

MORFOANATOMÍA FOLIAR DE EPÍFITAS PRESENTES EN UN BOSQUE NUBLADO, ALTOS DE PIPE, ESTADO MIRANDA, VENEZUELA

Foliar morphoanatomy of epiphytes of a cloud forest, Altos de Pipe,
estado Miranda, Venezuela

Olga Lucía CASAÑAS SUÁREZ¹ & Damelis JÁUREGUI²

¹Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Centro de Ecología,
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas
olga.casanas@gmail.com

²Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal, Instituto
de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía,
Universidad Central de Venezuela
jaureguid@gmail.com

RESUMEN

Se describe la anatomía foliar y algunos rasgos morfológicos de 20 especies epífitas que crecen en un bosque nublado ubicado en Altos de Pipe, estado Miranda, con el fin de discutir sus patrones de distribución con relación al hábitat. Las especies pertenecen a cinco familias: Araceae, Bromeliaceae, Gesneriaceae, Orchidaceae y Piperaceae. Las hojas fueron fijadas en FAA y se procesaron por los métodos tradicionales de microtecnia vegetal. En las epífitas evaluadas predominan hojas mesófilas con epidermis uniestratificada y células de mayor tamaño en la superficie adaxial que la abaxial, con presencia de tejidos almacenadores de agua como hipodermis, especialmente en Bromeliaceae, o parénquima acuífero en Orchidaceae, Piperaceae y Gesneriaceae, además poca diferenciación de parénquima en empalizada. El 55% de las especies tienen hojas equifaciales con mesofilo homogéneo. *Maxillaria notylioglossa* es la única especie anfiestomática y la densidad promedio de estomas fue 43 (± 27) estomas/mm², valor que se corresponde con el encontrado en plantas de sombra. Las especies estudiadas presentan variaciones foliares que convergen en estructuras adaptadas a la escasez de agua en el medio, a pesar de crecer en un ambiente con alta humedad relativa y bajas temperaturas. En general, las epífitas analizadas exhiben rasgos que demuestran alto grado de especialización morfoanatómica que corresponde con la familia botánica y es independiente de la posición que ocupan en el hospedero.

Palabras clave: Anatomía foliar, bosque nublado, epífitas

ABSTRACT

The foliar anatomy and some morphological features of 20 epiphytes species were studied in a cloud forest located in Altos de Pipe, Miranda State, with the objective to discuss the distribution of epiphytes in relation to habitat. A total of five families were studied: Araceae, Bromeliaceae, Gesneriaceae, Orchidaceae and Piperaceae. Small pieces of leaf material preserved in FAA were prepared by traditional methods of plant microtechnique. Most epiphytes have mesophytes leaves with single-layer epidermis and larger cells on adaxial and abaxial foliar surface, with water storage tissues as the hypodermis, specially in Bromeliaceae or spongy parenchyma in Orchidaceae, Piperaceae and Gesneriaceae. Additionally there was little difference in the palisade parenchyma. The 55% of the species

have equifacial leaves with homogeneous mesophyll. *Maxillaria notylioglossa* is the only amphistomatic species. Average stomatic density was 43 (± 27) stomata/mm², value that is equal to that found in shade plants. In general, the anatomical characteristics of epiphytes showed higher morpho anatomical specialization corresponding with the botanical family, and it is independent to their location on the host.

Key words: Cloud forest, epiphyte, leaf anatomy

INTRODUCCIÓN

El epifitismo es una forma de vida dominante y ampliamente distribuida en el Neotrópico (Gentry & Dodson 1987). En términos numéricos, el 10% de las plantas vasculares son epífitas, lo que corresponde a 23 456 especies del total existente en el mundo (Kress 1986). Asclepiadaceae, Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae y Rubiaceae están dentro del grupo de dicotiledóneas que aportan el mayor número de géneros y especies con hábito epifítico, mientras que entre las monocotiledóneas Araceae, Bromeliaceae y Orchidaceae dominan casi por completo este hábito, siendo esta última la familia más grande y diversa con 13 951 especies epífitas (Kress 1986).

Se identifican como epífitas los organismos vegetales que viven sobre una planta sin extraer agua o minerales de sus tejidos vivos (Benzing 1990) y se clasifican según su relación con el hospedero en cuatro grupos: 1. Epífitas accidentales, son aquellas que germinan casualmente sobre el forofito pero no pertenecen realmente a este nicho. 2. Epífitas casuales o facultativas, especies que normalmente son terrestres, pero pueden germinar y desarrollar todo su ciclo de vida sobre una planta. 3. Hemiepífitas, las cuales pueden ser primarias o secundarias; las primeras inician su ciclo vital como epífitas y emiten raíces que alcanzan el suelo y lo penetran, lo que les permite desarrollar procesos normales de absorción y sostén (estranguladoras y no estranguladoras), y la segunda categoría (hemiepífitas secundarias o pseudoepífitas), inician su ciclo vital en el medio terrestre, se adhieren a un hospedero y pierden su conexión con el suelo. 4. Holoepífitas o epífitas verdaderas, especies que desarrollan todo su ciclo de vida sobre un hospedero sin arraigarse en el suelo (Benzing 1990).

La estructura anatómica foliar de muchas especies epífitas ha sido estudiada en varios bosques tropicales con fines taxonómicos (Pridgeon 1982; Oliveira & Sajo 1999; Proença & Sajo 2004; De Sousa *et al.* 2005) y algunas veces ecofisiológicos (Rada & Jaimez 1992; Schreiber & Riederer 1996; Helbsing *et al.* 2000; Ely *et al.* 2007), lo cual ha demostrado la relación existente entre la estructura foliar y el ambiente.

Las hojas de las epífitas exhiben morfoanatómicamente una combinación de rasgos xeromórficos, higromórficos y mesomórficos; la predominancia de unos u otros depende del taxón al que pertenezcan, de la posición que ocupen en el hospedero y de la interacción con el ambiente, principalmente por los cambios en la

disponibilidad de agua y luz del sitio donde estén creciendo (Pittendrigh 1948; ter Steege & Cornelissen 1989; Benzing 1984, 1990, 1998; Earnshaw *et al.* 1987; Medina 1990; Gentry 1995; Griffiths & Maxwell 1999).

Algunos trabajos reportan que no existe correlación entre hábitat y anatomía, ya que aparentemente especies mesófitas crecen en condiciones xéricas (Sugden 1985; Gibson 1996) y especies esclerófilas crecen en bosques lluviosos (Medina *et al.* 1990), lo cual indica que las categorías ecológicas (mesófitas, xerófitas, etc.) no son el resultado de un sólo factor ambiental.

Entre las características estructurales que se han descrito para epífitas del bosque nublado se pueden citar: cutículas delgadas (promedio no superior a 2,5 μm) y lisas sobre todo en epífitas que crecen en la parte interna de los árboles o muy cerca del sotobosque (Proença & Sajo 2004; De Sousa *et al.* 2005), hipodermis que ocupa hasta 80% del volumen foliar (2 a 16 capas de células), especialmente en Orchidaceae, Bromeliaceae y Piperaceae (Metcalfé & Chalk 1957; Esau 1972; Pridgeon 1986), baja densidad estomática en las epífitas del sotobosque (Rada & Jaimez 1992) y ausencia de parénquima en empalizada, y cuando presente con pocas capas (máximo dos) (Dickison 2000).

En el bosque nublado cada estrato representa un mosaico de características ambientales que pueden configurar un patrón foliar estable el cual probablemente muestre un conjunto de características necesarias para adaptarse al ambiente; por lo tanto, la aplicación de un método riguroso de descripción de la anatomía foliar ilustrará las condiciones que moldean a las epífitas en el bosque nublado. Este trabajo tiene por objeto describir la anatomía foliar y algunas características morfológicas y ecológicas de 20 especies epífitas que crecen en diferentes estratos de un relicto de bosque nublado de la cordillera de la Costa y discutir sus patrones de distribución con relación al hábitat.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las epífitas objeto de estudio se encuentran creciendo en el bosque nublado que rodea el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) (Altos de Pipe, estado Miranda) que pertenece al ramal interior de la cordillera de la Costa (10°25' N, 66°56' O); este bosque abarca un área de 832 ha y posee un rango altitudinal de 1000 a 1750 m. Los registros de precipitación desde 1964 hasta 1986 indican que esta zona tiene un período seco (enero-abril) y un período lluvioso (junio-noviembre), con un promedio anual de lluvia de 1010 mm y temperatura mensual promedio de 16,1°C (máximo de 22°C y mínimo de 12°C) (Sanhueza 2002). En esta zona se ha establecido que la neblina y el rocío juegan un papel fundamental en el microclima, ya que la formación de rocío aporta 0,24 \pm 0,08 L/m²/noche y la neblina contribuye con 35% de la entrada de agua al ecosistema (Sanhueza *et al.* 1992; Gordon *et al.* 1994).

