

ANATOMÍA DE LA LÁMINA FOLIAR DE ESPECIES DE *Pentacalia* CASS. (ASTERACEAE) PRESENTES EN VENEZUELA Y SU RELACIÓN CON EL HÁBITAT

Marlene Lapp¹, Damelis Jáuregui¹, Thirza Ruiz-Zapata¹, Marcia Escala² y Pedro Torrecilla¹

¹Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, estado Aragua. ²Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. marlenelapp@gmail.com

COMPENDIO

Se estudió la anatomía de la lámina foliar de treinta y nueve especies de *Pentacalia* Cass. (Asteraceae) presentes en Venezuela, con el objeto de establecer características anatómicas foliares de importancia taxonómica y definir posibles relaciones con los ambientes donde se desarrollan. Se utilizaron hojas frescas de *Pentacalia albiramea*, *P. andicola*, *P. batallonensis*, *P. cachacoensis*, *P. decomposita*, *P. flocculidens*, *P. gritensis*, *P. involuta*, *P. libertatis*, *P. quirorana*, *P. tunamensis*, *P. xavialba* y *P. vicelliptica*, fijadas en FAA y el resto se trabajó con material herborizado. Los dos tipos de muestras fueron procesadas usando las técnicas clásicas para la obtención de secciones transversales a mano alzada, así como macerados; previa hidratación en el caso de material seco. Esta investigación evidenció el valor taxonómico de los siguientes caracteres: tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de los estomas, ornamentaciones cuticulares, tipo de tricoma, haces vasculares con vaina parenquimática o esclerenquimática, número de haces vasculares en la nervadura central y presencia o no de esclerenquima asociado al tejido conductor. Se establecieron caracteres de valor adaptativo a los dos ambientes principales donde habitan especies de este género.

PALABRAS CLAVE

Anatomía foliar, Asteraceae, *Pentacalia*, Venezuela.

**LEAF BLADE ANATOMY OF SPECIES OF *Pentacalia* CASS.
(ASTERACEAE) PRESENT IN VENEZUELA AND ITS RELATION TO HABITAT**

ABSTRACT

The anatomy of the leaf blade of thirty-nine species of *Pentacalia* Cass. (Asteraceae), present in Venezuela, was studied in order to establish leaf anatomy characteristics of taxonomic importance. Fresh leaves for *Pentacalia albiramea*, *P. andicola*, *P. batallonensis*, *P. cachacoensis*, *P. decomposita*, *P. flocculidens*, *P. gritensis*, *P. involuta*, *P. libertatis*, *P. quiroana*, *P. tunamensis*, *P. xavialba* and *P. vicelliptica*, were used which were fixed in FAA. The rest of the species were studied with herbarium material. Cross sections and macerations of the middle part of the leaf blade were prepared. This research demonstrates the taxonomic value of the following characters: leaf type according to the location of the stomata, cuticular ornamentation, type of trichomes present, vascular bundles with parenchyma or sclerenchyma sheath, number of vascular bundles in the midrib and presence or not of sclerenchyma associated with these vascular bundles.

KEY WORDS

Leaf anatomy, Asteraceae, *Pentacalia*, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Pentacalia Cass., pertenece a la tribu Senecioneae de la subfamilia Asteroideae de Asteraceae, con aproximadamente 217 especies a nivel mundial, y 49 en Venezuela. Este género incluye subarbustos, arbustos erectos o epíclinos y trepadoras leñosas; presentando ramificación alterna o tipo candelabro; hojas simples, alternas, sésiles o pecioladas, lámina carnosa, cartácea, subcoriácea, coriácea o muy rígida, glabra hasta con pilosidad variable; capítulos radiados, discoides o disciformes, con flores generalmente amarillas, a veces blancas y rara vez rojo ladrillo (Lapp 2014).

La importancia de los estudios anatómicos como ayuda para la ubicación taxonómica de especies de dicotiledóneas ha sido sustentada por Soleder (1908), Metcalfe y Chalk (1950), Metcalfe (1979), Raymúndez *et al.* (2005), Adedeji y Jewoola (2008), Jáuregui (2008), Torrecilla *et al.* (2009), Lopes-Bastos *et al.* (2011), Cabrera (2012) y Silva (2012).

El órgano vegetativo utilizado con mayor frecuencia en los estudios anatómicos como apoyo a la taxonomía de Asteraceae es la hoja, siendo ampliamente reconocida la importancia de los caracteres foliares desde el punto de vista taxonómico (Solereder 1908; Metcalfe y Chalk 1950, Judd *et al.* 2008).

Jeffrey (1987, 1992) en estudios de Senecioneae (incluyendo *Pentacalia*), desarrolló un conjunto de descriptores, entre los cuales resaltan caracteres referidos a tipos de tricomas foliares, estableciendo 21 clases. Díaz-Piedrahita y Cuatrecasas (1999) señalaron que existe una gran variedad en cuanto al tipo de tricoma y porcentaje de cobertura del mismo en las especies de *Pentacalia* de Colombia; indicando además, que en la mayoría de las especies el indumento es del tipo lanoso o aracnoideo.

Los únicos antecedentes conocidos acerca de la anatomía foliar de especies pertenecientes a *Pentacalia*, son el trabajo de Escalona (1999) quien describe la anatomía foliar y del xilema de arbustos del páramo, en el que se incluye a *Pentacalia imbricatifolia*; para la misma se señaló que la diferenciación del parénquima del mesofilo presenta inversión, quedando el de empalizada en la superficie abaxial y el esponjoso hacia la superficie adaxial. Lapp *et al.* (2013) iniciaron el estudio de la anatomía foliar de las especies de *Pentacalia* presentes en Venezuela, con diez taxa; destacando el valor de caracteres tales como: tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de los estomas, ornamentaciones cuticulares, tipo de tricomas, presencia o ausencia de hipodermis, entre otros.

Sin embargo, para taxones de otros géneros de la familia, son muchos los trabajos anatómicos existentes a nivel mundial; de los cuales podemos destacar: Adedeji (2004) en epidermis foliar de *Emilia* Cass.; Milan *et al.* (2006) en *Mikania glomerata* Spreng., *Porophyllum ruderale* Cass. y *Vernonia condensata* Baker; Noorbakhsh *et al.* (2008) con *Artemisia* L.

En Venezuela, se han realizado trabajos de anatomía foliar en diversos géneros de asteráceas, donde se han detectado caracteres de valor taxonómico para delimitar especies. Así tenemos que Torres *et al.* (1996), determinaron que el grosor de la pared celular, el tamaño de las células epidérmicas y la presencia de canales secretores permiten diferenciar especies de *Oritrophium* (H.B.K.) Cuatrec.; asimismo, en *Paragynoxys* (Cuatrec.) Cuatrec., Torres *et al.* (1996) destacaron el valor del tamaño de las células, el grosor y ondulaciones de las paredes anticlinales de la epidermis y de la hipodermis, así como la abundancia de canales secretores y su relación con los haces vasculares. González (1998) diferenció dos especies del género *Achyrocline* (Less.) DC.: *A. saturoides* (Lam.) DC. y *A. vargasiana* DC., empleando caracteres de la

lámina y de la nervadura central. Lapp *et al.* (2004), encontraron que en el limbo, los caracteres anatómicos más importantes para la separación de las especies venezolanas de *Oyedaea* DC. fueron la ubicación de los estomas, el tipo de tricoma, el tipo y disposición de los haces vasculares, así como su asociación con canales secretores en la nervadura principal. Arias (2005), estableció que el tipo de tricoma, la ubicación de los estomas y la presencia de células secretoras, representan caracteres de relevancia en la separación de las especies de *Stevia* Cav. Cabrera (2012) estudiando nueve especies de *Gongylolepis* R. H. Schomb. endémicas de la Guayana Venezolana, encontró que las características anatómicas más resaltantes para la distinción de las especies fueron presencia de tricomas tectores bicelulares adpresos y erectos, así como cavidades secretoras en el pecíolo y en la lámina. Silva (2012) describió cinco especies de *Lasiocephalus* Willd. ex Schltld., señalando que la ubicación de los estomas y el tipo de tricoma son los caracteres anatómicos más relevantes para la separación de estas especies.

En esta misma línea de investigación y tomando en consideración la escasa información anatómica sobre el género *Pentacalia*, así como las dificultades taxonómicas existentes para la delimitación intragenérica, se caracterizó la anatomía foliar de las especies de este género presentes en Venezuela, no abordadas en Lapp *et al.* (2013), con el fin de definir rasgos de valor diagnóstico que contribuyan a su delimitación. Adicionalmente, se hicieron algunas consideraciones respecto a la relación anatomía-ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectaron hojas en campo de *Pentacalia albiramea*, *P. andicola*, *P. batallonensis*, *P. cachacoensis*, *P. decomposita*, *P. flocculidens*, *P. gritensis*, *P. involuta*, *P. libertatis*, *P. quirorana*, *P. tunamensis*, *P. xavialba* y *P. vicelliptica*; del resto de las especies, se tomaron fragmentos de *exsiccata* (Tabla I). Para el estudio de las colecciones frescas se utilizaron cuatro hojas por planta, que crecían a plena exposición solar, en al menos tres individuos de cada especie.

El material recolectado en campo se lavó con agua corriente y se tomaron porciones correspondientes al tercio medio de la lámina, las cuales se fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético y etanol 70%). Posteriormente, se realizaron secciones transversales a mano alzada de la lámina incluyendo la nervadura central.

Adicionalmente se hicieron aclarados y/o macerados de las láminas foliares, usando para ello hipoclorito de sodio comercial (5,25%). Todas las preparaciones

fueron teñidas con azul de toluidina acuosa al 0,5% y se montaron en agua-glicerina (v:v) para la obtención de láminas semipermanentes.

Para el estudio de las muestras de herbario, se tomaron trozos de la parte media de la lámina foliar, los cuales se hidrataron en lactofenol, siguiendo el procedimiento descrito por Peña y Saralegui (1982) o hirviéndolos en agua por períodos variables de tiempo, dependiendo del grosor de la lámina foliar. Posteriormente el proceso continuó de igual forma que lo descrito para el material fresco.

Las láminas preparadas fueron observadas y analizadas bajo un microscopio óptico Nikon E200 y fotografiadas con una cámara digital Evolution LDC, acoplada al mismo.

RESULTADOS

En las Tablas II y III, se muestran los caracteres anatómicos en vista frontal tanto de la epidermis adaxial como de la abaxial, considerados para la descripción de las especies estudiadas.

Las células típicas de la epidermis adaxial, en la mayoría de las especies son isodiamétricas o alargadas; con contornos poligonales, levemente ondulados a ondulados. Las paredes celulares son delgadas, gruesas a muy gruesas; presentando engrosamientos marcados en los puntos de confluencia de dos a más células (Figs. 1 y 2).

Las ornamentaciones cuticulares son evidentes en *P. albiramea* (Fig. 1B), *P. batallonensis* (Fig. 1E), *P. cachacoensis* (Fig. 1F), *P. decomposita* (Fig. 1H), *P. freemanii* (Fig. 1J), *P. neblinensis* (Fig. 1S), *P. nigrostagnosa* (Fig. 2A), *P. phelsiae* (Fig. 2B), *P. ptariana* (Fig. 2D), *P. sclerosa* (Fig. 2K) y *P. yapacana* (Fig. 2R). Las punteaduras son visibles en *P. albiramea* (Fig. 1B), *P. batallonensis* (Fig. 1E), *P. decomposita* (Fig. 1H), *P. gritensis* (Fig. 1K), *P. involuta* (Fig. 1M), *P. libertatis* (Fig. 1O), *P. nigrostagnosa* (Fig. 2A), *P. ptariana* (Fig. 2D), *P. rigidifolia* (Fig. 2G), *P. ruiteranii* (Fig. 2I), *P. tolimensis* var. *colombiana* (Fig. 2M) y *P. xavialba* (Fig. 2Q).

La epidermis abaxial presenta células de forma alargada en *P. abietina* (Fig. 3A), *P. cachacoensis* (Fig. 3F), *P. cobrensis* (Fig. 3G), *P. decomposita* (Fig. 3H), *P. freemanii* (Fig. 3J), *P. gritensis* (Fig. 3K), *P. jahnii* (Fig. 3N), *P. libertatis* (Fig. 3O), *P. magnycalculata* (Fig. 3P), *P. masonhalei* (Fig. 3Q), *P. neblinensis* (Fig. 3S), *P. phelsiae* (Fig. 4B), *P. ptariana* (Fig. 4D), *P. rigidifolia* (Fig. 4G),

P. rugosa (Fig. 4H), *P. ruiteranii* (Fig. 4I), *P. sabinoi* (Fig. 4J), *P. venezuelensis* (Fig. 4O), *P. vicelliptica* (Fig. 4P), *P. xavialba* (Fig. 4Q) y *P. yapacana* (Fig. 4R); en el resto de las especies las células son isodiamétricas. Los contornos celulares son poligonales (Figs. 3C-E, 3M,3R, 4C,4E-G,4I, 4N-O); levemente ondulados (Figs. 3A-B,3G-I, 3L,3Ñ-Q, 3S, 4A,4D, 4H, 4J-M, 4Q); ondulados (Figs. 3F, 3J, 3N, 4B, 4R,) a muy ondulados (Fig. 3K, 4P). Las paredes celulares son delgadas (Figs. 3A-D, 3F-H,3J-L, 3N-Ñ,3P-Q, 4C, 4F-I,4K-M, 4Ñ-O, 4Q); el resto de las especies la presentan gruesas.

