

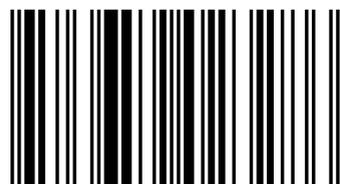
Anatomía foliar comparada de *Brassavola* y *Rhyncholaelia* (Orchidaceae)

A través del tiempo el uso de los caracteres anatómicos de las plantas han sido una fuente de datos de valor taxonómico que ha permitido apoyar hipótesis de relaciones taxonómicas entre grupos, y hoy en día su uso en conjunción con otros caracteres, ya sean morfológicos y/o moleculares, están permitiendo dilucidar con mayor soporte las relaciones filogenéticas en las angiospermas. En esta publicación se caracterizan anatómicamente los tejidos de las hojas de *Brassavola* y *Rhyncholaelia*, para la exploración de posibles caracteres de valor taxonómico y/o filogenético. Este libro es un aporte al conocimiento de la estructura anatómica de las hojas de estos dos géneros de orquídeas y se discute su relación con el ambiente y su importancia taxonómica y filogenética, y es de utilidad para taxónomos, anatomistas, filogenetistas y cultivadores de Orquídeas.



Eliana Noguera-Savelli

Becaria Posdoctoral de El Colegio de la Frontera Sur, (ECOSUR) Chiapas, México. Estudió el doctorado en Ciencias Biológicas en el Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán, A.C. (CICY) México. Cursó una Maestría en Botánica Agrícola en la Universidad Central de Venezuela (UCV). Trabaja con Florística y Sistemática de plantas superiores.



978-3-659-02328-6

editorial académica española



Eliana Noguera-Savelli · Damelis Jáuregui

Anatomía foliar comparada de *Brassavola* y *Rhyncholaelia* (Orchidaceae)

Caracterización e importancia taxonómica y filogenética

**Eliana Noguera-Savelli
Damelis Jáuregui**

**Anatomía foliar comparada de *Brassavola* y *Rhyncholaelia*
(Orchidaceae)**

**Eliana Noguera-Savelli
Damelis Jáuregui**

**Anatomía foliar comparada de
Brassavola y Rhyncholaelia
(Orchidaceae)**

**Caracterización e importancia taxonómica y
filogenética**

Editorial Académica Española

Impresión

Información bibliográfica publicada por Deutsche Nationalbibliothek: La Deutsche Nationalbibliothek enumera esa publicación en Deutsche Nationalbibliografie; datos bibliográficos detallados están disponibles en internet en <http://dnb.d-nb.de>.

Los demás nombres de marcas y nombres de productos mencionados en este libro están sujetos a la marca registrada o la protección de patentes y son marcas comerciales o marcas comerciales registradas de sus respectivos propietarios. El uso de nombres de marcas, nombre de producto, nombres comunes, nombre comerciales, descripciones de productos, etc. incluso sin una marca particular en estas publicaciones, de ninguna manera debe interpretarse en el sentido de que estos nombres pueden ser considerados ilimitados en materias de marcas y legislación de protección de marcas y, por lo tanto, ser utilizadas por cualquier persona.

Imagen de portada: www.ingimage.com

Editor: Editorial Académica Española es una marca de
LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG
Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Alemania
Teléfono +49 681 3720-310, Fax +49 681 3720-3109
Correo Electronico: info@eae-publishing.com

Aprobado por: Mérida, Yucatán, Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY),
Tesis Doctoral 2011

Publicado en Alemania

Schaltungsdienst Lange o.H.G., Berlin, Books on Demand GmbH, Norderstedt,
Reha GmbH, Saarbrücken, Amazon Distribution GmbH, Leipzig
ISBN: 978-3-659-02328-6

Imprint (only for USA, GB)

Bibliographic information published by the Deutsche Nationalbibliothek: The Deutsche Nationalbibliothek lists this publication in the Deutsche Nationalbibliografie; detailed bibliographic data are available in the Internet at <http://dnb.d-nb.de>.

Any brand names and product names mentioned in this book are subject to trademark, brand or patent protection and are trademarks or registered trademarks of their respective holders. The use of brand names, product names, common names, trade names, product descriptions etc. even without a particular marking in this works is in no way to be construed to mean that such names may be regarded as unrestricted in respect of trademark and brand protection legislation and could thus be used by anyone.

Cover image: www.ingimage.com

Publisher: Editorial Académica Española is an imprint of the publishing house
LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG
Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Germany
Phone +49 681 3720-310, Fax +49 681 3720-3109
Email: info@eae-publishing.com

Printed in the U.S.A.

Printed in the U.K. by (see last page)

ISBN: 978-3-659-02328-6

Copyright © 2012 by the author and LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG
and licensors

All rights reserved. Saarbrücken 2012

Contenido

Agradecimientos	3
Introducción	5
Anatomía foliar en Orchidaceae	8
Estudios anatómicos de la hoja de <i>Brassavola</i> y <i>Rhyncholaelia</i> ..	10
Metodología para el estudio anatómico foliar de <i>Brassavola</i> y <i>Rhyncholaelia</i>	12
Descripción anatómica de la hoja de <i>Brassavola</i> y <i>Rhyncholaelia</i> ..	14
Sistema Dérmico	14
Cutícula	14
Tricomas	14
Estomas	14
Sistema Fundamental	15
Hipodermis	15
Mesofilo	15
Células con engrosamientos	16
Inclusiones celulares	16
Fibras extravasculares	17
Sistema Vascular	17
Tejido conductor	17
Caracteres anatómicos foliares en sección transversal y vistas paradérmicas para las especies estudiadas	18
<i>Brassavola acaulis</i>	22
<i>Brassavola appendiculata</i>	24
<i>Brassavola ceboletta</i>	26
<i>Brassavola fragrans</i>	28
<i>Brassavola grandiflora</i>	30
<i>Brassavola martiana</i>	32
<i>Brassavola nodosa</i>	34
<i>Brassavola ovaliformis</i>	36
<i>Brassavola retusa</i>	38
<i>Brassavola subulifolia</i>	40
<i>Brassavola tuberculata</i>	42
<i>Rhyncholaelia digbyana</i>	44
<i>Rhyncholaelia glauca</i>	46
Comentarios Finales	53
Referencias	61

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a todas aquellas instituciones y personas de las que recibimos apoyo para realizar este trabajo.

Al Personal del Laboratorio de Anatomía Vegetal “Antonio Fernández” de la Facultad de Agronomía, de la Universidad Central de Venezuela (UCV).

Al Laboratorio de Anatomía Vegetal de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).

A la Secretaría de Relaciones Exteriores de México por la beca N° NOGELI73101008 para estudios de doctorado de la primera autora.

Al Colegio de la Frontera Sur-San Cristóbal de Las Casas por la beca posdoctoral de la primera autora.

A Diego Angulo, Germán Carnevali y Alexis Pardo pro el material vegetal suministrado para el estudio.

A Silvia Hernández por el procesamiento del material depositado en el Herbario CICY.

INTRODUCCIÓN

Laeliinae es una subtribu neotropical que comprende alrededor de 40 géneros y 1913 especies (van den Berg 2005), es la segunda subtribu más grande de la familia después de las Pleurothallidinae (3021 spp.). Géneros como: *Brassavola* R. Br., *Cattleya* Lindl., *Guarianthe* Dressler & W.E. Higgins y *Rhyncholaelia* Schltr. son de un extraordinario valor ornamental, y otros como: *Encyclia* Hook., *Epidendrum* L. y *Prosthechea* Knowles & Westc. constituyen elementos florísticos comunes del Neotrópico. La diversidad morfológica es alta, especialmente la floral, probablemente debido a la especialización de polinizadores (abejas, polillas y mariposas, etc.) y a la adaptación a un amplio rango de hábitats (van der Pijl & Dodson 1969).