Material vegetal

Las plantas fueron colectadas en enero de 2004 y entre octubre-noviembre de 2007. La determinación taxonómica de las especies se hizo con ayuda de bibliografía especializada y por comparación con material depositado en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN).

Según la posición que ocupan en el hospedero, las epífitas se clasificaron en: 1. Epífitas del estrato alto, aquéllas que crecen en el dosel del bosque de tal forma que reciben la mayor cantidad de luz disponible, se encuentran por encima de los 5 m de altura, 2. Epífitas del estrato medio, las que se encuentran preferiblemente en el fuste de los árboles y reciben poca luz, su altura de crecimiento es de 2 a 5 m, y 3. Epífitas del estrato bajo que crecen en el fuste de los árboles muy cerca del suelo y en la parte con menor incidencia de la luz, y su rango de crecimiento es de 0 a 2 m.

Se determinó el área foliar de todas las especies usando la fórmula: $\text{Área} = \frac{2}{3} l \times a$ (donde l = largo de la hoja; a = ancho de la hoja) (Mora *et al.* 1994) y luego de obtenido este valor las hojas fueron clasificadas atendiendo a las categorías propuestas por Raunkiaer (1934): leptofilas: hojas con área menor de 25 mm², nanofilas: 26 a 225 mm², microfílas: 226 a 2025 mm², notofilas: 2026 a 4500 mm², mesofilas: 4501 a 18 525 mm², y macrofilas: $\geq 18 526$ mm².

Se colectaron hojas adultas de tres individuos por especie ($n = 3$), de éstas se fijó la parte central en FAA (8:1:1 etanol 70%, ácido acético glacial 100%, formaldehído 37%) hasta su procesamiento. Se deshidrataron segmentos de 1 cm² en una serie progresiva hasta isopropanol 100% y luego se incluyeron en paraplast (modificado de Johansen 1940). Se obtuvieron secciones transversales de 18 μ m de espesor con un micrótopo de rotación JUNG (JUNG AG 21567 Heidelberg, Alemania) y se tiñeron con azul de astra 1% en ácido tartárico al 2% y fucsina básica 0,1% (Kraus *et al.* 1998); se utilizó albúmina de huevo como agente adherente y Permout como medio de montaje (Ruzin 1999). Para el estudio epidérmico, segmentos de la zona central de las hojas se sumergieron en hipoclorito de sodio comercial al 3% hasta separar completamente las epidermis adaxial y abaxial, las cuales se lavaron con agua destilada y se tiñeron con azul de toluidina acuosa al 0,5%; el material se montó en agua-glicerina (V/V). Las observaciones se realizaron en un microscopio óptico Nikon (Eclipse E200, Japón) y los montajes se fotografiaron con una cámara digital Nikon COOLPIX 995 acoplada al mismo.

Se midió el grosor de la hoja, de la epidermis adaxial y abaxial, así como de la pared celular externa más cutícula en ambas epidermis, y el largo y ancho de estomas, mediante un ocular micrométrico acoplado a un microscopio óptico previamente calibrado. Se determinó la densidad estomática (número de estomas/mm²) y tricomática (número de tricomas/mm²). De todas las variables se hicieron diez mediciones en cada repetición (tres repeticiones). También se registró presencia y/o ausencia de parénquima en empalizada y esponjoso, de esclerénquima, de cristales, y el tipo de tricomas.

Para todos los datos cuantitativos se evaluó la homogeneidad de la varianza

y los pares de medias fueron comparados para ver las diferencias entre especies usando la prueba t de Student (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

Las epífitas estudiadas son las más frecuentes y abundantes dentro de los remanentes del bosque nublado del IVIC y el 60% de ellas se distribuye principalmente en el estrato medio de los hospederos, aunque de esa proporción 15% llega a colonizar el estrato alto y 10% el estrato bajo. Sólo cuatro especies están exclusivamente en el estrato bajo y tres en el alto (Tabla 1). Las especies evaluadas pertenecen a cinco familias: Araceae (2 especies), Bromeliaceae (7), Gesneriaceae (1), Orchidaceae (8) y Piperaceae (2). El 70% de las especies son epífitas verdaderas, hay cinco hemiepífitas (dos primarias y tres secundarias) y sólo una epífita facultativa (*Guzmania ventricosa*). El 55% de las especies tienen hojas mesofilas, seguidas por un 20% de especies con macrofilas. *Epidendrum repens* y *Peperomia tetraphylla* poseen el área foliar más pequeña, lo cual las ubica dentro del grupo de nanofilas (Tabla 1), y se localizan preferentemente en la copa interna de sus hospederos y muy cerca al sotobosque.

La superficie foliar de las especies es lisa (Fig. 1). El grosor de la pared celular externa más la cutícula en promedio fue de 3,9 μm (1,5-10 μm) en la superficie adaxial y de 3,2 μm (1,5-9,2 μm) en la abaxial (Tabla 2). Estos valores no presentan diferencias significativas entre las dos superficies ($p < 0,005$). Al discriminar por familia se encontró que Orchidaceae muestra los valores de pared celular externa más cutícula de mayor magnitud, tanto en la superficie adaxial como abaxial (Fig. 1c, e; Tabla 2), mientras que a nivel de especie, *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae) y *Comparentia falcata* (Orchidaceae) tienen los valores más altos (10 y 7,7 μm en la adaxial, 9 y 5 μm en la abaxial, respectivamente).

La epidermis en la mayoría de las especies es uniestratificada (excepto en Piperaceae) y presenta un grosor que oscila de 15 a 165 μm en la superficie adaxial y de 11 a 46 μm en la abaxial (Fig. 1, 3, Tabla 2); resalta el carácter acuífero de las superficies adaxial y abaxial de *Columnea spathulata* (Fig. 1b) y *Heteropsis* sp. (Fig. 1d); en la primera especie el grosor de este tejido es 165,4 μm ($\pm 58,3$) en la superficie adaxial y de 46,3 μm ($\pm 14,7$) en la abaxial, valores que sumados representan más de 50% del espesor foliar total de dicha especie y son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$). Para el resto de las especies no se encontraron diferencias significativas entre el grosor de la epidermis adaxial y abaxial ($p < 0,05$). El grosor de la epidermis adaxial y abaxial en las especies estudiadas de la familia Bromeliaceae es menor a 15 μm y las células de este tejido se caracterizan por poseer la pared periclinal externa delgada, y las paredes anticlinales y periclinales internas gruesas con un lumen celular relativamente pequeño (Fig. 1a, f), lo cual dificulta aún más la determinación precisa del grosor de la epidermis. En vista paradérmica, las células epidérmicas tanto en la epidermis adaxial como abaxial muestran paredes anticlinales rectas en casi todas las especies, variando su grosor desde

