

**DESCRIPCIÓN Y VARIABILIDAD MORFOANATÓMICA
FOLIAR DE *CHUSQUEA FENDLERI* MUNRO
(BAMBUSOIDEAE: POACEAE) EN VENEZUELA**

**Description and morphoanatomical variations in leaves of
Chusquea fendleri Munro (Bambusoideae: Poaceae) in
Venezuela**

José David FERNÁNDEZ y Francisca ELY

*Laboratorio de Anatomía Vegetal, Instituto Jardín Botánico de Mérida, Facultad de Ciencias,
Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
bio.jodafer@gmail.com, fely@ula.ve*

RESUMEN

Chusquea fendleri Munro es un bambú trepador con amplia distribución en los bosques nublados de Venezuela, que abarca desde la Serranía de Turimiquire hasta la cordillera de Mérida. Dada la amplia distribución y notoria variabilidad foliar de la especie en el país, se realizó un estudio morfoanatómico con especímenes procedentes de 11 localidades diferentes. El estudio comparativo incluyó siete caracteres morfológicos diagnósticos y 28 caracteres anatómicos foliares, siguiendo métodos clásicos de morfoanatomía vegetal. Los caracteres morfológicos de utilidad taxonómica fueron: longitud de la lígula interna, contorno, consistencia y superficie de la lámina foliar; los anatómicos, espesor del mesofilo, presencia/ausencia de macropelos y tipos de micropelos. Con base en los caracteres estudiados, se elaboró una clave dicotómica para identificar cinco biotipos locales de *C. fendleri*.

Palabras clave: anatomía foliar, bambúes leñosos, bosques nublados

ABSTRACT

Chusquea fendleri Munro is a scandent bamboo with a broad distribution in Venezuelan cloud forests, which ranges from the Serranía de Turimiquire to the cordillera de Mérida. Given the broad distribution and notorious foliage variability

ISSN 0084-5906
Depósito Legal 196902DF68
Depósito Legal (Internet) ppi 201402DC4561

Recibido: 23/11/2016
Aceptado: 10/06/2017

of the species in the country, a comparative morphological and anatomical study of the foliage leaves was carried out with specimens from 11 different localities. The comparative study included seven diagnostic morphological characters and 28 anatomical characters, following classical methods of bamboo descriptions and plant anatomy. The morphological characters, which proved informative for taxonomic purposes were length of the inner ligules, leaf blade contour, consistency and surface. Anatomical characters of taxonomic use were mesophyll thickness, presence or absence of macrohairs and types and microhairs. A dichotomous key was elaborated to differentiate the five local biotypes of *C. fendleri* identified during the study.

Key words: cloud forests, leaf anatomy, woody bamboos

INTRODUCCIÓN

En Suramérica el género *Chusquea* Kunth se destaca entre los bambúes leñosos como el género más rico en especies del continente, con 176 especies descritas hasta la fecha (Fisher *et al.* 2009, 2014; Clark *et al.* 2015), distribuidas desde México hasta Argentina y Chile. Venezuela constituye el tercer país de Suramérica más diverso en bambúes leñosos; en este grupo, el género mejor representado en el país es *Chusquea* con 22 especies, distribuidas desde la cordillera de la Costa, la cordillera de Mérida, la Serranía de Turimiquire, la península de Paria, los Llanos y los estados Amazonas y Bolívar (Clark & Ely 2011).

Morfológicamente, las hojas de los bambúes pueden diferenciarse de otros grupos de la familia Poaceae por poseer un estrechamiento entre el ápice de la vaina y la porción basal de la lámina foliar denominada pseudopecíolo, y por poseer una lígula externa, además de la interna típica de las gramíneas. Desde el punto de vista anatómico, los bambúes comparten muchos caracteres con Poaceae, como la presencia de células silíceas y suberosas en la epidermis, macropelos, micropelos, aguijones, papilas y un nervio medio conformado por uno o más haces vasculares (Metcalf 1960; Soderstrom & Ellis 1987; Renvoize 1987). Los caracteres que los distinguen de las gramíneas típicas son el clorénquima heterogéneo, compuesto por células raquimorfos o brasiformes y células fusoides que flanquean los haces vasculares (Judziewicz *et al.* 1999; March & Clark 2011). Las células raquimorfos consisten en células

parenquimáticas, isodiamétricas, con profundas invaginaciones de la pared interna, mientras que las células fusoides, a pesar de compartir el mismo origen, son de mayor tamaño que las anteriores a causa del alargamiento de las paredes anticlinales, el contorno fusiforme y son incoloras. La apariencia incolora de las células fusoides llevó a algunos autores a afirmar que consistían en espacios intercelulares de origen esquizógeno asociadas a los haces vasculares (Vega *et al.* 2016). Sin embargo, por el hecho de que conservan la pared celular intacta y mantienen un contorno regular y definido no deberían confundirse con espacios intercelulares. El género *Chusquea* se caracteriza por la presencia de papilas epidérmicas sobre las células subsidiarias de los estomas (Fisher *et al.* 2009).

Los estudios anatómicos en el género *Chusquea* son relativamente limitados; no obstante, revelan cierta homogeneidad en los caracteres foliares usados para la identificación de especies, principalmente, el espesor de la cutícula, el tamaño y contorno de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales, las papilas presentes en las células subsidiarias del complejo estomático, la asimetría de las invaginaciones de la pared interna de las células raquimorfias, el número de estratos del clorénquima, la prominencia y número de costillas o venas y la complejidad del nervio medio (Metcalf 1960; Kiyota & Ely 2010; Kiyota 2011; Guerreiro & Rúgolo 2013; Da Mota *et al.* 2013; Guerreiro *et al.* 2013).

Chusquea fendleri Munro fue descrita por primera vez en Venezuela en 1868, a partir de los especímenes recolectados por Humboldt y Bonpland en la Colonia Tovar, estado Aragua. Hasta la fecha no existe ningún estudio anatómico de la especie y la descripción morfológica actual no incluye otras localidades dentro del país, de acuerdo a lo mencionado en Clark (2003). Estudios posteriores revelaron que la especie presenta una marcada variabilidad morfológica foliar, que no está documentada en la descripción original de la especie y que bien podría ser consecuencia de su distribución amplia en Venezuela, en ecosistemas montañosos situados entre 1700 y 2700 m snm, abarcando la cordillera de La Costa, la cordillera Andina y la Serranía de Turimiquire, de acuerdo a recolecciones previas realizadas en los estados Anzoátegui, Aragua, Distrito Federal, Mérida, Táchira y Trujillo (Clark & Ely 2011).

La amplia distribución geográfica y altitudinal de *C. fendleri* en Venezuela, aunada a su evidente variabilidad morfológica foliar, sugiere una marcada plasticidad foliar que ha dado origen a biotipos locales, producto de adaptaciones a los ecosistemas en los cuales crece. Con base en estas observaciones, se realizó un estudio morfoanatómico comparado de *C. fendleri* que incluyó el análisis de caracteres foliares cualitativos y cuantitativos, con el objeto de aportar por primera vez una descripción morfoanatómica foliar detallada de la especie, e identificar los caracteres foliares de valor taxonómico de utilidad diagnóstica para la especie y aquellos característicos de biotipos locales o especies afines.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio consistió en muestras de nomófilos de especímenes de *C. fendleri* procedentes de todas las localidades de Venezuela donde se ha reportado la presencia de la especie (Tabla 1). Adicionalmente, se examinaron exsicatas de los herbarios nacionales VEN, MER y PORT (Anexo 1). Las muestras frescas fueron preservadas en solución FAA (90 ml de Etanol al [70%]/5ml de Formaldehído [40%]/5ml de Ácido Acético Glacial), preparado según Johansen (1940).

El material de estudio se recolectó en campo siguiendo la metodología de Soderstrom & Young (1983), tomando un mínimo de tres individuos por localidad. La identificación de las muestras recolectadas se basó en la descripción original de la especie realizada por Munro (1868), tomando también en cuenta caracteres diagnósticos para el género *Chusquea* utilizados por Clark & Ely (2013), Guerreiro *et al.* (2013) y Ruiz-Sánchez *et al.* (2014). Los caracteres morfológicos foliares tomados en consideración para la identificación fueron: márgenes y superficie de la vaina, longitud del pseudopécíolo, longitud, color y superficie de las lígulas interna y externa. También se tomaron en consideración características de la lámina, específicamente, dimensiones, contorno, consistencia, superficie, margen, ápice y base (Clark 1997; Judziewicz *et al.* 1999).

Los caracteres anatómicos considerados fueron grosor de la cutícula, características de las células epidérmicas, específicamente, tamaño de las células largas, presencia y tipos de células silíceas, presencia de células

Tabla 1. Ubicación geográfica de las poblaciones de *Chusquea fendleri* Munro de Venezuela incluidas en el estudio.