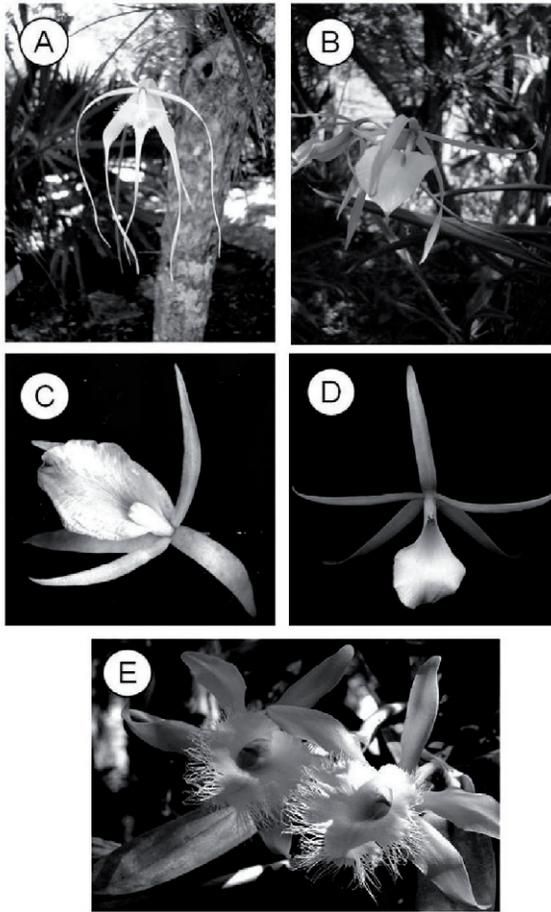
Brassavola (Epidendroideae, Laeliinae) se distribuye desde el norte de México hasta el norte de Argentina, ocupando un amplio intervalo de distribución altitudinal desde los 0 - 1000 (- 1700) msnm. Crecen en tierras bajas, en vegetación de restinga, a orillas del mar, sobre manglar o rocas. También ocupa hábitats como selvas subperennifolias, selvas de galerías, selvas húmedas y particularmente en Brasil, también puede estar presente en vegetación de igapó, entre la selva de tierra firme y la várzea.

Este género se caracteriza por presentar plantas epifitas, con tallos teretes, de una sola hoja suculenta e inflorescencias generalmente racemosas, de una a tres (-18) flores. Las especies de *Brassavola* son comúnmente conocidas como “dama de noche” y se distinguen principalmente por sus flores blancas, muy fragantes al anochecer. La mayoría de las plantas muestran un aspecto similar en sus características vegetativas y florales, lo cual ha causado conflictos en la delimitación

de las especies y en los sistemas de clasificación propuestos (Noguera-Savelli & Jáuregui, 2011).

El género *Brassavola* fue establecido por Robert Brown en 1813, basado en la especie *Epidendrum cucullatum* descrita por Linneo (1753) en *Species Plantarum*. Al ser transferida *E. cucullatum* al género *Brassavola* se designó a *B. cucullata* (L.) R. Br. como la especie tipo. El género fue nombrado en honor al científico italiano Antonio Musa Brasavola, un especialista en plantas medicinales. *B. cucullata*, fue la especie de más temprano cultivo en Europa, y existen datos de esto, en jardines botánicos desde 1794; lo que demuestra su alta adaptabilidad a diversas condiciones ambientales.

Luego de diversos cambios nomenclaturales para las especies *Brassavola digbyana* Lindl. y *B. glauca* Lindl., Schlechter (1918) las transfiere al género *Rhynchoaelia* Schltr., basado en la forma de los pseudobulbos, forma de las hojas y la morfología floral, siendo esta propuesta aceptada hasta la actualidad.



A. *Brassavola appendiculata* A. Rich. & Galeotti. **B.** *Brassavola nodosa*. (L.) Lindl.
C. *Brassavola fragrans* Barb. Rodr. **D.** *Brassavola ceboletta* Rehb. f.
E. *Rhyncholaelia digbyana* (Lindl.) Schltr.

ANATOMÍA FOLIAR EN ORCHIDACEAE

Las características relacionadas con la estructura interna de las plantas han sido empleadas para propósitos sistemáticos por alrededor de 150 años, y son útiles tanto para identificación como para determinación de relaciones filogenéticas (Judd *et al.*, 1999). Las hojas son extremadamente variables anatómicamente y proveen numerosos caracteres significativos sistemáticamente (Carlquist, 1961; Dickinson, 1975).

Las primeras revisiones de anatomía foliar en Orchidaceae fueron de valor descriptivo, actualmente los caracteres anatómicos de la familia son analizados desde un punto de vista ecológico y evolutivo (Withner *et al.* 1974; Dressler 1981; Arditti, 1992; Oliveira & Sajo, 1999; Stern & Carlswald, 2001; 2004; 2006).

Las orquídeas han desarrollado estrategias especializadas para afrontar las limitaciones hídricas, de nutrientes y la intensa radiación que le imponen su hábito epifito (Benzing, 1987; Oliveira & Sajo, 1999, 2001; Zotz, 2004); éstas consisten en el desarrollo de órganos de almacenamiento de agua y carbohidratos, conocidos como pseudobulbos, que suelen estar asociados a órganos florales muy desarrollados, como es el caso de los géneros *Maxillaria* (Foldats, 1970), *Vanda* y *Epidendrum* (Oliveira & Sajo, 2001). En ausencia de pseudobulbos, las funciones de almacenamiento de agua y nutrientes pueden ser desempeñadas por las hojas, en cuyo caso, el desarrollo de los órganos vegetativos restantes es mucho más limitado, como ocurre en orquídeas del género *Pleurothallis* (Oliveira & Sajo, 1999). Además de las estructuras de reserva, las orquídeas se asocian a hongos endomicorrizógenos y presentan el metabolismo conocido como ácido crasuláceo (CAM) (Watson & Dallwitz, 2000; Zotz, 2004), atributos que han sido considerados también como

adaptaciones a condiciones xerofíticas (Oliveira & Sajo, 2001) y, en ambos casos, favorecen el aprovechamiento de los recursos limitantes en esas condiciones.

Por otra parte, el uso de caracteres anatómicos en orquídeas, ha permitido dar apoyo a clasificaciones, un ejemplo de esto lo constituye la tribu Triphoreae (*Monophylorchis*, *Psilochilus* y *Thriphora*), considerada por Dressler (1993) dentro las Epidendroideae “primitivas”; Carlswald & Stern, (2009), notaron que la “simplicidad” anatómica representada por ausencia de hipodermis, esclerénquima y células de sílice, y el mesofilo homogéneo de estos tres géneros soportaban la hipótesis de Dressler (1993).

ESTUDIOS ANATÓMICOS DE LA HOJA DE *Brassavola* y *Rhynchoaelia*

Tal como señalaron Stern & Carlsward (2009) los estudios anatómicos exhaustivos en torno a la caracterización anatómica de la subtribu Laeliinae han sido escasos. Sin embargo, Baker (1972) realizó un estudio detallado sobre la morfología y anatomía foliar de 36 géneros y 79 taxa de las Laeliinae.

Recientes estudios anatómicos (e.g. Oliveira *et al.*, 2003) han sido enfocados al estudio de la anatomía foliar de géneros como: *Prosthechea* y *Encyclia* (Oliveira & Sajo, 1999), y de las especies: *Encyclia calamaria* (Lindl.) Pabst, *Epidendrum campestre* Lindl., y *E. secundum* Jacq., pertenecientes a las Laeliinae.

Los estudios anatómicos en *Brassavola* se han centrado principalmente en dos especies *B. nodosa* y *B. cucullata* para las cuales se ha estudiado la anatomía de hoja, tallo (Abreu & Peña 1982; Stern & Carlsward, 2009) y raíz (Pridgeon *et al.*, 1983; Porembski & Barthlott, 1988).

Abreu & Peña (1982) describieron la anatomía de la hoja y del tallo de varias especies de bosque secos, en Venezuela, *Oncidium carthagenense* (= *Lophiaris carthagenense* (Jacq.) Braem), *O. nudum* (= *Cohniella nuda* (Bateman ex Lindl.) Christenson), *O. cebolleta* (= *Cohniella cebolleta* (Jacq.) Christenson), *Brassavola nodosa* y *B. cucullata*, relacionando las diferencias encontradas en la anatomía foliar con el ambiente.

Stern & Carlsward (2009) realizaron un análisis cladístico basado en caracteres morfo-anatómicos vegetativos para 40 especies de la subtribu Laeliinae,

con el objetivo de examinar si la anatomía podría proporcionar evidencia sobre la monofilia del grupo. Una de las especies incluidas fue *Brassavola cucullata* (L.) R. Br; en el estudio se evaluaron seis caracteres anatómicos foliares: distribución de los estomas foliares, forma de las células oclusivas, distribución de los paquetes de fibras foliares, distribución de la hipodermis foliar, organización del mesofilo, distribución de estegmatas foliares, y cinco caracteres anatómicos del tallo: distribución de los estegmatas caulinares, presencia de pseudobulbos y de tilosomas, bandas en la pared celular cortical, engrosamientos en la pared celular exodermal. Los resultados obtenidos indicaron que los caracteres vegetativos por si solos son insuficientes para resolver las relaciones filogenéticas entre los taxa estudiados; pero pueden ser útiles para evaluar los patrones de evolución dentro de la subtribu.

A través del tiempo el uso de los caracteres anatómicos de las plantas han sido una fuente de datos de valor taxonómico que ha permitido apoyar hipótesis de relaciones taxonómicas entre grupos, y hoy en día su uso en conjunción con otros caracteres, ya sean morfológicos y/o moleculares, están permitiendo dilucidar con mayor soporte las relaciones filogenéticas en las angiospermas.