Están presentes ornamentaciones cuticulares en *P. albiramea* (Fig. 3B), *P. haticoensis* (Fig. 3L), *P. neblinensis* (Fig. 3S), *P. phelpsiæ* (Fig. 4B), *P. ptariana* (Fig. 4D), *P. quiroarana* (Fig. 4E), *P. ramentosa* (Fig. 4F), *P. rugosa* (Fig. 4H), *P. scortifolia* (Fig. 4L), *P. tunamensis* (Fig. 4N) y *P. yapacana* (Fig. 4R). Las punteaduras son evidentes en *P. batallonensis* (Fig. 3E), *P. flocculidens* (Fig. 3I), *P. involuta* (Fig. 3M), *P. libertatis* (Fig. 3O), *P. nigrostagnosa* (Fig. 4A), *P. ptariana* (Fig. 4D) y *P. quiroarana* (Fig. 4E).

Todos los taxones presentan solo estomas anomocíticos, excepto: *P. abietina*, *P. quiroarana*, *P. tunamensis* y *P. vaccinioides*, que además de presentar este tipo, también tienen ciclocíticos, éstos se ubican tanto en la epidermis adaxial como en la abaxial en *P. libertatis* (Figs. 1O y 3O), *P. micropachyphylla* (Figs. 1R y 3R), *P. nigrostagnosa* (Figs. 2A y 4A), *P. tunamensis* (Figs. 2N y 4N) y *P. vaccinioides* (Figs. 2Ñ y 4Ñ), por lo que las hojas de estas especies son anfiestomáticas. En el resto de las especies se localizan solamente en la epidermis abaxial, siendo sus hojas hipoestomáticas.

La superficie foliar es glabra en *P. albiramea*, *P. cobrensis*, *P. decomposita*, *P. freemanii*, *P. gritensis*, *P. haticoensis*, *P. involuta*, *P. jahnii*, *P. ledifolia*, *P. phelpsiæ*, *P. scortifolia*, *P. tunamensis*, *P. vaccinioides*, *P. venezuelensis*, *P. vicelliptica* y *P. yapacana*; el resto de las especies presentan desde escasos a muchos tricomas. En las especies estudiadas se encontraron los siguientes tipos de tricomas (Fig. 5): multicelular moniliforme (*P. abietina*, *P. badilloi*); multicelular moniliforme ahusado (*P. flocculidens* y *P. libertatis*); bifurcado en T (*P. polymera* y *P. ruiteranii*); multicelular con la célula apical elongada unida transversalmente a la célula inmediata basal (*P. andicola*, *P. batallonensis* y *P. xavialba*), multicelular con la célula apical elongada unida oblicuamente a la célula inmediata basal (*P. andicola*, *P. batallonensis* y *P. libertatis*) y multicelular moniliforme cuya célula basal es estrecha y la apical redondeada (*P. batallonensis* y *P. xavialba*).

En sección transversal, la epidermis adaxial es uniestrata en todas las especies, con excepción de *P. involuta* que presenta de dos a tres capas de células (Fig. 6M). En este plano, la forma celular en este tejido en todas las taxa va de globosa, cuadrangular a rectangular. Las paredes celulares externas más cutícula son delgadas, gruesas a muy gruesas, mientras que la epidermis abaxial siempre es uniestrata y está constituida por células de contornos cuadrangulares a rectangulares y paredes celulares externas más cutícula delgadas, gruesas a muy gruesas.

En la Tabla IV, se muestran las características del mesofilo. Se distingue una hipodermis con dos capas de células en *P. badilloi* (Fig. 6D) y una sola en *P. scortifolia* (Fig. 8B). La mayoría de las especies presentan hojas bifaciales, con excepción de *P. abietina* (Fig. 6A), *P. libertatis* (Fig. 7A), *P. micropachyphylla* (Fig. 7D), *P. neblinensis* (Fig. 7E), *P. nigrostagnosa* (Fig. 7F), *P. polymera* (Fig. 7H), *P. quiroana* (Fig. 7J), *P. ramentosa* (Fig. 7K), *P. tunamensis* (Fig. 8D), *P. vaccinioides* (Fig. 8E) y *P. venezuelensis* (Fig. 8F) que las presentan isofaciales.

En la mayoría de los casos, el parénquima en empalizada adaxial está constituido por una a tres capas; excepto en *P. yapacana* (Fig. 8I), en la que está formado por cuatro estratos. Hacia la epidermis abaxial se presenta un solo estrato en la mayoría de las especies; a excepción de *P. libertatis* (Fig. 7A), *P. micropachyphylla* (Fig. 7D), *P. ramentosa* (Fig. 7K), *P. vaccinioides* (Fig. 8E) y *P. venezuelensis* (Fig. 8F) que presentan de dos a tres capas. Este tejido es compacto en la mayoría de las especies y laxo en *P. cachacoensis* (Fig. 6F), *P. decomposita* (Fig. 6H), *P. flocculidens* (Fig. 6I), *P. magnicalyculata* (Fig. 7B), *P. micropachyphylla* (Fig. 7D), *P. polymera* (Fig. 7H), *P. quiroana* (Fig. 7J), *P. ramentosa* (Fig. 7K), *P. ruiteranii* (Fig. 7N), *P. scortifolia* (Fig. 8B), *P. tolimensis* var. *colombiana* (Fig. 8C) y *P. yapacana* (Fig. 8I). En *P. vaccinioides* (Fig. 8E) el mesofilo está ocupado principalmente por células en empalizada.

Con respecto al parénquima esponjoso, éste está constituido por dos a diez capas de células, las cuales tienen formas redondeadas a cuadrangulares; destaca *P. masonhalei* (Fig. 7C), *P. ptariana* (Fig. 7I), *P. tolimensis* var. *colombiana* (Fig. 8C) y *P. yapacana* (Fig. 8I), porque las células se organizan con su eje mayor paralelo a la superficie de la lámina. El arreglo celular varía de compacto a laxo (Tabla IV).

El sistema vascular está representado por haces vasculares colaterales cerrados, rodeados por una vaina parenquimática o esclerenquimática (Tabla IV). Se presentan extensiones de la misma hacia la epidermis abaxial en *P. vaccinioides* (Fig. 8E). Son evidentes cavidades secretoras asociadas a los haces vasculares

en *P. abietina* (Fig. 6A), *P. batallonensis* (Fig. 6E), *P. flocculidens* (Fig. 6I), *P. micropachyphylla* (Fig. 7D), *P. neblinensis* (Fig. 7E), *P. nigrostagnosa* (Fig. 7F), *P. rigidifolia* (Fig. 7L), *P. tunamensis* (Fig. 8D) y *P. vaccinioides* (Fig. 8E); siendo relativamente grandes en *P. abietina*, *P. batallonensis* y *P. tunamensis*. El resto de las especies no tienen cavidades.

La nervadura principal se caracteriza por ser prominente hacia la superficie abaxial en la mayoría de las especies, excepto en *P. abietina* (Fig. 9A), *P. flocculidens* (Fig. 9I), *P. haticoensis* (Fig. 9L), *P. involuta* (Fig. 9M), *P. libertatis* (Fig. 10A), *P. micropachyphylla* (Fig. 10D), *P. phelpsiiae* (Fig. 10G), *P. quiroana* (Fig. 10J), *P. ramentosa* (Fig. 10K), *P. tunamensis* (Fig. 11D), *P. vaccinioides* (Fig. 11E), *P. venezuelensis* (Fig. 11F) y *P. vicelliptica* (Fig. 11G) que se presentan casi planas.

Hacia la superficie adaxial la nervadura principal es relativamente plana en *P. badilloi* (Fig. 9D), *P. decomposita* (Fig. 9H), *P. freemanii* (Fig. 9J), *P. haticoensis* (Fig. 9L), *P. involuta* (Fig. 9M), *P. jahnii* (Fig. 9N), *P. libertatis* (Fig. 10A), *P. magnicalyculata* (Fig. 10B), *P. masonhalei* (Fig. 10C), *P. nigrostagnosa* (Fig. 10F), *P. phelpsiiae* (Fig. 10G), *P. polymera* (Fig. 10H), *P. ptariana* (Fig. 10I), *P. ramentosa* (Fig. 10K), *P. ruiteranii* (Fig. 10N), *P. yapacana* (Fig. 11I) y levemente cóncava a cóncava en *P. abietina* (Fig. 9A), *P. albiramea* (Fig. 9B), *P. andicola* (Fig. 9C), *P. batallonensis* (Fig. 9E), *P. cachacoensis* (Fig. 9F), *P. cobrensis* (Fig. 9G), *P. flocculidens* (Fig. 9I), *P. gritensis* (Fig. 9K), *P. ledifolia* (Fig. 9Ñ), *P. micropachyphylla* (Fig. 10D), *P. quiroana* (Fig. 10J), *P. rigidifolia* (Fig. 10L), *P. sabinoi* (Fig. 10Ñ), *P. sclerosa* (Fig. 11A), *P. scortifolia* (Fig. 11B), *P. tolimensis* var. *colombiana* (Fig. 11C), *P. venezuelensis* (Fig. 11F) y *P. xavialba* (Fig. 11H).

La epidermis adaxial es uniestratificada en todas las especies excepto en *P. involuta* (Fig. 9M), que muestra dos capas de células con formas desde redondeadas hasta cuadrangulares. Subepidérmicamente, se encuentran 2-5 estratos de colénquima con mayor desarrollo hacia la superficie adaxial. Internamente a dicho tejido mecánico, hay parénquima reservante, con algunas de sus células esclerotizadas en *P. cachacoensis* (Fig. 9F), *P. cobrensis* (Fig. 9G), *P. decomposita* (Fig. 9H), *P. gritensis* (Fig. 9K), *P. involuta* (Fig. 9M), *P. jahnii* (Fig. 9N), *P. magnicalyculata* (Fig. 10B), *P. masonhalei* (Fig. 10C), *P. phelpsiiae* (Fig. 10G), *P. polymera* (Fig. 10H), *P. ptariana* (Fig. 10I), *P. rigidifolia* (Fig. 10L), *P. tolimensis* var. *colombiana* (Fig. 11C), *P. venezuelensis* (Fig. 11F) y *P. xavialba* (11H). En el parénquima próximo al tejido vascular, son evidentes de una a tres cavidades secretoras en *P. abietina* (Fig. 9A), *P. decomposita* (Fig.

9H), *P. haticoensis* (Fig. 9L), *P. masonhalei* (Fig. 10C), *P. micropachyphylla* (Fig. 10D), *P. rigidifolia* (Fig. 10L), *P. tunamensis* (Fig. 11D) y *P. xavialba* (11H); en todos los taxa dichas cavidades se ubican hacia la epidermis abaxial.

El sistema vascular, de la nervadura principal está constituido por un número variable de haces vasculares; encontrándose uno en *P. abietina* (Fig. 9A), *P. albiramea* (Fig. 9B), *P. andicola* (Fig. 9C), *P. cachacoensis* (Fig. 9F), *P. flocculidens* (Fig. 9I), *P. freemanii* (Fig. 9J), *P. gritensis* (Fig. 9K), *P. haticoensis* (Fig. 9L), *P. involuta* (Fig. 9M), *P. jahnii* (Fig. 9N), *P. ledifolia* (Fig. 9Ñ), *P. libertatis* (Fig. 10A), *P. magnicalyculata* (Fig. 10B), *P. micropachyphylla* (Fig. 10D), *P. nigrostagnosa* (Fig. 10F), *P. phelpsiæ* (Fig. 10G) *P. polymera* (Fig. 10H), *P. quírorana* (Fig. 10J), *P. ramentosa* (Fig. 10K), *P. ruiteranii* (Fig. 10N), *P. sabinoi* (Fig. 10Ñ), *P. tunamensis* (Fig. 11D), *P. vaccinioides* (Fig. 11E), *P. venezuelensis* (Fig. 11F) y *P. yapacana* (Fig. 11I); tres haces en *P. badilloi* (Fig. 9D), *P. batallonensis* (Fig. 9E), *P. cobrensis* (Fig. 9G), *P. decomposita* (Fig. 9H), *P. sclerosa* (Fig. 11A), *P. scortifolia* (Fig. 11B) y *P. vicelliptica* (Fig. 11G) y de cuatro a nueve haces vasculares en el resto de las especies.

Los haces vasculares de la nervadura principal están asociados con esclerenquima en *P. andicola* (Fig. 9C), *P. badilloi* (Fig. 9D), *P. batallonensis* (Fig. 9E), *P. cobrensis* (Fig. 9G), *P. decomposita* (Fig. 9H), *P. gritensis* (Fig. 9K), *P. haticoensis* (Fig. 9L), *P. involuta* (Fig. 9M), *P. jahnii* (Fig. 9N), *P. magnicalyculata* (Fig. 10B), *P. masonhalei* (Fig. 10C), *P. polymera* (Fig. 10H), *P. ptariana* (Fig. 10I), *P. rigidifolia* (Fig. 10L), *P. ruiteranii* (Fig. 10N), *P. tolimensis* var. *colombiana* (Fig. 11C), *P. venezuelensis* (Fig. 11F) y *P. xavialba* (11H).

Tabla I. Especies y especímenes analizados para los estudios de la anatomía foliar en especies de *Pentacalia* Cass. de Venezuela.