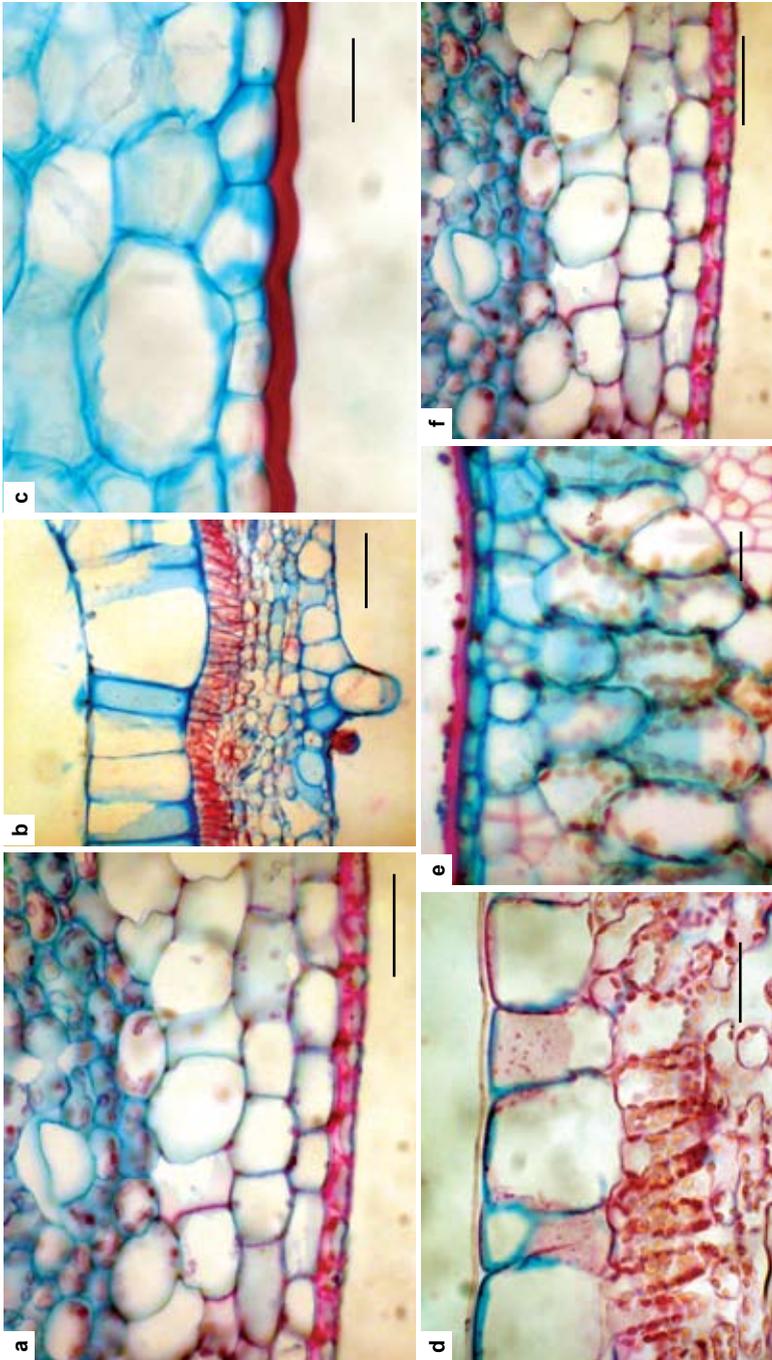


Fig. 1. Epidermis foliar en sección transversal. **a.** *Aechmea paniculigera* (Bromeliaceae), superficie abaxial. **b.** *Columnnea spathulata* (Gesneriaceae), adaxial y abaxial. **c.** *Comparettia falcata* (Orchidaceae), abaxial. **d.** *Heteropsis* sp. (Araceae), adaxial. **e.** *Maxillaria notyloglossa* (Orchidaceae), adaxial. **f.** *Racinaea* cf. *spiculosa* (Bromeliaceae), abaxial. Escala = 50 μm (a, c-f), 100 μm (b).

Tabla 1. Especies epífitas estudiadas, tipo de epífita, posición en el hospedero y tipo de hoja de acuerdo al área foliar.

Familia <i>Especie</i>	Tipo de epífita	Posición en el hospedante	Categoría de acuerdo al área foliar
Araceae			
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	Hemiepífita primaria	Estrato bajo	Mesofila
<i>Heteropsis</i> sp.	Hemiepífita secundaria	íd.	íd.
Bromeliaceae			
<i>Aechmea paniculigera</i> (Sw.) Griseb.	Holoepífita	Estrato medio y bajo	Macrofila
<i>Guzmania ventricosa</i> (Griseb.) Mez	Epífita facultativa	íd.	íd.
<i>Racinaea</i> cf. <i>spiculosa</i> (Griseb.) M.A. Spencer & L.B.Sm.	Holoepífita	Estrato medio	Mesofila
<i>Tillandsia complanata</i> Benth.	íd.	íd.	íd.
<i>T. fendleri</i> Griseb.	íd.	Estrato alto	Macrofila
<i>T. longifolia</i> Baker	íd.	íd.	íd.
<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich.	íd.	Estrato medio y alto	Notofila
Gesneriaceae			
<i>Columnea spathulata</i> Mansf.	íd.	íd.	Mesofila
Orchidaceae			
<i>Comparettia falcata</i> Poepp. & Endl.	íd.	íd.	íd.
<i>Epidendrum carpophorum</i> Barb.Rodr.	íd.	Estrato medio	íd.
<i>E. repens</i> Cogn.	íd.	íd.	Nanofila
<i>Maxillaria notyloglossa</i> Rchb.f.	íd.	íd.	Mesofila
<i>Oncidium heteranthum</i> Poepp. & Endl.	Hemiepífita secundaria	Estrato alto	íd.
<i>O. zebrinum</i> (Rchb.f.) Rchb.f.	íd.	íd.	íd.
<i>Pleurothallis</i> sp.	Holoepífita	Estrato medio	Microfila
<i>Stelis</i> cf. <i>humilis</i> Lindl.	íd.	íd.	Notofila
Piperaceae			
<i>Peperomia alata</i> Ruiz & Pav.	Hemiepífita primaria	Estrato bajo	Mesofila
<i>P. tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	Holoepífita	íd.	Nanofila

íd. = ídem

Tabla 2. Características de la epidermis adaxial y abaxial de las epifitas estudiadas.

Especie	Epidermis Adaxial			Epidermis Abaxial		
	Grosor (μm) \bar{X} (DE)	Paredes anticlinales	Acuifera Tricomas	Grosor (μm) \bar{X} (DE)	Paredes anticlinales	Acuifera Tricomas
<i>Anthurium scandens</i>	40,0 (1,2)	Levemente onduladas	-	24,2 (0,0)	Levemente onduladas	-
<i>Aechmea paniculigera</i>	*	Casi rectas y gruesas	- Peltados	*	Muy onduladas y medianamente gruesas	- Peltados
<i>Columnnea spathulata</i>	165,4 (58,3)	Casi rectas y delgadas	- Tectores y glandulares	46,3 (14,7)	Levemente onduladas y delgadas	- Tectores y glandulares
<i>Comparettia falcata</i>	20,8 (3,8)	Rectas y delgadas	-	17,5 (4,3)	Rectas y delgadas	-
<i>Epidendrum carpoporphorum</i>	28,3 (1,4)	Levemente onduladas	-	24,2 (1,4)	Levemente onduladas	-
<i>E. repens</i>	15,8 (1,4)	Rectas y gruesas	-	16,7 (1,4)	Rectas y gruesas con punteaduras evidentes	-
<i>Guzmania ventricosa</i>	*	Onduladas y delgadas	-	*	Onduladas y delgadas	- Peltados
<i>Heteropsis</i> sp.	72,5 (15,3)	Casi rectas y delgadas	+	51,3 (7,7)	Casi rectas y delgadas	+
<i>Maxillaria nonylioglossa</i>	19,2 (0,0)	Rectas y levemente gruesas	-	13,8 (2,9)	Rectas y delgadas	-
<i>Oncidium heteranthum</i>	20,0 (5,0)	Casi rectas y medianamente gruesas	-	18,3 (1,4)	Casi rectas y medianamente gruesas	-
<i>O. zebrium</i>	16,7 (1,4)	Rectas y delgadas	-	16,7 (1,4)	Rectas y medianamente gruesas	-
<i>Peperomia alata</i>	25,8 (10,6)	id.	+	26,3 (11,2)	Rectas y delgadas	- Tectores y glandulares
<i>P. tetraphylla</i>	23,3 (2,9)	id.	+	18,3 (2,9)	id.	- Tectores y glandulares
<i>Pleurothallis</i> sp.	26,3 (0,6)	Rectas y gruesas	-	21,7 (1,2)	id.	-
<i>Racinaea</i> cf. <i>spiculosa</i>	*	Casi rectas y gruesas	- Peltados	*	Onduladas y delgadas	- Peltados

Tabla 2. Continuación.

Especie	Epidermis Adaxial			Epidermis Abaxial		
	Grosor (µm) \bar{X} (DE)	Paredes anticlinales	Acuifera Tricomas	Grosor (µm) \bar{X} (DE)	Paredes anticlinales	Acuifera Tricomas
<i>Stelis</i> cf. <i>humulis</i>	15,0 (0,0) *	Levemente onduladas y delgadas	-	10,8 (1,2)	Levemente onduladas y medianamente gruesas	-
<i>Tillandsia complanata</i>	*	Medianamente onduladas y gruesas	-	*	Medianamente onduladas y gruesas	Peltados
<i>T. fendleri</i>	*	Onduladas y delgadas	-	*	Onduladas y delgadas	Peltados
<i>T. longifolia</i>	*	íd.	-	*	íd.	íd.
<i>Vriesea incurvata</i>	*	Casi rectas y gruesas	-	*	Levemente onduladas y delgadas	íd.

