZERRA & A. FRANCO. 2015. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima Cristiane. *Acta Amazon.* 45(4): 337-346.
56. FOTIADIS, G., Y. KAZOGLU, I. KOUTSERI, G. EFTHIMIOU & M. VRAHNAKIS. 2010. Assessment of functional components of riparian forest vegetation of the prespa basin with the means of the modified RMP protocol. *Balwois, Ohrid, Republic of Macedonia.* p 1-10.
57. GÁMEZ, L. 2013. Estudio ecoanatómico de cuatro especies arbóreas de Malvaceae en la Estación Experimental Caparo, estado Barinas (Venezuela). *Pittieria* 37: 41-51.

58. GARCÍA, M. & P. TORRECILLA. 1999. Anatomía foliar de algunos taxones representativos de las secciones del género *Pithecellobium* Martius s. str. (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) en Venezuela. *Ernstia* 9 (1): 1-18.
59. GARCÍA, M. & M. LAPP. 2001. Morfoanatomía foliar en tres biotipos de *Pithecellobium ungis-cati* (L.) Benthán creciendo en distintas comunidades vegetales. *Phyton*. 2001: 147-158.
60. GARCÍA, M. & M. LAPP. 2005. Anatomía foliar en especímenes de *Oyedaea verbesinoides* DC. (Asteraceae) creciendo en tres ambientes distintos. *Ernstia* 15 (1-4): 129-143.
61. GARCÍA, J. & R. RODRÍGUEZ. 2010. El Tocuyo: región histórica. *Terra* XXVI (40): 121-146.
62. GARCÍA, A. 2015. Desarrollo de un modelo ecohidrológico para el análisis de la dinámica de los ecosistemas riparios. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia. 228 p.
63. GIANOLI, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas. EUV Valparaíso, Chile. 13-25 p.
64. GIEHL, E. & J. JARENKOW. 2008. Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 22 (3): 741-753.
65. GILMAN, E. & D. WATSON. 2013. *Bauhinia aculeata*: White orchid-tree. University of Florida, series of the Environmental Horticulture, Institute of Food and Agricultural Sciences. Documento en línea. Disponible en: <https://edis.ifas.ufl.edu/pdf/files/ST/ST08700.pdf>. Fecha de consulta: 18 de Septiembre de 2015.

66. GRANADOS-SÁNCHEZ, D., M. HERNÁNDEZ-GARCÍA & G. LÓPEZ-RÍOS. 2006. Ecología de las zonas ribereñas. *Revista Chapingo*, serie Ciencias Forestales y del Ambiente 12 (1): 55-69.
67. HAIEK G. & TILLET S. 2010. El jardín medicinal de la revista, el palo de arco, el sen, el yagrumo y la zarzaparrilla. *Revista Facultad de Farmacia* 73 (2): 43-49.
68. HOLDRIDGE, L. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 p.
69. JÁUREGUI-ZÚÑIGA D. & A. MORENO. 2004. La biomineralización del oxalato de calcio en plantas: retos y potencial. *REB*. 23 (1): 18-23.
70. JÁUREGUI, D. 2012. Guía ilustrada de las epidermis foliares de angiospermas presentes en Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Caracas. 548 p.
71. JÁUREGUI, D. & S. TORRES. 2014. Anatomía de la lámina foliar de especies arbóreas predominantes en la estación experimental Nicolasito, estado Guárico, Venezuela. *Saber* 26 (4): 373-384.
72. JIMÉNEZ-NORIEGA. 2014. Variaciones morfo-anatómicas de seis especies a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, estado de México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, México. 82 p.
73. JIMÉNEZ-NORIEGA., M. T. TERRAZAS & L. LÓPEZ-MATA. 2015. Variación morfo-anatómica de *Ribes ciliatum* a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la Sierra Nevada, México. *Bot. Sci.* 93 (1): 23-32.
74. JOHANSEN, D. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw Hill. New York. 523 p.
75. KOGAMI, H., Y. HANBA, T. KIBE, I. TERASHIMA, & T. MASUZAWA. 2001. CO₂ transfer conductance, leaf structure and carbon isotope discrimination