Taxón	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbario
<i>P. abietina</i> (Willd. ex Wedd.) Cuatrec.	2800-3000 msnm 3000-3100 msnm	J. Steyermark y G. C. Ky E Dunsterville 10108 (VEN). L. Ruiz-Terán y R. Schuster 13226 (MY).
<i>P. albiramea</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2746 msnm 7°6'20,1" N, 72°53'13" O 8°7'3" N, 71°53'13" O	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 629 (MY). S. López-Palacios 1968 (MY).
<i>P. andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	3820 msnm 80°50'59,2" N, 70°49'32" O 3300 msnm	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 551 (MY). M. López-Figueiras 8813 (MY).
<i>P. badilloi</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2200-2400 msnm 10°06' N, 64°06' O 2050-2200 msnm 10°7' N, 63°53' O	J. Pipoly 6432 (MY). W. Meier y G. Bronner. 3520 (MY).
<i>P. battallonensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	3282 msnm 8°8'25,8" N, 71°54'12,4" O 3100-3200 msnm	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez (MY). J. Bono. 9092 (MY).
<i>P. cachacoensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2390 msnm. 9°14'43,7" N, 70°12'8,4" O 3071 msnm 8°10'46,8" N, 71°55'11,4" O	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 465 (MY). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 609 (MY).

Tabla I. Continuación.

Taxón	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbario
<i>P. abietina</i> (Willd. ex Wedd.) Cuatrec.	2800-3000 msnm 3000-3100 msnm	J. Steyermark y G. C. K y E Dunsterville 10108 (VEN).
<i>P. albiramea</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2746 msnm 7°6'20,1" N, 72°53'13" O 8°7'3" N, 71°53'13" O	L. Ruiz-Terán y R. Schuster 13226 (MY). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 629 (MY). S. López-Palacios 1968 (MY).
<i>P. andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	3820 msnm 80°50'59,2" N, 70° 49'32" O 3300 msnm	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 551 (MY). M. López-Figueiras 8813 (MY).
<i>P. badilloi</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2200-2400 msnm 10°06' N, 64°06' O 2050-2200 msnm 10°7' N, 63°53' O	J. Pipoly 6432 (MY). W. Meier y G. Bronner. 3520 (MY).
<i>P. battallonensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	3282 msnm 8°8'25,8" N, 71°54'12,4" O 3100-3200 msnm	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez (MY). J. Bono. 9092 (MY).
<i>P. cachacoensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2390 msnm. 9°14'43,7" N, 70°12'8,4" O 3071 msnm 8°10'46,8" N, 71°55'11,4" O	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 465 (MY). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 609 (MY).
<i>P. abietina</i> (Willd. ex Wedd.) Cuatrec.	2800-3000 msnm 3000-3100 msnm	J. Steyermark y G. C. K y E Dunsterville 10108 (VEN). L. Ruiz-Terán y R. Schuster 13226 (MY).

Tabla I. Continuación.

Taxón	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbario
<i>P. albiramea</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2746 msnm 7°6'20,1" N, 72°53'13" O 8°7'3" N, 71°53'13" O	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 629 (MY). S. López-Palacios 1968 (MY).
<i>P. andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	3820 msnm 80°50'59,2" N, 70°49'32" O 3300 msnm	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 551 (MY). M. López-Figueiras 8813 (MY).
<i>P. badilloi</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2200-2400 msnm 10°06' N, 64°06' O 2050-2200 msnm 10°7' N, 63°53' O	J. Pipoly 6432 (MY). W. Meier y G. Bronner. 3520 (MY).
<i>P. battallonensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	3282 msnm 8°8'25,8" N, 71°54'12,4" O 3100-3200 msnm	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez (MY). J. Bono. 9092 (MY).
<i>P. cachacoensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2390 msnm. 9°14'43,7" N, 70°12'8,4" O 3071 msnm 8°10'46,8" N, 71°55'11,4" O	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 465 (MY). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 609 (MY).
<i>P. cobrensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2300-2450 msnm 9°41'52,75" N, 70°08'13,47" O 1260 msnm	Meier W. Duno R y Riina R 18 (MY). R. Wingfield 10486 (MY, CORO).
<i>P. decomposita</i> (Sch. Bip. ex Hieron) Cuatrec.	1800 msnm 8°34'21,3" N, 71°19'21,9" O 3200 msnm	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 510 (MY). R. Duno de Stefano, R. Riina y R. Ghimaglia 757 (MY).

Tabla I. Continuación.

Taxón	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbario
<i>P. flocculidens</i> (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	2200 msnm 8°47'55" N, 70°49'36" O 3030 msnm	C. Hernández y A. Quintero 58 (MERF).
<i>P. freemanii</i> (Britton et Greenm.) Cuatrec.	8°10'38,8" N, 71°54'3,9" O 800-1000 msnm 600-900 msnm	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 611 (MY). W. Meier y P. Molina 6817 (VEN). J. Steyermark 35122 (VEN).
<i>P. gritensis</i> M. Lapp, T. Ruiz-Z., P. Torrecilla	3279 msnm 8°9'41,1" N, 71°54'0,5" O	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 614 (MY).
<i>P. haticoensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2550 msnm 2800-2900 msnm	L. Ruiz-Teran y M. López-Figueiras 1453 (MY). J. Bono 4746 (MY).
<i>P. involuta</i> (Klatt) Cuatrec.	3400 msnm 3282 msnm	L. Ruiz-Terán y M. López-Figueiras 8324 (MERF, MY).
<i>P. jahnii</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	100-150 msnm	M. Lapp, P. Torrecilla, T. Ruiz y J. Chávez 623 (MY). L. Bernardi 1084 (VEN).
<i>P. ledifolia</i> (Kunth) Cuatrec.	2200-2400 msnm 2800 msnm	L. Ruiz-Terán y M. López-Figueiras 1364 (MY). L. Ruiz-Terán y M. López-Figueiras 8942 (MY).

Tabla I. Continuación.

Taxón	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbario
<i>P. libertatis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2800-2900 msnm 2746 msnm 7°58'57,7" N, 72°6'20,1" O	J. Amaro y J. Carmona 1619 (MY). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 668 (MY).
<i>P. magnicalyculata</i> (Badillo) Cuatrec.	+/- 3600 msnm 3700-3800 msnm 8°32'55" N, 71°4'51" O	L. Aristeguieta y E. Medina 43904 (VEN). A. Berg 5477 (MY).
<i>P. masonhalei</i> (Ruiz-T. et López-F.) Cuatrec.	3600 msnm 3250 msnm	Gámez y J. Parra 355 (MER). L. Ruiz-Terán 7360 (MERF).
<i>P. micropachyphylla</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	+/- 4000 msnm 3200-3500 msnm	Escuela Forestal Mérida 36750 (VEN). L. Ruiz-Terán y M. López-Figueiras 10459 (MERF).
<i>P. neblinensis</i> Pruski	1850 msnm 2500 msnm 3°40' N, 65°26' O	W. Anderson 13408 (MY). J. Steyermark, C. Brewer y R. Liesner 124473 (VEN).
<i>P. nigrostagnosa</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	3400 msnm	H. Humbert 26507 (VEN).
<i>P. phelpsi</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2000 msnm 1400 msnm	B. Maguire, K. Phelps, C. Hitchcock y G. Budowskiv 31737 (MY). B. Maguire y C. Maguire 35168 (VEN).
<i>P. polymera</i> (Klatt) Cuatrec.	2700-3300 msnm 2000-2750 msnm	S. Tillet 747 (MY). B. Stergios, N. Cuello y P. Berry 17043 (MY).
<i>P. ptariana</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	800-1200 msnm 1200 msnm	J. A Steyermark y L. Aristeguieta 30 (VEN). J. A. Steyermark y S. Nilsson 200 (VEN).

Tabla I. Continuación.

Taxón	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbario
<i>P. quiroana</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2970 msnm 2800 msnm 2964 msnm	J. Carmona y J. Amaro 25 (MER). F. Ortega, L. Marcano, W. Hidalgo y I. Peña 3212 (MER).
	8°10'40,7" N, 71°54'52,7" O	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 611 (MY).
<i>P. ramentosa</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	3600 msnm 2500-3200 msnm	P. Berry 3818 (MY). L. Ruiz-Terán y M. López-Figueiras 1321 (MERF).
<i>P. rigidifolia</i> (Badillo) Cuatrec.	3100 msnm 2900 msnm	R. Duno, R. Riina, R. Ghinaglia y R. Gonto 636 (VEN). L. Ruiz-Terán y López-Figueiras 2035 (MERF).
<i>P. rugosa</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2600-2850 msnm 3060 msnm	M. Gilberto y F. García 11432 (MY). R. Riina y R. Duno de Stefano 498 (MY).
<i>P. ruiteranii</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	9°34' N, 7°08' O 3100 msnm	L. Ruiz-Terán y M. López-Figueiras 926 (MY).
<i>P. sabinoi</i> M. Lapp	3100 msnm 10°25'13" N, 72°52'42" O	S. Tillett 747-1218 (MY).
<i>P. sclerosa</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	4610 msnm 3780-3980 msnm	A. Berg y G. Steinmetz 268 (VEN). B. Briceño y H. Balza 2677 (MY).
<i>P. scorifolia</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2800-3000 msnm 1300-1500 msnm 9°28' N, 69°55' O	V. Badillo 7063 (MY). R. Liesper, A. González, B. Stergios y G. Aymard 12805 (VEN).

Tabla I. Continuación.

Taxón	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbario
<i>P. tolimensis</i> var. <i>colombiana</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2500-3200 msnm	L. Ruíz-Terán y M. López-Figueiras 1310 (MY).
<i>P. tunamensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	2920 msnm	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 489 (MY).
	8°45'29" N, 71°3'34,6" O 3250 msnm	L. Ruíz-Terán y M. López-Figueiras 13070(MY).
<i>P. vaccinioides</i> (HBK) Cuatrec.	2500-3200 msnm	L. Ruíz-Terán y M. López-Figueiras 1338 (MY).
	3000-3200 msnm	J. Steyermark, G. C. K y E. Dunsterville 101110 (VEN).
<i>P. venezuelensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	4100 msnm	L. Ruíz-Terán y S. López. 1626 (MY).
	3600 msnm	L. Ruíz-Terán y M. López-Figueiras 13009 (MY).
<i>P. vicelliptica</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	3071 msnm	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla, J. Chávez 610 (MY).
	8°10'46,8" N, 71°55'11,4" O 2700 msnm	M. Lapp, P. Torrecilla, T. Ruiz, K. Silva 585 (MY).
<i>P. xavialba</i> M. Lapp et G. Morillo	2.220 msnm	M. Lapp, T. Ruiz-Z, P. Torrecilla y M. Castro 522 (MY).
	8°37'21,1"N, 71°2'15" O 2000 msnm	T. Plowman y W. Thomas 13577 (MY).
<i>P. yapacana</i> (Aristeg.) Cuatrec.	0°53'N, 65°56'O 2100 msnm	J. Steyermark 94070 (VEN).

Tabla II. Características de la epidermis adaxial en especies de *Pentacalia* Cass.

Taxón	Forma celular	Contorno de las células	Grosor de las paredes celulares	Ornamentaciones cuticulares	Punteaduras	Tipo de estoma
<i>P. abietina</i>	A largada	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. abiramea</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Presentes	Evidentes	—
<i>P. andicola</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. badilloi</i>	A largada	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. battallonensis</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Presentes	Evidentes	—
<i>P. cachacoensis</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Presentes	No evidentes	—
<i>P. cobrensis</i>	A largada	Levemente onduladas	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. decomposita</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Muy gruesas	Presentes	Evidentes	—
<i>P. flocculidens</i>	A largada	Levemente onduladas	Delgadas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. freemanii</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Muy gruesas	Presentes	No evidentes	—
<i>P. gritensis</i>	A largada	Poligonales	Gruesas	Ausentes	Evidentes	—
<i>P. haticoensis</i>	Isodiamétrica	Levemente onduladas	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. involuta</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	Evidentes	—
<i>P. jahnii</i>	Isodiamétrica	Levemente onduladas	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. ledifolia</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. libertatis</i>	Isodiamétrica	Levemente onduladas	Gruesas	Ausentes	Evidentes	Anomocítico y ciclocítico
<i>P. magnicalyculata</i>	A largada	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. masonhalei</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. micropachyphylla</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico y ciclocítico
<i>P. neblinensis</i>	A largada	Levemente onduladas	Gruesas	Presentes	No evidentes	Anomocítico

Tabla II. Continuación.