En *Brassavola*, existe una alta similitud a nivel floral y vegetativo, por consiguiente, con el propósito de explorar caracteres filogenéticamente informativos, se realizó este estudio anatómico foliar para un grupo representativo de las especies de *Brassavola* y para las dos especies que conforman el género *Rhyncholaelia*; genero filogenéticamente cercano a *Brassavola*.

METODOLOGÍA PARA EL ESTUDIO ANATÓMICO FOLIAR DE *Brassavola* y *Rhynchoaelia*

Se estudiaron un grupo de las especies representativas del género *Brassavola* y las dos especies que conforman el género *Rhynchoaelia* (Tabla 1) ambos géneros pertenecientes a la subtribu Laeliinae. Los especímenes representativos del material estudiado están depositados en el Herbario CICY, del Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.

El estudio se llevó a cabo con hojas maduras de plantas vivas; se tomaron fragmentos de la porción media de la hoja, y se fijaron en FAA (Formaldehído 5%, Ácido acético 5%, Agua 40% y Etanol 50%) (Sass 1958). Dichos fragmentos fueron seccionados transversalmente, a mano alzada. Las secciones fueron teñidas con azul de toluidina acuosa (0.5 %), se montaron en agua-glicerina (V:V) y se sellaron con esmalte transparente para uñas. Para el estudio epidérmico, se colocaron porciones de hoja de aproximadamente 0.5 cm² en hipoclorito de sodio comercial (3.75%) durante tres horas, se lavaron exhaustivamente con agua destilada eliminando los restos del mesofilo con ayuda de un pincel y bajo un microscopio estereoscópico. Las porciones de epidermis se tiñeron y se montaron de forma semejante a lo antes expuesto.

Todas las láminas preparadas fueron fotografiadas con un microscopio óptico Nikon Eclipse E 200 equipado con cámara fotográfica digital Evolution LC en el Laboratorio de Anatomía Vegetal "Antonio Fernández", de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (UCV), en Maracay, Venezuela. Por otra parte, se observaron con un microscopio óptico binocular Leica-DME para

la descripción de los caracteres de los tejidos dérmico, fundamental y vascular en el Laboratorio de Anatomía Vegetal de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), Mérida, Yucatán, México.

Tabla 1. Especies de <i>Brassavola</i> y <i>Rhyncholaelia</i> consideradas para el estudio anatómico foliar.		
Taxon	Localidad	Colector/ N° colección
<i>B. acaulis</i>	Panamá.	G. Carnevali 7236
<i>B. appendiculata</i>	Laguna Kaná, Quintana Roo, México.	W. Cetzal s.n.
<i>B. ceboletta</i>	Bahia, Brasil.	G. Carnevali 7529
<i>B. fragrans</i>	Brasil	G. Carnevali 7530
<i>B. grandiflora</i>	Champotón, Campeche, México.	G. Carnevali 7532
<i>B. martiana</i>	Venezuela	G. Carnevali s.n.
<i>B. nodosa</i>	Colombia, Barranquilla.	G. Carnevali 7531
<i>B. ovaliformis</i>	Peru	G. Carnevali s.n.
<i>B. retusa</i>	Venezuela	A. Pardo s.n.
<i>B. subulifolia</i>	Jamaica	G. Carnevali 7503
<i>B. tuberculata</i>	Brasil	A. Pardo s.n.
<i>Rhyncholaelia digbyana</i>	La Pantera, Quintana Roo, México.	G. Carnevali et al. 4966
<i>Rhyncholaelia glauca</i>	alrededores de Tuxtla Gutiérrez Chiapas, México.	D. Angulo s.n.

Leyenda: *s.n.*= sin número de colecta asignado.

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LA HOJA DE *Brassavola* y *Rhynchoaelia*

A continuación se describen las observaciones realizadas en secciones transversales de hojas de las especies de *Brassavola*, *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca*.

SISTEMA DÉRMICO:

CUTÍCULA: Variando de lisas a papilosas. *Brassavola acaulis*, *B. appendiculata*, *B. fragrans*, *B. martiana*, *B. ovaliformis*, *B. retusa*, *B. subulifolia*, *B. tuberculata*, *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca* presentaron la cutícula lisa y gruesa. La cutícula gruesa y papilosa se observó en el resto de las especies muestreadas de *Brassavola*, principalmente en las que presentan hoja conduplicadas, tales como: *Brassavola ceboletta*, *Brassavola nodosa* y *Brassavola grandiflora*. El número de papilas varía cuando presentes en las especies muestreadas de *Brassavola*. En *B. grandiflora* se observaron dos papilas por célula, mientras que en el resto de las especies se presentó una papila. Las especies del grupo externo carecen de papilas epidérmicas (Tabla 2). Las células epidérmicas son isodiamétricas en vista paradermal, pueden presentar paredes periclinales, rectas y gruesas en *Brassavola appendiculata*, *Rhynchoaelia digbyana*, *Rhynchoaelia glauca*, o convexas y gruesas en *Brassavola acaulis*, *B. ceboletta* y *B. nodosa*.

TRICOMAS: Ausentes en *Brassavola*, sólo presentes en *Rhynchoaelia glauca*. Los tricomas son unicelulares, lisos, cónicos dispuestos en ambas epidermis.

ESTOMAS: Hay poca variabilidad en cuanto al tipo de estomas en *Brassavola*, estando presentes en su mayoría estomas del tipo paracítico y sólo en el caso de *B. nodosa* paracítico y tetracítico, los estomas están hundidos o al nivel de la epidermis. En *Brassavola acaulis*, *B. appendiculata*, *B. ceboletta*, *B. grandiflora*, *B. fragrans* *B.*

tuberculata y *B. subulifolia*, se presentan estomas tipos paracíticos, con células anexas alargadas, dispuestas paralelamente al eje de las células oclusivas. En *Rhynchoaelia digbyana* los estomas son de tipo tetracíticos (Tabla 2).

SISTEMA FUNDAMENTAL:

HIPODERMIS: En algunas epifitas es común la presencia de una hipodermis multiestratificada, sin embargo, en las especies aquí estudiadas que presentaron hipodermis, esta fue uniestratificada (Tabla 3). En las hojas teretes de *Brassavola appendiculata* y *Brassavola fragrans* la hipodermis circunda la hoja. En *B. nodosa*, *Rhynchoaelia digbyana* y *Rhynchoaelia glauca*, la hipodermis es uniestratificada dispuesta en ambas caras. (Tabla 3).

MESOFILO: A pesar que algunas hojas de *Brassavola* son teretes o semiteretes, se puede diferenciar un lado adaxial correspondiente al área sulcada de la hoja, y un lado abaxial correspondiente al área convexa o redondeada de la hoja. Se observaron tres tipos de hojas de acuerdo a la disposición del parénquima: bifaciales e isofaciales (Tabla 4). En *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca*, el mesofilo es de tipo bifacial, con una clara diferenciación de parénquima en empalizada en la cara adaxial y parénquima esponjoso en la cara abaxial. El parénquima en empalizada de tres a seis capas de células alargadas. El parénquima esponjoso conformado por nueve a trece capas de células, de lumen amplio y paredes delgadas (Tabla 4). En el grupo de las especies con hojas isofaciales o isobilaterales: *Brassavola ceboletta*, *Brassavola grandiflora* y *Brassavola nodosa*, tienen parénquima en empalizada en ambas caras (adaxial y abaxial), presentándose generalmente cinco a seis capas en la zona adaxial y con menor número de capas en la zona abaxial de cuatro a cinco y el parénquima esponjoso con siete a diez capas de

células, situado sólo en el centro del mesofilo, con células por lo general con lumen amplio y paredes delgadas. En *Brassavola appendiculata* en la zona por debajo del surco central de la hoja, en el área adaxial, se puede apreciar en algunas plantas unas capas de parénquima en empalizada, con células alargadas, muy compactas y seguidamente la presencia de parénquima esponjoso, con células de lumen amplio y paredes delgadas, siendo así hojas de tipo bilateral por la composición del mesofilo, a pesar que la hoja tiene forma terete. También se observó en individuos de la misma especie la presencia de hojas con el mesofilo homogéneo, considerando estas hojas de tipo isofacial. En esta especie las hojas tienden a ser de arqueadas a péndulas y la zona surcada queda expuesta al sol (Tabla 4). Y el tercer tipo de hojas observado, correspondió a plantas con el mesofilo homogéneo, donde no hay diferenciación del parénquima, tratándose de hojas tipo isofacial (Tabla 4). Está presente en las especies *B. acaulis*, *B. fragrans*, *B. tuberculata* y *B. subulifolia*, que presentan hojas de semiteretes a teretes. Este tipo de mesofilo está compuesto por aproximadamente 20 - 22 capas de células.

