

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA FOLIAR DE *MONOCHAETUM MERIDENSE* (MELASTOMATACEAE)

Leaf morphology and anatomy of *Monochaetum meridense* (Melastomataceae)

Francisca ELY, Fresia TORRES y Juan GAVIRIA

Centro Jardín Botánico de Mérida. Facultad de Ciencias. Núcleo La Hechicera.
Universidad de Los Andes. Mérida. fely@ula.ve

RESUMEN

Monochaetum meridense (H.Karst.) Naudin es un arbusto de amplia distribución en los andes sudamericanos, pese a ello, los estudios de la especie se limitan a escasos trabajos morfológicos y florísticos. Ello motivó el estudio de su estructura foliar, con el objeto de relacionar la misma con su hábitat y distribución altitudinal en la Sierra Nevada de Mérida, una cadena de vegetación poco intervenida, que abarca bosques nublados, bosques parameros y vegetación de páramo. *M. meridense* crece entre los 2.400-3.400 m snm, presenta hojas glabras, de cutícula delgada, con escaso contenido de esclerénquima, parénquima esponjoso y venación laxos, atributos que la caracterizan como una especie mesomórfica; sin embargo, su epidermis adaxial de paredes anticlinales altas y engrosadas, mesofilo bien diferenciado y el parénquima en empalizada compacto, indican un comportamiento heliófito y explican su presencia a lo largo del gradiente muestreado, en el cual no se hallaron diferencias significativas en los especímenes provenientes de diferentes altitudes.

Palabras clave: *Monochaetum meridense*, Anatomía foliar, Venación, Heliófita, Bosque Nublado, Venezuela

ABSTRACT

Monochaetum meridense (H.Karst.) Naudin is a widely distributed shrub of the South American Andes, however, the studies carried out for this species are restricted to a few morphological descriptions and floristic surveys. This motivated the authors to describe the leaf structure, and if possible, to relate it with the species habitat and distribution along a gradient in the Sierra Nevada of Mérida, a relatively undisturbed mountain range that comprises cloud forests, upper montane-forests (bosques parameros) and páramo vegetation. *M. meridense* grows between 2.400-3.400 m asl, it presents a thin cuticle, a scarce content of schlerenchyma, lax spongy parenchyma and vein pattern, characters that depict *M. meridense* as a mesophyte, however, the tall and thickened anticlinal walls of the upper epidermic cells, along with the well differentiated mesophyll and compact palisade parenchyma, suggest a heliophyte conduct and explain the species preference for sunny environments along this gradient, in which no significant differences were observed among the individuals growing at different altitudes.

Key words: *Monochaetum meridense*, Leaf anatomy, Vein pattern, Heliophyte, Cloud Forest, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Monochaetum meridense (H.Karst.) Naudin es un arbusto de 0,2-1,5 m de altura y según Wurdack (1973, 1980), se distribuye desde Bolivia hasta Venezuela. El mismo autor señala que los representantes colombianos de esta especie son más pubescentes que los venezolanos, sin embargo, no se han encontrado hasta la fecha estudios morfoanatómicos realizados para la especie en Colombia que permitan resolver estas discrepancias, ni existen estudios anatómicos previos para esta especie. En Venezuela crece entre los 2.400-3.300 m snm en los estados Mérida, Táchira y Trujillo (Wurdack 1973). Vareschi (1978) señala para el estado Mérida, un rango de distribución altitudinal que abarca desde los 2.800-4.300 m snm e incluye a la especie en la flora de los páramos de Mérida, en cambio Briceño & Morillo (2002) establecen un rango de distribución altitudinal de 3.300-3.700 m snm, para los estados Mérida, Táchira y Zulia. Este último rango es más cercano al señalado por Wurdack (1973) para la Flora de Venezuela que el indicado por Vareschi para Mérida (1978). Si se analizan los rangos de distribución propuestos por Wurdack (1973, 1980) para la flora de Venezuela y la de Ecuador, es evidente que éstos sólo abarcan el límite altitudinal inferior establecido para los páramos propiamente dichos, por lo que no podría considerarse como un elemento típico de estas formaciones vegetales.

En la Sierra Nevada de Mérida, *M. meridense* se asocia al bosque nublado que se presenta a partir de los 2.400 m snm y asciende hasta el límite superior de los bosques, conocidos como bosques parameros (Ricardi 2000) o bosque nublado montano alto, hasta una altitud de 3.400 m snm pero no se encuentra asociado a la vegetación del páramo abierto (Ely 1996; Tirado 1997). *M. meridense* es fácil de reconocer por sus hojas de venación acródroma, flores purpúreas llamativas con estambres amarillos y frutos capsulares rojo carmín. A lo largo del gradiente mencionado, esta especie constituye un elemento típico de bordes de senderos y al incursionar en las comunidades boscosas, su presencia es irregular y se concentra en claros y en la periferia. Sin embargo, no es exclusiva de los bosques primarios andinos, ya que observaciones de los autores de este trabajo y las realizadas por Garcé (1998) indican que también coloniza bosques secundarios de estas zonas.