Taxón	Forma celular	Contorno de las células	Grosor de las paredes celulares	Ornamentaciones cuticulares	Punteaduras	Tipo de estoma
<i>P. nigrostagnosa</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Presentes	Evidentes	Anomocéfico y ciclocéfico
<i>P. phelpsiæ</i>	Isodiamétrica	Levemente onduladas	Gruesas	Presentes	No evidentes	—
<i>P. polymera</i>	Alargada	Levemente onduladas	Delgadas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. ptariana</i>	Alargada	Levemente onduladas	Muy gruesas	Presentes	Evidentes	—
<i>P. quirorana</i>	Isodiamétrica	Levemente onduladas	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. ramentosa</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. rigidifolia</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	Evidentes	—
<i>P. rugosa</i>	Alargada	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. ruiteranii</i>	Isodiamétrica	Levemente onduladas	Gruesas	Ausentes	Evidentes	—
<i>P. sabinoii</i>	Alargada	Levemente onduladas	Muy gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. sclerosa</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Presentes	No evidentes	—
<i>P. scortifolia</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. tolimensis</i> var. <i>colombiana</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	Evidentes	—
<i>P. tunamensis</i>	Alargada	Levemente onduladas	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocéfico y ciclocéfico
<i>P. vaccinioides</i>	Alargada	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocéfico y ciclocéfico
<i>P. venezuelensis</i>	Alargada	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. vicelliptica</i>	Alargada	Onduladas	Gruesas	Ausentes	No evidentes	—
<i>P. xavialba</i>	Isodiamétrica	Levemente onduladas	Gruesas	Ausentes	Evidentes	—
<i>P. yapacana</i>	Alargada	Levemente onduladas	Delgadas	Presentes	No evidentes	—

Tabla III. Características de la epidermis abaxial en especies de *Pentacalia* Cass.

Taxón	Forma celular	Contorno de las células	Grosor de las paredes celulares	Ornamentaciones cuticulares	Punteaduras	Tipo de estoma
<i>P. abietina</i>	Alargada	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico y cicloctítico
<i>P. albiramea</i>	Alargada	Levemente ondulados	Delgadas	Presentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. andicola</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. badilloi</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. battallonensis</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	Evidentes	Anomocítico
<i>P. cachacoensis</i>	Alargada	Ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. cobrensis</i>	Alargada	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. decomposita</i>	Alargada	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. flocculidens</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Gruesas	Ausentes	Evidentes	Anomocítico
<i>P. freemanii</i>	Alargada	Ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. gritensis</i>	Alargada	Muy ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. haticoensis</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Delgadas	Presentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. involuta</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Ausentes	Evidentes	Anomocítico
<i>P. jahni</i>	Alargada	Ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. ledifolia</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. libertatis</i>	Alargada	Levemente ondulados	Gruesas	Ausentes	Evidentes	Anomocítico
<i>P. magnicayculata</i>	Alargada	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. masonhalei</i>	Alargada	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. micropachyphylla</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. neblinensis</i>	Alargada	Poligonales	Gruesas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
	Alargada	Levemente ondulados	Gruesas	Presentes	No evidentes	Anomocítico

Tabla III. Continuación.

Taxón	Forma celular	Contorno de las células	Grosor de las paredes celulares	Ornamentaciones cuticulares	Punteaduras	Tipo de estoma
<i>P. migrostag nosa</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Gruesas	Ausentes	Evidentes	Anomocítico
<i>P. phelpstae</i>	Alargada	Ondulados	Gruesas	Presentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. polymera</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. ptariana</i>	Alargada	Levemente ondulados	Gruesas	Presentes	Evidentes	Anomocítico
<i>P. quiroana</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Presentes	Evidentes	Anomocítico y cicloclítico
<i>P. ramentosa</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Presentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. rigidifolia</i>	Alargada	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. rugosa</i>	Alargada	Levemente ondulados	Delgadas	Presentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. ruiteranii</i>	Alargada	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. sabinoii</i>	Alargada	Levemente ondulados	Gruesas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. sclerosa</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. scortifolia</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Delgadas	Presentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. tolimensis</i> var. <i>colombiana</i>	Isodiamétrica	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. tunamensis</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Gruesas	Presentes	No evidentes	Anomocítico y cicloclítico
<i>P. vaccinioides</i>	Isodiamétrica	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico y cicloclítico
<i>P. venezuelensis</i>	Alargada	Poligonales	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. vicelliptica</i>	Alargada	Muy ondulados	Gruesas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. xavialba</i>	Alargadas	Levemente ondulados	Delgadas	Ausentes	No evidentes	Anomocítico
<i>P. yapacana</i>	Alargada	Ondulados	Gruesas	Presentes	No evidentes	Anomocítico

Tabla IV. Características anatómicas del mesofilo en especies de *Pentacalia* Cass.

Taxón	Hipodermis	Número de capas del parénquima empalizada	Grado de compactación del parénquima empalizada	Grado de compactación del parénquima esponjoso	Vaina vascular: Parenquimática o esclerenquimática	Cavidades secretoras	Tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo
<i>P. abietina</i>	Ausente	2-3	Compacto	Compacto	Parenquimática	Presentes	Isofacial
<i>P. albiramea</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. andicola</i>	Ausente	2-3	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. badilloi</i>	Presente	3	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. battallonensis</i>	Ausente	3	Compacto	Compacto	Esclerenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. cachacoensis</i>	Ausente	2	Laxo	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. cobrensis</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. decomposita</i>	Ausente	2	Laxo	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. flocculidens</i>	Ausente	2	Laxo	Laxo	Parenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. freemanii</i>	Ausente	1-2	Compacto	Compacto	Ausente	Ausentes	Bifacial
<i>P. gritensis</i>	Ausente	2	Compacto	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. haitcoensis</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. involuta</i>	Ausente	3	Compacto	Laxo	Esclerenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. jahnii</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Ausente	Ausentes	Bifacial
<i>P. ledifolia</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. libertatis</i>	Ausente	3	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Isofacial
<i>P. magnicalyculata</i>	Ausente	2-3	Laxo	Laxo	Esclerenquimática	Ausentes	Bifacial

Tabla IV. Continuación.

Taxón	Hipodermis	Número de capas del parénquima empalizada	Grado de compactación del parénquima empalizada	Grado de compactación del parénquima esponjoso	Vaina vascular: Parenquimática o esclerenquimática	Cavidades secretoras	Tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo
<i>P. masonhalei</i>	Ausente	3	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. micropachyphylla</i>	Ausente	2	Laxo	Laxo	Parenquimática	Presentes	Isofacial
<i>P. neblinensis</i>	Ausente	1	Compacto	Laxo	Ausente	Presentes	Isofacial
<i>P. nigrostagnosa</i>	Ausente	1-2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Presentes	Isofacial
<i>P. phelstiae</i>	Ausente	2	Compacto	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. polymera</i>	Ausente	2-3	Laxo	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Isofacial
<i>P. ptariana</i>	Ausente	2	Compacto	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. quirorana</i>	Ausente	2-3	Laxo	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Isofacial
<i>P. ramentosa</i>	Ausente	2	Laxo	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Isofacial
<i>P. rigidifolia</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Esclerenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. rugosa</i>	Ausente	1	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. ruiteranii</i>	Ausente	2	Laxo	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. sabinonii</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. sclerosa</i>	Ausente	2-3	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. scortifolia</i>	Presente	2-3	Laxo	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. tolimensis</i> var. <i>colombiana</i>	Ausente	3	Laxo	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial

Tabla IV. Continuación.

Taxón	Hipodermis	Número de capas del parénquima empalizada	Grado de compactación del parénquima empalizada	Grado de compactación del parénquima esponjoso	Vaina vascular: Parenquimática o esclerenquimática	Cavidades secretoras	Tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo
<i>P. tunamensis</i>	Ausente	2-3	Compacto	Laxo	Parenquimática	Presentes	Isofacial
<i>P. vaccinioides</i>	Ausente	2-3	Compacto	Compacto	Parenquimática	Presentes	Isofacial
<i>P. venezuelensis</i>	Ausente	2-3	Compacto	Laxo	Parenquimática	Ausentes	Isofacial
<i>P. vicelliptica</i>	Ausente	2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial
<i>P. xavialba</i>	Ausente	1-2	Compacto	Compacto	Parenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. yapacana</i>	Ausente	4	Laxo	Compacto	Parenquimática	Ausentes	Bifacial

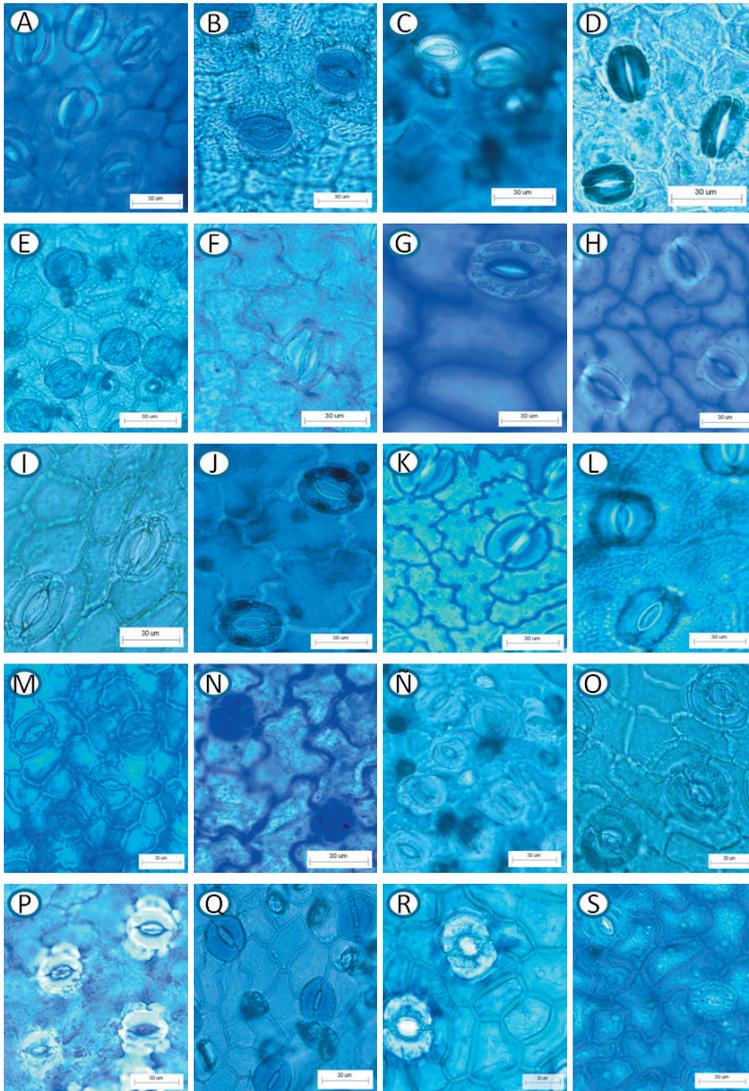


Fig 1. Vista paradérmica de la epidermis adaxial en especies de *Pentacalia*: A. *P. abietina*; B. *P. albiramea*; C. *P. andicola*; D. *P. badilloi*; E. *P. batallonensis*; F. *P. cachacoensis*; G. *P. cobrensis*; H. *P. decomposita*; I. *P. flocculidens*; J. *P. freemaniai*; K. *P. gritensis*; L. *P. haticoensis*; M. *P. involuta*; N. *P. jahnii*; Ñ. *P. ledifolia*; O. *P. libertatis*; P. *P. magnicalyculata*; Q. *P. masonhalei*; R. *P. micropachyphylla*; S. *P. neblinensis*.

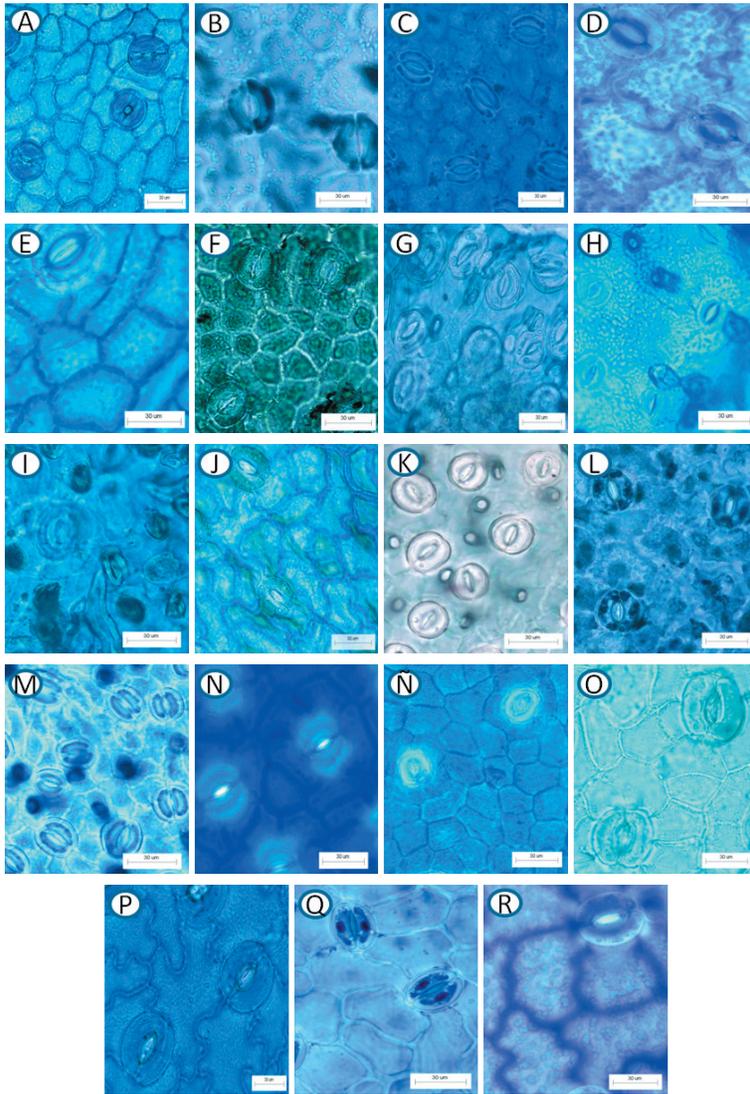


Fig 2. Vista paradérmica de la epidermis adaxial en especies de *Pentacalia*: A. *P. nigrostagnosa*; B. *P. phelpsiae*; C. *P. polymera*; D. *P. ptariana*; E. *P. quiroarana*; F. *P. ramentosa*; G. *P. rigidifolia*; H. *P. rugosa*; I. *P. ruiteranii*; J. *P. sabinoi*; K. *P. sclerosa*; L. *P. scortifolia*; M. *P. tolimensis* var. *colombiana*; N. *P. tunamensis*; Ñ. *P. vaccionioides*; O. *P. venezuelensis*; P. *P. vicelliptica*; Q. *P. xavialba*; R. *P. yapaicana*.