CÉLULAS CON ENGROSAMIENTOS espiralados en la pared secundaria, son muy abundantes en el mesofilo de: *Brassavola acaulis*, *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. nodosa* y *B. grandiflora*. En *Rhynchoaelia digbyana*, los engrosamientos son reticulados, muy engrosados. En el resto de las especies estudiadas no se observaron engrosamientos en la pared secundaria (Tabla 4).

INCLUSIONES CELULARES: idioblastos conteniendo cristales de oxalato de calcio en forma de rafidios en el mesofilo de: *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. grandiflora* y *Rhynchoaelia digbyana*. Se observaron idioblastos con drusas en la hipodermis y el mesofilo de: *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca* (Tabla 4).

FIBRAS EXTRAVASCULARES son comunes en todas las especies estudiadas, los paquetes de fibras son variables en posición y número, dispuestos en la cara abaxial: *B. acaulis*, *B. appendiculata*, *B. nodosa*, *B. retusa*, *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca* y dispuestas en ambas caras en: *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. grandiflora*, *B. martiana*, *B. ovaliformis*, *B. tuberculata*, y *B. subulifolia* (Tabla 5). En las hojas teretes a semiteretes, se observó una mayor cantidad de paquetes de fibras extravasculares.

SISTEMA VASCULAR:

TEJIDO CONDUCTOR: haces de tipo colateral cerrado en *Brassavola*, generalmente están dispuestos en un arco central de haces principales y dos arcos de haces vasculares secundarios subyacentes al arco central y dispuestos en zig-zag. En *Rhynchoaelia digbyana*, y *R. glauca*, los haces vasculares principales están dispuestos en una hilera central, intercalados con haces vasculares secundarios. En todas las taxa, el xilema orientado hacia la superficie adaxial y el floema hacia la abaxial. En la mayoría de las especies la vaina vascular de esclerénquima más desarrollada hacia el lado del floema (Tabla 4).

Tabla 2. Caracteres asociados a la superficie de la hoja de <i>Brassavola</i> y <i>Rhyncholaelia</i>.			
Taxon	Superficie de la cutícula	Tipo de estomas	Disposición de los estomas
<i>B. acaulis</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. appendiculata</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. ceboletta</i>	papilosa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. fragrans</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. grandiflora</i>	papilosa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. martiana</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. nodosa</i>	papilosa	tetracíticos/paracíticos	ad-abaxial
<i>B. ovaliformis</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. retusa</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. tuberculata</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. subulifolia</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>Rhyncholaelia digbyana</i>	lisa	tetracíticos	abaxial
<i>Rhyncholaelia glauca</i>	lisa	paracíticos	abaxial

Legenda: ad: adaxial

Tabla 3. Distribución de la hipodermis en la hoja de <i>Brassavola</i> y <i>Rhynchoaelia</i>.			
Taxon	adaxial	abaxial	ad-abaxial
<i>B. acaulis</i>			A
<i>B. appendiculata</i>			P (1)
<i>B. ceboletta</i>			A
<i>B. fragrans</i>			P (1)
<i>B. grandiflora</i>			A
<i>B. martiana</i>			A
<i>B. nodosa</i>			P (1)
<i>B. ovaliformis</i>			A
<i>B. retusa</i>	P(1)		
<i>B. tuberculata</i>			A
<i>B. subulifolia</i>			A
<i>Rhynchoaelia digbyana</i>			P (1)
<i>Rhynchoaelia glauca</i>			P (1)

Legenda: A= ausente; P= presente. Entre paréntesis número de capas.

Tabla 4. Caracteres asociados al mesofilo de la hoja de las especies de *Brassavola* y *Rhynchoaelia*.

Taxon	Tipo de hoja de acuerdo al mesofilo	Organización del mesofilo	Células con engrosamientos espiralados	Cristales		N° filas de haces vasculares
				rafidios	drusas	
<i>B. acaulis</i>	isofacial	homogéneo	P	A	A	3
<i>B. appendiculata</i>	isofacial/ bifacial	homogéneo/ heterogéneo	A	A	A	2
<i>B. ceboletta</i>	isobilateral	heterogéneo	P	P	A	3
<i>B. fragrans</i>	isofacial	homogéneo	P	P	A	3
<i>B. grandiflora</i>	isobilateral	heterogéneo	P	P	A	3
<i>B. martiana</i>	isobilateral	heterogéneo	A	A	A	3
<i>B. nodosa</i>	isobilateral	heterogéneo	P	A	A	3
<i>B. ovaliformis</i>	bifacial	heterogéneo	A	P	A	3
<i>B. retusa</i>	isobilateral	heterogéneo	A	P	A	3
<i>B. tuberculata</i>	isofacial	homogéneo	A	A	A	3
<i>B. subulfolia</i>	isofacial	homogéneo	A	A	A	3
<i>Rhynchoaelia digbyana</i>	bifacial	heterogéneo	A	P	P	2
<i>Rhynchoaelia glauca</i>	bifacial	heterogéneo	A	A	P	2

Leyenda: A= Ausente. P =Presente.

Tabla 5. Distribución de los paquetes de fibras extravasculares en la hoja de <i>Brassavola</i> y <i>Rhyncholaelia</i>.			
Taxon	adaxial	abaxial	ad-abaxial
GRUPO INTERNO			
<i>B. acaulis</i>		P	
<i>B. appendiculata</i>		P	
<i>B. ceboletta</i>			P
<i>B. fragrans</i>			P
<i>B. grandiflora</i>			P
<i>B. martiana</i>			P
<i>B. nodosa</i>		P	
<i>B. ovaliformis</i>			P
<i>B. retusa</i>		P	
<i>B. tuberculata</i>			P
<i>B. subulifolia</i>			P
<i>Rhyncholaelia digbyana</i>		P	
<i>Rhyncholaelia glauca</i>		P	

Leyenda: ad-abaxial= adaxial-abaxial; P = presente

CARACTERES ANATÓMICOS FOLIARES EN SECCIÓN TRANSVERSAL Y VISTAS PARADÉRMICAS PARA LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

Brassavola acaulis Lindley & Paxton., Paxt. Fl. Gard. 2: 152, f. 216. 1851.
(Figs. 1A, 1B, 1C, 1D, 14A, 14B).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales rectas y gruesas, paredes periclinales externas convexas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isofacial, parénquima heterogéneo, de aproximadamente 15 capas de células de tamaño y forma variable; células alargadas con engrosamientos espiralados en la pared; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la región abaxial.

HIPODERMIS: ausente.

INCLUSIONES CELULARES: ausentes.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados, organizados en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales con haces menores, en la hilera inferior, los haces dispuestos en zig-zag.

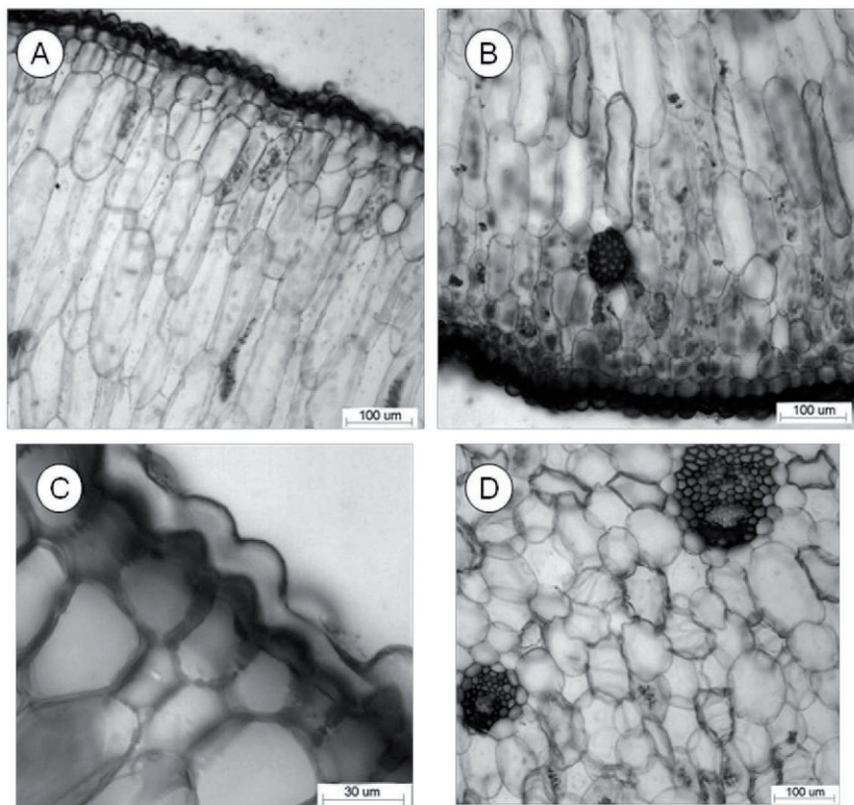


Fig. 1. Anatomía foliar de *B. acaulis* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C.** Detalle de la epidermis adaxial, nótese cutícula. **D.** Región central del mesofilo, nótese haces vasculares.