Los caracteres anatómicos de las melastomatáceas han sido estudiados por Metcalfe & Chalk (1950) y más recientemente por Mentink & Baas (1992), quienes señalan que se trata de una familia muy heterogénea y con una gran diversidad de tricomas foliares, los cuales fueron descritos en detalle por Wurdack (1986), y que Mentink & Baas (1992) agrupan en 14 categorías según su morfología. Pese a la gran heterogeneidad anatómica de la familia, estos últimos autores establecen como caracteres generales los estomas anomocíticos, anisocíticos y actinocíticos, hipodermis de 1-3 capas, mesofilo bilateral, con una empalizada de 1-3 capas de células, parénquima esponjoso de 2-30 capas, cristales de oxalato de calcio y con frecuencia, esclereidas de diferentes tipos. Sin embargo, en su extensa revisión sólo estudiaron una especie del género *Monochaetum* (*M. lineatum* (D.Don) Naudin) proveniente de Colombia. Los estudios morfológicos de *M. meridense* fueron realizados por Wurdack (1973, 1980) para Venezuela, Colombia y Ecuador. En Mérida, la especie es mencionada en los estudios florísticos realizados en la Sierra Nevada por Vareschi (1978), Tirado (1997) y en la revisión de Briceño & Morillo (2002), aunque estos últimos no indican las localidades de recolección. Garcé (1998) realizó estudios fitoquímicos para la especie y determinó que la producción de taninos era elevada tanto en tallos, raíces como en hojas, en estas últimas las mayores concentraciones se localizaban en el parénquima en empalizada; también comparó las concentraciones de taninos en individuos de la especie provenientes de vegetación secundaria, con individuos provenientes de una selva nublada cercana y encontró que las concentraciones eran mayores en los primeros.

La elección de la hoja como órgano de estudio se basa en su aptitud para reflejar con gran fidelidad las condiciones microclimáticas del hábitat en su estructura

morfoanatómica (Dengler 1994) y las Melastomataceae en particular, se destacan en este sentido (Dudely 1978; Richter 1990). La presencia de *Monochaetum meridense* en claros de bosques nublados y parameros y en vegetación de tipo secundario, sugiere un comportamiento heliófito, el cual usualmente se refleja exo- y endomorfológicamente, en una fisonomía de tipo xeromórfico, caracterizada por una lámina foliar muy reducida, una cutícula brillante o en ausencia de la misma un indumento denso y una consistencia coriácea, y anatómicamente, por la presencia de una hipodermis, un mesofilo bien diferenciado y compacto, células de paredes engrosadas, parénquima en empalizada pluriestratificado, y una elevada proporción de tejidos esclerenquimáticos.

Este estudio se emprendió con la finalidad de realizar en al menos una localidad relativamente poco intervenida (Sierra Nevada de Mérida) un diagnóstico exo- y endomorfológico foliar de *M. meridense*, el cual no sólo serviría como una referencia futura para la especie, sino que además permitiría establecer la relación de cada uno de estos caracteres con el rango de distribución altitudinal y hábitat, para lo cual se estableció el rango de estudio en dicha localidad. Adicionalmente, se pretende conocer si las variaciones anatómicas y morfológicas son significativas entre las poblaciones que crecen a diferentes altitudes.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el Parque Nacional Sierra Nevada del estado Mérida, ubicado al SE de la ciudad de Mérida, en el Municipio Libertador, entre los 8° 34' y 8° 36' de Lat. N y 71° 4' y 71° 7' Long. O (Petit 1984). La recolección de muestras foliares se realizó a lo largo de un gradiente altitudinal de 2.450-3.500 m snm. Se muestrearon las comunidades vegetales propias de los diferentes pisos altitudinales que se ubican a lo largo de este gradiente: el bosque nublado, el bosque paramero y la vegetación de transición entre estas dos formaciones, y las porciones del páramo que se interdigitan con el bosque paramero (o nublado montano alto), muestreando tanto en las orillas, es decir, en los senderos, como en los claros ubicados dentro de estos bosques. Para ello, se delimitó una transecta coincidente con el trayecto cubierto por el teleférico Mérida-Pico Espejo; es decir, desde los alrededores de la Estación "La Montaña" (2.450 m snm) hasta la Estación "La Aguada" (3.300 m snm). El clima a lo largo de esta vertiente, como ocurre típicamente en las altas montañas tropicales, se destaca por acentuadas fluctuaciones en los ciclos diarios de temperatura, con temperaturas diurnas de 18°C en los días más cálidos del año, pero que pueden descender hasta 7°C en la noche e inclusive, hasta 5°C (Monasterio & Reyes 1980).

El muestreo se realizó desde mayo hasta diciembre de 1995. Las elevaciones muestreadas fueron 2.450, 2.800 y 3.500 m snm. Allí se recolectó un total de nueve muestras, tres procedentes de tres individuos diferentes para cada altitud. Los especímenes fueron colectados al azar dentro de las poblaciones, pero se colectaron únicamente individuos plenamente desarrollados.

Los especímenes se guardaron en la colección del herbario del Centro Jardín Botánico de La Universidad de Los Andes (MERC), de la Facultad de Ciencias, núcleo La Hechicera, y colectados en el trayecto de Estación La Montaña – La Aguada. *F. Ely & J. Gaviña 402* (2.400 m snm), *407* (2.800 m snm) y *412* (3.400 m snm). Vouchers: *Monochaetum meridense*. VENEZUELA: **MÉRIDA**: Municipio Libertador. La descripción exomorfológica de las hojas se realizó siguiendo los criterios empleados por Vareschi (1980) y Moreno (1984). Para ello se tomaron en cuenta contorno de la lámina, largo x ancho, margen, superficie y consistencia de la

misma. Para las mediciones del tamaño foliar se determinó el valor promedio de 20 hojas procedentes de diferentes individuos, colectadas al azar en las tres altitudes muestreadas. La terminología utilizada para describir los tricomas está basada en la propuesta por Wurdack (1986) para Melastomataceae.

La venación se estudió en hojas aclaradas con hipoclorito de sodio diluido (Johansen 1940) y diafanizadas con hidrato de cloral, siguiendo la técnica de Foster (1950), con las modificaciones sugeridas por Hickey (1973). Una vez diafanizadas, se coloraron con safranina (Johansen 1940). La nomenclatura empleada para describir la venación es la propuesta por Hickey (1973).

Para los estudios anatómicos se utilizaron muestras provenientes de tres individuos diferentes para cada altitud; de ellos se seleccionaron hojas completamente expandidas de la región media de la planta y se fijaron en FAA (Johansen 1940). Del material fijado se utilizaron porciones de la región media de la lámina. Las epidermis se desprendieron empleando la técnica de ácido nítrico-ácido crómico propuesta por Jeffrey (en Johansen 1940). Éstas se tiñeron con la doble coloración de fucsina básica-azul de astra de Luque *et al.* (1996). Como medio de montaje se utilizó una solución acuosa de glicerina (Johansen 1940).