Localidad	Estado	Georeferenciación		Altitud (m snm)
		Norte	Oeste	
Vía Pregonero, municipio Rivas Dávila	Táchira	7°57'36"	71°49'42'	1610
P.N. Waraira Repano	Distrito Capital	10°33'54"	66°52'59"	1680
Vía Colonia Tovar, municipio Tovar	Aragua	10°26'23"	67°09'14"	2095
Serranía Turimiquire, vía Bergantín	Sucre	10°05'15"	64°00'09"	2195
Monumento Natural Niquitao, municipio Niquitao	Trujillo	9°04'55"	70°26'55"	2220
Vía Capaz, municipio Andrés Bello	Mérida	8°39'13"	71°21'01"	2190
P.N. Sierra Nevada, El Morro, municipio Libertador	Mérida	8°29'42"	71°12'35"	2340
P. N. Sierra Nevada, trayecto Teleférico, municipio Libertador	Mérida	8°34'47"	71°07'01"	2400
P. N. Sierra Nevada, vía Páramo El Tusta, municipio Sucre	Mérida	8°23'40"	71°32'42"	2480
P.N. Sierra de La Culata, Valle-La Caña, municipio Libertador	Mérida	8°42'30"	71°05'06"	2490
P. N. Sierra Nevada, Santo Domingo, Municipio Rangel	Mérida	8°49'57"	70°44'22"	2560

P.N. = Parque Nacional

Anexo 1

Material examinado: ARAGUA: El Junquito Aragua, Colonia Tovar, 1829 m snm, 05/04/1962, *M. Fultord, V. Rudd & J. Steyermark* 53925 (VEN), 2352 m snm, 01/11/1917, *A. Jahn* 1295 (VEN), 1930 m snm, 06/06/1989, *L.G. Clark & C. Ortiz* 509 (VEN); El Junquito, municipio Tovar, 2095 m snm, 07/01/2015, *S. Nozagawa s/n* (MERC); Estación Biológica Rancho Grande, 1800 m snm, 29/04/1905, *C. Curran* 13; Colonia Tovar, distrito Ricaurte, 1930 m snm, 11/03/1979, *G. Davidse & A.C. González* 16226 (VEN), cerca del Pico Codazzi, 2040 m snm, 06/06/1989, *L.G. Clark & Ortiz* 511 (VEN). **ANZOÁTEGUI:** Serranía Turimiquire, 2350 m snm, 28/11/1981, *G. Davidse & A.C. González* 19559 (VEN). **DISTRITO CAPITAL:** Parque Nacional El Ávila, vertiente Sur, 2000 m snm, 10/02/1992, *W. Meier* 1633 (VEN), 2200 m snm, 21/07/1979, *M. Nee & M.D. Whalen* 16813, 1950 m snm, 02/09/1978, *A. Braun s/n* (VEN); Parque Nacional El Ávila, cerca de hotel Humboldt, 2000 m snm, 23/01/1976, *B. Manara s/n*, 1740 m snm, 31/07/1976, *B. Manara s/n* (VEN), ¿?? m snm, 01/08/1976, *B. Manara s/n* (VEN); Parque Nacional Waraira Repano, 1680 m snm, 30/10/2013, *F. Ely, J. Mostacero & Torres* 346 (MERC). **MÉRIDA:** La Carbonera, 2200 m snm, 19/06/1989, *L.G. Clark & G. Adamo* 562; El Valle, La Caña, 2460 m snm, 13/06/1989, *L.G. Clark & G. Adamo* 518 (VEN); 17/10/2014, *F. Ely, J. Márquez & J. Fernández* 369 (MERC); Parque Nacional Sierra Nevada, páramo El Tusta, municipio Sucre, 2480 m snm, 11/04/2013, *F. Ely, J. Márquez & J. Fernández* 356, 358, 359 (MERC); Parque Nacional Sierra Nevada, Santo Domingo, municipio Rangel, 2560 m snm, *F. Ely, J. Márquez, J. Fernández & A. Aranguren* 368 (MERC); Parque Nacional Sierra Nevada, El Morro, municipio Libertador, 2340 m snm, 10/11/2014, *F. Ely, J. Márquez & J. Fernández* 372 (MERC); Parque Nacional Sierra Nevada, trayecto Teleférico, municipio Libertador, 2400 m snm, 10/12/2014, *F. Ely, J. Fernández & J. Parra* 389 390 (MERC); vía Capaz, municipio Andrés Bello, 04/11/2014, *F. Ely, J. Márquez & J. Fernández* 370 (MERC). **TÁCHIRA:** vía Pregonero, municipio Rivas Dávila, 1610 m snm, 29/05/2014, *F. Ely, Araque & Castillo* 366 (MERC); **TRUJILLO:** Guaramacal, municipio Boconó, 1829 m snm, 27/10/1998, *E. Briceño, G. Briceño & R. Caracas* 8307 (VEN); 2800-3100 m snm, 15/06/2001, *L.J.*

Dorr 9009 (VEN); 2500 m snm, 22/07/1995, *L.J. Dorr* 8246 (VEN); monumento Natural Niquitao, municipio Niquitao, 2220 m snm, 10/11/2014, *F. Ely, J. Márquez & J. Fernández* 379, 380, 381 (MERC).

suberosas, presencia/ausencia de macropelos, micropelos, tamaño y densidad de los estomas, presencia y abundancia de papilas; composición y características del mesofilo, concretamente, el número de estratos del clorénquima, presencia/ausencia de células fusoides y composición del nervio medio, siguiendo los criterios de Metcalfe (19600), Guerreiro & Rugólo (2013), Guerreiro *et al.* (2013) y Vega *et al.* (2016).

Las muestras tomadas de los especímenes de herbario utilizados para estudios anatómicos se sometieron a un protocolo de hidratación. Posteriormente, se incubaron en una solución de Hidróxido de Potasio (KOH) y se conservaron en FAA (Johansen 1940).

Los raspados epidérmicos se obtuvieron mediante secciones de 5 cm de la región media de hojas maduras, se incubaron en una solución de ácido nítrico (10%) durante 72 horas aplicando calentamientos a 70°C (Johansen 1940). Seguidamente, se rasparon secciones de la epidermis adaxial y abaxial con una hojilla utilizando una lupa estereoscópica marca Leica. Las secciones transversales se obtuvieron mediante cortes a mano alzada de la sección media de hojas maduras bajo la lupa estereoscópica. Las secciones transversales y paradermales se decoloraron con hipoclorito de sodio (30%) durante 15 min y durante 1 min en ácido acético (10%) (Johansen 1940). Después de varios lavados, se sometieron a doble tinción mediante inmersión en una mezcla con azul de alcian y safranina en proporción 7:3 (Luque *et al.* 1996).

Todas las preparaciones se montaron en portaobjetos con glicerina acuosa (50%) (Johansen 1940), se estudiaron bajo un microscopio óptico (Zeiss, modelo Axioscope) y se fotografiaron las preparaciones de mejor calidad. Las microfotografías se procesaron con el software AutoCAD (versión 2015). En el estudio anatómico se evaluaron 15 diferentes campos de cada preparación y se analizaron detenidamente características de la epidermis adaxial y abaxial, el mesofilo y los haces vasculares utilizados para identificar taxa en Bambusoideae (Metcalfe 1960; Guerreiro *et al.* 2013). El tamaño (largo x ancho) promedio de células,

epidérmicas, células raquimorfias y fusoides se determinó mediante mediciones, para un $n = 30$ para cada uno de los tipos de células mencionadas.

Los datos obtenidos de los caracteres cuantitativos se promediaron para muestras de una misma localidad en una tabla; se aplicó un análisis de varianza con la finalidad de agrupar e identificar diferencias significativas para cada carácter en *C. fendleri* con la ayuda del análisis multivariado de un factor (PERMANOVA+) (Anderson 2001). Para los cálculos de densidad estomática y de células silíceas se determinó el número de cada tipo celular en diferentes campos con aumento de 16x y se multiplicó el área del ocular por el área total de la hoja en mm^2 .

La información recolectada de 28 caracteres anatómicos y de siete caracteres morfológicos se codificó con el propósito de construir una matriz binaria de presencia/ausencia, en la cual se le asignó una categoría de acuerdo a los estados de dicho carácter (cualitativos) o intervalos de valores (cuantitativos) (Anexo 2). Se realizó un análisis de ordenamiento de tipo escalamiento multidimensional no métrico (MDS) (Taguchi & Oono 2005) basado en el coeficiente de Dice (1945), utilizando el software PAST V.1.94B (Hammer *et al.* 2001) con la finalidad de representar gráficamente la disimilitud encontrada entre los especímenes de diferentes procedencias de *C. fendleri*. Adicionalmente, se elaboró una clave dicotómica para separar los fenotipos identificados con base a los caracteres analizados.

RESULTADOS

Se estudiaron hojas de un total de 38 especímenes diferentes de *C. fendleri* de Venezuela. El análisis morfoanatómico foliar reveló que no todos los caracteres estudiados eran igualmente informativos para distinguir los especímenes procedentes de diferentes localidades del país. Los caracteres de utilidad diagnóstica que revelaron variaciones consistentes entre especímenes de diferentes procedencias fueron en su mayoría cualitativos (Tabla 2), específicamente, contorno, consistencia, presencia/ausencia y densidad del indumento. De los caracteres cuantitativos solo resultaron informativos la longitud de la lígula interna y las dimensiones de la lámina foliar.

Anexo 2. Matriz de similaridad presencia/ausencia de caracteres morfoanatómicos a partir de especímenes de *Chusquea fendleri* de diferentes localidades de Venezuela.