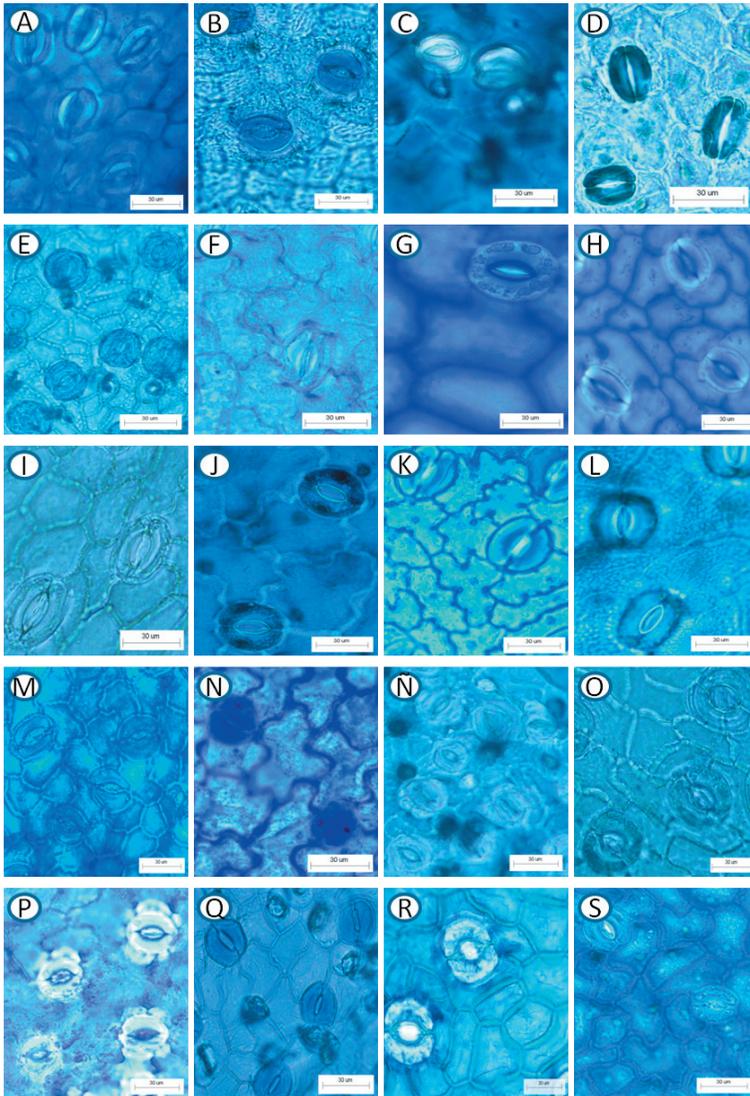


Fig 3. Vista paradérmica de la epidermis abaxial en especies de *Pentacalia*: A. *P. abietina*; B. *P. albiramea*; C. *P. andicola*; D. *P. badilloi*; E. *P. batallonensis*; F. *P. cachacoensis*; G. *P. cobrensis*; H. *P. decomposita*; I. *P. flocculidens*; J. *P. freemaniai*; K. *P. gritensis*; L. *P. haticoensis*; M. *P. involuta*; N. *P. jahnii*; Ñ. *P. ledifolia*; O. *P. libertatis*; P. *P. magnicalyculata*; Q. *P. masonhalei*; R. *P. micropachyphylla*; S. *P. neblinensis*.

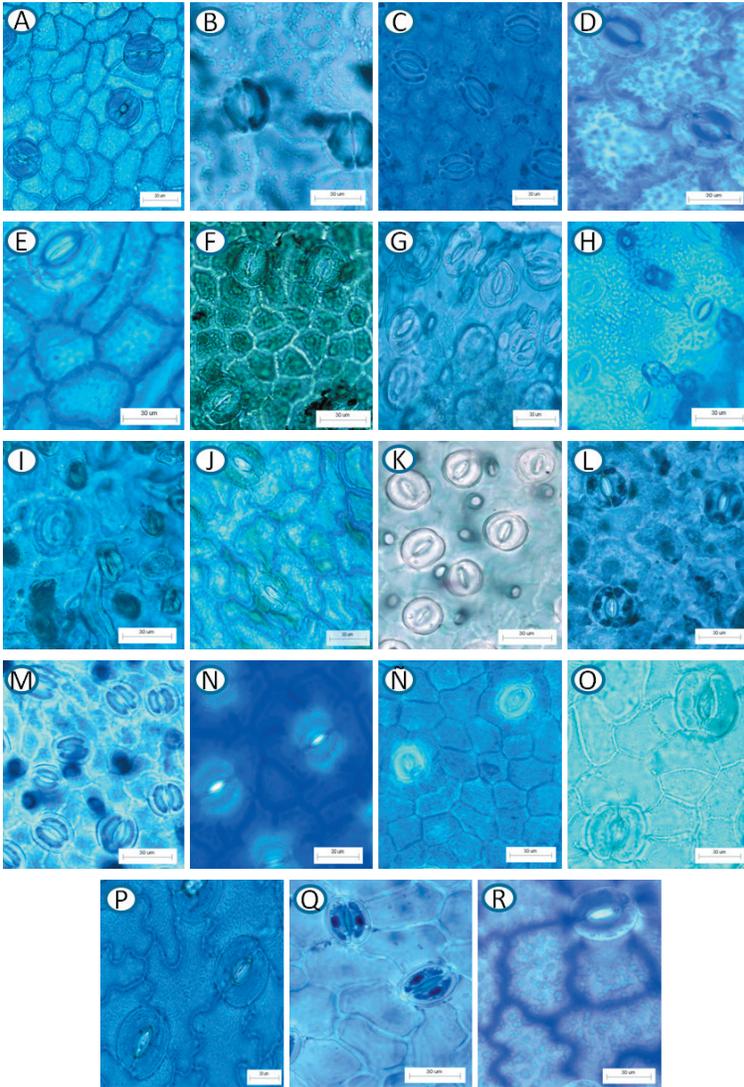


Fig 4. Vista paradérmica de la epidermis abaxial en especies de *Pentacalia*: A. *P. nigrostagnosa*; B. *P. phelpsiae*; C. *P. polymera*; D. *P. ptariana*; E. *P. quirorana*; F. *P. ramentosa*; G. *P. rigidifolia*; H. *P. rugosa*; I. *P. ruiteranii*; J. *P. sabinoi*; K. *P. sclerosa*; L. *P. scortifolia*; M. *P. tolimensis* var. *colombiana*; N. *P. tunamensis*; Ñ. *P. vaccionioides*; O. *P. venezuelensis*; P. *P. vicelliptica*; Q. *P. xavialba*; R. *P. yapacana*.

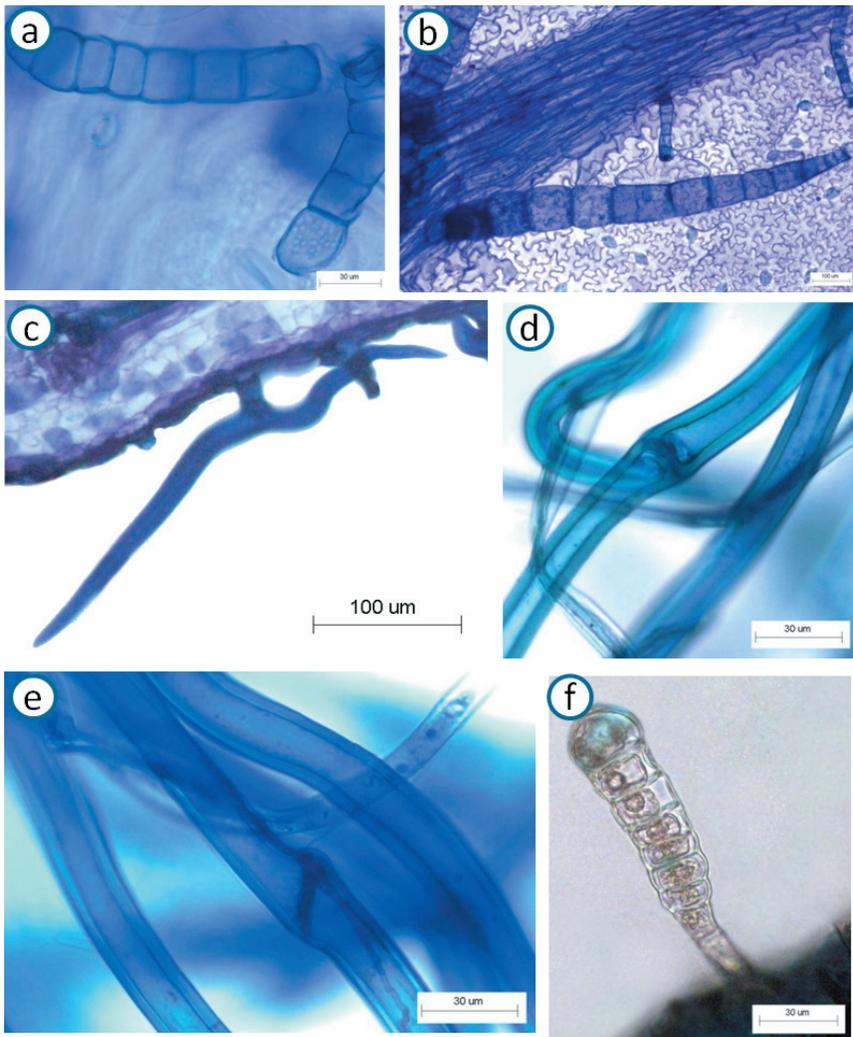


Fig 5. Tipos de tricomas presentes en especies de *Pentacalia*: a. Multicelular moniliforme (*P. abietina*). b. Multicelular moniliforme ahusado (*P. flocculidens*). c. Bifurcado en T (*P. polymera*). d. Multicelular con la célula apical elongada, unida transversalmente a la célula inmediata basal (*P. xavialba*). e. Multicelular con la célula apical elongada unida oblicuamente a la célula inmediata basal (*P. libertatis*). f. Multicelular moniliforme con célula basal estrecha (*P. batallonensis*).

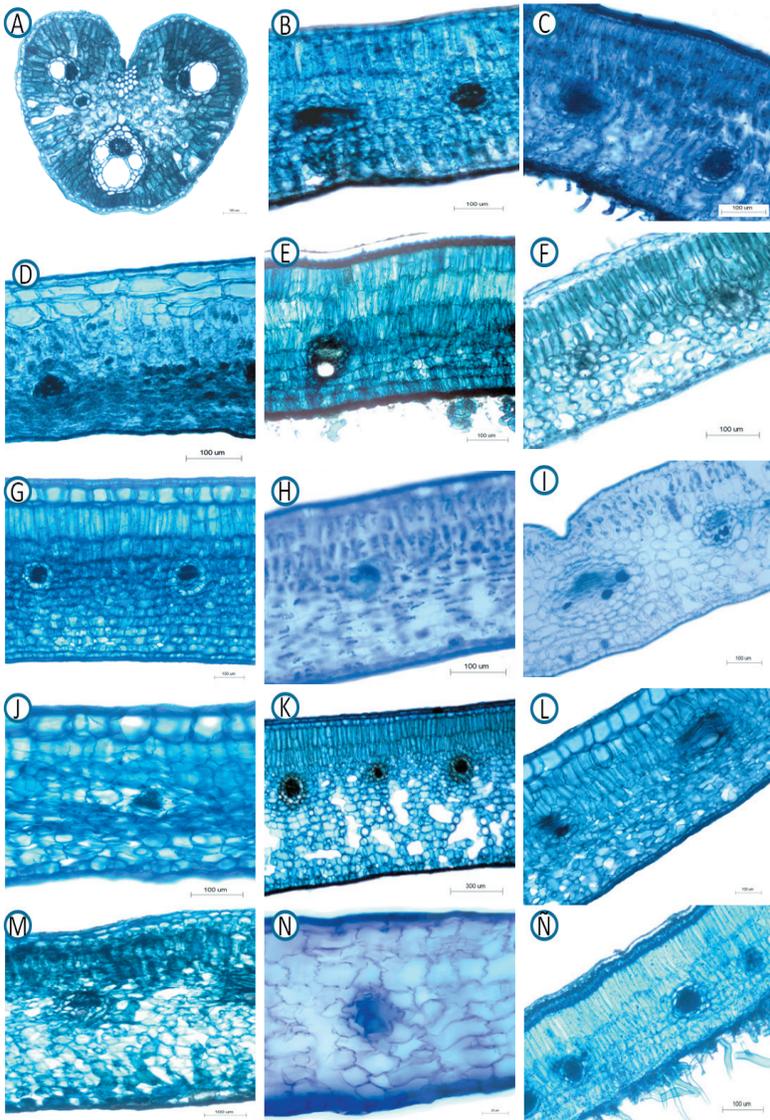


Fig 6. Sección transversal de la lámina foliar en especies de *Pentacalia*: A. *P. abietina*; B. *P. albiramea*; C. *P. andicola*; D. *P. badilloi*; E. *P. batallonensis*; F. *P. cachacoensis*; G. *P. cobrensis*; H. *P. decomposita*; I. *P. flocculidens*; J. *P. freemanii*; K. *P. gritensis*; L. *P. haticoensis*; M. *P. involuta*; N. *P. jahnii*; Ñ. *P. ledifolia*.