- of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitude. *Plant Cell Environ.* 24: 529-538.
76. KOUWENBERG, L., W. KÜRSCHNER & J. MC ELWAIN. 2007. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry. *Reviews in Mineralogy & Geochemistry* 66: 215-241.
77. LAPP, M., D. JÁUREGUI, P. TORRECILLA, & T. RUIZ-ZAPATA. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* 23 (1): 25-46.
78. LEVIZOU, E., P. DRILIAS, G. K. PSARAS & Y. MANETAS. 2004. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytol.* 165: 463-472.
79. LINDORF, H. L. PARISCA & P. RODRÍGUEZ. 2006. Botánica. Clasificación, estructura y función. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. 2^{da} Edición. Caracas, Venezuela. 558 p.
80. LÓPEZ, J. & R. ANDRESSEN. 1996. Caracterización climática de las cuencas de los ríos Yacambú y Tocuyo en el ramal andino de la región centro occidental de Venezuela. *Bioagro* 8 (3): 87-95.
81. MAKINGS, E. 2005. Flora of the San Pedro riparian national conservation area, Cochise, Arizona. USDA Forest Service Proceedings RMRS. p 92-99.
82. MARN. 2000. Primer informe de país para la convención sobre diversidad biológica. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. Caracas, Venezuela. 224 p.
83. MARN. 2010. Dirección de hidrología y meteorología, sistema nacional de información hidrológica y meteorológica S I N A I H M E. Datos mensuales de precipitación (mm) estaciones el Tocuyo-Dos Cerritos, Humocaro Bajo y Humocaro Alto-Vivero.

84. MÉNDEZ, D. 2011. Evaluación de la respuesta inhibitoria de los compuestos activos de *Costus scaber* (Cañaflota) y *Cecropia peltata* (Yarumo) sobre *Klebsiella pneumoniae* y *Streptococcus mutans* presentes en la cavidad bucofaríngea. *Cap & Cua* 6 (1): 1-10.
85. METCALFE, C.R & L. CHALK. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Vol. I y II. Clarendon Press, Oxford. 1500 p.
86. MOLINA-MONTENEGRO, M. 2008. Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas* 17 (1): 146-154.
87. MOLINA-MONTENEGRO, M & L. CAVIERES. 2010. Altitudinal variation of morpho-physiological traits in two high-andean plant species and its effects against the photoinhibition. *Gayana Bot.* 67 (1): 1-11.
88. MORENO, N. 1984. Glosario botánico ilustrado. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, México. 300 p.
89. NEIFF, J. 2005. Bosques fluviales de la cuenca del Paraná. En: Arturo M.F, J.L Frangi, & J.F Goya (Eds). Ecología y manejo de los bosques de Argentina. EDULP, La Plata, Argentina. p 1-26.
90. ÖNCEL, I., E. YURDAKULOL, Y. KELES, L. KURT & A. YILDIZ. 2004. Role of antioxidant defense system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants. *Acta Oecol.* 26: 211-218.
91. PANIAGUA, R., M. NISTAL, P. SESMA, M. ÁLVAREZ-URÍA, B. FRAILE, R. ANADÓN & F. SÁEZ. 2007. Citología e histología vegetal y animal. Volumen 2. Cuarta Edición. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, España. 939 p.
92. PAROLÍN, P., F. WITTMANN, J. SCHÖNGART & M. PIEDADE. 2004. Amazonian Várzea forest: adaptive strategies of trees as tools for forest management. *Ecol. Apl.* 3 (1-2): 180-184.

93. PIMENTEL, N., R. RIBEIRO & M. DE ALMEIDA. 2011. Anatomia ecológica da folha de *Eugenia glazioviana* Kiaersk (Myrtaceae). *Revista Árvore* 35 (2): 255-263.
94. POMPELLI, M. F., G. MARTINI, E. CABRINI, M. JERÔNIMO & M. CONTIN. 2012. Leaf anatomy, ultrastructure and plasticity of *Coffea arabica* L. in response to light and nitrogen. *Biotemas* 25 (4): 13-28.
95. PUGLIELLI, G., M. FIORE, A. FRATTAROLI & L. GRATANI. 2015. Morphological, anatomical and physiological leaf trait plasticity of *Sesleria nitida* (Poaceae) in open vs shaded conditions. *Pol. J. Ecol.* 63 (1): 10-22.
96. PYYKKÖ M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3 (4): 453-622.
97. RAMALHO, P. 2007. Mutamba *Guazuma ulmifolia*. Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento. Circular técnica. Embrapa florestas, Brasil. 13 p.
98. RED NACIONAL DE JARDINES BOTÁNICOS. 2008. Catálogo de la diversidad de Colombia, *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. Documento en línea. Disponible en: <http://www.siac.net.co/sib/catalogoespecies/especie.do?idBuscar=948&method=displayAAT>. Fecha de consulta: 12 de Mayo de 2012.
99. RENDÓN-CARMONA, N., M. ISHIKI-ISHIHARA, T. TERRAZAS & M. NIETO-LÓPEZ. 2006. Indumento y tricomas en la caracterización de un grupo de nueve especies del género *Mortonioidendron* (Tiliaceae). *Rev. Mex. Biodivers.* 77: 169-176.
100. RIVAS-MARTÍNEZ, S. & G. NAVARRO 2004. Mapa bioclimático y biogeográfico de Sudamérica. CIF (Centro de Investigaciones Fitosociológicas), Madrid, España. Documento inédito.