Localidad	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	Ñ	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	α	β	γ	
CT1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0
CT2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0
Tu1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	
Tu2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	
WR	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	
Pre	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	
SD	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	
Ni1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
Ni2	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
Ni3	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	
Va	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
Te1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	
Te2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	
Mo	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	
Cap1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
Cap2	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
Tur	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	

A = Espesor de cutícula; B = Altura de células epidérmicas adaxiales; C = Ancho de las células epidérmicas Adaxiales; D = Longitud de células buliformes; E = Ancho de células buliformes; F = Altura de células raquimorfás; G = Longitud de células raquimorfás; H = Altura de epidérmicas Abaxiales; I = Longitud de células epidérmicas abaxiales; J = Altura de células fusoides; K = Longitud de células fusoides; L = Longitud de papilas abaxiales; M = Número de estratos de células raquimorfás; N = Número de haces de nervio medio; Ñ = Longitud células largas de la epidermis adaxial; O = diámetro de células largas adaxiales; P = Densidad de células silíceas; Q = Longitud de células largas de la epidermis abaxial; R = Ancho células largas abaxiales; S = Longitud del estoma; T = Ancho del Estoma; U = Densidad estomática; V = Tipo de Macropelos; W = Tipo de micropelos; X = Longitud de la hoja; Y = Contorno; Z = Consistencia; α = Relación Largo/Ancho; β = Superficie adaxial de la Lamina; γ = Longitud de la ligula interna. CT1 = Colonia Tovar; CT2 = Colonia Tovar; Tu1 = Tusta 1; Tu2 = Tusta 2; WR = Waraira Repano; Pre = Pregonero; SD = Santo Domingo; Ni1 = Niquitao 1; Ni2 = Niquitao 2; Ni3 = Niquitao 3; Va = Valle 1; Te1 = Teleférico 1; Te2 = Teleférico 2; Mo = El Morro; Cap1 = Capaz 1; Cap2 = Capaz 2; Tur = Serranía de Turimiquire

Tabla 2. Valores promedio de los caracteres morfológicos estudiados en especímenes de *C. fendleri* procedentes de diferentes localidades de Venezuela.

Caracter	Colonia Tovar	Waraira Repano	Turimiquire	Niquitao	Niquitao 3*	Tusta	Morro	Santo Domingo	Valle	Capaz	Pregonero	Teleférico
Largo pseudopeciolo (mm)	2-3	2-3	1	1	2-3	2	1-2	4	2-3	2-4	1-3	2-3
Superficie pseudopeciolo	Glabra											
Contorno lámina	Lineal	Li/La	Lineal	Li/La	Li/La	Li/La	Li/La	Li/La	Li/La	Li/La	Li/La	Lanceolado
Base lámina	Cuneada/ligeramente oblicua											
Ápice lámina	Acuminado/setáceo											
Textura lámina	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Cartácea	Membranácea
Largo lámina (cm)	8,98	12	8,58	9,72	12,81	12,56	9,33	13,02	12,21	17,24	9,73	10,45
Ancho lámina (cm)	0,85	1,8	0,62	0,83	1,54	1,72	0,85	1,48	1,26	1,14	0,69	1,42
Relación Largo/Ancho	10,49	6,66	13,83	11,61	8,28	7,26	10,86	8,75	9,67	15,12	14,16	7,33
Superficie adaxial vaina	Glabra											
Superficie abaxial vaina	Glabra											
Margen vaina	Ciliada											
Superficie adaxial lámina	Glabra											
Superficie abaxial lámina	Glabra	Glabra	Glabra	Seríceo escaso**	Glabra	Seríceo escaso**	Seríceo abundante**	Seríceo escaso**	Seríceo escaso**	Seríceo abundante**	Seríceo abundante**	Glabra
Margen lámina	Serrulado											
Lígula externa (mm)	≤ 1											
Lígula interna (mm)	1	2	2	1	1	3	1	1	5-8	2	2	2

Li/La = lineal-lanceolado; ** Indumento

En los casos en los que se observaron diferencias consistentes entre muestras procedentes de diferentes rodales de una misma localidad, se consideraron como biotipos diferentes; este fue el caso de las muestras procedentes de la localidad Niquitao (Niquitao y Niquitao 3*). El análisis estadístico de caracteres anatómicos reveló diferencias significativas ($p < 0,01$) para los promedios de los caracteres cuantificables (Tablas 3-5). Los datos promedio de todos los caracteres analizados se utilizaron para la elaboración de la primera descripción de la anatomía foliar de *C. fendleri*.

Morfología foliar de *Chusquea fendleri*

Chusquea fendleri (Fig. 1) presenta una vaina foliar en su mayor extensión glabra, con márgenes sobrepuestos y ciliados en el ápice; lígula externa poco conspicua de 1 mm de largo, lígula interna de 3-8 mm de largo, con indumento piloso (Fig. 1d-f). Pseudopecíolo glabro de 1-2 mm de largo. Lámina de contorno típicamente linear-lanceolada, con menor frecuencia lineal o marcadamente lanceolada (Fig. 1a), de consistencia cartácea a membranácea, de 11,3-11,7(8,7) cm de largo y 1-1,5(2,5) cm de ancho en la región media, superficie adaxial glabra, superficie abaxial glabra o con indumento seríceo escaso hasta abundante (Fig. 1b, c), base cuneada ligeramente oblicua, márgenes serrados hasta serrulados, ápice acuminado-setáceo. Nervio medio ligeramente excéntrico, prominente.

Anatomía foliar de *Chusquea fendleri*

Vista paradermal

Epidermis adaxial (Fig. 2) constituida por zonas costales e intercostales. Zona costal delimitada por fibras asociadas a los haces vasculares dispuestas en 1-2 hileras de células de espesor, con $19,3 \pm 0,4$ μm de ancho, acompañada de agujones. Zona intercostal conformada por 6-9 filas de células, de $186,5 \pm 1,3$ μm de ancho; de células largas de paredes delgadas, sinuosas, de $74,9 \pm 0,7$ μm de largo, $15,5 \pm 0,3$ μm de ancho; células buliformes dispuestas en grupos de 3-4 células en la región media de la lámina y en agrupaciones de 3-8 conforme se acerca a los márgenes, con paredes delgadas hasta moderadamente engrosadas (Fig. 2a, b). Células cortas abundantes, constituidas por células suberosas

Tabla 3. Valores promedio y desviación estándar de los caracteres anatómicos diagnóstico estudiados en sección transversal en especímenes de *C. fendleri* procedentes de diferentes localidades de Venezuela.

Caracter		Colonia Tovar	Waraira Repano	Turimiquire	Pregonero	Tusta	Morro	Capaz	Santo Domingo	Valle	Niquitao	Niquitao 3*	Teleférico
Cutícula	Largo (µm)	5,57 ± 0,16	7,03 ± 0,17	5,63 ± 0,17	6,63 ± 0,16	7,04 ± 0,25	6,27 ± 0,15	5,97 ± 0,15	6,84 ± 0,22	6,32 ± 0,16	5,64 ± 0,16	5,9 ± 0,16	5,17 ± 0,17
	Células epidérmicas adaxiales	Largo (µm)	7,57 ± 0,21	10,11 ± 0,30	7,2 ± 0,22	9,48 ± 0,19	10,29 ± 0,37	8,41 ± 0,25	7,99 ± 0,22	10,68 ± 0,22	8,22 ± 0,2	8,98 ± 0,21	8,96 ± 0,3
	Ancho (µm)	9,49 ± 0,24	12,27 ± 0,28	8,79 ± 0,21	11,17 ± 0,22	10,98 ± 0,33	9,92 ± 0,24	10,22 ± 0,22	11,74 ± 0,22	10,04 ± 0,23	10,92 ± 0,19	11,10 ± 0,26	10,91 ± 0,25
Células epidérmicas abaxiales	Largo (µm)	6,01 ± 0,19	9,01 ± 0,21	5,39 ± 0,19	7,34 ± 0,2	8,04 ± 0,29	6,58 ± 0,2	6,7 ± 0,23	8,61 ± 0,22	6,84 ± 0,21	6,86 ± 0,19	6,93 ± 0,22	6,88 ± 0,23
	Ancho (µm)	8,59 ± 0,21	11,83 ± 0,26	8,02 ± 0,2	9,07 ± 0,23	9,99 ± 0,41	10,94 ± 0,63	9,01 ± 0,22	10,74 ± 0,22	9,03 ± 0,22	9,34 ± 0,22	10,18 ± 0,25	9,24 ± 0,26
Células buliformes	Largo (µm)	29,1 ± 0,47	32,01 ± 0,61	26,71 ± 0,43	31,38 ± 0,52	35,69 ± 0,71	29,92 ± 0,42	29,69 ± 0,54	34,82 ± 0,49	29,07 ± 0,56	25,94 ± 0,44	29,31 ± 0,42	29,29 ± 0,45
	Ancho (µm)	27,7 ± 0,42	26,78 ± 0,68	26,69 ± 0,44	28,73 ± 0,57	32,44 ± 0,98	33,11 ± 0,45	30,53 ± 0,59	33,38 ± 0,5	29,19 ± 0,5	28,06 ± 0,5	28,58 ± 0,63	29,09 ± 0,61
Células raquimorfás	Largo (µm)	15,9 ± 0,33	14,06 ± 0,28	11,84 ± 0,31	16,09 ± 0,35	18,61 ± 0,58	16,26 ± 0,34	15,69 ± 0,38	16,81 ± 0,35	15,75 ± 0,3	16,81 ± 0,37	17,53 ± 0,34	15,42 ± 0,7
	Ancho (µm)	22,1 ± 0,21	22,11 ± 0,41	18,4 ± 0,37	20,84 ± 0,42	23,48 ± 0,53	23,75 ± 0,32	22,77 ± 0,41	23,72 ± 0,37	20,58 ± 0,34	22,05 ± 0,35	23,16 ± 0,37	20,64 ± 0,38
Células fusoides	Largo (µm)	11,8 ± 0,44	12,28 ± 0,28	8,89 ± 0,58	12,23 ± 0,44	14,19 ± 0,59	10,38 ± 0,39	11,47 ± 0,4	14,76 ± 0,47	12,31 ± 0,35	10,54 ± 0,41	14,08 ± 0,46	11,79 ± 0,43
	Ancho (µm)	52,3 ± 0,15	44,97 ± 0,85	36,51 ± 1,11	44,29 ± 0,92	49,94 ± 0,61	43,55 ± 0,85	50,16 ± 0,99	71,47 ± 1,4	53,55 ± 0,83	46,06 ± 0,97	63,39 ± 0,9	68,13 ± 1,52
Papilas	Largo (µm)	5,66 ± 0,67	8,93 ± 0,22	6,38 ± 0,17	7,19 ± 0,17	7,6 ± 0,26	6,38 ± 0,16	6,115 ± 0,17	5,46 ± 0,18	6,18 ± 0,18	6,59 ± 0,15	6,03 ± 0,17	6,34 ± 0,19
N° estratos de células raquimorfás		4-5	4-5	4-5	3-4	4-5	4-5	4-5	4-5	3-4	4-5	4-5	2-3
N° haces vasculares**		3	4-5	4	3-4	3-4	3	3-5	3-7	3-4	3-5	3	3