El mesofilo y el nervio medio se estudiaron en secciones transversales de la región media de la lámina y se seleccionaron las cinco preparaciones mejores para cada altitud (provenientes de hojas de los tres individuos muestreados), tanto en secciones realizadas a mano, como en secciones de material deshidratado en la serie de alcohol butílico incluido en paraplast (Johansen 1940), en cuyo caso se cortaron en un micrótomos de deslizamiento y se montaron en bálsamo de Canadá. Los cortes realizados a mano alzada se montaron en solución acuosa de glicerina 40% (Johansen 1940). En ambos casos se tiñeron los cortes con la doble coloración de safranina-azul de alcian desarrollada por Tolivia & Tolivia (1987). La presencia de elementos lignificados se determinó empleando fluoroglucina disuelta en ácido clorhídrico concentrado (Johansen 1940). La morfología y posición de las esclereidas se estudiaron en macerados de hojas que fueron aclarados previamente con hidróxido de sodio e hipoclorito de sodio, posteriormente diafanizadas con hidrato de cloral (Foster 1950) y coloreadas con safranina disuelta en etanol (Johansen 1940). Los macerados se montaron en glicerina acuosa (Johansen 1940). El tipo de esclereidas se determinó utilizando la clasificación propuesta por Tschirch (1885, en Metcalfe 1979) y de acuerdo a su posición según Foster (1940) y Rao & Das (1979). La presencia de taninos se determinó en secciones transversales realizadas a mano alzada sumergidas en solución acuosa de cloruro férrico (Johansen 1940).

El grosor de la cutícula, tamaño de las células epidérmicas, estomas, células hipodérmicas, células del parénquima en empalizada y esclereidas, se determinaron en secciones transversales de la hoja midiendo largo x ancho de 20 unidades seleccionadas aleatoriamente, en cinco campos diferentes (considerando de 1-2 campos por preparación), para un total de 100 unidades medidas en cada caso (Torres 1996). La densidad estomática se determinó contando el número de estomas en cinco campos diferentes. El índice estomático se calculó utilizando la fórmula de Salisbury (1927, en Wilkinson 1979). Todos los dibujos fueron efectuados en una cámara lucida incorporada a un microscopio Zeiss, modelo Axioscop 20 y las fotomicrografías se tomaron en una cámara MC80 incorporada a dicho microscopio. La simbología utilizada para representar los tejidos vasculares del nervio medio es la propuesta por Metcalfe & Chalk (1950).

RESULTADOS

Los muestreos de campo a lo largo del gradiente altitudinal 2.450-3.500 m snm señalan que *Monochaetum meridense*, en la vertiente húmeda de la Sierra Nevada, es muy escasa por encima de los 3.400 m snm, podría decirse que su límite altitudinal superior en la vertiente es de 3.500 m snm, ya que no se encontró en los muestreos realizados a elevaciones superiores. Ello indica que, al menos en esta localidad, su rango de distribución altitudinal está mucho más cercano al señalado por Wurdack (1973) de 2.400-3.300 m snm, el cual supera por 200 m y el siguiente rango más cercano es el mencionado por Briceño & Morillo (2002) cuyo límite superior es de 3.700 m snm para los estados Mérida, Táchira y Zulia, en contraste difiere en casi 800 m con el señalado por Vareschi (1978) de 2.800-4.300 m snm para el estado Mérida. El estudio también apoya la poca o nula representatividad de *M. meridense* como un elemento del páramo abierto, ya que no forma asociaciones con las otras especies típicas de esta vegetación, de hecho no es mencionada entre las especies de Melastomataceae que han sido identificadas en los estudios florísticos realizados para los páramos de Mérida (Vareschi 1980; Monasterio 1980), ni en los realizados hasta ahora en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (León 1991; Berg 1996; Ely 1996). A lo largo de su rango de distribución altitudinal en Sierra Nevada, se asocia a claros en formaciones vegetales boscosas o a la vegetación de transición entre éstas. A continuación se describe la estructura foliar tanto externa como interna, en las muestras colectadas a diferentes altitudes.

Morfología foliar y patrón de venación

Hojas opuestas, simples, pecíolo de 0,3-0,8 cm de largo, lámina de 2-3 mm de grosor, elíptico-lanceolada de 2-4 cm de largo por 0,8-2 cm de ancho; ápice agudo y base obtuso-atenuada, margen ciliado ([Fig. 1a, c](#)), y consistencia membranácea hasta cartácea. Lámina glabra en la haz con dos tipos de tricomas en el envés: los primeros, estrigulosos, esparcidos sobre la lámina y cuyo tamaño y densidad incrementa sobre los nervios principales; los segundos, glandulares, esparcidos regularmente sobre la superficie. Venación acródroma suprabasal perfecta, nervio primario delgado, recto, sin ramificaciones; nervios secundarios delgados y arqueados ([Fig. 1a](#)); venas terciarias con un ángulo obtuso casi uniforme, laxamente ramificadas que forman venas intramarginales; venas de cuarto orden con un ángulo recto-obtuso que forman un retículo abierto y laxo; las vénulas están ramificadas de una a dos veces y no forman aréolas ([Fig. 1b, c](#)). Los caracteres morfológicos foliares y el patrón de venación se presentan en la [Tabla 1](#).