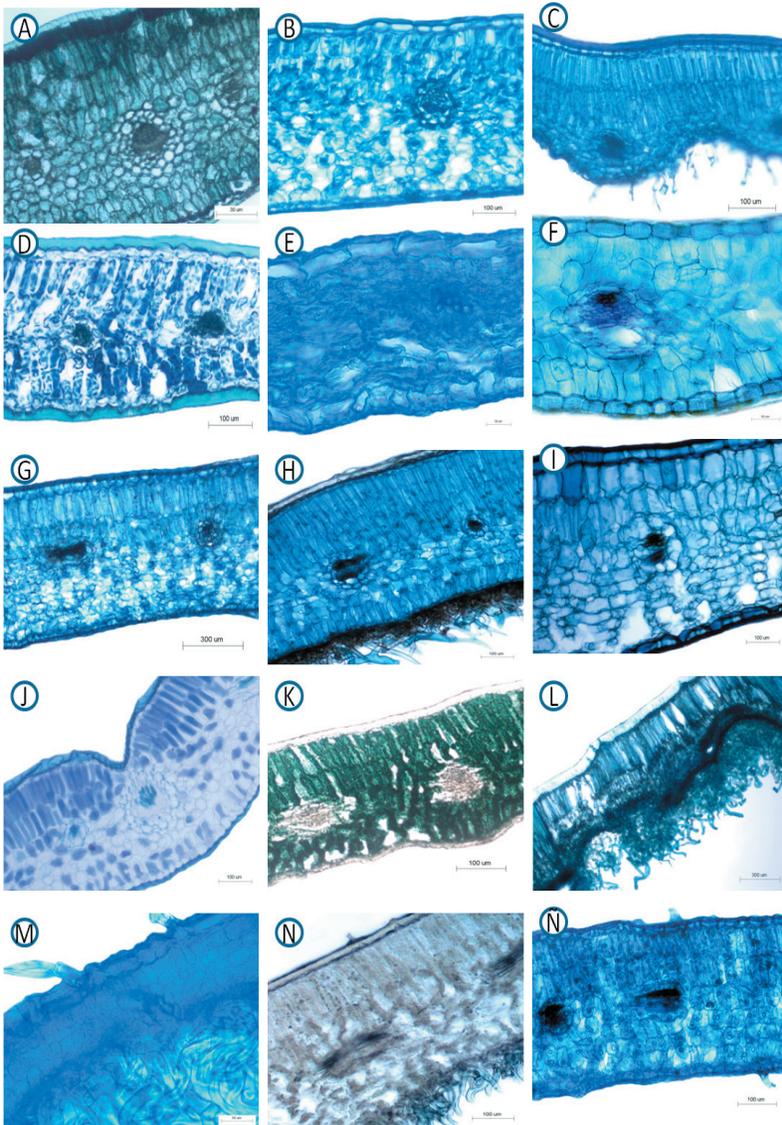


Fig 7. Sección transversal de la lámina foliar en especies de *Pentacalia*: A. *P. libertatis*; B. *P. magnicalyculata*; C. *P. masonhalei*; D. *P. micropachyphylla*; E. *P. neblinensis*; F. *P. nigrostagnosa*; G. *P. phelpisiae*; H. *P. polymera*; I. *P. ptariana*; J. *P. quirorana*; K. *P. ramentosa*; L. *P. rigidifolia*; M. *P. rugosa*; N. *P. ruiteranii*; Ñ. *P. sabinoi*.

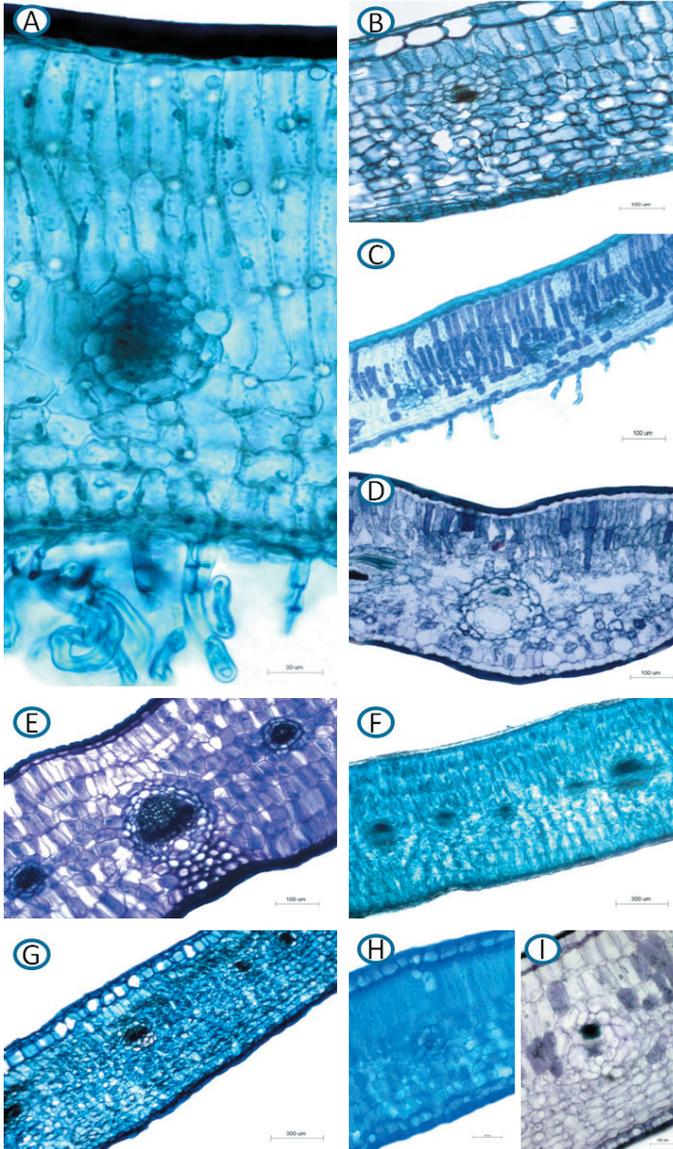


Fig 8. Sección transversal de la lámina foliar en especies de *Pentacalia*: A. *P. sclerosa*; B. *P. scortifolia*; C. *P. tolimensis* var. *colombiana*; D. *P. tunamensis*; E. *P. vaccinioides*; F. *P. venezuelensis*; G. *P. vicelliptica*; H. *P. xavialba*; I. *P. yapacana*.

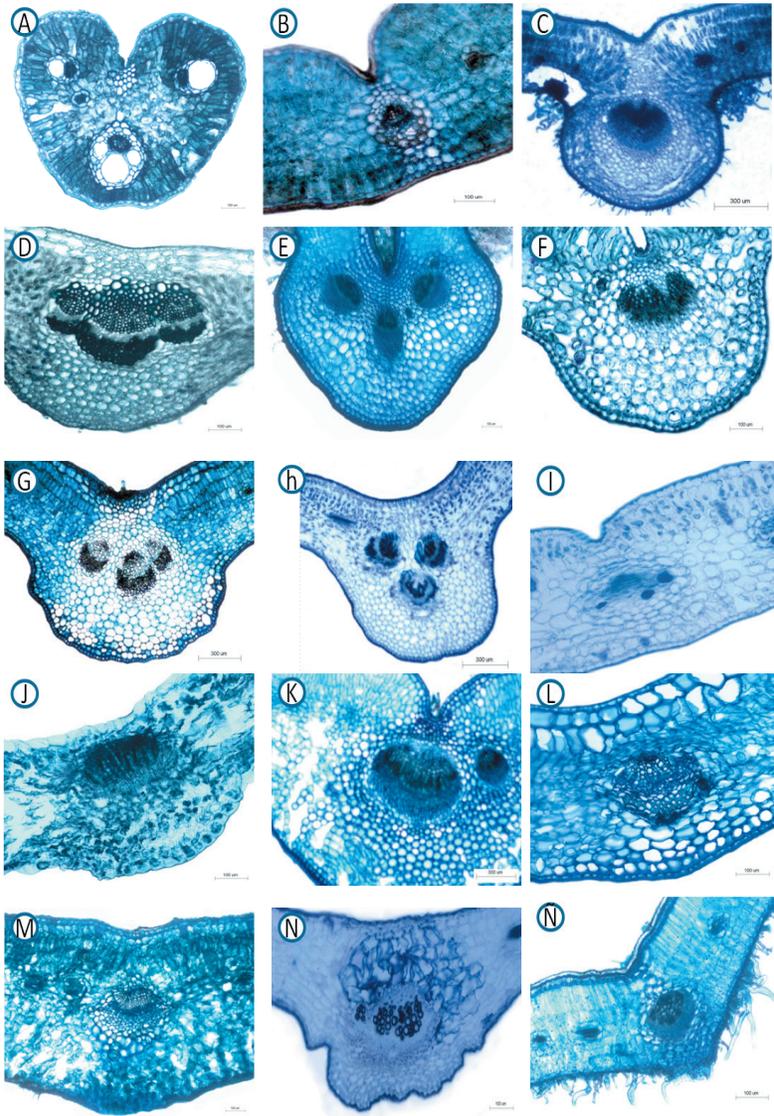


Fig 9. Sección transversal de la nervadura central en especies de *Pentacalia*: A. *P. abietina*; B. *P. albiramea*; C. *P. andicola*; D. *P. badilloi*; E. *P. batallonensis*; F. *P. cachacoensis*; G. *P. cobrensis*; H. *P. decomposita*; I. *P. flocculidens*; J. *P. freemanii*; K. *P. gritensis*; L. *P. haticoensis*; M. *P. involuta*; N. *P. jahonii*; Ñ. *P. ledifolia*.

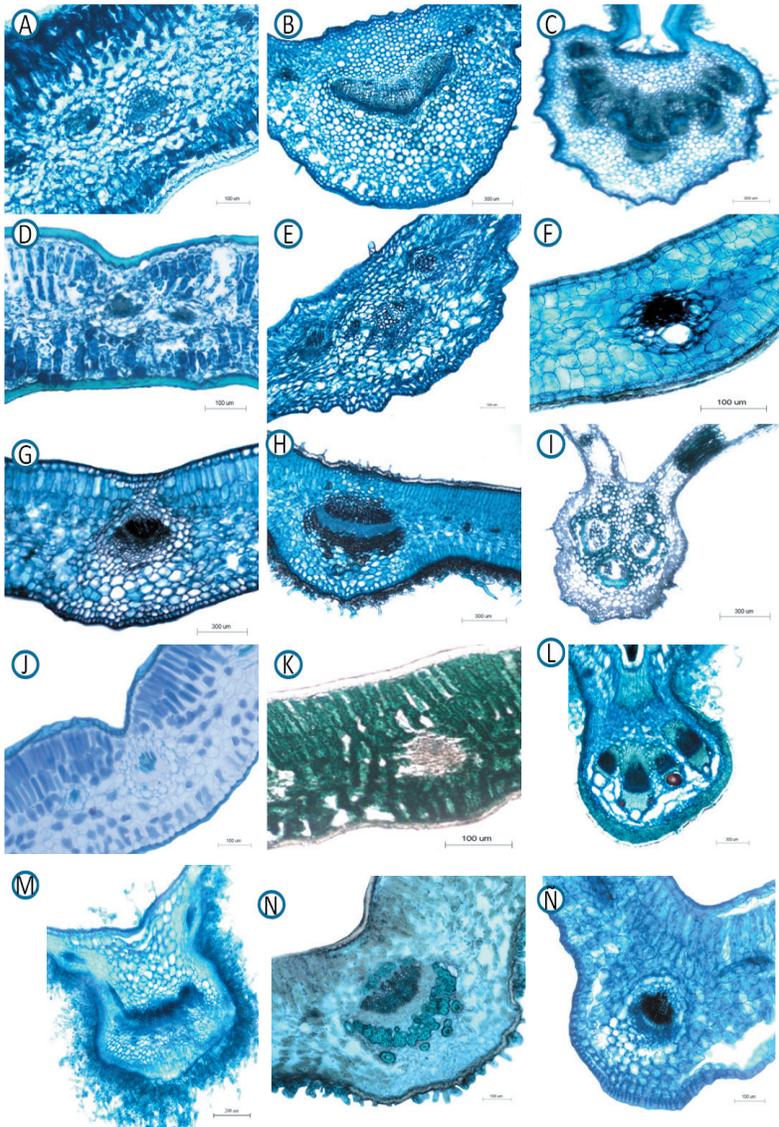


Fig 10. Sección transversal de la nervadura central en especies de *Pentacalia*: A. *P. libertatis*; B. *P. magnicalyculata*; C. *P. masonhalei*; D. *P. micropachyphylla*; E. *P. neblinensis*; F. *P. nigrostagnosa*; G. *P. phelpsiae*; H. *P. polymera*; I. *P. ptariana*; J. *P. quirorana*; K. *P. ramentosa*; L. *P. rigidifolia*; M. *P. rugosa*; N. *P. ruiterauii*; Ñ. *P. sabinoi*.