** en nervio medio. L = Largo; A = Ancho. Se encontraron diferencias significativas (p<0,001) para todas las variables evaluadas.

Tabla 4. Valores promedio y desviación estándar de los caracteres epidérmicos diagnóstico en vista paradermal de la epidermis adaxial en especímenes de *C. fendleri* procedentes de diferentes localidades de Venezuela.

Caracter		Colonia Tovar	Waraira Repano	Turimiquire	Pregonero	Tusta	Morro	Capaz	Santo Domingo	Valle	Niquitao	Niquitao 3*	Teleférico
Células largas	Largo (µm)	67,43 ± 1,03	75,05 ± 0,93	69,93 ± 0,91	70,01 ± 0,9	78,97 ± 0,9	62,22 ± 0,82	79,71 ± 0,96	81,43 ± 0,92	65,7 ± 0,89	74,7 ± 0,93	80,93 ± 0,78	87,6 ± 0,92
	Ancho (µm)	1,98 ± 0,29	17,18 ± 0,27	14,58 ± 0,25	14,21 ± 0,22	15,8 ± 0,32	14,06 ± 0,31	15,57 ± 0,3	17,14 ± 0,3	14,3 ± 0,25	14,6 ± 0,26	15,99 ± 0,24	17,35 ± 0,28
	Densidad células silíceas (mm ²)	441,5 ± 3,01	382 ± 2,7	396 ± 7,07	459 ± 5,83	389 ± 2,85	462 ± 6,14	434 ± 3,08	479 ± 3,66	476 ± 3,06	484 ± 2,68	486 ± 2,76	298 ± 3,79
Zona costal	Ancho (µm)	16,79 ± 0,45	21,84 ± 0,54	19,8 ± 0,62	22,54 ± 0,53	19,5 ± 0,5	19,92 ± 0,5	17,37 ± 0,54	21,05 ± 0,42	18,4 ± 0,83	19,8 ± 0,44	22,03 ± 0,87	18,0 ± 0,67
Zona intercostal	Ancho (µm)	176,27 ± 0,84	197,83 ± 1,16	150,59 ± 0,96	143,7 ± 1,59	196 ± 2,31	151,2 ± 1,26	196,1 ± 1,5	214,81 ± 0,42	181,8 ± 2,3	145,2 ± 1,17	251,3 ± 2,26	227,8 ± 2,61

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,001$) para todas las variables evaluadas.

Tabla 5. Valores promedio y desviación estándar de los caracteres diagnóstico estudiados en vista paradermal de la epidermis abaxial en especímenes de *C. fendleri* procedentes de diferentes localidades de Venezuela.

Caracter		Colonia Tovar	Waraira Repano	Turimiquire	Pregonero	Tusta	Morro	Capaz	Santo Domingo	Valle	Niquitao	Niquitao 3*	Teleférico
Células largas	Largo (µm)	71,71 ± 0,87	75,02 ± 0,93	71,42 ± 0,74	61,12 ± 0,82	71,45 ± 0,81	65,4 ± 0,81	87,21 ± 1,15	78,32 ± 1,0	77,53 ± 1,2	69,64 ± 0,83	93,46 ± 0,76	84,37 ± 1,07
	Ancho (µm)	17,09 ± 0,38	17,31 ± 0,32	16,33 ± 0,28	16,19 ± 0,33	19,79 ± 0,89	15,61 ± 0,26	15,67 ± 0,38	18,42 ± 0,3	14,23 ± 0,49	16,63 ± 0,31	14,93 ± 0,3	16,46 ± 0,31
Estomas	Largo (µm)	28,29 ± 0,31	31,14 ± 0,16	28,46 ± 0,29	29,05 ± 0,43	31,79 ± 0,31	26,14 ± 0,24	27,92 ± 0,32	30,54 ± 0,31	27,87 ± 0,38	29,96 ± 0,25	28,89 ± 0,26	28,59 ± 0,5
	Ancho (µm)	23,15 ± 0,28	23,33 ± 0,29	22,7 ± 0,26	22,75 ± 0,37	24,44 ± 0,72	22,16 ± 0,28	23,11 ± 0,3	25,18 ± 0,34	20,61 ± 0,31	22,43 ± 0,24	21,07 ± 0,27	22,64 ± 0,29
Densidad estomática		361 ± 1,64	311 ± 2,2	459 ± 4,52	340 ± 1,81	280,5 ± 2,86	432 ± 2,71	309 ± 3,56	340 ± 2,32	486 ± 2,27	395 ± 1,87	375 ± 2,68	269 ± 2,04
Zona costal	Largo (µm)	24,72 ± 0,48	26,49 ± 0,64	20,67 ± 0,46	23,77 ± 0,61	24,54 ± 0,52	23,93 ± 0,68	24,11 ± 0,6	25,95 ± 0,5	20,85 ± 0,55	26,62 ± 0,57	23,86 ± 0,44	19,69 ± 0,58
Zona intercostal	Largo (µm)	158,5 ± 1,04	182,18 ± 2,18	142,9 ± 1,06	154,1 ± 1,43	189,8 ± 2,26	148,4 ± 1,15	176,5 ± 2,5	199,2 ± 1,46	173,7 ± 1,59	142,6 ± 0,24	216,79 ± 1,44	174,6 ± 2,14
Macropelos		Ausentes	Ausentes	Ausentes	Moderados	Ausentes	Abundantes	Abundantes	Ausentes	Ausentes	Escasos	Ausentes	Ausentes
Micropelos		Sencillos	Sencillos	Sencillos	Sencillos	Sencillos	Sencillos	Sencillos	Sencillos	Sencillos	Sencillos	Arrosetados	Sencillos

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,001$) para todas las variables evaluadas.



Fig. 1. Características morfológicas de las hojas de *Chusquea fendleri* de diferentes localidades de Venezuela. **a.** Variaciones del contorno de la hoja. De izquierda a derecha: hojas lanceoladas (Teleférico); hojas lineal/lanceoladas (El Morro); hojas lineales (Colonia Tovar). **b-c.** Superficie abaxial de la hoja. **b.** lámina pubescente (El Morro). **c.** Lámina glabra (Teleférico). **d-f.** Detalle de la lígula interna. **d.** < 2 mm (Colonia Tovar). **e.** 2 mm (Niquitao), **f.** > 6 mm (El Valle).

traslúcidas y células silíceas, en su mayoría rectangulares, de contorno ligeramente redondeado en los extremos, clasificadas siguiendo la nomenclatura de Twiss *et al.* (1969) como fitolitos de clase Festucoide, del tipo oblongo y oblongo-sinuoso (Fig. 2c-f). Con menor frecuencia se observan cuerpos silíceos cortos de clase Panicoide, del tipo cruzado con hendidura gruesa. Densidad promedio de cuerpos silíceos de $438 \pm 2,2\text{mm}^2$. Se observan estomas escasos, solitarios, del tipo paracítico, intercalados con células largas (Fig. 2f).