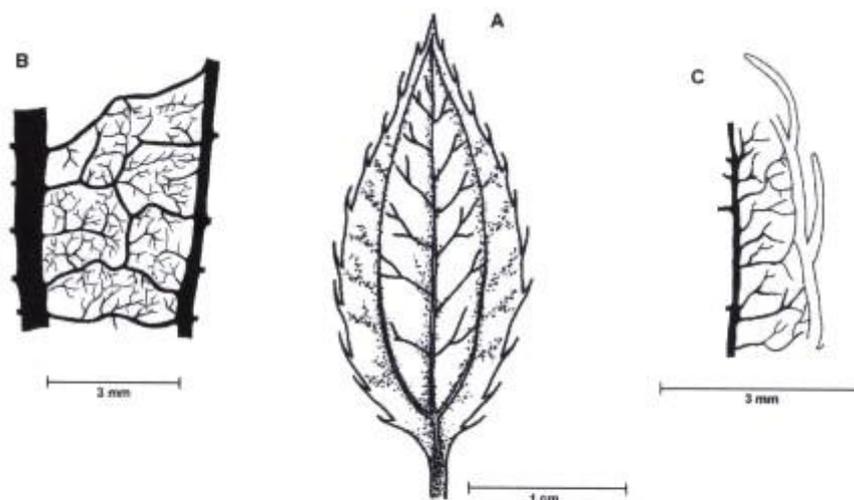


Fig. 1. *Monochaetum meridense*. **a.** Superficie adaxial de la hoja, margen con tricomas ciliados. **b.** Detalle de la venación entre el nervio medio y un nervio lateral, venación laxa, abierta, que no forma aréolas. **c.** Detalle de la venación última marginal.

Tabla 1. Resumen de los caracteres morfológicos.

| Carácter | Largo (cm) | Ancho (cm) | Grosor (cm) | Contorno | Consistencia | Tricomas | Venación |
|----------|------------|------------|-------------|---------------------|--------------|--|-------------------------------|
| Pecíolo | 0,3-0,8 | 0,3-0,4 | 0,3-0,4 | redondo | membranácea | ausentes | - |
| Lámina | 2-4 | 0,8-2 | 0,2-0,3 | elíptico-lanceolado | membranácea | escasos de dos tipos: pluricelulares erectos y glandulosos | acródroma suprabasal perfecta |

Caracteres anatómicos

Las [Tablas 2](#) y [3](#) muestran un resumen de los caracteres anatómicos foliares estudiados. Cutícula delgada, de 7 μm de grosor en ambas superficies y con estrías suaves. Epidermis adaxial glabra, constituida por células grandes, de 5-6 caras, angulosas, de 47 (37-59) μm de largo por 45 (29-63) μm de ancho ([Fig. 2a](#), [3a](#)), en sección transversal son isodiamétricas a rectangulares y de 62 (52-72) μm de alto por 48 (32-68) μm de ancho ([Fig. 2f](#) y [3d](#)), paredes anticlinales rectas, muy engrosadas, con abundantes punteaduras ([Fig. 3a](#)). La pared periclinal externa es ligeramente convexa y la interna cóncava, formando una superficie ondulada sobre el parénquima en empalizada ([Fig. 2f](#), [3d](#)), algunas de las células presentan tabiques transversales. Epidermis abaxial con dos tipos de tricomas, clasificados según Wurdack (1986): los primeros erectos, pluricelulares, que se prolongan de las células epidérmicas, de paredes lisas y ligeramente engrosadas; y los segundos glandulosos, de pedicelo corto, biseriado de 3-5 células y la cabeza globosa-ovalada de 6-8 células de paredes engrosadas, dispuestos siempre en la base de los primeros ([Fig. 2c](#) y [3c](#)). Células epidérmicas polimorfas, de paredes delgadas con el eje mayor paralelo a la lámina; de un promedio de 43 (23-57) μm de largo por 32 (17-43) μm de ancho; paredes anticlinales muy sinuosas ([Fig. 2b](#) y [3b](#)), delgadas y con escasas punteaduras. En sección transversal son rectangulares, bajas, de 12 (9 - 15) μm de alto por 25 (20 - 32) de ancho ([Fig. 2f](#) y [3d](#)). Estomas sólo abaxiales, no sobresalen con respecto al resto de las células epidérmicas ([Fig. 2f](#)), de 22 (19-25) μm de largo por 17 (11-19) μm de ancho y de tipo anomocítico ([Fig. 2b](#) y [3b](#)). Densidad estomática: 400 estomas/ mm^2 . Índice estomático: 17,6%. Mesofilo bifacial en sección transversal y bien diferenciado; parénquima en empalizada uniestratificado, compacto, que ocupa alrededor de la mitad del mesofilo, células altas, delgadas de un promedio de 71 (47-84) μm de largo por 9 (8-12) μm de ancho; su longitud está determinada por la superficie ondulada que forma la pared periclinal interna de las células epidérmicas, la base de cada célula epidérmica coincide con alrededor de 5-10 células del parénquima en empalizada; parénquima esponjoso muy laxo, de 6-7 estratos de células muy polimorfas, de 23 (7-24) de alto por 52 (23-73) μm de ancho, con el eje mayor paralelo a la lámina y las paredes onduladas ([Fig. 2f](#) y [3d](#)). Tejido vascular formado por abundantes haces pequeños, de 28-36 μm , que forman abundantes conexiones paradermales entre ellos. Los mayores son bicolaterales ([Fig. 2f](#)) y los menores, colaterales, ambos están incluidos en el parénquima esponjoso; vaina vascular parenquimática, de 1-2 estratos de células que están en contacto con el parénquima en empalizada y no forman prolongaciones epidérmicas ([Fig. 2f](#) y [3d](#)). Nervio medio en sección transversal prominente hacia la superficie abaxial y con interrupción del mesofilo hacia la adaxial ([Fig. 2d](#) y [3e](#)); tejido fundamental formado por parénquima de células de paredes engrosadas y algunas esclereidas de corte isodiamétrico, dispuestas hacia la hendidura de la superficie adaxial ([Fig. 2d](#)); sistema vascular formado por un haz grande, en forma de arco y perifloemático, de aproximadamente 137 μm de alto por 187 μm de ancho, orientado hacia la superficie abaxial, y uno a dos haces pequeños, circulares, orientados hacia la superficie adaxial de aproximadamente 26 a 28 μm de diámetro. Vaina vascular parenquimática de 1-2 estratos de células ([Fig. 2d](#) y [3e](#)). Drusas muy abundantes de tamaño variable en idioblastos del parénquima esponjoso ([Fig. 2f](#) y [3d](#)) y del

parénquima fundamental del nervio medio y sobre el tejido vascular hacia la superficie adaxial. Esclereidas de tipo braquiesclereida (Rao & Das 1979), de un promedio de 87 (64-123) μm de largo por 34 (21-48) μm de ancho, isodiamétricas hasta polimórficas, de paredes engrosadas con abundantes punteaduras (Fig. 2e y 3f) cuya disposición es difusa en el parénquima fundamental del nervio medio (Fig. 2d) y los nervios laterales. Taninos presentes en todas las células del mesofilo.