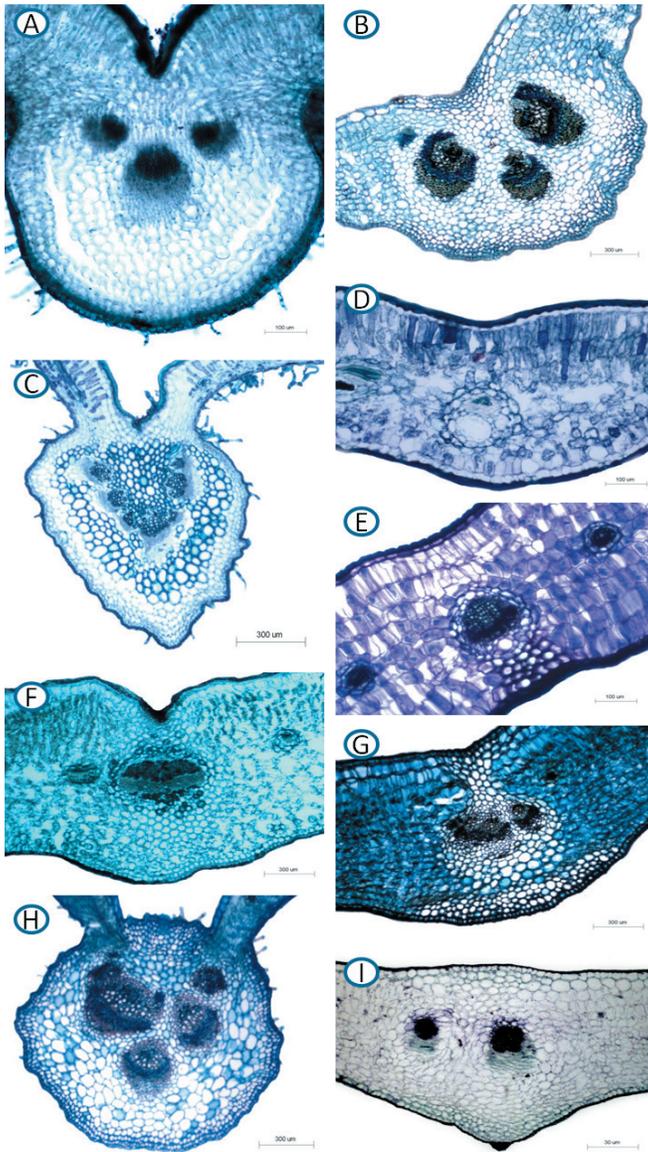


Fig 11. Sección transversal de la nervadura central en especies de *Pentacalia*: a. *P. sclerosa*; b. *P. scortifolia*; c. *P. tolimensis* var. *colombiana*; d. *P. tunamensis*; e. *P. vaccionioides*; f. *P. venezuelensis*; g. *P. vicelliptica*; h. *P. xavialba*; i. *P. yapacana*.

DISCUSIÓN

IMPLICACIONES TAXONÓMICAS DE LA ANATOMÍA FOLIAR

Al comparar la anatomía de la lámina foliar en las especies de *Pentacalia*, se encontró que la epidermis presenta características importantes para formar grupos de especies; esto reafirma lo señalado por autores como: Solereder (1908), Metcalfe y Chalk (1950), Palmer y Gerbeth-Jones (1986), Jayeola *et al.* (2001), Adedeji y Illoh (2004), Adedeji (2004), Adedeji y Jewoola (2008), Cabrera (2012) y Silva (2012), quienes enfatizan la importancia de este tejido desde el punto de vista taxonómico.

Los rasgos anatómicos del tejido epidérmico más relevantes taxonómicamente fueron: presencia de ornamentaciones cuticulares, de punteaduras, tipo de tricomas, tipo de estomas y tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de éstos.

Con respecto a las ornamentaciones cuticulares, Wilkinson (1979) y Milán *et al.* (2006), consideraron este carácter de utilidad desde el punto de vista taxonómico. En Asteraceae ha sido utilizado para diferenciar especies; tal es el caso del trabajo de Noorbakhsh *et al.* (2008) en *Artemisia* L. y el de Cabrera (2012) en *Gongylolepis* R.H. Schomb. En esta investigación la presencia de este rasgo fue de utilidad para agrupar a: *P. albiramea*, *P. batallonensis*, *P. cachacoensis*, *P. decomposita*, *P. freenmanii*, *P. haticoensi*, *P. neblinensis*, *P. nigrostagnosa*, *P. phelsiae*, *P. ptariana*, *P. quirorana*, *P. ramentosa*, *P. rugosa*, *P. sclerosa*, *P. scortifolia*, *P. tunamensis* y *P. yapacana* y diferenciarlas así del resto de las especies presentes en Venezuela.

Las punteaduras fueron evidentes solo en las células epidérmicas de *P. albiramea*, *P. batallonensis*, *P. decomposita*, *P. gritensis*, *P. involuta*, *P. libertatis*, *P. nigrostagnosa*, *P. ptariana*, *P. rigidifolia*, *P. ruiteranii*, *P. tolimensis* var. *colombiana* y *P. xavialba*. Aunque este carácter no ha sido reportado hasta los momentos como de valor diagnóstico en la epidermis; sin embargo, su importancia taxonómica y filogenética en elementos de conducción de agua está muy bien sustentada en diferentes taxa; por ejemplo en Boraginaceae (Rabaey *et al.* 2010). Es necesario hacer un análisis detallado de este aspecto en células de otros tejidos, a fin de precisar su valor.

El tipo de estoma encontrado en todas las especies estudiadas fue el anomocítico; carácter indicado por Solereder (1908) y Metcalfe y Chalk (1950), como común en Asteraceae; sin embargo, en *P. abietina*, *P. quirorana*, *P. tunamensis* y *P. vaccinioides*, además, se encontró el ciclocítico, contribuyendo a su

identificación. Este rasgo ha sido de utilidad para separar especies pertenecientes a diferentes géneros en Asteraceae tales como *Brachylaena* (Cilliers y Kruger 1993); también Milán *et al.*(2006), lo utilizaron para diferenciar tres especies de distintos géneros de Asteraceae.

Los estomas se ubican en casi todas las especies estudiadas solo en la epidermis abaxial, siendo las hojas hipostomáticas, excepto en: *P. libertatis*, *P. micropachyphylla*, *P. nigrostagnosa*, *P. tunamensis* y *P. vaccinioides*, en las cuales son anfiestomáticas; esto apoya lo señalado por Solereder (1908), Metcalfe y Chalk (1950), Rashid y Berg (1989) y Lapp *et al.* (2013), quienes indicaron que la presencia de este último tipo de hojas puede considerarse un carácter de utilidad diagnóstica. Sin embargo, Jáuregui y Benítez (2002) en *Solanum imberbe* Bitter (Solanaceae), García y Lapp (2005) en *Oyedaea verbesinoides* (Asteraceae), Olivera *et al.* (2008) en *Perezia coeruleascens* Wedd. (Asteraceae) y Torrecilla *et al.* (2009) en *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae), encontraron que en una misma especie, creciendo en condiciones ambientales distintas, se presentan tanto hojas hipoestomáticas como anfiestomáticas.

Otro carácter que constituye una ayuda valiosa para el reconocimiento de las especies estudiadas, fue el tipo de tricoma; lo cual ratifica lo mencionado por Solereder (1908), Jeffrey (1987) y Díaz-Piedrahita y Cuatrecasas(1999). Se ha destacado el valor del tipo de tricoma para separar especies en Asteraceae (Drury y Watson 1966, Sasikale y Narayana 1998, Lapp *et al.* 2004, Arias 2005, Delbon *et al.* 2007, Adedeji y Jewoola 2008, Silva 2012 y Lapp *et al.* 2013). Jeffrey (1987, 1992) en sus estudios de Senecioneae (incluyendo *Pentacalia*), desarrolló un conjunto de descriptores, entre los cuales incluyó caracteres referidos a tipos de tricomas foliares, estableciendo 21 clases. Díaz-Piedrahita y Cuatrecasas (1999) señalaron que existe variabilidad en cuanto al tipo de indumento y porcentaje de cobertura del mismo en las especies de *Pentacalia*, y que en la mayoría de las especies de este género es lanoso o aracnoideo. En el caso de las especies presentes en Venezuela, ese tipo es común en aquellas que habitan en los páramos; tales como: *Pentacalia andicola*, *P. batallonensis*, *P. sclerosa*, entre otras.

Con respecto al mesofilo, en dos de las especies estudiadas (*P. badilloi* y *P. scortifolia*), destaca la presencia de hipodermis; Metcalfe y Chalk (1950) señalaron que este carácter es común en Asteraceae. Cilliers *et al.* Kruger (1993) utilizaron la presencia de hipodermis en la hoja como carácter para separar especies de *Brachylaena* R. Br., y Lapp *et al.* (2013), lo emplearon para diferenciar taxa de *Pentacalia* Cass.

En cuanto a la disposición de los tejidos en el mesofilo, en la mayoría de las especies estudiadas se encontraron hojas bifaciales, lo cual es común en Asteraceae (Solereeder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950). Sin embargo, en once de los taxa, se evidenciaron hojas isofaciales; todas de hábitats expuestos del páramo, salvo *Pentacalia neblinensis*, la cual es un arbusto epiclino del cerro La Neblina (1730-2500 msnm), de la que no se conoce con precisión su ambiente. Pero en todo caso, la presencia de parénquima en empalizada en ambas caras, parece mostrar valor taxonómico en *Pentacalia*.

En la mayoría de las especies, los haces vasculares presentes en la lámina foliar están rodeados por una vaina parenquimática o esclerenquimática; en algunos casos se presentan extensiones de dicha vaina hacia ambas epidermis, en otros casos solo ocurre tal extensión hacia la epidermis abaxial. Este carácter se reporta de valor taxonómico para separar tres especies de uso medicinal en Asteraceae: *Mikania glomerata* Spreng., *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. y *Vernonia condensata* Baker (Milian *et al.*, 2006) y para separar diez taxones de *Pentacalia* (Lapp *et al.* 2013)

En las especies de *Pentacalia* se detectaron cavidades secretoras generalmente asociadas a los haces vasculares, permitiendo separar especies; confirmando el valor taxonómico de este carácter ya señalado por autores como Metcalfe y Chalk (1950) y Castro *et al.* (1997).

Con respecto a la nervadura central, entre las características más resaltantes para delimitar las especies estudiadas se pueden mencionar: contorno en sección transversal, número de haces vasculares y su asociación o no con esclerénquima; además de la presencia o no de cavidades secretoras. Estos rasgos han sido señalados de importancia taxonómica en *Gongylolepis* (Cabrera 2012), *Lasiocephalus* (Silva 2012) y en *Pentacalia* (Lapp *et al.* 2013).

RELACIÓN ANATOMÍA-AMBIENTE

Es importante resaltar que la mayoría de las especies estudiadas en esta investigación, crecen desde arbustales parameros hasta paramos; sin embargo, existen especies trepadoras adaptadas a las selvas nubladas, tales como *P. caracasana*, *P. decomposita* y *P. stergiosii*, entre otras e incluso *P. jahnii* habita en selvas semidecíduas de tierra caliente, desde los 100 hasta los 150 msnm. Los ambientes de páramo se caracterizan por presentar altas radiaciones solares en el día, bajas temperaturas nocturnas y fuertes vientos, lo que favorece la presencia de características xeromórficas en la lámina foliar; la mayoría de estas características están involucradas en los mecanismos para maximizar

la eficiencia en el uso de agua y regular la cantidad de agua transpirada, así como en la regulación de la cantidad de luz y calor que llega a la hoja (Escala *et al.* 1993, Ely y Torres 2003, Silva 2012). Por su parte, las selvas nubladas tienen niveles restringidos de radiación solar y una mayor protección contra los vientos, así como variaciones menos extremas de temperatura, lo que favorece la presencia de características mesomórficas en la lámina foliar; siendo el factor limitante en este caso, la captación de la escasa radiación solar filtrada por el dosel de la selva (Roth 1984).

En su proceso de adaptación evolutiva, las especies estudiadas han desarrollado diversas características morfoanatómicas que se han puesto en evidencia en la presente investigación, las cuales les permiten sobrevivir bajo las condiciones ambientales imperantes en su hábitat, entre ellas se pueden destacar: Células epidérmicas con pared celular más cutícula gruesa, que sirve de protección contra la radiación intensa, evitando que los tejidos internos puedan calentarse excesivamente (Lindorf 1991). La cutícula engrosada, particularmente en la superficie adaxial, la cual se ha asociado a condiciones de aridez, como una acción mecánica para evitar que los tejidos foliares colapsen cuando el déficit hídrico es marcado (Pyykkö 1966, Roth 1992). Asimismo, se ha indicado que una cutícula gruesa contribuye a proteger a los tejidos fotosintéticos de una alta radiación solar por un incremento de la reflectancia (Roth 1984, Torrecilla *et al.* 2009). También se ha observado que una cutícula brillante tiene la propiedad de reflejar una proporción considerable de luz incidente y, aparentemente, también puede ayudar a evitar daños mecánicos producidos por el viento (Escala *et al.* 1993). Células epidérmicas con paredes gruesas controlan la radiación, porque aumentan la distancia entre la entrada de luz y el tejido fotosintetizador (Torres *et al.* 1996). Por su parte, las especies trepadoras de la selva, poseen cutículas delgadas, al no tener la necesidad de invertir materia y energía en engrosar dicha estructura, ya que la pérdida excesiva de agua o la alta incidencia de la radiación solar no son inconvenientes a enfrentar en sus condiciones ambientales durante su crecimiento en el sotobosque y por debajo del dosel (aunque pueden llegar a serlo si alcanzan el nivel superior de este último); por el contrario, una cutícula gruesa representaría inconvenientes a la captación de la escasa radiación solar que penetra.