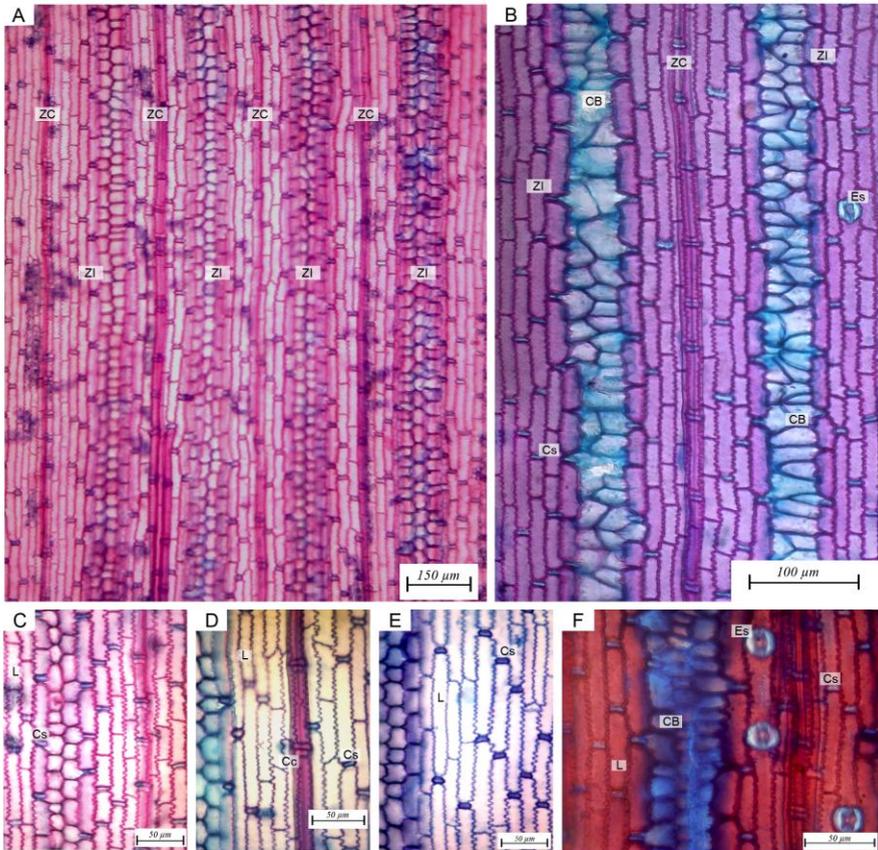


Fig. 2. Epidermis adaxial de hojas de *Chusquea fendleri* de diferentes localidades de Venezuela. **a.** Vista a 10x. **b.** Vista a 16x. **c-f.** Detalle de zona costal e intercostal vista a 40x. **c.** Colonia Tovar. **d.** Capaz. **e.** Teleférico. **f.** Turimiquire. ZC = Zona Costal; ZI = Zona Intercostal; L = Célula larga; CB = Célula Buliforme; Cs = Célula silíceo; Cc = Célula suberosa; Es = Estoma.

Epidermis abaxial (Fig. 3) constituida por zonas costales e intercostales. Zona costal delimitada por fibras asociadas a los haces vasculares; nervio medio de una o dos filas de células, de $24,1 \pm 0,4 \mu\text{m}$ de ancho. Zona intercostal de aproximadamente $169,8 \pm 1,2 \mu\text{m}$ de ancho, conformada por células largas, de paredes delgadas, sinuosas, de $75,7 \pm 0,8 \mu\text{m}$ de largo, $16,7 \pm 0,3 \mu\text{m}$ de ancho, con papilas en toda su extensión (Fig. 3a-c). Micropelos típicamente bicelulares, simples, afines al tipo de *Chusquea tenella* descrito por Metcalfe (1960) (Fig. 3h) y

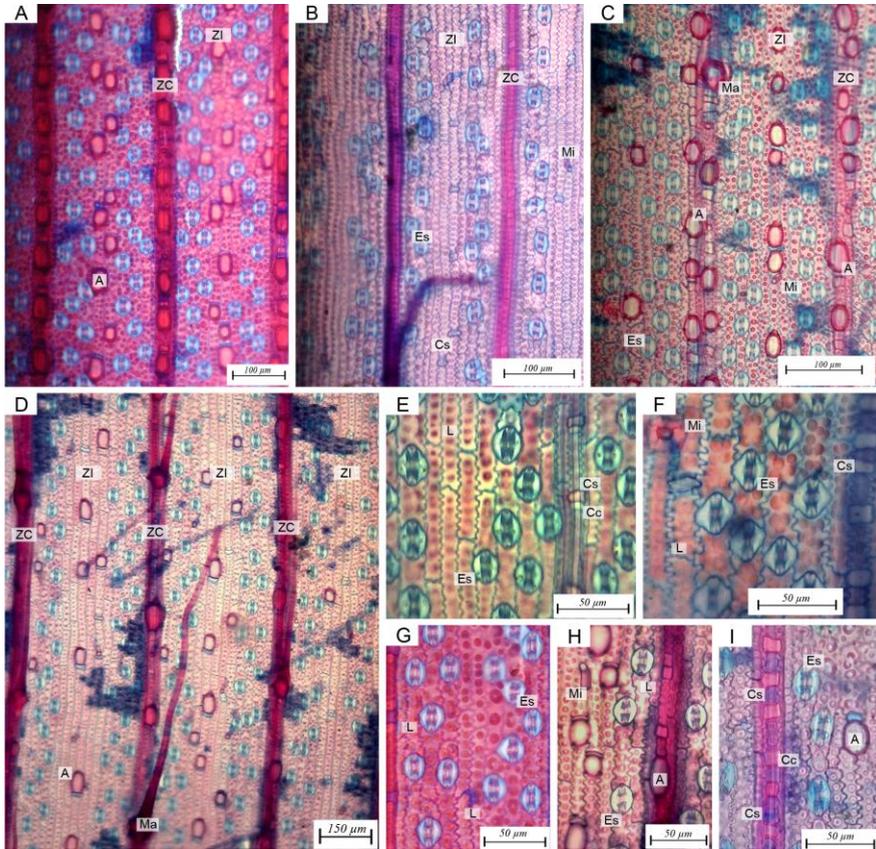


Fig. 3 Epidermis abaxial de hojas de *Chusquea fendleri* de diferentes localidades de Venezuela. **a-c.** Vista a 16x. **a.** Colonia Tovar. **b.** Teleférico. **c.** Pregonero. **d.** Macropelos vista a 10x de Capaz. **e-h.** Detalles en vista paradermal a 40x. **e.** Estomas de Valle. **f.** Micropelo arrositado de Niquitao 3. **g.** Estomas de Colonia Tovar. **h.** Micropelo simple y estomas de Teleférico. **i.** Cuerpos silíceos de Colonia Tovar. ZC = Zona Costal; ZI = Zona Intercostal; L = Célula larga; Cs = Célula silíceas; Cc = Célula suberosa; Es = Estoma; A = Aguijón; Ma = Macropelos; Mi = Micropelos.

y excepcionalmente compuestos, de base arrositada, compuesta por 3 o más células, presentes exclusivamente en los especímenes de la población de Niquitao 3 (Fig. 3f). Aguijones de tamaño y densidad variable (Fig. 3a-c). Células cortas abundantes en la zona costal, en algunos casos asociadas a aguijones, conformadas por células suberosas traslúcidas y células silíceas coloreadas con contornos redondeados o de clase Festucoide,

oblongos con bordes sinuosos o en forma de silla de montar, también denominados fitolitos de clase Panicoide, cruzados, delgados. También se aprecian fitolitos complejos regulares e irregulares de tipo Chusqueoide (Twiss *et al.* 1969; Piperno & Pearsall 1998). Estomas de tipo paracítico, con 2-5 papilas sobre las células subsidiarias, en hileras de 2-3 células, alternando con células largas (Fig. 3g-i), de $29,1 \pm 0,3 \mu\text{m}$ de largo, $22,7 \pm 0,3 \mu\text{m}$ de ancho, densidad estomática promedio de 382 estomas/ mm^2 . Macropelos de base vesiculosa, presentes en densidades variables o ausentes (Fig. 3d).

Vista en sección transversal (Fig. 4)

Hoja anfiestomática. Cutícula adaxial de $6,2 \pm 0,2 \mu\text{m}$ de espesor. Epidermis adaxial uniestratificada, células largas rectangulares en sección transversal, de $8,9 \pm 0,3 \mu\text{m}$ de largo, $10,6 \pm 0,2 \mu\text{m}$ de ancho, alternando con células buliformes piramidales, en grupos de 3-7 en abanico, afines al tipo de *Oryopsis padoxa*, descrito por Metcalfe (1960), de $30,1 \pm 2,1 \mu\text{m}$ de largo, $9,2 \pm 0,4 \mu\text{m}$ de ancho (Fig. 4a-d). Mesofilo compacto, compuesto por 3-7 estratos de células raquimorfas, de $16,1 \pm 0,31 \mu\text{m}$ de largo, $22,2 \pm 0,31 \mu\text{m}$ de ancho cuyo tamaño disminuye desde la cara adaxial a la abaxial (Fig. 4h-j). Haces vasculares de primer, segundo y tercer orden (Fig. 4a-d). Nervio medio abaxialmente prominente, complejo de tipo V, delimitado siempre por una vaina esclerenquimática, denominado como afín a *Arthrotylidium capifolium* por Metcalfe (1960), constituido por 3-5 (-8) haces, con uno central de mayor tamaño, rodeado por 2-7 haces menores periféricos (Fig. 4e-g). Células fusoides típicamente bien desarrolladas, excepcionalmente ausentes, traslúcidas, flanqueando siempre los haces vasculares, de $1,9 \pm 0,9 \mu\text{m}$ de largo, $52,3 \pm 0,76 \mu\text{m}$ de ancho. Epidermis abaxial uniestratificada, células epidérmicas isodiamétricas, de $7,1 \pm 0,24 \mu\text{m}$ de largo, $9,6 \pm 0,24 \mu\text{m}$ de ancho, papilas de $6,60 \pm 0,2 \mu\text{m}$ de largo. Macropelos de base vesiculosa, presentes en especímenes de localidades andinas con excepción de la población Teleférico, ausentes en los especímenes recolectados de localidades centro-orientales. Margen de la lámina constituido por fascículos de fibras y agujones (Fig. 4k, l).