Brassavola appendiculata A. Rich. & H. G. Galeotti, Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 3. 3: 23. 1845. (Figs. 2A, 2B, 2C, 2D, 14C y 14D).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales erectas y paredes periclinales externas erectas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: puede ser isofacial/bifacial, y respectivamente homogéneo/heterogéneo; en el caso del mesofilo bifacial el parénquima es empalizada, de aproximadamente cuatro capas de células rectangulares, alargadas, ocupando sólo una parte de la región adaxial, parénquima esponjoso dispuesto en el centro y hacia los lados de la hoja, con células de tamaño y forma variable; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en la región abaxial.

HIPODERMIS: uniestratificada, en las regiones adaxial y abaxial, circundando la hoja.

INCLUSIONES CELULARES: ausentes.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados, dispuestos en dos hileras, una central con haces de mayor tamaño, y otra en la región adaxial organizada en zig-zag.

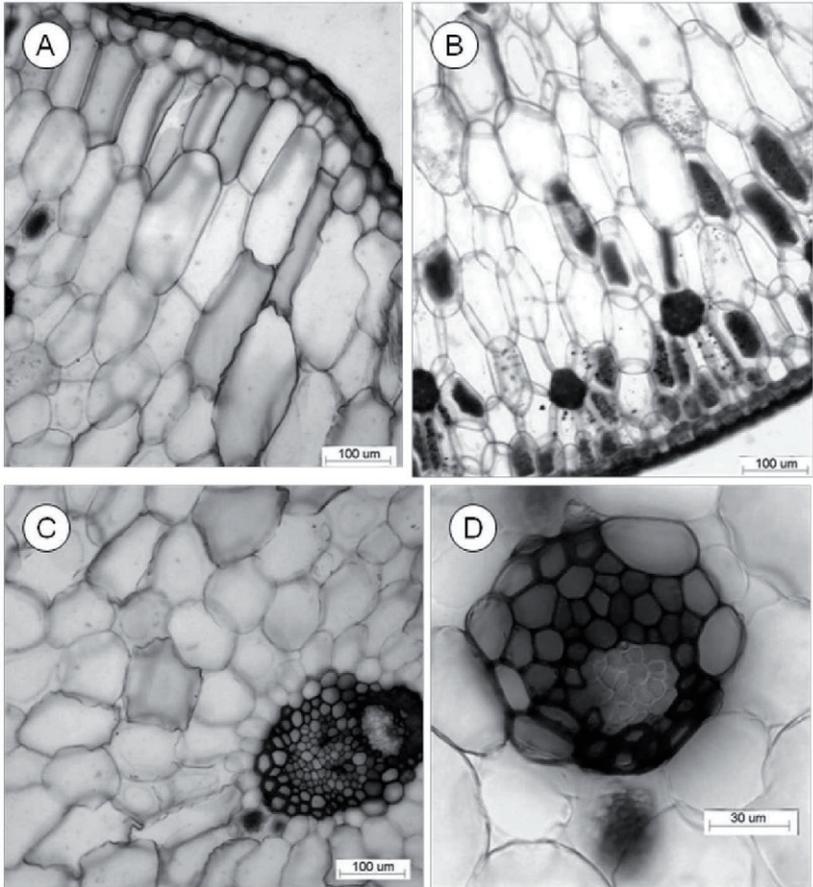


Fig. 2. Anatomía foliar de *B. appendiculata* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C.** Región central del mesofilo, nótese haz vascular. **D.** Detalle de un haz vascular.

Brassavola ceboletta Rchb. f., Bonplandia 3: 221. 1855. (Figs. 3A, 3B, 3C, 3D, 3E, 14E y 14F).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: papilosa y gruesa, se observó una papila por célula.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales erectas y paredes periclinales externas ligeramente convexas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, parénquima en empalizada de aproximadamente cinco a seis capas de células rectangulares a poliédricas; parénquima esponjoso de siete capas de células de tamaño y forma variable; células con engrosamientos espiralados abundantes en el parénquima esponjoso; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en regiones adaxial y abaxial de la hoja.

HIPODERMIS: ausente.

INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio en forma de paquetes de rafidios presentes, cercanos a la epidermis.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales de haces menores organizados en zig-zag.

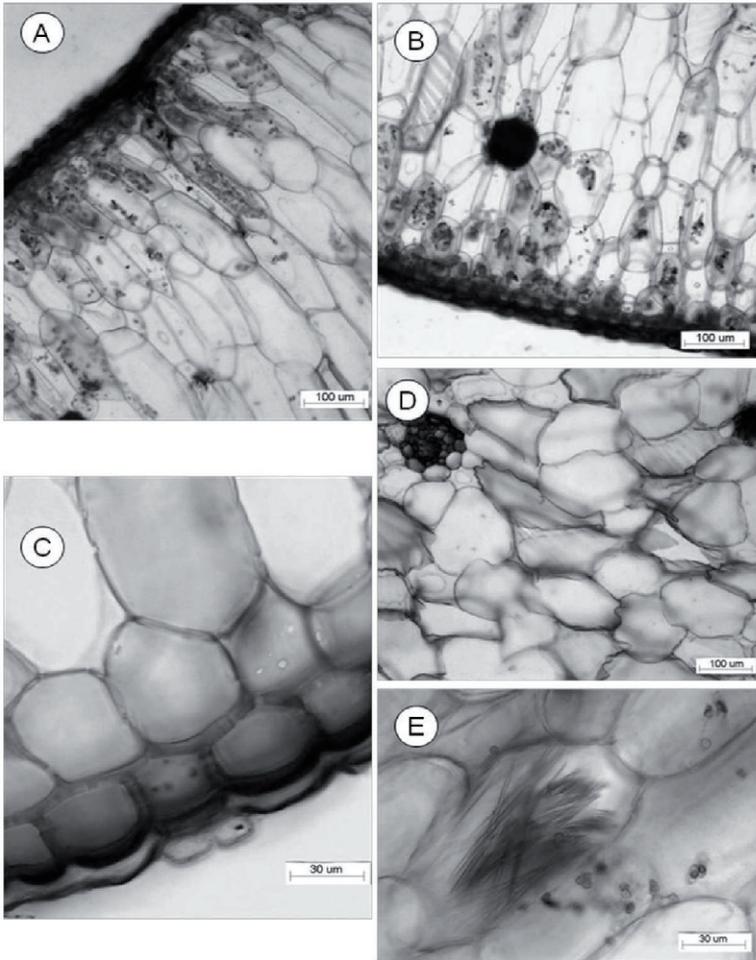


Fig. 3. Anatomía foliar de *B. ceboletta* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula. **D.** Región central del mesofilo, nótese haz vascular. **E.** Célula con rafidios.

Brassavola fragrans Barb. Rodr., Gen. et Sp. Orch. I: 65. 1877. (Figs. 4A, 4B, 4C, 4D, 15A y 15B).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales rectas y pared periclinal externa ligeramente convexa.

ESTOMAS: paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isofacial, homogéneo, parénquima de aproximadamente 12-16 capas de células de tamaños y forma variable; células con engrosamientos espiralados presentes; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en las regiones adaxial y abaxial.

HIPODERMIS: uniestratificada, en la región adaxial y abaxial de la hoja.

INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes en forma de paquetes de rafidios en células cercanas a la epidermis.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño intercalados con haces de menor tamaño y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño, organizados en forma de arco.