Otra característica vinculada a la epidermis, es la presencia de ornamentaciones cuticulares, las cuales se detectaron en varias de las especies de *Pentacalia*. Respecto a este carácter en grupos de asteráceas, García y Lapp (2005), al estudiar la anatomía foliar en especímenes de *Oyedaea verbesinoides* DC.

creciendo en tres ambientes distintos, reportaron su presencia; asignándole valor adaptativo a esta característica, al considerar, tal como explican Torres y Robles (1996), que las mismas podrían proporcionarle a la hoja una mayor resistencia ante el impacto del viento. Johnson (1975) y Esau (1977), mencionan que además pueden contribuir a reflejar el exceso de luz incidente sobre la lámina foliar.

La ubicación de los estomas en ambas epidermis o solo en una, es una característica vinculada a la adaptación a condiciones ambientales determinadas; según Parkhurst (1978), la epidermis anfiestomática se asocia a condiciones de mayor restricción hídrica. Las especies: *P. libertatis*, *P. micropachyphylla*, *P. nigrostagnosa*, *P. tunamensis* y *P. vaccinioides*, que crecen en ambientes parameros, presentan estomas en ambas epidermis.

Pentacalia andicola y *P. batallonensis*, presentan indumento aracnoideo-lanoso y crecen en ambientes parameros. La presencia de esos tricomas en ambas epidermis, permite reflejar el exceso de radiación incidente sobre la lámina, en consecuencia, reduce la cantidad de radiación absorbida por la hoja y evita su sobrecalentamiento (Menezes y Galdstein 1985, Torres 1985). En cuanto a la regulación de la temperatura, los tricomas pluricelulares favorecen el establecimiento de una capa de aire estático en la superficie de la hoja, que actúa como control térmico al reducir el enfriamiento por convección de la lámina foliar y al permitir que la hoja difiera en su temperatura de la del aire que le rodea, lo cual permite mantener un balance térmico más favorable (Ely y Torres 2003, Gil *et al.* 2012).

En 12 de las especies de *Pentacalia* estudiadas del páramo, se encontró un arreglo isofacial del mesófilo; Torres *et al.* (1996) atribuyen la hoja isofacial a condiciones ambientales, ya que favorece el proceso de fotosíntesis cualquiera sea la posición de la hoja.

La presencia de hipodermis en tres especies de *Pentacalia* de hábito trepador, es también una característica de interés ecológico; destacando Escala *et al.* (1993) que dicho tejido cumple función en la reserva de agua.

Con relación a los haces vasculares, la presencia de vaina parenquimática o esclerenquimática y su extensión o no hacia una o ambas epidermis, fueron caracteres detectados en diversas especies de *Pentacalia* en este estudio y han sido señalados como caracteres útiles para incrementar la difusión del agua en toda la hoja y para dar mayor resistencia a la misma (Roth 1990, Torres y Robles 1996, Ely y Torres 2003).

AGRADECIMIENTO

Al Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT) de la República Bolivariana de Venezuela por el financiamiento del presente trabajo, mediante el proyecto de grupo PEII N° 201100528. A Norbelys Garcés por la preparación de las láminas para el estudio bajo microscopio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adedeji, O. 2004. Leaf epidermal studies of the species of *Emilia* Cass. (Senecioneae, Asteraceae) in Nigeria. *Botanica Lithuanica* 10: 121-133.
- Adedeji, O. and H.C. Illoh. 2004. Comparative foliar anatomy of ten species in the genus *Hibiscus* Linn. in Nigeria. *New Botanist*. 31: 147-180.
- Adedeji, O. and O.A. Jewoola. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj*. 36: 7-16.
- Arias, J. 2005. Revisión taxonómica del género *Stevia* Cav. (Asteraceae-Eupatorieae) en Venezuela. Trabajo de Grado. Postgrado en Botánica Agrícola. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay. 240 p.
- Cabrera, L. 2012. Estudio anatómico foliar con fines taxonómicos de especies de *Gongylolepis* R.H. Schomb. (Mutisioideae-Asteraceae) presentes en Venezuela. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 61 p.
- Castro, M., H. de Freitas Leitão-Filho e W.R. Monteiro. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Rev. Bras. Bot.* 20: 163-174.
- Cilliers, S.S. and H. Kruger. 1993. Leaf anatomy of southern African species of *Brachylaena* (Asteraceae). *Bot. Bull. Acad. Sin.* 34: 335-346.
- Delbón, N., M.T. Cosa y N. Dottori. 2007. Anatomía de órganos vegetativos en *Flourensia campestris* y *F. oolepis* (Asteraceae), con especial referencia a las estructuras secretoras. *Arnaldoa* 14: 61-70.
- Díaz-Piedrahita, S. y J. Cuatrecasas. 1999. Asteráceas de la Flora Colombiana. Senecioneae I. Géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Editorial Guadalupe. Colombia. 367 p.

- Drury, D. and L. Watson. 1966. Taxonomy implications of a comparative anatomical study of Inuloideae-Compositae. *Amer. J. Bot.* 53: 823-833.
- Ely, F. y F. Torres. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3: 101-115.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons Inc., New York. 376 p.
- Escala, M., N.X. de Enrech, R. Madriz y H. Fariñas. 1993. Morfología floral y anatomía foliar de tres especies de *Clusia* L., presentes en el Parque Nacional “Cerro Copey” (Isla de Margarita, Estado Nueva Esparta). *Acta Biol. Venez.* 14: 1-10.
- Escalona, A.L. 1999. Anatomía foliar y del xilema de arbustos con aspecto de gimnosperma en el Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 120 p.
- Fahn, A. 1985. *Anatomía Vegetal*. Editorial Pirámide. Madrid, España. 600 p.
- Fahn, A. and D. Cutler. 1992. Xerophytes. 1-177. *In*: Linsbauer, B., F. Tischler y A. Pascher (Eds.). *Encyclopedia of plant anatomy*. Gebruder Borntraeger. Berlin. 180 p.
- García, M. y M. Lapp. 2005. Anatomía foliar en especímenes de *Oyedaea verbessinoides* DC. (Asteraceae) creciendo en tres ambientes distintos. *Ernstia* 15: 129-143.
- Gil, S.P., L. Seisdedos y M.E. Reyna. 2012. Epidermis foliar de tres especies de Asteráceas nativas de Argentina con potencial ornamental. *Phyton* 81: 205-210.
- González, M. 1998. El género *Achyrocline* (Asteraceae-Gnaphalieae) en Venezuela. Trabajo de ascenso a la categoría de Agregado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. 69 p.
- Jayeola, A.A., J.R. Thorpe and J.A. Adenegan. 2001. Macromorphological and micromorphological studies of the West African *Rhizophora* L. *Feddes Repert.* 112: 349-356.

- Jáuregui, D. 2012. Guía ilustrada de las epidermis foliares de Angiospermas presentes en Venezuela. Trabajo de ascenso a la categoría de Titular. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. 393 p.
- Jáuregui, D. y C. Benítez de Rojas. 2002. Estudio morfológico y anatómico de la hoja de *Solanum imberbe* Bitter, especie notable por su hábitat fluvial. *Pittieria* 2: 7-15.
- Jeffrey, C. 1987. Developing descriptors for systematic analyses of Senecioneae (Compositae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 201-211.
- Jeffrey, C. 1992. Notes on Compositae VI, The tribe Senecioneae (Compositae) in the Mascarene Islands with an annotated world check-list of the genera of the tribe. *Kew Bull.* 47: 49-109.
- Johnson, H. 1975. Plant pubescence, an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-253.
- Judd, W., C. Campbell, E. Kellogs, P. Stevens and M.J. Donoghue. 2008. *Plant Systematics: A Phylogenetics Approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. Second Edition. 576 p.
- Lapp, M., D. Jáuregui y T. Ruiz-Zapata. 2004. Anatomía foliar de ocho especies venezolanas del género *Oyedaea* DC. (Asteraceae- Heliantheae). *Acta Bot. Venez.* 27: 1-16.
- Lapp, M., D. Jáuregui, P. Torrecilla y T. Ruiz-Zapata. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae- Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* 23: 25-46.
- Lapp, M. 2014. Sistemática de *Pentacalia* Cass. y *Monticalia* Jeffrey (Asteroideae- Asteraceae) en Venezuela. Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Postgrado en Botánica. 445 p.
- Lindorf, H., L. de Parisca y P. Rodríguez. 1991. *Botánica: clasificación, estructura, reproducción*. Universidad Central de Venezuela, Ediciones de la Biblioteca. Caracas, Venezuela. 585 p.
- Lopes-Bastos, C., C.M. Souza da Mata, V.M. Borges, R.L. Ozório Franco, P. Cavalcanti and N. Tamaio. 2011. Anatomical and molecular identification of “guaco” *Mikania glomerata* and *Mikania laevigata* (Asteraceae), two important medicinal species from Brazil. *J. Med. Pl. Res.* 5: 4579-4583.

- Luque, R., N. Menezes y J. Semir. 1999. Anatomía foliar de *Lychnophora* Mart. (Vernonieae: Asteraceae). *Plantula* 2: 141-152.
- Metcalf, C. and L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. II. 2nd. Edition. Clarendon Press, Oxford, Great Britain. 297 p.
- Metcalf, C. 1979. Purpose of systematic anatomy. *In*: C. Metcalf and L. Chalk (Eds.). *Anatomy of the dicotyledons*. 1: 12-13. Clarendon Press. Oxford, Great Britain. 1500 p.
- Milan, P., A. Hayashi and B. Appezzato-da-Gloria. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Braz. Arch. Biol. Techn.* 49: 135-144.
- Noorbakhsh, S.N., A. Ghahreman, F. Attar and K. Mahdigholi. 2008. Leaf anatomy of *Artemisia* (Asteraceae) in Iran and its taxonomic implications. *Iranian J. Bot.* 14: 54-69.
- Olivera Gonzales, P., C. Tamariz y C.W. Maximiliano. 2008. Morfo-anatomía de *Perezia coerulescens* Wedd. (Asteraceae). *Arnaldoa* 15: 255-261.
- Palmer, P.G. and S. Gerbeth-Jones. 1986. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses. IV *Smithsonian Contribution to Botany* 62: 1-120.
- Parkhurst, D. 1978. The adaptative significance of stomatal occurrence on one or both surface of leaves. *J. Ecol.* 66: 367-383.
- Peña, E. y H. Saralegui. 1982. *Técnicas de anatomía vegetal*. Universidad de La Habana. La Habana, Cuba. 99 p.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-662.
- Rabaey, D., F. Lens, E. Smets and S. Jansen. 2010. The phylogenetic significance of vestured pits in Boraginaceae. *Taxon* 59: 510-516.
- Rashid, A. and R. Berg. 1989. A foliar key to family Solanaceae. *Pakistan J. Forestry* 39: 107-111.
- Raymúndez, M.A., M. Escala y N. Xena. 2005. Morfoanatomía foliar como herramienta para la delimitación de especies del género *Hymenocallis* Salish. (Amaryllidaceae) presentes en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 28: 321-336.

- Roth, I. 1984. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure. W. Junk Publishers, Boston, United States. 340 p.
- Roth, I. 1990. Leaf structure of a Venezuela cloud forest in relation to the microclimate. *In*: Encyclopedia of Plant Anatomy XIV (1), Berlin, Germany. 244 p.
- Roth, I. 1992. Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Germany. 173 p.
- Sasikala, K. and R. Narayana. 1998. Numerical evaluation of trichome characters in certain members of Asteraceae. *Phytomorphology* 48: 76-81.
- Shields, L.M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16: 394-447.
- Silva, K. 2012. Sistemática de *Lasiocephalus* Willd. ex Schlttdl. (Asteroideae-Asteraceae) en Venezuela. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 86 p.
- Solereder, H. 1908. Systematic anatomy of the Dicotyledons. 2 Vol. Clarendon Press. Oxford, Great Britain. 1183 p.
- Torres, F. y L. Robles. 1996. Anatomía foliar de las especies de *Paragynoxys* Cuatrec. (Asteraceae) del estado Mérida, Venezuela. *Plántula* 1: 151-165.
- Torres, S.R., J. Gaviria y J. Peraza. 1996. Anatomía foliar de *Oritrophium* (H.B.K.) Cuatrec. del Páramo de Sierra Nevada. Estación Loma Redonda. *Plántula* 1:65-73.
- Torrecilla, P., M. Castro y M. Lapp. 2009. Morfoanatomía foliar en especímenes de *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae) creciendo en tres localidades distintas del estado Aragua (Venezuela). *Ernstia* 19: 35-54.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf). *In*: Metcalfe, C. and L. Chalk (Eds.). *Anatomy of dicotyledons*. Vol. I: 97-165. Clarendon Press, Oxford, UK. 308 p.