101. ROCA, B. 2012. Descripción morfohistológica de tres especies de plantas altoandinas de Chacas Asunción, Ancash-Perú. Tesis Licenciatura. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú. 88 p.
102. RODRIGUES, A., Q. SOUZA, J. PASSOS & G W. FERNANDES. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Trop. Ecol.* 41 (1): 47-60.
103. RODRÍGUEZ, W. & L. DIETRICH. 2006. Análisis del crecimiento vegetal. Editorial Universidad de Costa Rica. Costa Rica. Vol 7. 42 p.
104. RODRÍGUEZ, L., O. HOKCHE & G. COLONNELLO. 2007. Flora arbórea de bosques no ribereños de la cuenca del río Cucurital, afluente del río Caroní, Parque Nacional Canaima, estado Bolívar, Venezuela. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)*. 24 (1): 386-390.
105. RODRÍGUEZ, L. & G. COLONNELLO. 2009. Caracterización florística de ambientes de la cuenca baja del río Cucurital, afluente del río Caroní, estado Bolívar, Guayana venezolana. *Acta Amazon.* 39 (1): 35-52.
106. RODRÍGUEZ, J., F. ROJAS & D. HERNÁNDEZ. 2010. Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela. PROVITA, LENOVO y SHELL Venezuela. 324 p.
107. RODRÍGUEZ, S. & L. GÁMEZ. 2010. Clave vegetativa para la identificación de árboles de la familia Fabaceae de la ciudad de Mérida, Venezuela. *Pittieria* 34: 89-111.
108. RONDÓN, J. & L. CUMANA. 2006. Clave preliminar para identificar especies de la familia Sterculiaceae en Venezuela. *Saber Universidad de Oriente* 18 (2): 142-152.
109. ROTH, I. & H. LINDORF. 2002. South american medicinal plants. Springer-Verlag. Berlín, Germany. 492 p.

110. ROY, B., M. STANTON & S. EPPLEY. 1999. Effects of environmental stress on leaf hair density and consequences for selection. *J. Evol. Biol.* 12: 1089-1103.
111. SALAS, J. 2004. Problemática general de los agrotóxicos en la región de la cuenca alta del río Tocuyo. Comisión Interinstitucional para la Conservación de la hoya del río Tocuyo. Serie: Informe general sobre la cuenca alta N° 04041201. Venezuela-estado Lara. Documento en línea. Disponible en: <http://www.barquisimeto.intercable.net.ve/riotocuyo/Documentos.htm>. Fecha de consulta: 17 noviembre de 2011.
112. SCALON, S., H. PEREIRA, D. GLAESER, J. SILVA, R. BETONI & R. MUSSURY. 2011. Physio-anatomic aspects on the initial growth of *Guazuma ulmifolia* Lam. seedlings (Sterculiaceae). *An Acad Bras Cienc.* 83 (2): 695-703.
113. SERRA GAMA, T., J. DOS SANTOS, T. BARATA & F. ARAÚJO. 2009. Morfo-anatomia foliar de *Calliandra surinamensis* Benth. (Leguminosae - Mimosoideae). Resumen 60 Congreso Nacional de Botânica, Feira de Santana, Brasil.
114. SETOGUCHI, H., H. TOBE, H. OHBA & M. OKASAKI. 1993. Silicon-accumulating idioblast in leaves of Cecropiaceae (Urticales). *J. Plant Res.* 106: 327-335.
115. SIMIONI, P. 2016. Estratégias adaptativas morfoanatômicas de espécies lenhosas predominantes em área de savana amazônica, Mato Grosso, Brasil. Tesis de Maestría. Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias, Universidade do Estado de Mato Grosso, Alta Floresta, Brasil. 77 p.
116. STEPHANOU, M. & Y. MANETAS. 1997. The effects of seasons, exposure, enhanced UV-B radiation, and water stress on leaf epicuticular and internal UV-B absorbing capacity of *Cistus creticus*: a Mediterranean field study. *J. Exp. Bot.* 48 (316): 1977-1985.