* El valor no se determinó porque las paredes internas y externas están engrosadas lo que hace difícil limitar el área

+ = Presente

- = Ausente

íd. = ídem

delgadas hasta muy gruesas (Fig. 2, Tabla 2). *Peperomia alata* (Fig. 3g) y *P. tetraphylla* presentan epidermis múltiple y se contabilizaron 5 (\pm 3) capas de células adaxialmente, lo cual equivale al 50% del grosor foliar total.

Es una característica común en las especies de la familia Bromeliaceae la presencia de tricomas peltados (Tabla 2). *Tillandsia longifolia* presentó la mayor densidad de este tipo de pelo con 77 (\pm 9) tricomas/mm² en la superficie adaxial y 56 (\pm 9) tricomas/mm² en la abaxial, lo cual es contrastante con el resto de especies de esta familia que en promedio poseen 12 (\pm 6) y 10 (\pm 4) tricomas/mm² en la superficie adaxial y abaxial, respectivamente.

Del resto de taxones estudiados, sólo *Columnnea spathulata* y las especies de *Peperomia* tienen tricomas (Fig. 2a, g, h); en la primera especie son evidentes tricomas tectores (Tabla 2), largos, multicelulares, uniseriados, cuyo ancho disminuye de la base al ápice y tricomas glandulares con pie unicelular y cabeza multicelular (Fig. 2a). *Peperomia alata* y *P. tetraphylla* tienen tricomas tectores, unicelulares, de paredes gruesas y ápice agudo (Fig. 2g, h) y glandulares sésiles, globosos, unicelulares (Tabla 2).

Todas las especies presentan hojas hipostomáticas, excepto *Maxillaria notyoglossa* en la que son anfiestomáticas, con una densidad estomática muy baja, 4 (\pm 1) y 9 (\pm 1) estomas/mm² en las epidermis adaxial y abaxial, respectivamente (Tabla 3). Los valores más altos de densidad estomática se presentan en *Stelis* cf. *humilis*, *Columnnea spathulata* y *Oncidium heteranthum*, mientras que los valores más bajos se registraron en *Maxillaria notyoglossa* y *Tillandsia longifolia*. Si se analizan los valores por familia éstos tienen poca variabilidad en Bromeliaceae y Piperaceae (densidad promedio 25 (\pm 8) y 47 (\pm 0,5) estomas/mm², respectivamente) y son muy variables en Orchidaceae (densidad promedio 56 (\pm 49) estomas/mm²). El tamaño de los estomas varía entre 25-50 μ m de largo y 19-40 μ m de ancho (Tabla 3).

Tabla 3. Tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de los estomas, densidad estomática promedio y tamaño estomático promedio de las especies de epifitas estudiadas.

Especie	Tipo de hoja ubicación estomas	Estomas			
		Densidad (número/mm ²)		Tamaño (μ m)	
		Adaxial \bar{X} (DE)	Abaxial \bar{X} (DE)	Largo \bar{X} (DE)	Ancho \bar{X} (DE)
<i>Anthurium scandens</i>	Hipostomática	0	69 (2,3)	31 (1,9)	19 (0,8)
<i>Aechmea paniculigera</i>	íd.	0	21 (3,3)	46 (2,9)	35 (2,9)
<i>Columnnea spathulata</i>	íd.	0	92 (47,7)	29 (1,4)	27 (4,3)
<i>Comparettia falcata</i>	íd.	0	16 (2,2)	48 (2,9)	28 (1,4)
<i>Epidendrum carphophorum</i>	íd.	0	13 (0,8)	34 (3,3)	28 (0,9)
<i>E. repens</i>	íd.	0	82 (9,9)	25 (2,5)	26 (1,4)
<i>Guzmania ventricosa</i>	íd.	0	34 (11,1)	48 (2,9)	40 (4,3)

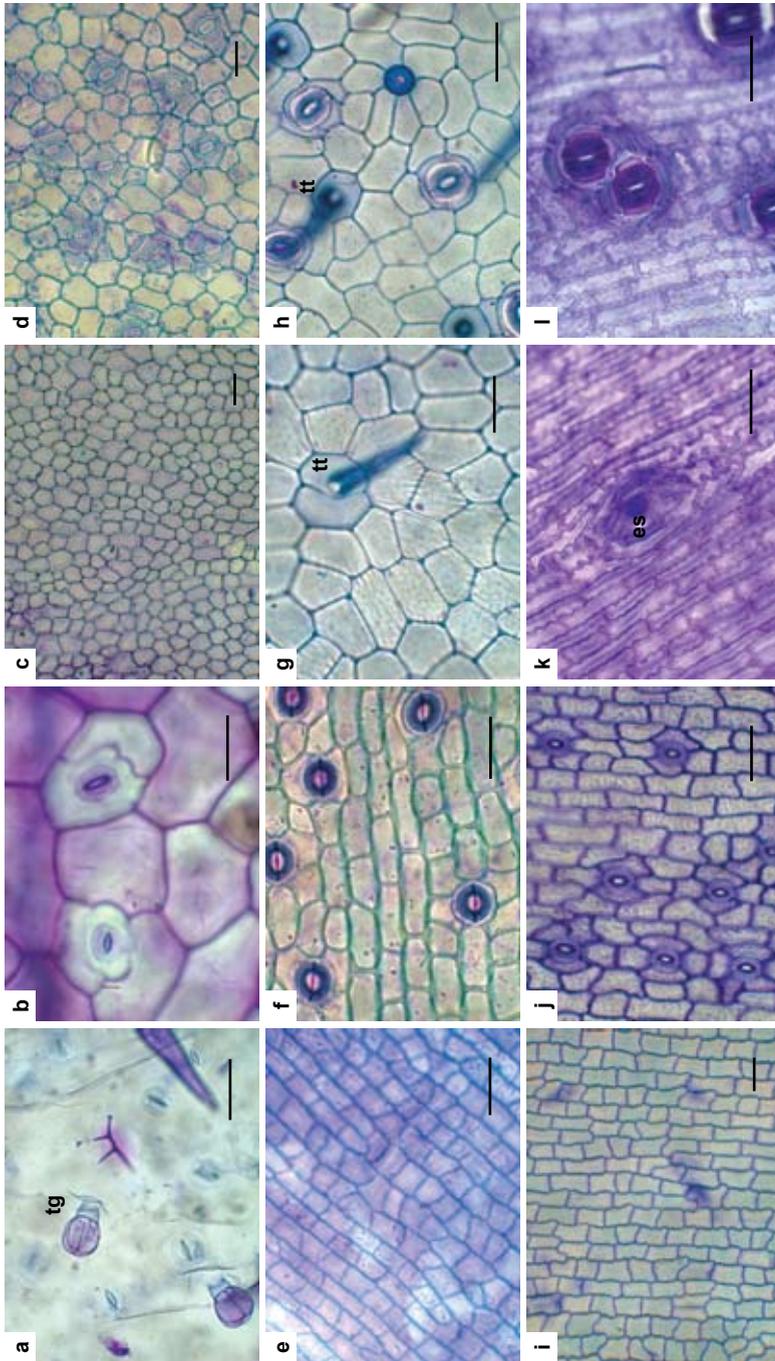


Fig. 2. Epidermis foliar adaxial y abaxial en vista frontal. **a-b.** *Columnea spathulata* (Gesneriaceae). **c-d.** *Heteropsis* sp. (Araceae). **e-f.** *Oncidium heteranthum* (Orchidaceae). **g-h.** *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae). **i-j.** *Stelis humilis* (Orchidaceae). **k-l.** *Tillandsia complanata* (Bromeliaceae). es = escama, tg = tricoma glandular, tt = tricoma tectores. Escala = 50 μ m (a, b, e-l), 100 μ m (c, d).

Tabla 3. Continuación.