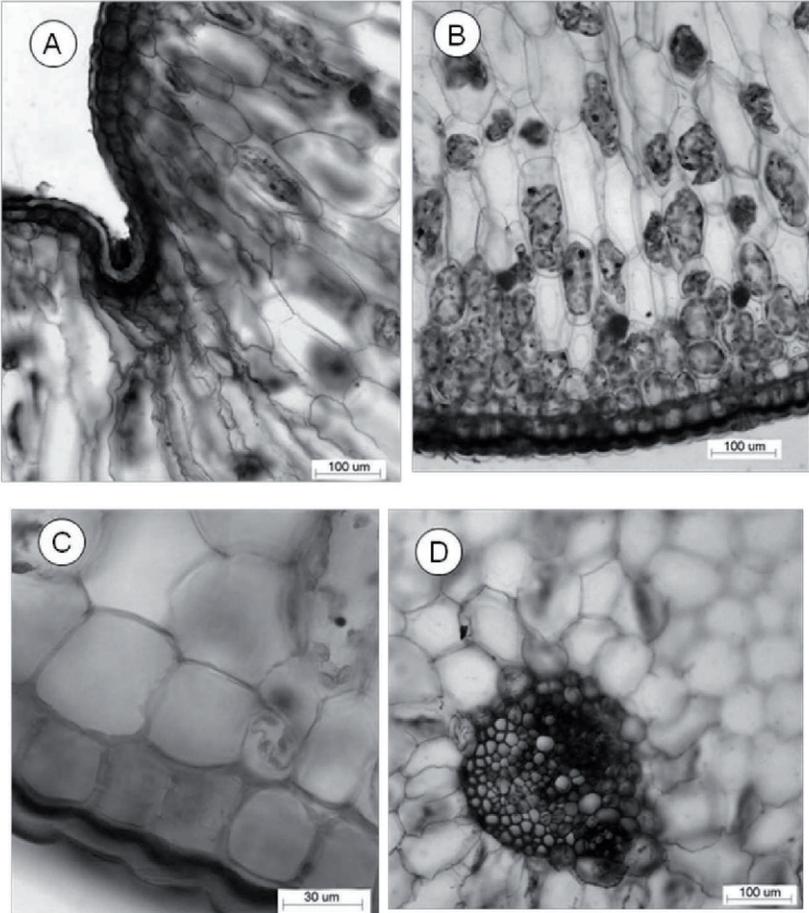


Fig. 4. Anatomía foliar de *B. fragrans* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula. **D.** Región central del mesofilo, nótese haz vascular.

Brassavola grandiflora Lindl. Edwards's Botanical Register 25: Misc. 16. 1839. (Figs. 5A, 5B, 5C, 5D, 15C y 15D).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: papilosa, una papila por célula.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales erectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, el parénquima en empalizada bordeando el margen de la hoja, de aproximadamente tres a cuatro capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso de 12-13 capas de células isodiamétricas a poliédricas, dispersas en el mesofilo células con engrosamientos espiralados presentes; se observó abundante contenido almidáceo en las células; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera las regiones adaxial y abaxial.

HIPODERMIS: ausente.

INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio en forma de paquetes de rafidios, cercanos a la epidermis.

SISTEMA VASCULAR

Está constituida por haces colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño intercalados con haces de menor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño, organizados en zig-zag.

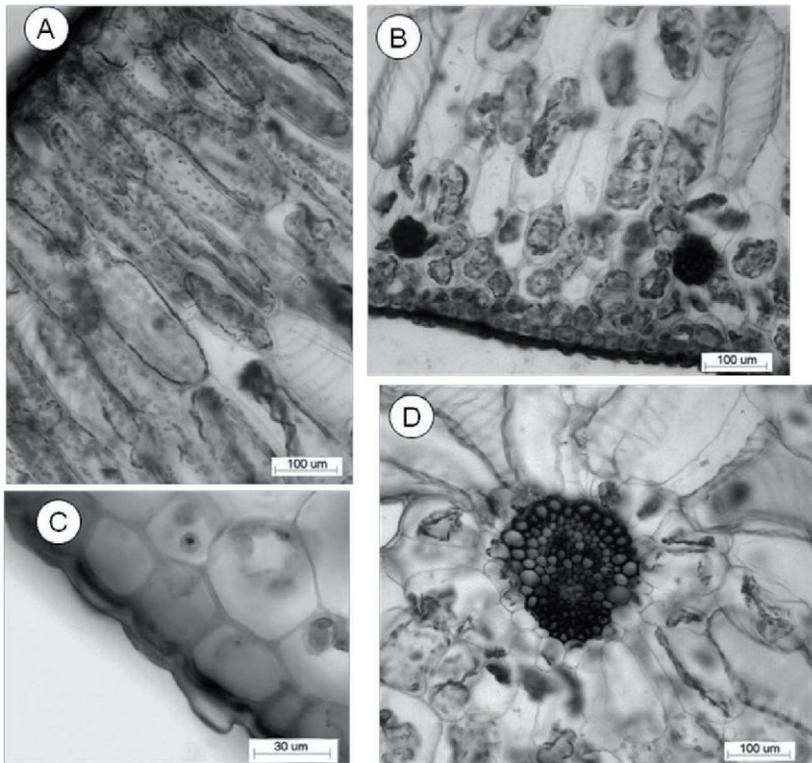


Fig. 5. Anatomía foliar de *B. grandiflora* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula. **D.** Región central del mesofilo, nótese haz vascular.

Brassavola martiana Lindl. Edwards's Bot. Reg. 22: sub t. 1914. 1836. (Figs. 6A, 6B, 6C, 6D, 15E y 15F).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células cuadrangulares a subglobosas, de paredes anticlinales rectas y gruesas, paredes periclinales externas convexas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos, en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, con tres a cuatro capas de células alargadas de paredes delgadas en la región adaxial y hasta seis en la abaxial; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en las regiones adaxial y abaxial, próximos a la epidermis.

HIPODERMIS: ausente. Inclusiones celulares: ausentes.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados; dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño.

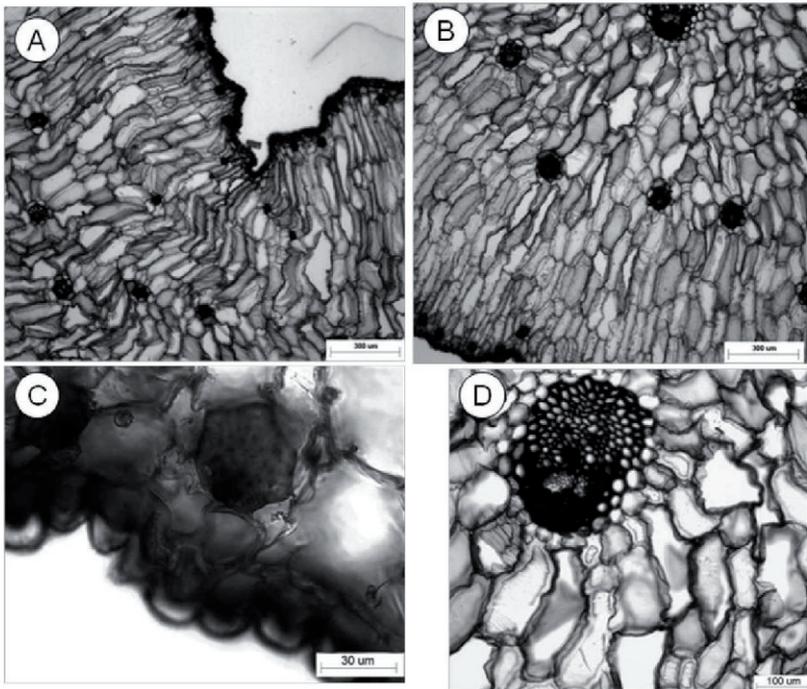


Fig. 6. Anatomía foliar de *B. martiana* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C.** Detalle de región abaxial, nótese cutícula y paquete de fibras. **D.** Región central del mesofilo, nótese haz vascular.

Brassavola nodosa (L.) Lindl. Gen. Sp. Orchid. Pl. 114–115. 1831. (Figs. 7A, 7B, 7C, 7D, 7E, 7F, 16A y 16B).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: papilosa, una o dos papilas por célula.

EPIDERMIS: uniestratificada con paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas convexas y gruesas.

ESTOMAS: tetracíticos y paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, parénquima en empalizada bordeando el margen de la hoja, de aproximadamente cuatro a siete capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso de ocho capas de células poliédricas; células con engrosamientos espiralados dispersas en el mesofilo; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en la región abaxial.

HIPODERMIS: uniestratificada, en las regiones adaxial y abaxial de la hoja.

INCLUSIONES CELULARES: ausentes.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño, organizados en zig-zag.