Tabla 2. Resumen de los caracteres anatómicos.

| Cualidad estudiada | Células epidérmicas | | | Células del mesofilo | | | |
|--|----------------------------|----------------------------|----------------------|---------------------------|-----------------------|---------------------------------|------------------------------------|
| | Adaxial | Abaxial | Estomas | Parénquima en empalizada | Parénquima esponjoso | Haces vasculares | Cristales |
| Tamaño promedio de células (μm) | vs: 47 x 45 st: 62 x 48 | vs: 43 x 32 st: 12 x 25 | vs: 22 x 17 | st: 71 x 9 | st: 32 x 52 | pequeños, diámetro de st: 28-36 | idioblastos variables: st: 25 - 40 |
| Tipo | penta - hexagonales | irregulares | anomocítico | uniestratificado | muy laxo | bicolaterales y colaterales | drusas |
| Contorno | angulosas 5- 6 caras | sinuoso | oblongo-ovado típico | células rectas y delgadas | irregular, ramificado | redondo | redondo |

st: sección transversal vs: vista superficial

Tabla 3. Resumen de los caracteres del nervio medio.

| Carácter estudiado | Nervio medio | | | |
|---------------------------|---|--------------------|---------------------------|--------------------------|
| | Composición | Número de estratos | Número de haces | Tamaño (μm) |
| Tejido vascular | haces perifloemáticos | --- | uno grande y 1-2 pequeños | 137 x 187 y 26 x 28 |
| Vaina vascular | células parenquimáticas | 1-2 | --- | --- |
| Tejido Fundamental | células parenquimáticas, drusas y esclereidas | 8-9 | --- | muy variable |
| Tejido esclerenquimáticos | braquiesclereidas | 1-2 | --- | 87 x 34 |

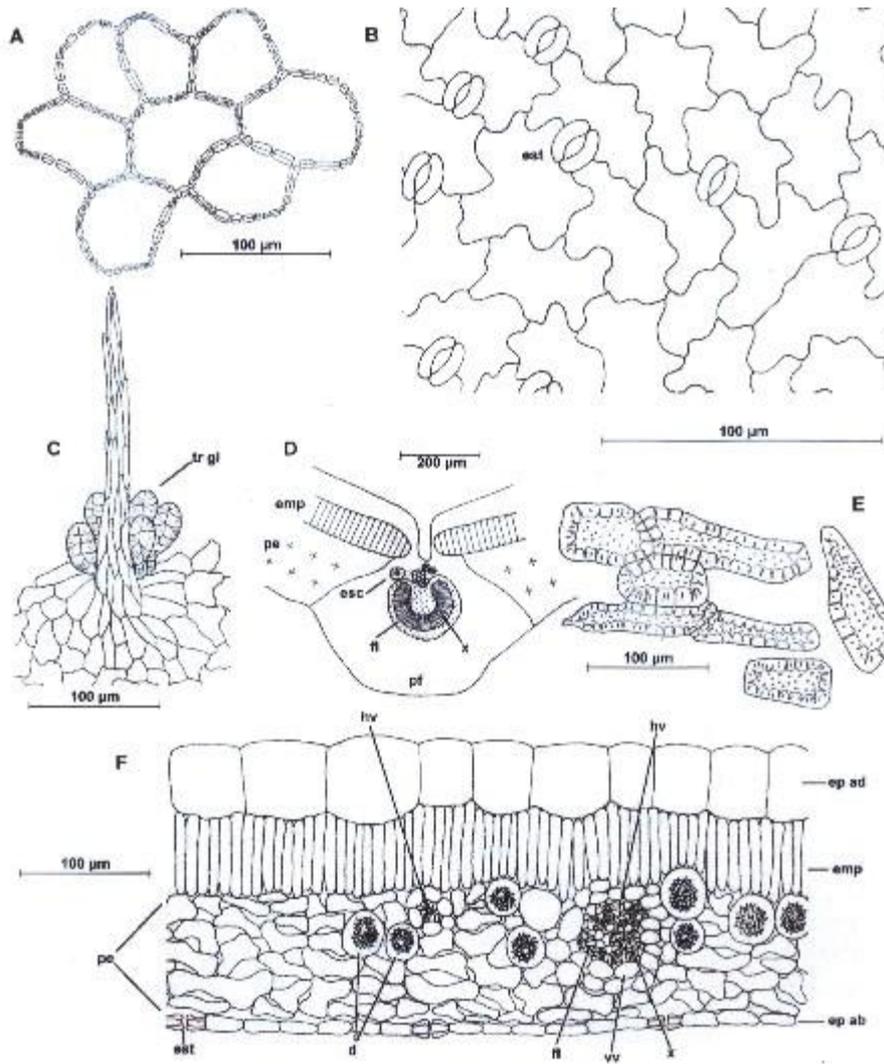


Fig. 2. *Monochaetum meridense*. **a.** Epidermis adaxial en vista superficial. **b.** Epidermis abaxial de células grandes, con paredes anticlinales muy sinuosas y estomas anomocíticos. **c.** Tricoma erecto, pluricelular, de la superficie abaxial rodeado en la base de tricomas glandulares. **d.** Sección transversal del nervio medio con interrupción del mesofilo hacia la superficie adaxial. **e.** Braquiesclereidas de paredes engrosadas con abundantes punteaduras. **f.** Sección transversal de la lámina con un haz vascular mayor, uno menor y drusas. Abreviaturas: (d) drusas; (ep ab) epidermis abaxial; (ep ad) epidermis adaxial; (emp) empalizada; (esc) esclereidas; (est) estomas; (fl) floema; (hv) haz vascular; (pe) parénquima esponjoso; (pf) parénquima fundamental; (tr gl) tricoma glandular; (vv) vaina vascular; (x) xilema.