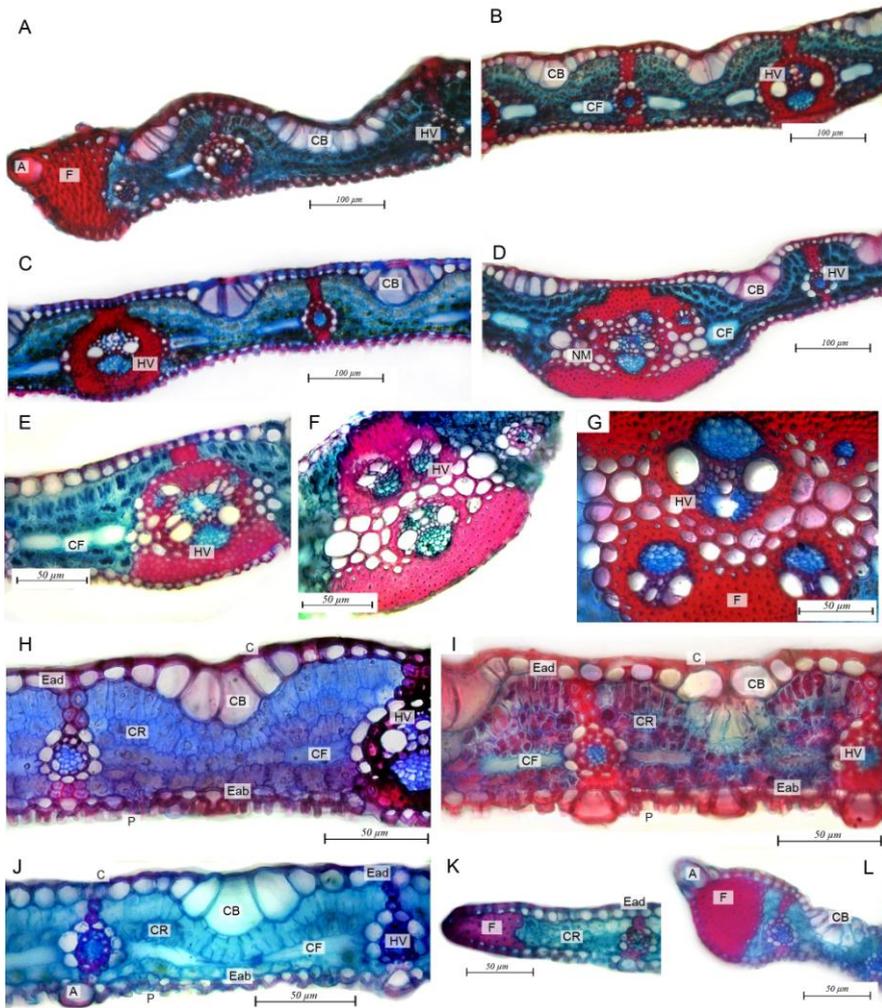


Fig. 4. Sección transversal de la lámina foliar de *Chusquea fendleri* de diferentes localidades de Venezuela. **a-d.** Vista a 10x de Colonia Tovar. **a.** Margen de la lámina. **b-c.** Sección media. **d.** Nervio medio. **e-g.** Variaciones en el nervio medio visto a 40x. **e.** Niquitao. **f.** Waraira Repano. **g.** Santo Domingo. **h-j.** Variaciones en la sección media de la lámina vista a 40x. **h.** Waraira Repano. **i.** Capaz. **j.** Teleférico. **k-l.** Variaciones en los márgenes vista a 40x. **k.** Teleférico. **l.** Pregonero. C = Cutícula; CB = Célula buliforme; Ead = Célula de epidermis adaxial; CR = Célula raquimorfa; CF = Células fusoides; Eab = Célula de epidermis abaxial; HV = Haz vascular; P = Papilas; F = Fibras; A = Agujón; NM = Nervio medio.

El análisis MDS (Fig. 5) ordena a los representantes de cada una de las localidades estudiadas como puntos en un mapa, en función de la disimilitud entre ellos. El ordenamiento de puntos reveló una segregación de los especímenes de *C. fendleri* en cinco grupos, que se separaron mediante una clave dicotómica.

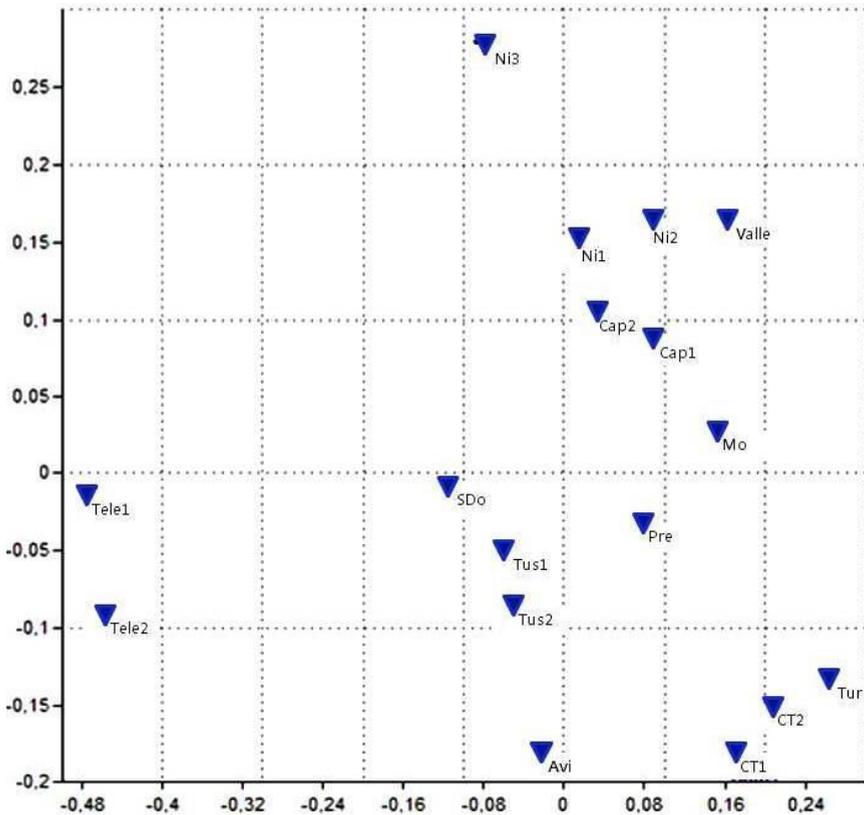


Fig. 5. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (MDS), basado en el coeficiente de similitud de Dice para especímenes de *C. fendleri* procedentes de diferentes regiones y localidades de Venezuela. **Avi** = Waraira Repano; **Cap** = Capaz; **CT** = Colonia Tovar; **Mo** = Morro; **Ni** = Niquitao; **Ni3** = Niquitao 3; **Pre** = Pregonero; **SDo** = Santo Domingo; **Tele** = Teleférico; **Tur** = Turimiquire; **Tus** = Tusta.

Clave dicotómica para especímenes de *C. fendleri*

- 1a. Hojas linear-lanceoladas (Fig. 1a) con indumento seríceo, escaso hasta abundante en la superficie abaxial de la hoja (Fig. 1c)2
- 1b. Hojas exclusivamente lineares o lanceoladas, nunca linear-lanceoladas, glabras en ambas superficies (Fig. 1c)4
- 2a. Longitud de la lígula interna de 4-8 mmpoblación Valle
- 2b. Longitud de la lígula interna siempre inferior a 3 mm3
- 3a. Células fusoides con paredes periclinales de 40 μm de largo o menos; nervio medio conformado por 4 o más haces vasculares, micropelos simples, presentes en ambas epidermis ...Grupo andino (poblaciones Morro, Capaz, Santo Domingo, Tusta, Pregonero y Niquitao)
- 3b. Células fusoides con paredes periclinales de 60 μm o más de largo; nervio medio conformado por 3 haces vasculares, micropelos epidérmicos simples y complejos de base arrosetada (fig. 3f)población Niquitao 3*
- 4a. Hojas exclusivamente lanceoladas (Fig. 1a), de consistencia membranácea, mesofilo de 3 o menos estratos de células raquimorfias (Fig. 4j), densidad estomática inferior a 270 por mm^2 (Fig. 3h)población Teleférico
- 4b. Hojas de contorno siempre linear (Fig. 1a), consistencia cartácea, mesofilo de 4 a 5 estratos de células raquimorfias (Fig. 4i), densidad estomática superior a 300 por mm^2Grupo centro-oriental (poblaciones Waraira Repano, Colonia Tovar y Turimiquire).