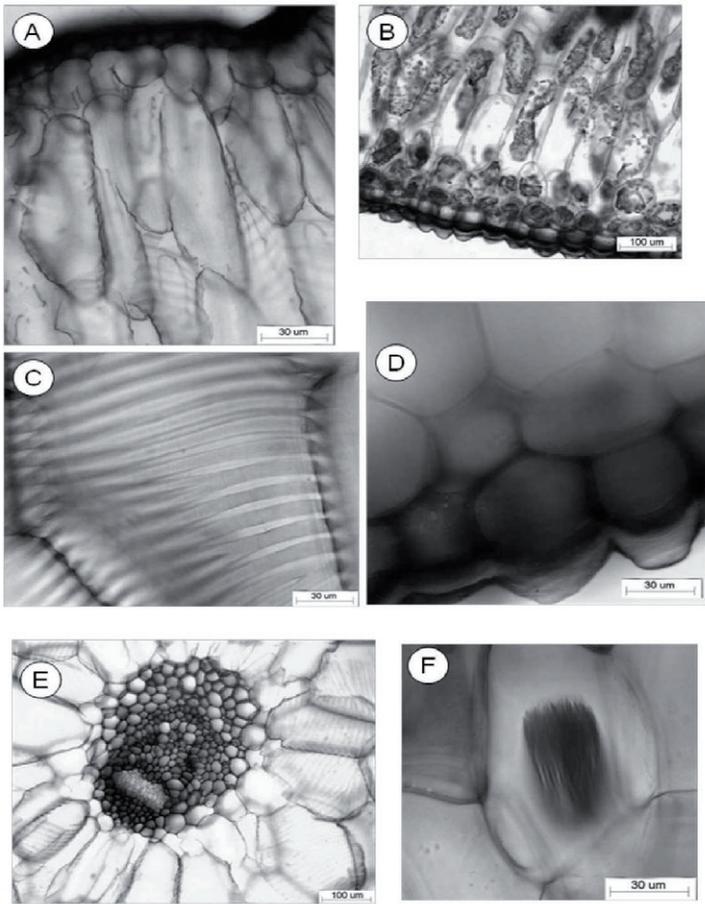


Fig. 7. Anatomía foliar de *B. nodosa* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C.** Detalle de engrosamientos en pared celular. **D.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula. **E.** Región central del mesofilo, nótese haz vascular. **F.** Célula con rafidios.

Brassavola ovaliformis C. Schweinf. Bot. Mus. Leaflet. 14: 60, t. 17. 1949. (Figs. 8A, 8B, 8C, 8D, 8E, 16C y 16D).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células rectangulares, de paredes anticlinales rectas y gruesas, paredes periclinales externas ligeramente convexas y gruesas. ESTOMAS: paracíticos, en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: bifacial, con células alargadas de paredes delgadas; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en las regiones adaxial y abaxial, en este último caso próximos a la epidermis.

HIPODERMIS: ausente.

INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes, en forma de paquetes de rafidios.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados; dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño.

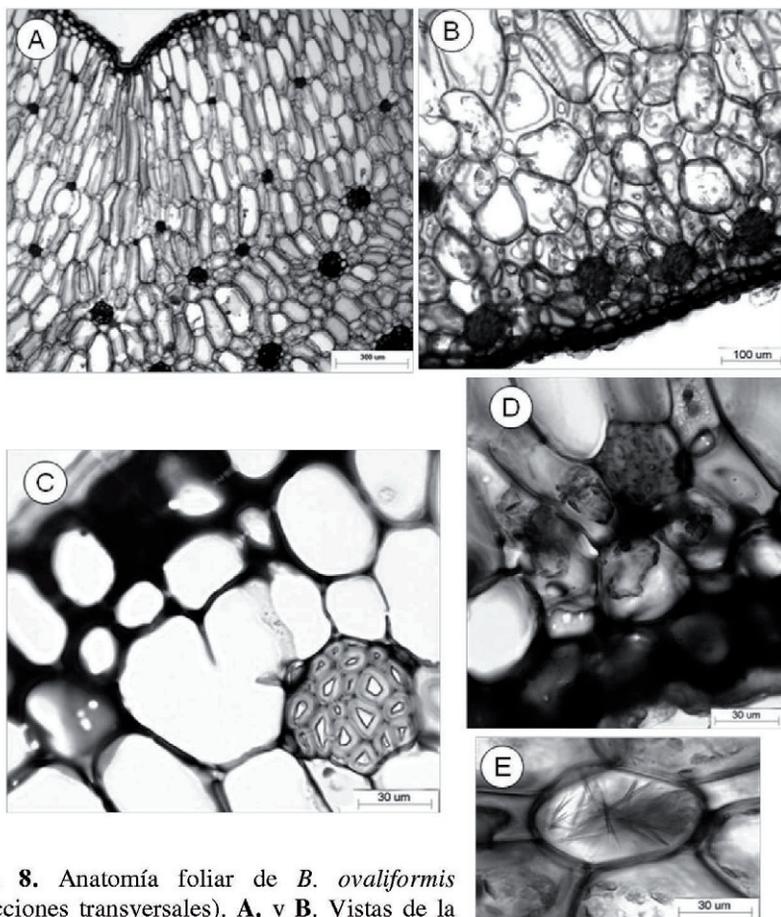


Fig. 8. Anatomía foliar de *B. ovaliformis* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vistas de la región adaxial y abaxial respectivamente. **C** y **D.** Detalle de región adaxial y abaxial, respectivamente; nótese cutícula y paquete de fibras. **E.** Célula con rafidios.

Brassavola retusa Lindl. Edwards's Bot. Reg. 33: sub t. 20. 1847. (Fig. 9A, 9B, 9C, 9D, 9E).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células rectangulares, de paredes anticlinales rectas y gruesas, paredes periclinales externas planas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos, en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, con células alargadas de paredes delgadas; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la región abaxial, relativamente alejados de la epidermis.

HIPODERMIS: presente en cara adaxial.

INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes, en forma de paquetes de rafidios.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados; dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño.

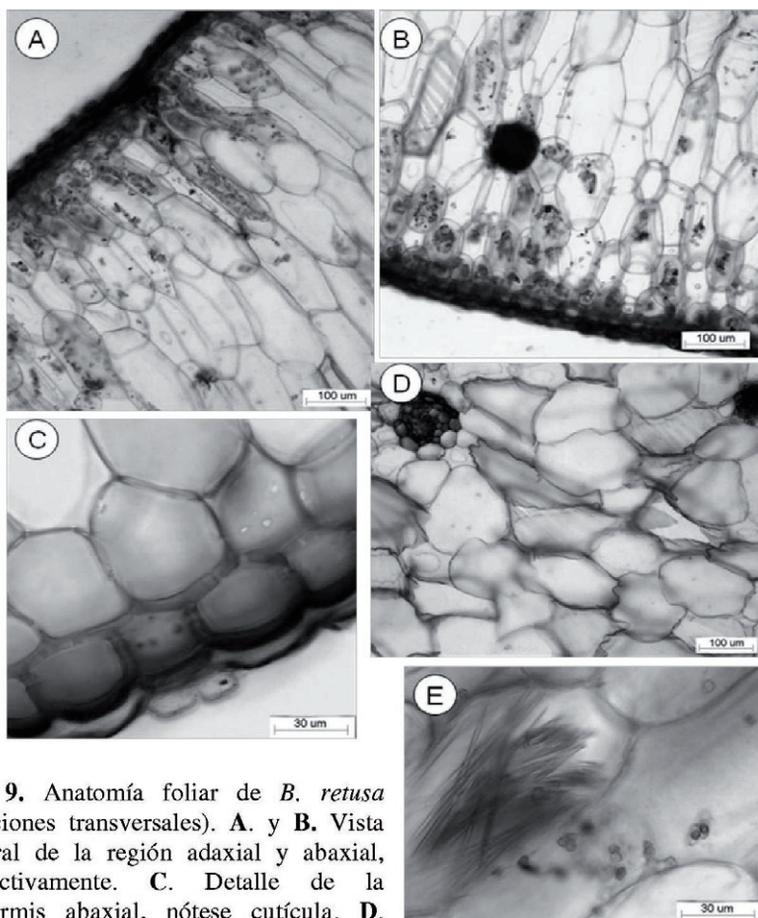


Fig. 9. Anatomía foliar de *B. retusa* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vista general de la región adaxial y abaxial, respectivamente. **C.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula. **D.** Región central del mesofilo, nótese haz vascular. **E.** Célula con rafidios.

Brassavola subulifolia Lindl. Gen. Sp. Orch. Plants. 115. 1831. (Figs. 10A, 10B, 10C, 10D, 10E, 10F, 17A y 17B).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células rectangulares de paredes anticlinales rectas y gruesas, paredes periclinales externas ligeramente convexas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isofacial, homogéneo, con células alargadas de paredes delgadas; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en las regiones adaxial y abaxial.

HIPODERMIS: ausente.

INCLUSIONES CELULARES: ausentes.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados; dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño.