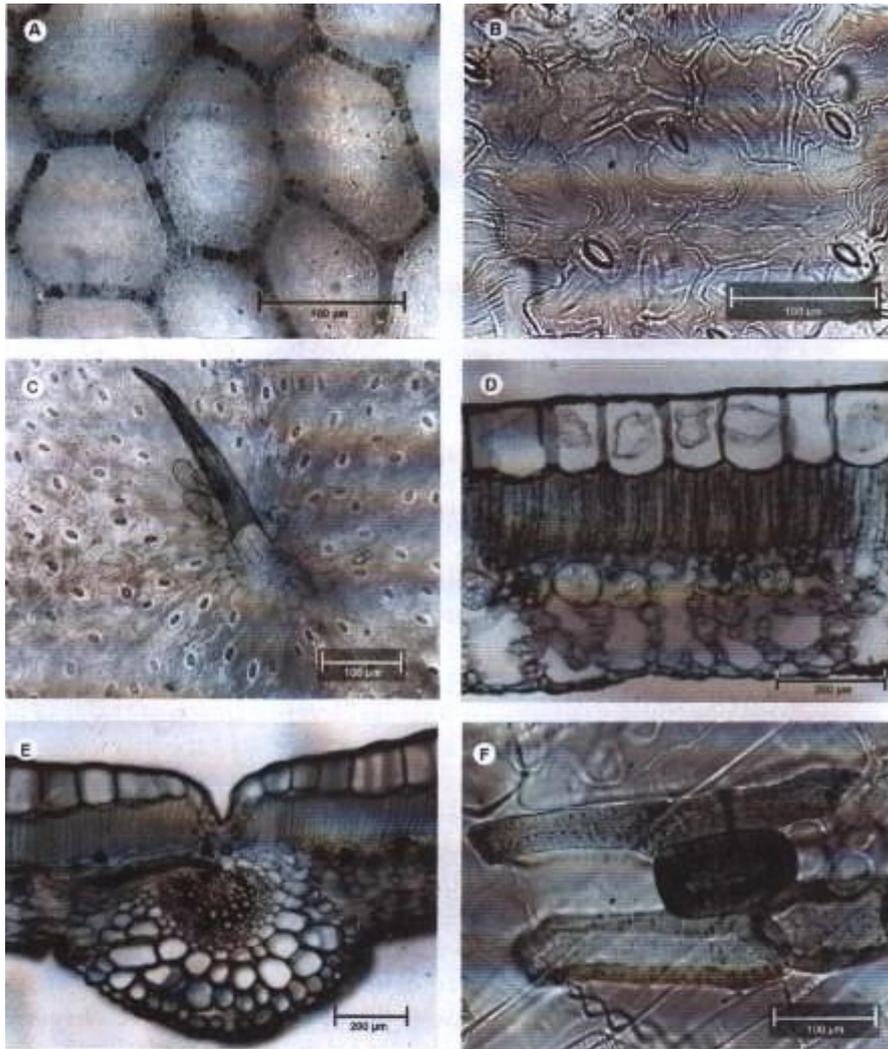


Fig. 3. *Monochaetum meridense*. **a.** Epidermis adaxial en vista superficial, células grandes, paredes con abundantes punteaduras. **b.** Epidermis abaxial en vista superficial, estomas anomocíticos, cutícula con estrías suaves. **c.** Detalle de un tricoma erecto de la superficie abaxial rodeado en la base de tricomas glandulares. **d.** Sección transversal de la lámina, nótese las células epidérmicas altas, el parénquima en empalizada uniestratificado y los espacios intercelulares del parénquima esponjoso. **e.** Corte transversal del nervio medio. **f.** Braquiesclereidas de paredes engrosadas con abundantes punteaduras.

DISCUSIÓN

M. meridense exhibe una estructura foliar que permite catalogarla como una planta mesomórfica, si se toman en consideración caracteres como la cutícula delgada, los estomas y células epidérmicas grandes en ambas superficies; también, por el parénquima esponjoso laxo, con grandes espacios intercelulares y la baja proporción de tejidos esclerenquimáticos, en contraste con los otros tejidos que conforman la hoja, que se reducen al grupo de esclereidas difusas ubicadas en los tejidos fundamentales del nervio medio y los laterales. Sin embargo, si se toma en cuenta el parénquima en empalizada tan desarrollado y compacto, aun cuando es uniestratificado, refleja una adaptación a ambientes con una intensa radiación. Usualmente se espera que las especies expuestas a ambientes de este tipo

manifiesten un parénquima en empalizada muy desarrollado, por lo general pluriestratificado, que ocupa la mayor proporción del mesofilo (Transeau 1904, en Shields 1950; Fahn 1986; Esau 1977; Roth 1990; Dengler 1994; Ely 1996). La ausencia de la empalizada pluriestratificada, constituida por células acortadas, está reemplazada por una sola capa de células elongadas que ocupa la mayor parte del mesofilo, carácter observado anteriormente por Ely (1996) en *Chaetolepis lindeniana* (Melastomataceae), un arbusto esclerófilo de los páramos andinos. La hipodermis uni o pluriestratificada representa otro carácter observado comúnmente en las plantas de hábito heliófito (Shields 1950; Dengler 1994; Ely 1996), cuya presencia contribuye a reducir la cantidad de luz que incide sobre la empalizada, y cuyo papel en *M. meridense* ha sido reemplazado por una epidermis adaxial de células con paredes anticlinales elongadas y paredes periclinales externas ligeramente convexas que regulan el paso de luz al parénquima en empalizada, desempeñando así el mismo papel de una hipodermis. A su vez, la pared periclinal interna coincide con alrededor de 5-10 células de la empalizada, y esto permite suponer que existe un eficiente aprovechamiento de la luz incidente. Adicionalmente, las paredes anticlinales engrosadas le proporcionan rigidez a la lámina, y compensan el escaso contenido de tejido mecánico (que se limita a las esclereidas difusas del parénquima fundamental del nervio medio y nervios laterales) y la venación relativamente laxa.