DISCUSIÓN

La estructura exomorfológica de *C. fendleri* es muy conservada en lo que respecta a caracteres como longitud del pseudopecíolo, base, ápice y márgenes de la hoja. Por el contrario, caracteres como contorno, tamaño y consistencia de la lámina foliar, así como la presencia/ausencia y densidad del indumento variaron entre especímenes de diferentes procedencias. La presencia/ausencia del indumento permitió separar las muestras en dos grupos: uno conformado por especímenes con hojas glabras, todos procedentes de la región centrooccidental (cordillera de la Costa y Serranía de Turimiquire), y

el otro constituido por los especímenes de hojas pubescentes, de distribución exclusivamente andina, a excepción de las localidades Teleférico, Valle y Niquitao 3. La consistencia foliar cartácea se consideró un carácter estable en esta especie, característico de los especímenes procedentes de todas las localidades estudiadas, a excepción de las procedentes de Teleférico, cuyas láminas presentaron una consistencia membranácea.

La estructura interna de la lámina de *C. fendleri* resultó aún más uniforme que la externa, típica de la subfamilia Bambusoideae; caracterizada por un clorénquima heterogéneo, constituido por células raquimorfias y células fusoides y papilas muy conspicuas sobre las células epidérmicas abaxiales (Judziewicz *et al.* 1999; Londoño 2002; Vega *et al.* 2016).

El grosor de la cutícula fue otro carácter uniforme en todas las muestras estudiadas, de poco espesor, que contrasta con la cutícula gruesa descrita en las especies del género que crecen en ecosistemas parameros, cuyo grosor además incrementa proporcionalmente con la altitud (Kiyota 2011).

El contorno y dimensiones de las células epidérmicas también resultaron uniformes en todos los especímenes de *C. fendleri* estudiados, coincidiendo con Renvoize (1987), quien afirma que las células epidérmicas en los bambúes leñosos son isodiamétricas y con pocas variaciones intergenéricas. No obstante, el grosor de las paredes anticlinales de dichas células puede variar en respuesta a incrementos en la radiación interceptada, como ocurre en las especies de *Chusquea* del subgénero *Swallenochloa* asociadas a ecosistemas parameros en los Andes venezolanos (Kiyota 2011).

Las células buliformes representan otro carácter anatómico uniforme en esta especie, siempre de contorno triangular, y dispuestas en abanico (Renvoize 1987). El tamaño de las células buliformes no presentó variaciones notables, con excepción de los especímenes de *C. fendleri* procedentes de la localidad Tusta. Las dimensiones de las células epidérmicas y las células buliformes de *C. fendleri* coinciden con especies trepadoras de ecosistemas boscosos del mismo género, específicamente con especies asociadas a los bosques atlánticos argentinos, cuyas células buliformes no sobrepasan 1/4 del espesor de la lámina foliar (Guerreiro & Rugólo 2013; Guerreiro *et al.* 2013),

a diferencia de las especies del género asociadas a ecosistemas parameros cuyas células buliformes epidérmicas pueden abarcar desde 1/3-2/3 del espesor de la lámina y presentan un contorno más rectangular, con paredes anticlinales muy engrosadas (Kiyota 2011).

El número de capas de células raquimorfas varió de manera consistente entre especímenes de diferentes procedencias, permitiendo distinguir dos grupos; aquellos con hojas delgadas, con un mesofilo de 2-3 capas de células raquimorfas, constituido por representantes de las localidades Teleférico, Pregonero y Niquitao, que contrastan con los especímenes de mesofilo consistentemente más grueso, conformado por 4-5 capas de células raquimorfas, que es la condición que prevalece en especímenes de las localidades restantes estudiadas. Esta última condición es compartida con otras especies de *Chusquea* trepadoras de bosques y selvas de montaña como *C. culeou*, *C. deficiens*, *C. montana*, *C. quila* y *C. valdiviensis* (Guerreiro *et al.* 2013).

Según March & Clark (2011), las células fusoides comparten un origen común con las células raquimorfas y su desarrollo está determinado por las condiciones de radiación que prevalecen durante el desarrollo de la lámina foliar. Dichos autores sostienen que las células fusoides contribuyen a regular el paso de luz en el interior de la hoja. La presencia y tamaño de las células fusoides en los especímenes de *C. fendleri* presentaron ligeras variaciones en función de las condiciones de exposición en las que se hallaban los rodales muestreados, coincidiendo con el estudio de March & Clark (2011). En el presente estudio, se encontró un máximo desarrollo en las células fusoides en la población de la localidad Teleférico, donde los rodales crecían en condiciones de sombra, bajo el dosel de un bosque nublado montano alto.

Las papilas epidérmicas son un carácter de utilidad diagnóstica para separar géneros de Bambusoideae; *Chusquea* se distingue por presentar abundantes papilas sobre las células epidérmicas, incluyendo las células subsidiarias de los estomas, a diferencia de otros géneros de bambúes leñosos (Fisher *et al.* 2009). En *C. fendleri* las papilas presentaron una longitud uniforme y son fácilmente distinguibles de las células subsidiarias del complejo estomático, sin que lleguen a ocultar las células oclusivas o el poro, como sucede en las especies de *Chusquea* exclusivas de ecosistemas parameros del subgénero *Swallemochloa*

(Kiyota 2011). Los estudios anatómicos realizados en bambúes leñosos indican que las papilas se desarrollan exclusivamente en las células epidérmicas abaxiales, a diferencia de bambúes herbáceos como *Mniochloa pulchella*, con papilas epidérmicas en ambas caras de la lámina (Zuloaga *et al.* 1993).

En *C. fendleri* el nervio medio es siempre prominente y está conformado por varios haces vasculares. Sin embargo, el número de haces varió en las localidades muestreadas, en un número de 3-5. En el género *Chusquea* el número de haces que conforman el nervio medio puede ser un carácter útil para realizar discriminaciones interespecíficas, ya que puede ser simple, conformado por un único haz vascular, o como se mencionó anteriormente, complejo, conformado por varios haces vasculares. En el grupo de especies asociadas a ecosistemas boscosos del género se tienen muchos ejemplos de especies con nervios medios simples; este es el caso de las especies asociadas a otros bosques del sur de América como *C. culeou*, *C. lorentziana*, *C. deficiens*, *C. montana*, *C. quila* y *C. valdiviensis* (Guerreiro *et al.* 2013), *C. egluma*, *C. floribunda* (Guerreiro & Rúgolo 2013), y algunas especies asociadas a bosques nublados andinos de Venezuela, específicamente, *C. aurea*, *C. purdieana* y *C. uniflora* (Ely *et al.* en preparación). Del mismo modo, existen especies trepadoras además de *C. fendleri*, también asociadas a bosques nublados andinos, con nervios medios conformados por 2-6 haces vasculares, como es el caso *C. multiramea* y *C. maculata* (Ely *et al.* en preparación).

Los cuerpos silíceos son típicos de las gramíneas (Renvoize 1987); sin embargo, el tipo y disposición de los mismos puede variar a nivel infragenérico. En *C. fendleri* se encontraron cuerpos silíceos característicos del género del tipo Chusqueoide (Twiss *et al.* 1969; Piperno & Pearsall 1998). Por otro lado, *C. fendleri* coincide con *C. deficiens*, *C. lorentziana*, *C. montana*, *C. quila* y *C. valdiviensis* por presentar cuerpos silíceos intercostales asociados a los agujones abaxiales (Guerreiro *et al.* 2013). La densidad de los cuerpos silíceos varió de manera inconsistente entre las poblaciones procedentes de diferentes localidades muestreadas por lo que no constituye un carácter de utilidad taxonómica en la especie, probablemente por el hecho de que su abundancia está condicionada por factores como la composición y la

calidad del suelo, así como la edad de la hoja (Motomura *et al.* 2007; Kiyota 2011).

Los estomas de *C. fendleri* resultaron uniformes en cuanto a su tamaño y diámetro del poro estomático. Estudios previos realizados en otras especies del género, como *C. culeou*, *C. deficiens*, *C. montana*, *C. quila* y *C. valdiviensis*, sugieren que el tamaño del poro suele ser inferior a 3 mm (Guerreiro *et al.* 2013).

La presencia de macropelos resultó ser un carácter de peso en el presente estudio para separar especímenes de diferentes procedencias en *C. fendleri*. En todos los especímenes analizados, los macropelos se caracterizaron por presentar una base vesiculosa, conspicua y de fácil visualización bajo el microscopio óptico. Los macropelos son señalados como carácter de utilidad taxonómica en el grupo por Clark & Ely (2013) para especies del género en los Andes venezolanos, y en *C. fendleri* se utilizaron para separar las poblaciones en grupos de acuerdo a su procedencia geográfica. La ausencia de macropelos segregó al grupo de especímenes glabros de la región centro-occidental (cordillera de la Costa y Serranía de Turimiquire) del grupo pubescente andino (cordillera de Mérida), con excepción de la población Teleférico.