Especie	Tipo de hoja ubicación estomas	Estomas			
		Densidad (número/mm ²)		Tamaño (µm)	
		Adaxial X̄ (DE)	Abaxial X̄ (DE)	Largo X̄ (DE)	Ancho X̄ (DE)
<i>Heteropsis</i> sp.	id.	0	49 (4,8)	50 (5,0)	38 (6,3)
<i>Maxillaria notylioglossa</i>	Anfiestomática	4 (1,19)	9 (1,4)	30 (1,4)	29 (1,4)
<i>Oncidium heteranthum</i>	Hipostomática	0	87 (12,8)	31 (1,4)	35 (2,9)
<i>O. zebrinum</i>	Hipostomática	0	75 (9,7)	45 (10,9)	37 (10,9)
<i>Peperomia alata</i>	id.	0	47 (10,9)	30 (0,0)	23 (1,4)
<i>P. tetraphylla</i>	id.	0	47 (6,7)	34 (5,8)	25 (0,0)
<i>Pleurothallis</i> sp.	id.	0	22 (3,5)	32 (0,0)	29 (1,4)
<i>Racinaea</i> cf. <i>spiculosa</i>	id.	0	18 (2,1)	43 (2,9)	41 (2,9)
<i>Stelis</i> cf. <i>humulis</i>	id.	0	144 (21,9)	25 (1,4)	22 (0,0)
<i>Tillandsia complanata</i>	id.	0	31 (3,4)	35 (2,5)	35 (2,9)
<i>T. fendleri</i>	id.	0	28 (3,9)	49 (1,4)	41 (2,9)
<i>T. longifolia</i>	id.	0	11 (2,3)	33 (,9)	29 (1,4)
<i>Vriesea incurvata</i>	id.	0	30 (4,4)	46 (1,4)	34 (5,5)

id. = ídem

En el Tabla 4 se presenta el grosor de la lámina foliar y algunos rasgos del mesofilo. El espesor de la lámina foliar varía de 246 µm (± 13,6) en *Tillandsia complanata* (Bromeliaceae) a 1068 µm (± 133,2) en *Pleurothallis* sp. (Orchidaceae).

El 45% de las especies tiene hojas bifaciales (Tabla 4) con el parénquima en empalizada conformado por una sola capa celular (Fig. 3a, d) y sólo en *Pleurothallis* sp. se registran dos estratos. El resto de las especies posee hojas equifaciales con mesofilo homogéneo que en muchas de las especies tendría la posibilidad de almacenar agua (Fig. 3b).

La presencia de hipodermis es una característica del grupo de epífitas evaluadas, ya que se presenta en 60% (12) de las especies, particularmente en todas las de la familia Bromeliaceae, las cuales poseen hipodermis en ambas caras (Fig. 1a, f, 3c), aunque en algunos sectores de la hoja está pobremente diferenciada del parénquima y algunas veces se ve interrumpida en la superficie abaxial por la presencia de espacios intercelulares o de clorénquima, como sucede en *Aechmea paniculigera*, *Guzmania ventricosa*, *Racinaea* cf. *spiculosa*, *Tillandsia complanata* y *T. longifolia*.

La consistencia del parénquima varía de relativamente compacto a laxo (Fig. 3). En todas las especies de Bromeliaceae, además de las células clorofilianas típicas de esta región, en el mesofilo se observaron áreas con desarrollo de parénquima braciiforme, las cuales se localizan entre los haces vasculares (Fig. 3c). También se encuentran grandes espacios intercelulares en *Heteropsis* sp. (Fig. 3d), *Peperomia alata* (Fig. 3g) y *P. tetraphylla*.

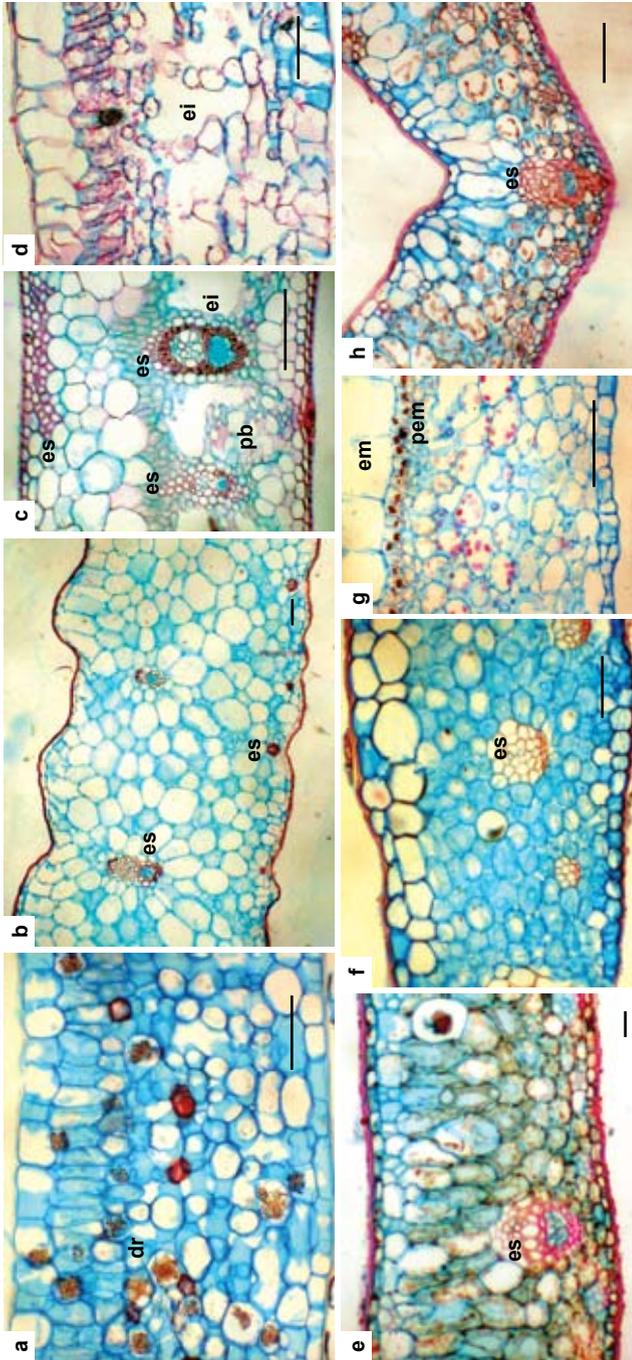


Fig. 3. Sección transversal de la zona media de hojas. **a.** *Anthurium scandens* (Araceae). **b.** *Comparettia falcata* (Orchidaceae). **c.** *Guzmania ventricosa* (Bromeliaceae). **d.** *Heteropsis* sp. (Araceae), nótese los amplios espacios intercelulares. **e.** *Maxillaria notyloglossa* (Orchidaceae). **f.** *Oncidium heteranthum* (Orchidaceae), observéanse grupos de esclerenquima distribuidos en el mesofilo. **g.** *Peperomia alata* (Piperaceae). **h.** *Stelis* cf. *humilis* (Orchidaceae). dr = drusa, ei = espacio intercelular, em = epidermis múltiple, es = esclerenquima, pb = parénquima bractiforme, pem = parénquima en empalizada. Escala = 100 µm.

Tabla 4. Grosor promedio de la lámina foliar y algunas características del mesofilo de las especies de epifitas estudiadas.

Especie	Grosor foliar (μm) \bar{X} (DE)	Hipodermis	Tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo	Esclerénquima en el mesofilo	Cristales	Esclerénquima asociado a los haces
<i>Anthurium scandens</i>	408 (2,4)	-	Bifacial	-	Drusas	+
<i>Aechmea paniculigera</i>	678 (16,2)	+	Equifacial	+	Rafidios	+
<i>Columnea spathulata</i>	371 (73,1)	-	Bifacial	-	-	-
<i>Comparettia falcata</i>	951 (24,5)	-	Equifacial	+	Rafidios	+
<i>Epidendrum carpoporphorum</i>	431 (34,0)	+	íd.	-	íd.	+
<i>E. repens</i>	516 (5,8)	+	íd.	-	íd.	+
<i>Guzmania ventricosa</i>	361 (23,6)	+	Bifacial	+	-	+
<i>Heteropsis</i> sp.	420 (14,1)	-	íd.	-	Rafidios	-
<i>Maxillaria notyloglossa</i>	813 (164,9)	+	Equifacial	+	-	+
<i>Oncidium heteranthum</i>	400 (20,0)	-	íd.	+	-	+
<i>O. zebrinum</i>	431 (34,1)	+	íd.	+	Drusas y rafidios	+
<i>Peperomia alata</i>	742 (51,6)	-	Bifacial	-	Drusas	-
<i>P. tetraphylla</i>	1036 (86,7)	-	íd.	-	íd.	-
<i>Pleurothallis</i> sp.	1068 (133,2)	+	íd.	-	Drusas y rafidios	+
<i>Racinaea</i> cf. <i>spiculosa</i>	486 (23,1)	+	Equifacial	-	-	+
<i>Stelis</i> cf. <i>humilis</i>	279 (17,7)	-	íd.	+	Rafidios	+
<i>Tillandsia complanata</i>	246 (13,6)	+	íd.	+	-	+
<i>T. fendleri</i>	418 (32,0)	+	Bifacial	+	-	+
<i>T. longifolia</i>	625 (21,2)	+	Equifacial	+	-	+
<i>Vriesea incurvata</i>	285 (28,0)	+	Bifacial	+	-	+