Las dimensiones de los estomas, aunado a su elevada densidad, sugieren que no sufre de limitaciones hídricas (Roth & Mérida 1979; Roth 1990; Dengler 1994), por lo que puede mantener una elevada transpiración para regular la temperatura. Esto se apoya en la ausencia de otras estructuras superficiales en la epidermis adaxial que intervienen en la regulación térmica, tales como tricomas (Roth 1973; Ehrlinger *et al.* 1976; Fahn 1980; Torres 1985) o papilas (Torres 1996). Además, la cutícula delgada no va a ofrecer resistencias a la transpiración estomática.

El tejido esponjoso laxo, con grandes espacios intercelulares que acumulan aire, probablemente amortigua los cambios de temperatura en el ciclo diario (Ortega 1982; Torres 1985; Ragonese 1990), a la vez que le proporciona rigidez a la lámina foliar (Ortega 1982).

Las esclereidas también contribuyen a la rigidez de las nervaduras que carecen de otros tejidos mecánicos, y por la ubicación en el parénquima fundamental del nervio medio y nervios laterales, es posible que desempeñen las funciones de almacenar agua e incrementar la difusión (De Roon 1967; Torres 1996).

Los tricomas glandulares son comunes en muchas especies de melastomatáceas (Winkler 1965; Wurdack 1986; Mentink & Baas 1990; Ely 1996) y en *Monochaetum meridense* es evidente que no desempeñan un papel secretor, ya que nunca se ha observado ninguna sustancia impregnada sobre los mismos ni sobre la lámina foliar. Su posición basal, rodeando los tricomas erectos, sugiere que pudieran desempeñar la función de absorción del agua que se concentra en la base de los mismos. Esta función ha sido propuesta en plantas xerófitas por Fahn (1986) y fue demostrada por Winkler (1965) en tricomas glandulares de melastomatáceas de El Salvador, sin embargo, aun no ha sido confirmada en *M. meridense*.

Los taninos que se detectaron en las células del mesofilo, y que en *M. meridense* se concentran en el parénquima en empalizada (Garcé 1998), constituyen, al igual que las drusas, caracteres propios de la familia Melastomataceae (Metcalf & Chalk 1950; Mentink & Baas 1992; Watson & Dallwitz 1995; Ely 1996). Ambos metabolitos secundarios, en particular los taninos, contribuyen a evadir los insectos fitófagos, gracias a que reducen la palatabilidad de los tejidos y son tóxicos para muchos grupos de insectos (Price 1984; Smith 1989). Esta suposición se refuerza

en el hecho de que en las salidas de campo no se apreciaron daños significativos en el follaje.

En el estudio se colectaron muestras de *M. meridense* provenientes tanto del bosque nublado y bosque paramero, como de la vegetación en transición entre estas dos formaciones vegetales; sin embargo, los estudios morfoanatómicos no revelaron diferencias estructurales entre las muestras a lo largo del gradiente altitudinal 2.400-3.500 m. Esto permite concluir que no existen modificaciones anatómicas foliares a lo largo de este gradiente de 1.100 m de amplitud. *M. Meridense* no presenta ninguno de los atributos morfoanatómicos típicos de las especies que colonizaron el páramo abierto (Roth 1973; Ortega 1982; Rada *et al.* 1985; Torres 1985; Ely 1996) y por ello no asciende a altitudes superiores a los 3.400 m snm, al menos, en la vertiente húmeda de Sierra Nevada, donde se asocia a formaciones vegetales que mitigan considerablemente los vientos, bajas temperaturas y la fuerte radiación, condiciones que caracterizan las altas montañas tropicales.

Sus atributos más llamativos son sus células epidérmicas adaxiales, cuyas dimensiones y características sugieren que protegen al parénquima en empalizada del exceso de luz incidente; sus tricomas glandulares en la epidermis abaxial, cuya ubicación sugiere un papel de absorción de la humedad que se deposita sobre la lámina, y finalmente, las esclereidas asociadas a los nervios medios y laterales, y a los que se les ha atribuido un papel de acumulación y posterior difusión de agua en las nervaduras.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al CDCHT por haber financiado esta investigación bajo el proyecto C-708-95-01-F. También agradecen a los profesores Rebeca Luque, Yelitza León y Javier Estrada, y de manera especial, a los empleados Josefina Peraza y Giuseppe Adamo por su valiosa colaboración durante su ejecución.

BIBLIOGRAFÍA

1. Berg, A. 1996. Die vegetation der Superpáramos des "Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida"/Venezuela. Diplomarbeit. Systematisch-Geobotanischen Institut der Georg-August-Universität zu Göttingen. Köln. Deutschland.
2. Briceño, B. & G. Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte 1. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Bot. Venez.* 25(1): 1-46.
3. De Roon, A.C. 1967. Foliar sclereids in the Marcgraviaceae. *Acta Bot. Neerl.* 15: 585-623.
4. Dengler, N.G. 1994. The influence of light on leaf development. In: *Growth patterns in vascular plants* (Iqbal, M., ed.), pp. 100-136. Dioscorides Press, Portland.
5. Dudley, E.C. 1978. Adaptative radiation in the Melastomataceae along an altitudinal gradient in Peru. *Biotropica* 10(2): 134-143.
6. Ehrlinger, J. R., O. Björkman & H. A. Mooney. 1976. Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science* 192: 376-377.