Los micropelos también son caracteres propios de las gramíneas y de la subfamilia Bambusoideae (Metcalf 1960; Renvoize 1987). El estudio reveló la existencia de dos tipos de micropelos en *C. fendleri*, que permitieron segregar a todos los especímenes en dos grupos: uno con micropelos simples, presentes en todas las localidades, y otro con micropelos complejos, que se reportan por primera vez para el género, presentes exclusivamente en la localidad andina Niquitao 3, cuya base está conformada por tres o más células dispuestas en forma de roseta, que se tiñe con mayor intensidad que las células pavimentosas vecinas.

Con la ayuda del análisis MDS se pone en evidencia la segregación de la mayoría de los especímenes de procedencia andina de aquellas de la región centro-occidental del país por la presencia de macropelos. Los especímenes procedentes de la localidad Teleférico se separaron siempre consistentemente del resto de las muestras de la especie, incluyendo aquellos procedentes de la región andina, por su lámina foliar glabra, de consistencia membranácea, contorno marcadamente lanceolado, mesofilo más delgado de solo tres capas de células y estomas más pequeños en menor

densidad. La longitud de la lígula interna de la población Valle difiere a simple vista de la longitud medida en los especímenes de las otras poblaciones andinas, razón por la cual se consideró como un carácter de peso en la clave dicotómica propuesta, pese a que el análisis MDS no lo separa del resto de las andinas, posiblemente por tratarse del único carácter distinto de todo el conjunto analizado.

Las singularidades presentadas por las poblaciones andinas de las localidades Niquitao 3 y Teleférico que las segregan de manera consistente de las otras poblaciones del país son los micropelos complejos de base arrosada en el primer caso, y la lámina foliar marcadamente lanceolada, mesofilo delgado y estomas pequeños en menor densidad en el segundo. Estas diferencias apuntan a la necesidad de realizar un estudio más amplio, que incluya análisis morfológicos de otros órganos vegetativos o reproductivos, e incluso la utilización de herramientas como marcadores moleculares. Los resultados de dichos estudios determinarían si las diferencias discutidas apoyan una nueva clasificación para *C. fendleri*, como un complejo de especies afines, subespecies o si simplemente se trata de biotipos locales. Es importante tomar en consideración que el género *Chusquea* es considerado como un taxa bajo presiones ambientales y está sometido a procesos de diversificación y radiación adaptativa en Suramérica (Fisher *et al.* 2009, 2014).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado parcialmente por el CDCHT-ULA, Proyecto N° C-1939-15-01-F. Se agradece el préstamo de las instalaciones del Laboratorio de Anatomía Vegetal del Instituto Jardín Botánico de Mérida y el Laboratorio de Geoquímica Celular, adscritos a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Se reconoce la colaboración especial del personal del Instituto Jardín Botánico de Mérida, así como la valiosa colaboración de Shingo Nozawa, Yuribia Vivas, Ascanio Rojas, Nelson Johny Márquez, Anairamiz Aranguren y Daniela Polanco.

BIBLIOGRAFÍA

Anderson, M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26: 32-46.

- Clark, L.G. 1997. Diversity, biogeography and evolution of *Chusquea*. In: Chapman, G.P. (ed.). *The bamboos*, pp. 33-44. Academic Press. London, United Kingdom
- Clark, L. 2003. Lectotypification of three bamboo species. *Bamboo Sci. Cult.* 17(1): 59-60.
- Clark, L.G. & F. Ely. 2011. Géneros de bambúes leñosos (Poaceae: Bambusoideae: Arundinarieae, Bambuseae) de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 34: 79-104.
- Clark, L.G. & F. Ely. 2013. Two new species of *Chusquea* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) from Venezuela and a redescription of *Chusquea purdieana*. *Syst. Bot.* 38(2): 390-397.
- Clark, L.G., X. Londoño & E. Ruiz-Sanchez. 2015. Chapter 1, Bamboo taxonomy and habitat. In: Liese, W. & M. Koehl (eds.). *Bamboo, the plant and its uses*, pp. 1-30. Tropical Forestry Series; Springer Verlag, Heidelberg, Germany.
- Da Mota, A., Oliveira, R. & Clark, L. 2013. *Chusquea clemirae* (Bambusoideae, Poaceae): a new woody bamboo from the montane atlantic rainforest of Bahia State, Brazil. *Syst. Bot.* 38(1): 92-96.
- Dice, L. 1945. Measure of the amount of ecologic associations between species. *Ecology* 26: 277-302.
- Ely, F., F. Rada & N. Gutiérrez. 2011. Análisis morfofuncional de tres bambúes leñosos del ecotono selva nublada-páramo en los Andes Venezolanos. *Ecotropicos* 24 (1): 92-112.
- Fisher, A., J. Triplett, C. Ho, A. Schiller, K. Oltrogge, E. Schroder, S. Kelchner & L. Clark. 2009. Paraphyly in the bamboo subtribe Chusqueinae (Poaceae: Bambusoideae) and a revised infrageneric classification for *Chusquea*. *Syst. Bot.* 34(4): 673-683.
- Fisher, A., L. Clark & S. Kelchner. 2014. Molecular phylogeny estimation of the bamboo genus *Chusquea* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) and description of two new subgenera. *Syst. Bot.* 39(3): 829-844.

- Guerreiro, C. & Z. Rúgolo. 2013. Two new species of *Chusquea* (Poaceae, Bambuseae) from Northwestern Argentina. *Syst. Bot.* 38(2): 390-397.
- Guerreiro, C., Z. Rúgolo & M. Rodríguez. 2013. Contribution to the identification of vegetative Andean woody bamboos in southernmost America using leaf anatomy. *J. Torrey Bot. Soc.* 140(3): 259-268.
- Hammer, Ø., D. Harper & P. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 4-9.
- Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. Macgraw Hill Book. Michigan, USA.
- Judziewicz, E., L. Clark, X. Londoño, & M. Stern. 1999. *American Bamboos*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., USA.
- Kiyota, S. 2011. Estructura morfoanatómica y resistencia al congelamiento en bambúes de páramo del género *Chusquea* (Bambusoideae: Poaceae). Tesis de Pregrado. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Kiyota, S. & F. Ely. 2010. Anatomía foliar de *Chusquea uniflora* Steudel (Poaceae: Bambusoideae). Memorias del X Congreso Latinoamericano de Botánica. Universidad de La Serena (ULS). La Serena, Chile.
- Londoño, X. 2002. Distribución, morfología, taxonomía, anatomía, silvicultura y usos de los bambúes del Nuevo Mundo. Maestría en Construcción. Módulo *Guadua*, Arquitectura. Universidad Nacional de Colombia. Santa Fe de Bogotá, Colombia.
- Luque, R., H. Sousa & J. Kraus. 1996. Métodos de coloração de Roesser, modificado e Kropp (1972) visando a substituição do Azul de Astra por Azul de Alcãõ 86S ou 86X. *Acta Bot. Brasil.* 10: 199-212.
- March, R. & L. Clark. 2011. Sun-shade variation in bamboo (Poaceae: Bambusoideae) leaves. *Telopea* 13(1-2): 93-104.

- Metcalf, C. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons. 1, Gramineae*. Clarendon Press. Oxford, England.
- Motomura, H., K. Hikosaka & M. Suzuki. 2007. Relationships between photosynthetic activity and silica accumulation with ages of leaf in *Sasa veitchii* (Poaceae, Bambusoideae). *Ann. Bot.* 101(3): 463-468.
- Munro, W. 1868. Monograph of the Bambusaceae, including descriptions of all the species. *Trans. Linn. Soc. London* 26: 1-157.
- Piperno, D. & D. Pearsall. 1998. *The silica bodies of tropical American grasses: Morphology, taxonomy, and implications for grass systematic and fossil phytolith identification*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA.
- Renvoize, S. 1987. A survey of leaf-blade anatomy in grasses X: Bambuseae. *Kew Bull.* 42(1): 201-207.
- Ruiz-Sánchez, E., L. Clark & T. Mejía-Saulés. 2014. *Chusquea nedjaquithii* (Poaceae: Bambusoideae, Bambuseae, Chusqueinae), a new endemic species from Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa* 184(1): 23-30.
- Soderstrom, T. & M. Young. 1983. A guide to collecting bamboos. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 128-136.
- Soderstrom, T. & R. Ellis. 1987. *The position of bamboo genera and allies in system of grass classification*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA.
- Taguchi, Y. & Y. Oono. 2005. Novel non-metric MDS algorithm with confidence level test. *Bioinformatics* 21(6): 730-740.
- Twiss, P., E. Suess & R. Smith. 1969. Morphological classification of grass Phytoliths. *Bull. Amer. Soil Surv. Assoc.* 33(1): 109-115.
- Vega, A., M. Castro & C. Guerreiro. 2016. Ontogeny of fusoid cells in *Guadua* species (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae): evidence for transdifferentiation and possible functions. *Flora* 222: 13-19.
- Zuloaga, F., O. Morrone & E. Judziewicz. 1993. Endemic herbaceous bamboo genera of Cuba (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80(4): 846-861.