+ = Presente

- = Ausente

íd. = ídem

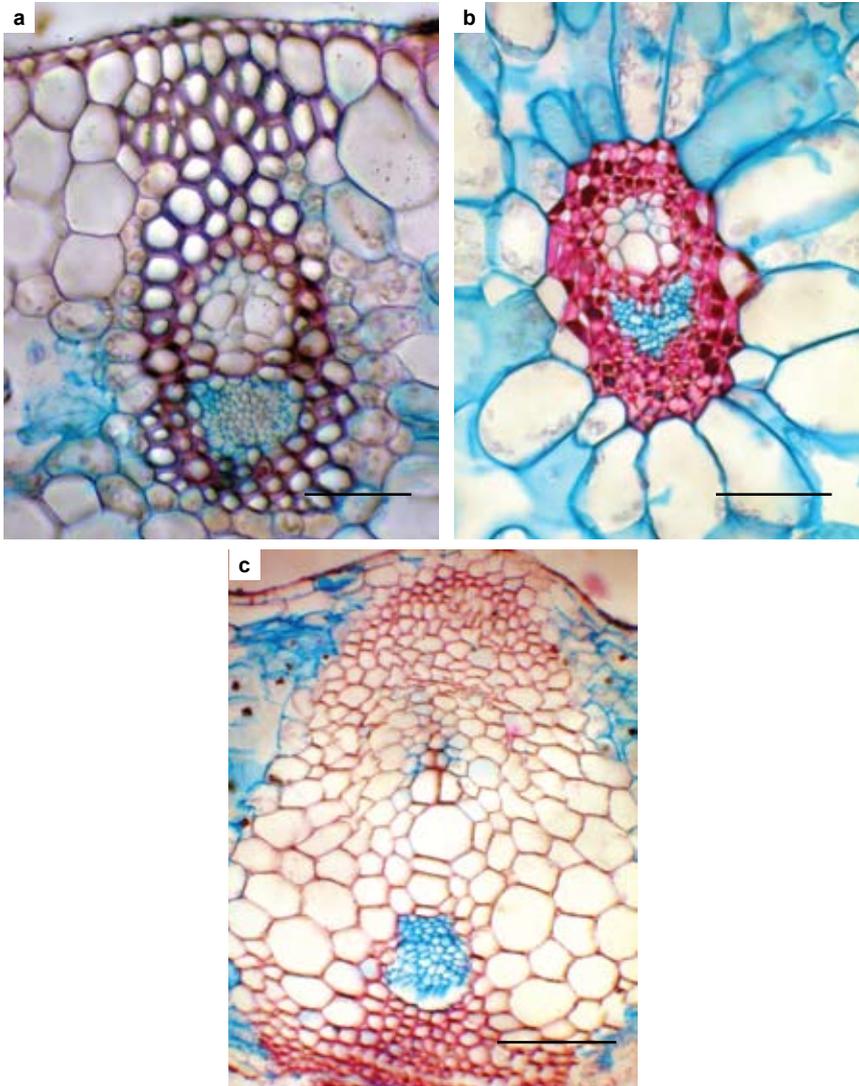


Fig. 4. Haces vasculares en sección transversal. **a.** *Tillandsia complanata* (Bromeliaceae). **b.** *Pleurothallis* sp. (Orchidaceae). **c.** *Oncidium zebrinum* (Orchidaceae). Escala = 50 μm .

En el mesofilo de las especies de Araceae, Pipeperaceae, Gesneriaceae y Orchidaceae (excepto en *Epidendrum carpophorum* y *Oncidium heteranthum*) son visibles cristales tipo drusa y/o rafidios (Tabla 4).

El tejido mecánico más frecuente en las especies estudiadas es el esclerén-

quima, el cual se presenta mayormente asociado a los haces vasculares mayores (Fig. 3b, c, e, h) y en ocasiones como grupos aislados en el mesofilo, como ocurre en *Guzmania ventricosa* (Fig. 3c) y en *Oncidium heteranthum* (Fig. 3f).

Los haces vasculares y las fibras que los rodean presentan una indiscutible analogía estructural por familia. En las Bromeliaceae los haces vasculares son colaterales cerrados y están rodeados por una vaina esclerenquimática con extensiones hacia la epidermis adaxial (Fig. 4a). En las Orchidaceae también se presentan haces colaterales cerrados, rodeados por una vaina esclerenquimática de mayor grosor que en Bromeliaceae (Fig. 4b), pero pocas veces con extensiones hacia la epidermis adaxial (Fig. 4c); destaca *Oncidium heteranthum* ya que en ocasiones presenta haces anfibasales. En las especies de Araceae y en las dicotiledóneas también se observaron haces vasculares cerrados.

DISCUSIÓN

Una característica determinante de la estratificación de las epífitas es la disponibilidad de agua (Benzing 1998), ya que las fuentes de agua en los bosques nublados son la lluvia y el agua de condensación que es interceptada de la neblina y no siempre están disponibles, porque en algunas ocasiones el sistema de nubes puede disiparse por largos períodos, y porque el sustrato de crecimiento de las epífitas no les permite contar con el agua que estaría disponible si crecieran directamente en el suelo. Por lo tanto, se plantea que las epífitas están sometidas a fuertes períodos de sequía (Gentry 1995). Otros factores ambientales que condicionan la distribución vertical de las epífitas son la luz y la humedad (Pittendrigh 1948; ter Steege & Cornelissen 1989; Benzing 1984, 1990, 2000; Earnshaw *et al.* 1987; Medina 1990; Griffiths & Maxwell 1999). En particular, se ha indicado que la variación en el grosor de la cutícula está determinada por la exposición al sol, hojas expuestas tienden a desarrollar cutículas de mayor espesor en ambas epidermis (Benzing 2000; Dickison 2000). Sin embargo, esto no se cumple estrictamente en el caso de las especies estudiadas, ya que por ejemplo, *Peperomia tetraphylla*, taxón con la cutícula de mayor espesor, crece en el estrato bajo lo que probablemente se relacione con su carácter de holoepífita. La mayoría de las especies tipificadas como holoepífitas tienen cutícula de medianamente gruesa a gruesa, excepto en las Bromeliaceae, lo que quizás esté asociado a los rasgos particulares de las células epidérmicas en esta familia, observados en las especies estudiadas y referidos en la literatura (Tomlinson 1969; Smith & Downs 1974; Braga 1977; Aoyama & Sajo 2003; De Sousa *et al.* 2005).

Sólo una de las especies estudiadas que crece en el estrato medio y posee hojas mesofilas, presenta hojas anfiestomáticas, el resto las tiene hipostomáticas, lo cual se ha asociado con una mayor capacidad para regular la pérdida de agua por transpiración (Torres *et al.* 1996). Algunos autores plantean que hojas hipostomáticas son comunes en plantas que crecen en regiones húmedas (Fahn & Cutler 1992; Dickison 2000). Esta característica predomina en la mayoría de las espe-

cies de la familia Bromeliaceae, así como en algunas orquídeas (Smith & Downs 1974; Fahn & Cutler 1992; Oliveira & Sajo 1999; Ely *et al.* 2007).

Caracteres como la densidad estomática y el tamaño estomático son altamente variables entre las especies y no muestran una relación con la posición vertical que ocupa la epífita en el hospedero, como sucede en el trabajo realizado por Roth (1990) en el bosque nublado de Rancho Grande. Tomando en cuenta los rangos definidos por Roth (1984, 1990), los valores de densidad estomática resultaron bajos (≤ 100 estomas/mm²), sólo en *Stelis* cf. *humilis* se registró un valor superior (144 estomas/mm²). El promedio encontrado para las epífitas estudiadas se corresponde con el registrado para especies que crecen entre 0 y 1,3 m de altura en el bosque nublado de Rancho Grande; este estrato está representado básicamente por especies herbáceas y constituye la zona de plantas de sombra (Roth 1990). Holbrook & Putz (1996) consideran que las epífitas poseen una densidad estomática baja si se comparan con plantas terrestres, debido a la necesidad de reducir la transpiración por la baja y temporal disponibilidad de agua que caracteriza el hábito epifítico, sobre todo en la temporada de sequía. Sin embargo, también se plantea que las plantas que crecen en el dosel con baja concentración de CO₂ y/o estrés hídrico tienen alta densidad estomática y poros pequeños, como se ha comprobado en algunos helechos epífitos *Asplenium cuspidatum* Lam., *Ekaphoglossum glaucum* T.Moore, *E. petiolatum* (Sw.) Urb., *Phlebodium areolatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd. J.Sm., *Pleopeltis mexicana* (Fée) Mickel & Beitel., *Polypodium plebeium* Schldt. & Champ., *P. puberulum* Schldt. & Champ. en los cuales se contabilizaron hasta 130 estomas/mm² en las especies que crecen en el dosel y 50 estomas/mm² en las que están en el sotobosque (Hietz & Briones 2004).