7. Ely, F. 1996. Anatomía foliar de Melastomataceae a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
8. Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. 2nd edition John Wiley & Sons. USA.
9. Fahn, A. 1967. *Plant Anatomy*. 4th edition (1979). Pergamon Press. Canada.
10. Fahn, A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* 57: 631-637.
11. Foster, A.S. 1950. Techniques for the study of venation patterns in the leaves of angiosperms. *7th. Int. Bot. Cong. Stockholm*. 1950: 586-587.
12. Hickey, L. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60: 17-33.
13. Garcé, N. 1998. Localización de taninos en Melastomataceae: comparación entre los géneros *Clidemia*, *Miconia* y *Monochaetum*. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
14. Johansen, D. 1940. *Plant Microtechnique*. Mc Graw-Hill, New York.
15. León, V.L. 1991. Estudio vascular de tres bosques de *Polylepis sericea* Wedd. ubicados en la Sierra Nevada de Mérida. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
16. Luque, R., H.C. Sousa & J.E. Kraus. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) modificado e Kropp (1972) visando a substituição do Azul de Astra por Azul de Alcão 86S ou 86X. *Acta. Bot. Brasil.* 10: 199-212.
17. Mentink, H. & P. Baas. 1992. Leaf anatomy of the Melastomataceae, Memecylaceae and Crypteroniaceae. *Blumea* 37: 189-225.
18. Metcalfe, C.R. 1979. Some basic types of cells and tissues. In: *Anatomy of the Dicotyledons* (Metcalfe, C.R. & L. Chalk, eds.), pp. 637-649. Segunda ed. Clarendon Press. Oxford.
19. Metcalfe, C.R. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
20. Monasterio, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos venezolanos. In: *Estudios ecológicos en los páramos de los Andes venezolanos* (Monasterio, M., eds.), pp. 93-158. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
21. Monasterio, M. & S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. In: *Estudios ecológicos en los páramos de los Andes venezolanos* (Monasterio, M., ed.), pp. 47-92. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
22. Moreno, N. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos. México.

23. Ortega, T. 1982. Anatomía foliar de tres especies de Espeletiinae Cuatr. y sus variaciones adaptativas. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
24. Petit, A.P. M. 1984. Variación altitudinal de la vegetación en los Andes venezolanos. Facultad de Ciencias Forestales y Geografía. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
25. Price, P. 1984. *Insect ecology*. 2nd edition. John Wiley & Sons.
26. Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonia xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
27. Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar & F. Meinzer. 1985. Freezing avoidance in andean gigant rosette plants. *Plants, Cell Environment* 8: 501-507.
28. Ragonese, A. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana* 30(1-4): 1-10.
29. Rao, A.T. & S. Das. 1979. Leaf sclereids-occurrence and distributions in the angiosperms. *Bot. Not.* 132: 319-24.
30. Ricardi, M.H. 2000. *Visión fitogeográfica de Venezuela*. Ediciones PlantULA. Centro Jardín Botánico, Mérida. Venezuela.
31. Richter, M. 1991. Methoden der klimaindikation durch pflanzen morphologische Merkmale in den Kordilleren der Neotropis. *Dierde* 122: 267-289.
32. Roth, I. 1973. Anatomía de las hojas de las plantas de los páramos venezolanos: 2 *Espeletia* (Compositae). *Acta Biol. Venez.* 8(1): 281-310.
33. Roth, I. 1990. Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Gebrüder Bontraeger. Berlin. Stuttgart.
34. Roth, I. & T. Mérida. 1979. Morphological and anatomical studies of leaves of the plants of a Venezuelan cloud forest. II. Stomatal density and stomatal patterns. *Acta Biol. Venez.* 10(1): 69-107.
35. Shields, L.M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16(8): 394-447.
36. Smith, C. 1989. *Plant resistance to insects*. John Wiley & Sons. USA.
37. Tirado, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina escandente. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
38. Tolivia, D. & J. Tolivia. 1987. Fasga: a new polychromatic method for simultaneous and differential staining of plant tissues. *J. Microscop.* 48: 113-117.
39. Torres, F. 1985. Modificación en la anatomía foliar de *Espeletia schultzi* Wedd. a lo largo de un gradiente altitudinal entre 2600 y 4200 m snm. Memorias VIII Congreso Venezolano de Botánica. pp. 170. Mérida, Venezuela.

40. Torres, F. 1996. Anatomía foliar en Proteaceae sudamericanas con énfasis en las esclereidas. *PlantULA* 1(2): 1-43.
41. Vareschi, V. 1978. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Ediciones Rectorado. Mérida, Venezuela.
42. Vareschi, V. 1980. Ecología de la vegetación tropical. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. Venezuela.
43. Watson, L. & M.L. Dallwitz. 1995. The families of flowering plants: descriptions and illustrations. URL <http://muse.bio.cornell.edu/delta/>.
44. Wilkinson, H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). Part I: stomata. In: *Anatomy of Dicotyledons*. 2nd ed. (Metcalfe, C.R. & L. Chalk, eds.), pp. 97-165 Clarendon Press. Oxford.
45. Winkler, S. 1965. Die Melastomataceae von El Salvador. *Bot. Jahrb.* 83 (4): 331-369.
46. Wurdack, J.J. 1973. Melastomataceae. In: *Flora de Venezuela* (Lasser, T., ed.), Tomo 1 y 2. Instituto Botánico de Venezuela. Caracas. Venezuela.
47. Wurdack, J.J. 1980. Melastomataceae. In: *Flora de Ecuador* (Harling G. & B. Sparre, eds.), 13: 1-406.
48. Wurdack, J.J. 1986. Atlas of hairs for neotropical Melastomataceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 63: 1-80.