117. SULTAN, S. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evol. Dev.* 5 (1): 25-33.
118. TAGUCHI, Y. & N. WADA. 2001. Variations of leaf traits of an alpine shrub *Sieversia pentapetala* along an altitudinal gradient and under a simulated environmental change. *Polar Biosci.* 14: 79-87.
119. THEOBALD, W., J. KRAHULIK & R. ROLLINS. 1988. Trichome description and classification. En: Anatomy of the dicotyledons, Vol. I, 2nd. Edition, R. Metcalfe y L. Chalk (Eds.). Oxford University Press, Oxford. p 40-53.
120. TORAL, M., A. MANRÍQUEZ, R. NAVARRO-CERRILLO, D. TERSI & P. NAULIN. 2010. Características de los estomas, densidad e índice estomático en secuoya (*Sequoia sempervirens*) y su variación en diferentes plantaciones de Chile. *Bosque* 31(2): 157-164.
121. TORRECILLA, P., M. CASTRO & M. LAPP. 2008. Morfoanatomía foliar en especímenes de *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae) creciendo en tres localidades distintas del estado Aragua (Venezuela). *Ernstia* 19 (1): 35-54.
122. TORRES, M., M. KAEHLER, J. FERREIRA, M. ZANEETTI, L. DA SILVA, C. MARQUETTI & E. DE SOUZA. 2006. Estrutura foliar de seis espécies do subosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. *Hoehnea* 33 (4): 521-531.
123. UNITED STATES SALINITY LABORATORY SATFF (USSLS). 1954. Diagnosis and Improvement of saline and alkali soils. Agriculture Handbook 60. Washington D.C., USA. 160 p.
124. VALERIO, R. V. FRANCO-SALAZAR & J. VÉLIZ. 2013. Adaptaciones epidérmicas foliares de cuatro especies siempreverdes, isla la Tortuga, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 36 (1): 39-59.

125. VALLADARES, F., E. MARTINEZ-FERRI, L. BALAGUER, E. PEREZ-CORONA & E. MANRIQUE. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy?. *New Phytol.* 148: 79-91.
126. VRAHNAKIS, M. & G. FOTIADIS. 2009. Project: inventory and assessment of riparian forests and pseudoalpine rangeland and forest vegetation in the Prespa area of Greece and FYROM. Department of Forestry and Management of Natural Environment, Society for the Protection of Prespa, Thessaloniki, Greece. 84 p.
127. WATSON, L. & M.J. DALLWITZ. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification and information retrieval. Version: 30th April 2009. Disponible en: <http://delta-intkey.com>.
128. WILKINSON, P. 1979. The plant surface (mainly leaf). En: Anatomy of the dicotyledons, Vol. I, 2nd. Edition, R. Metcalfe y L. Chalk (Eds.). Oxford University Press, Oxford, England. p 97-117.
129. WOODWARD, F. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature* 327: 617-618.
130. XU, F., W. GUO, W. XU, Y. WEI & R. WANG. 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves?. *Prog Nat Sci.* 19: 1789-1798.
131. ZHUANG, L., Y. CHEN, W. LI & Z. WANG. 2011. Anatomical and morphological characteristics of *Populus euphratica* in the lower reaches of Tarim River under extreme drought environment. *J. Arid. Land.* 3 (4): 261-267.

ANEXOS

Anexo 1. Análisis físico del suelo de las zonas de estudio

Parámetros	Unidad	682 msnm		800 msnm		1030 msnm	
Profundidad	cm	0-15	15-30	0-15	15-30	0-15	15-30
Arcilla	%	14	10	12	10	10	10
Limo	%	39,2	25,2	35,2	25,2	23,2	25,2
Arena	%	46,8	64,8	52,8	64,8	66,8	64,8
Clase textural	-	F	Fa	Fa	Fa	Fa	Fa

Abreviaturas: F: franco; Fa: franco-arenoso

Anexo 2. Análisis químico del suelo de las zonas de estudio

Parámetros	Unidad	682 msnm		800 msnm		1030 msnm	
Profundidad	cm	0-15	15-30	0-15	15-30	0-15	15-30
pH	-	7,13	7,33	5,37	6,66	4,12	4,72
Conductividad eléctrica	dS.m ⁻¹	0,91	0,56	0,33	0,33	0,75	0,32
Materia orgánica	%	1,87	1,14	2,00	1,30	4,33	3,65