Los estomas de las especies epífitas estudiadas se pueden catalogar como medianos a grandes si se considera el rango propuesto por Wilkinson (1979), lo cual no coincide con lo esperado para plantas que aparentemente soportan déficit hídrico. En helechos epífitos del bosque nublado se ha referido que el tamaño del estoma disminuye en un 35% entre las especies del dosel y del sotobosque (Hietz & Briones 2004), además presentan valores relativamente bajos (entre 20 y 13 μm) si se comparan con la longitud promedio obtenida en este trabajo para el grupo de epífitas evaluadas (37,2 μm). En resumen, las epífitas estudiadas combinan baja densidad estomática con poros grandes, lo cual probablemente les permita controlar mejor el intercambio de gases bajo las condiciones ambientales del bosque nublado de Altos de Pipe.

Los tricomas peltados en las Bromeliaceae están ampliamente referidos en la literatura como un rasgo que les permite absorber humedad del ambiente; además, en géneros emblemáticos como *Tillandsia* los tricomas han sido una característica relevante para adaptarse al hábitat epifítico (Smith & Downs 1974; Benzing *et al.* 1978; Benzing 2000; Scatena & Segecin 2005). En las otras especies con tricomas (*Columnea spathulata*, *Peperomia alata* y *P. tetraphylla*), probablemente se trate de rasgos genéticos que presentan una gran diversidad a nivel de familias e incluso en un mismo individuo. En la epífita *Peperomia dahlstedtii* se

presentan tricomas glandulares y células con aceite en el pecíolo y en la lámina (Souza *et al.* 2004); en dos especies de *Peperomia* que crecen en un bosque nublado cerca de Mérida se registran tricomas erectos unicelulares a bicelulares en *P. rhombea* Ruiz & Pav. y glandulosos pluricelulares en *P. tetraphylla* (Ely & Torres 2007), como también se evidenció en este trabajo. Sin embargo, la información sobre estos aspectos y sus relaciones con otras estructuras o importancia ecológica en estos grupos es muy escasa o casi nula si se compara con el trabajo realizado en los tricomas de Bromeliaceae.

El rasgo anatómico más evidente como adaptación de estas especies al hábito epifítico es la presencia de tejidos almacenadores de agua ya sea a nivel epidérmico, presentándose una sola capa de células voluminosas o varias capas, como ocurre en las especies de Piperaceae, o del mesofilo, diferenciándose claramente una hipodermis, como en Bromeliaceae y Orchidaceae. La hipodermis es considerada una estructura para el almacenamiento de agua, generalmente presente en muchas epífitas de diferentes taxa (Metcalf & Chalk 1957; Esau 1972; Pridgeon 1986). Algunos autores plantean que la hipodermis es una característica importante para la resistencia de las plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC) a temporadas de sequía que, junto con una baja densidad estomática, impide la desecación de forma más efectiva que a través de la alta eficiencia de uso de agua que se asocia a la fijación nocturna de CO₂ (Medina 1987). También se ha indicado que la hipodermis ejerce una función relevante en la economía del calor, especialmente en epífitas con metabolismo MAC (Madison 1977; Ely *et al.* 2007). La presencia de estos tejidos reservantes de agua genera valores relativamente altos de grosor foliar (suculencia) y en conjunto indican que las especies podrían soportar mejor los períodos de sequía.

El mesofilo de la mayoría de las especies estudiadas presenta parénquima clorofiliano homogéneo y las hojas bifaciales muestran una ligera diferenciación entre los dos tipos de parénquima, que se caracteriza por un parénquima en empalizada con células bastante cortas. Esto era de esperarse, ya que la radiación incidente sobre estas hojas es relativamente baja por la sombra que brinda el follaje del hospedero y de los árboles cercanos, como sucede en *Pleurothallis* sp., que es la única especie que posee dos capas de parénquima en empalizada y crece en el estrato medio. Otro factor que determina una menor intensidad lumínica es la presencia de neblina. Sin embargo, en otros bosques nublados como el de Rancho Grande la estructura del dosel es muy heterogénea, lo que resulta en una gran variabilidad de la cantidad de luz disponible en los estratos inferiores (Vareschi 1968).

Las especies de Bromeliaceae poseen en su mesofilo islotes de aerénquima (rasgo propio de plantas acuáticas); estos espacios intercelulares o canales de aire son comunes en varias especies de epífitas (Benzing 1990; Aoyama & Sajo 2003; Proença & Sajo 2004; Scatena & Segecin 2005) y hacen posible el flujo de gases entre el aire exterior y el tejido fotosintético, y también pueden permitir que el agua sea almacenada en el parénquima acuífero (Scatena & Segecin 2005).

También en el mesofilo de la mayoría de estas epífitas se observaron idio-

blastos con rafidios y/o drusas; según Bonates (1993), quien trabajó con orquídeas epífitas, esto pudiese relacionarse con balance iónico y osmorregulación de la planta. Además, en varias de las especies estudiadas se evidenció en esta región la presencia de células esclerenquimáticas aisladas o en grupos pequeños, ubicadas mayormente en las proximidades de las dos epidermis; es probable que las mismas le confieran resistencia mecánica durante los movimientos de expansión y contracción por la pérdida de turgencia de las hojas (Tomlinson 1969; Pridgeon 1982).

En las especies analizadas se observaron haces vasculares colaterales cerrados, excepto en *Oncidium heteranthum* que presentó además, haces anfigvasales, resultado probablemente de la unión de haces colaterales como se ha descrito para otras monocotiledóneas (Castro & Menezes 1995). En la mayoría de los taxa, estos haces están asociados con células esclerenquimáticas que constituyen, como se señaló antes, una forma de evitar el colapso celular ante una condición de estrés hídrico (Tomlinson 1969; Pridgeon 1982).

El estudio realizado muestra en las diferentes especies la presencia de caracteres que son interpretados como adaptaciones para economizar agua. Sin embargo, es evidente una combinación de rasgos mesomórficos y xeromórficos (Dickison 2000). La frecuencia de unos u otros caracteres depende de la posición que ocupan las epífitas en el hospedero y de la interacción con el ambiente (Benzing 1990, 1998, 2000; Proença & Sajo 2004; De Sousa *et al.* 2005). Se esperaba que las epífitas de sitios expuestos (estrato alto), donde la humedad atmosférica disminuye fuertemente, tuviesen hojas con características xeromórficas; dentro de este grupo están *Columnnea spathulata*, *Oncidium zebrinum*, *Tillandsia fendleri*, *T. longifolia* y *Vriesea incurvata*; no obstante, en estas especies no siempre predominó este tipo de rasgos, los cuales fueron evidentes en *Aechmea paniculigera*, *Heteropsis* sp., *Epidendrum repens*, *Peperomia alata* y *P. tetraphylla*, que crecen en la copa interna de los árboles y dentro del sotobosque, lugar en el cual se esperan condiciones más húmedas. Es evidente que estas especies han desarrollado diferentes estrategias morfoanatómicas para adaptarse al epifitismo, tal como ha sido señalado en otras epífitas (Ely *et al.* 2007).

En conclusión, las epífitas evaluadas exhiben rasgos que demuestran alto grado de especialización morfoanatómica, que les permite colonizar el ambiente epifítico y que las hace diferentes de otro hábitat. Variables como la luz y la humedad pueden moldear el comportamiento de las especies, debido a los gradientes microclimáticos que se presentan entre el sotobosque y el dosel, pero las especies estudiadas no muestran un patrón común entre ellas. Asimismo, fue evidente que muchos de los rasgos adaptativos son de naturaleza morfogenética, ya que se corresponden en los integrantes de cada familia botánica (Bromeliaceae y Orchidaceae) y son independientes de la posición que ocupa sobre el hospedante.

Sería apropiado continuar el trabajo evaluando en otras localidades las mismas especies, para ver cómo cambios en la disponibilidad de agua, luz, nutrientes, entre otros factores, se ven reflejados en variaciones cuantitativas de los caracteres, considerando además, otros órganos como pseudobulbos, raíces –velamen–, etc.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ernesto Medina, por incentivar el estudio de las epífitas del IVIC, además de facilitar el uso del Laboratorio de Anatomía Vegetal y los recursos del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Agradecemos también a los árbitros por las valiosas observaciones al texto final de este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aoyama, E.M. & M.D.G. Sajo. 2003. Estructura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgénero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). *Revista Brasil. Bot.* 26(4): 461-473.
- Benzing, D.H. 1984. Epiphytic vegetation: A profile and suggestions for future inquiries. In: Medina, E., H.A. Money & C. Vazquez-Yanes (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, pp. 155-172. Proc. Intern. Symp. México.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D.H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: The significance of resident epiphytes. *Clim. Change* 39: 519-540.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. University Press, Cambridge.
- Benzing, D.H., J. Seemann & A. Renfrow. 1978. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its habitat selection. *Amer. J. Bot.* 65: 359-365.
- Bonates, L.C. 1993. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia. II. Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia Central. *Acta Amazon.* 23(4): 315-348.
- Braga, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. *Acta Amazon.* 77 (3): 1-74.
- Castro, N.M. & N.L. Menezes. 1995. Aspectos da anatomia foliar de algumas espécies de *Paepalanthus* Kunth, Eriocaulaceae da Serra do Cipó (Minas Gerais). *Acta Bot. Brasil.* 9: 213-229.
- De Sousa, G.M., M.E. Maranhão & M.G.L. Wanderley. 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Revista Brasil Bot.* 28(3): 603-613.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative plant anatomy*. Ecological anatomy, Elsevier Inc. Amsterdam.
- Earnshaw, M.J., K. Winter, H. Ziegler, W. Stichler, N.E.G. Cruttwell, K. Kerenga, P.J. Cribb, J. Wood, J.R. Croft, K.A. Carver & T.C. Gunn. 1987. Altitudinal changes in the incidence of crassulacean acid metabolism in vascular epiphytes and related life forms in Papua New Guinea. *Oecologia* 73: 566-572.
- Ely, F. & F. Torres. 2007. Anatomía foliar comparada de dos epífitas suculentas de

- la selva nublada de Venezuela. XVII Congreso Venezolano de Botánica. Universidad del Zulia. Maracaibo, Venezuela.
- Ely, F., F. Torres, F. Rada & Y. León. 2007. Estudio morfo anatómico de dos orquídeas de una selva nublada tropical. *Interciencia* 32(6): 410-418.
- Esau, K. 1972. *Anatomía vegetal*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona.
- Fahn A. & D.F. Cutler. 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Gentry, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. In: Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.). *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forest*, pp. 103-126. New York Botanical Garden, New York.
- Gentry, A. & C. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- Gibson, A.C. 1996. *Structure-function relations of warm desert plants*. Springer, Berlin.
- Gordon, C.A., R. Herrera & T.C. Hutchinson. 1994. Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela. I. Frequency and duration of fog. *Atmos. Environm.* 28: 323-337.
- Griffiths, H. & K. Maxwell. 1999. In memory of C.S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Funct. Ecol.* 13:15-23.
- Helbsing, S., M. Riederer & G. Zotz. 2000. Cuticles of vascular epiphytes: Efficient barriers for water loss after stomatal closure? *Ann. Bot.* 86: 765-769.
- Hietz, P. & O. Briones. 2004. Adaptaciones y bases fisiológicas de la distribución de los helechos epifitos en un bosque de niebla. In: Cabrera, M. (ed.). *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas al estrés en los ecosistemas*, pp. 121-138. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso.
- Holbrook, N.M. & F.E. Putz. 1996. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. *Pl. Cell Environm.* 19(6): 631-642.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill, New York.
- Kraus, J.E., H.C. Sousa, M.H. Resende, N.M. Castro, C. Vecchi & R. Luque. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant material. *Biotechnol. Histochem.* 73: 235-243.
- Kress, J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2-22.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13.
- Medina, E. 1987. Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Revista Biol. Trop.* 35(1): 55-70.
- Medina, E. 1990. Ecofisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Bol. Acad. Nac. Ci.* 59(1-2): 71-100.

- Medina, E., V. García & E. Cuevas. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest of the upper Río Negro region. *Biotropica* 22(1): 51-64.
- Metcalfe, C.R. & L. Chalk. 1957. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol II, Oxford University Press, Londres.
- Mora-Osejo, L.E., N. Becerra & B. Coba. 1994. Anatomía foliar de las plantas de páramo. In: Mora-Osejo, L.E. & H. Sturm (eds.). *Estudios ecológicos del páramo y del bosque Altoandino cordillera Oriental Colombiana* Tomo I. pp. 257-348. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Colección Álvarez Lleras N° 6), Bogotá.
- Oliveira, V.D.C. & M.D.G. Sajo. 1999. Anatomia foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. *Revista Brasil Bot.* 22(3): 365-374.
- Pridgeon, A.M. 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 69(6): 921-938.
- Pridgeon, A.M. 1986. Anatomical adaptations in Orchidaceae. *Lindleyana* 1(2): 90-101.
- Pittendrigh, C.S. 1948. The Bromeliad *Anopheles malaria* complex in Trinidad I. The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Proença, S.L. & M.G. Sajo. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo Brasil. *Acta Bot. Bras.* 18(2): 319-331.
- Rada, F. & R. Jaimez. 1992. Comparative ecophysiology and anatomy of terrestrial and epiphytic *Anthurium bredemeyeri* Schott in a Tropical Andean cloud forest. *J. Exp. Bot.* 43(250): 723-727.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.
- Roth, I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. W. Junk Publishers, Boston.
- Roth, I. 1990. *Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Ruzin, S.E. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Cambridge. Oxford University Press, Oxford.
- Sanhueza, E. 2002. Un recuento de los estudios de química atmosférica en el bosque nublado de Altos de Pipe (IVIC). In: Flores, S. (ed.). *Contribución al conocimiento de la ecología, química ambiental y otros aspectos importantes del bosque nublado de Altos de Pipe, Venezuela*, pp. 1-8. Ministerio de Ciencia y Tecnología, IVIC, Centro de Ecología. Altos de Pipe, Venezuela.
- Sanhueza, E., M. Santana & M. Hermoso. 1992. Gas- and aqueous-phase formic and acetic acids at a tropical cloud forest site. *Atmos. Environm.* 26 A: 1421-1426.

- Scatena, V.L. & S. Segecin. 2005. Anatomía foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Revista Brasil Bot.* 28(3): 635-649.
- Schreiber, L & M. Riederer. 1996. Ecophysiology of cuticular transpiration: comparative investigation of cuticular water permeability of plant species from different habitats. *Oecologia* 107: 426- 432.
- Smith, L.B. & R.J. Downs. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Fl. Neotrop.* 14(1): 1-658.
- Sokal, R.R. & P.J. Rohlf. 1981. *The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd. Ed. W.H. Freeman, San Francisco.
- Souza, L.A., I.S. Moscheta & J.H.G. Oliveira. 2004. Comparative morphology and anatomy of the leaf and stem of *Peperomia dahlstedtii* C.DC., *Ottonia martiana* Miq. and *Piper diospyrifolium* Kunth (Piperaceae). *Gayana Bot.* 61(1): 6-17.
- Sugden, A.M. 1985. Leaf anatomy in a Venezuelan montane forest. *Bot. J. Linnean Soc.* 90 (4): 231-241.
- ter Steege, H. & J.H.C. Cornellissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21(4): 331-339.
- Tomlinson, P.B. 1969. Commelinales-Zingiberales. In: Metcalfe, C.R. (ed.). *Anatomy of the Monocotyledons*, pp. 193-294. Clarendon Press, Oxford University Press, Oxford.
- Torres, F., J. Gaviria & J. Peraza. 1996. Anatomía foliar en Proteaceae sudamericanas, con énfasis en las esclereidas. *Plantula* 1(2): 197-149.
- Vareschi, V. 1968. Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Bot. Venez.* 3: 239-264.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf). In: Metcalfe, C. & L. Chalk (eds.). *Anatomy of Dicotyledons*. Vol. I, pp. 97-165. Clarendon Press, Oxford.