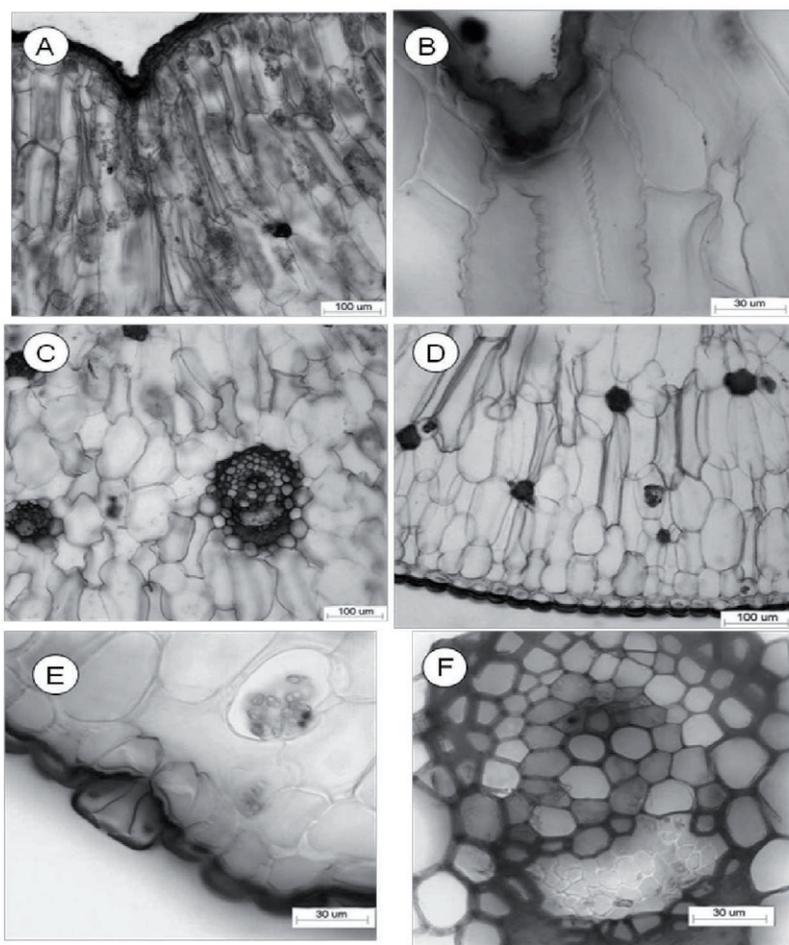


Fig. 10. Anatomía foliar de *B. subulifolia* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vista general y detalle de la región adaxial, respectivamente. **C.** Región central del mesofilo, nótese haces vasculares. **D.** Vista de la región abaxial. **E.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula y estoma. **F.** Detalle de un haz vascular.

Brassavola tuberculata Hook., Bot. Mag. 56: t. 2878. 1829. (Figs. 11A, 11B, 11C, 11D, 17C y 17D).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada, con células rectangulares de paredes anticlinales rectas y delgadas, paredes periclinales externas ligeramente convexas y delgadas.

ESTOMAS: paracíticos en ambas superficies de la hoja.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: isofacial, homogéneo, con células isodiamétricas a poliédricas; células con engrosamientos espiralados ausentes; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la región adaxial y abaxial.

HIPODERMIS: ausente.

INCLUSIONES CELULARES: ausentes.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por haces vasculares colaterales cerrados; dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales con haces de menor tamaño.

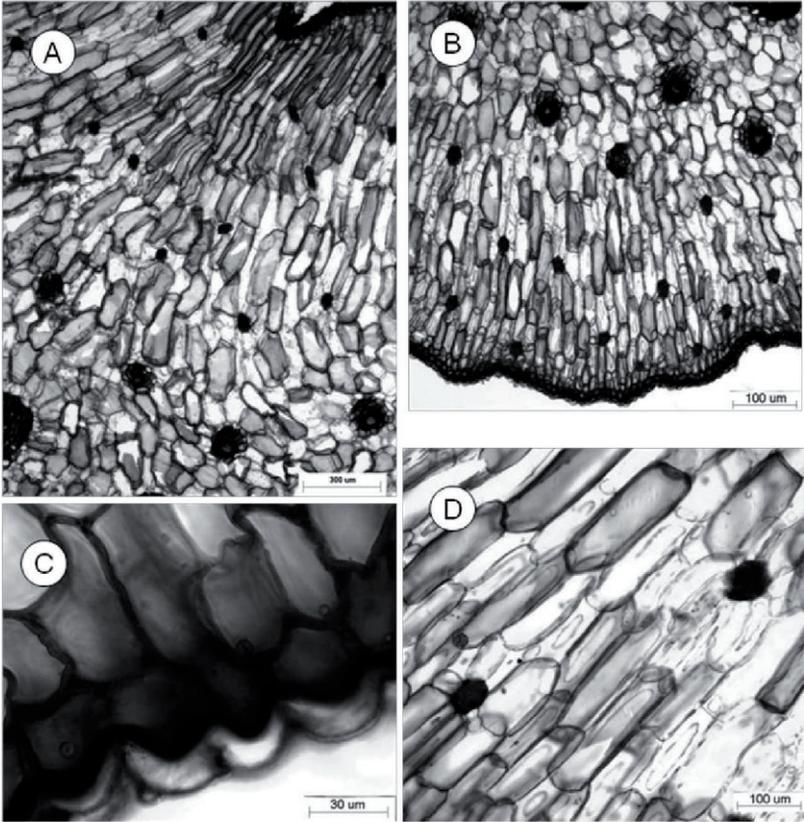


Fig. 11. Anatomía foliar de *B. tuberculata* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vista general de las regiones adaxial y abaxial, respectivamente. **C.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula. **D.** Región central del mesofilo, nótese paquetes de fibras y células con paredes engrosadas.

Rhyncholelia digbyana (Lindl.) Schltr. Beih. Bot. Centralbl., Abt. 36(2): 477. 1918. (Figs. 12A, 12B, 12C, 12D, 12E, 12F, 18A y 18B).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada de células con paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas.

ESTOMAS: tetracíticos en la superficie abaxial.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: bifacial, parénquima en empalizada de aproximadamente cinco a ocho capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso, de aproximadamente 10 capas de células de tamaño y forma variables; células con engrosamientos reticulados paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en la región abaxial.

HIPODERMIS: uniestratificada presente en la cara adaxial y abaxial.

INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes en forma de rafidios y drusas.

SISTEMA VASCULAR

Está constituido por aproximadamente 15 haces colaterales cerrados dispuestos en dos hileras en el centro del mesofilo.

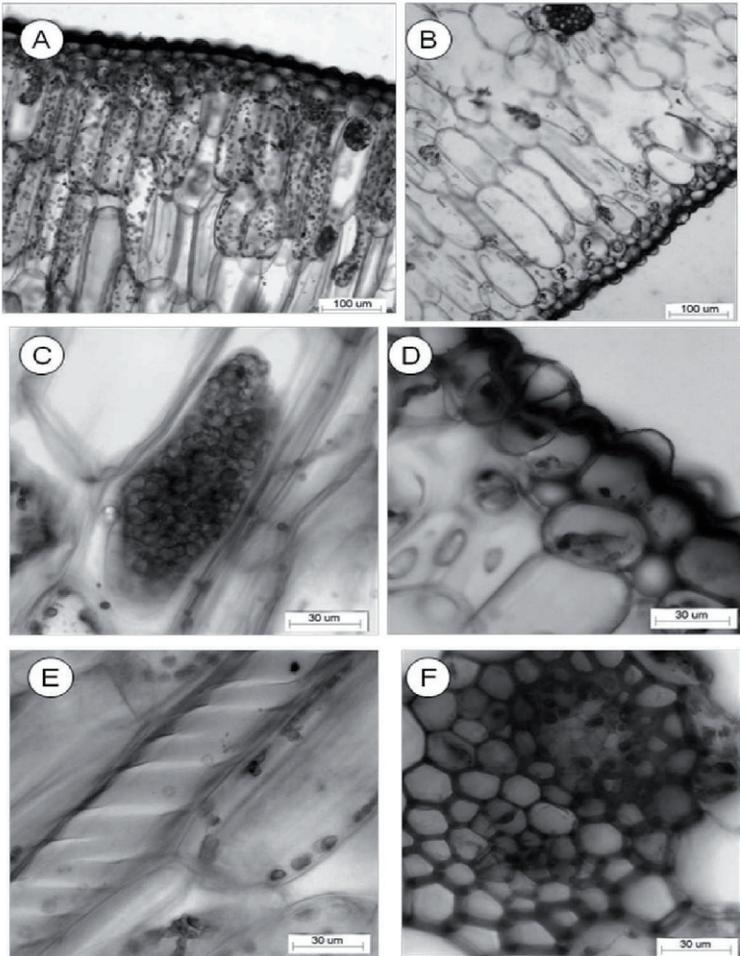


Fig. 12. Anatomía foliar de *B. digbyana* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vista general y detalle de la región adaxial, respectivamente. **C.** Región central del mesofilo, nótese haces vasculares. **D.** Vista de la región abaxial. **E.** Detalle de la epidermis abaxial, nótese cutícula y estoma. **F.** Detalle de un haz vascular.

Rhyncholelia glauca (Lindl.) Schltr. Beih. Bot. Centralbl., Abt. 36(2): 477. 1918.
(Figs. 13A, 13B, 13C, 13D, 13E, 13F).

SISTEMA DÉRMICO

CUTÍCULA: lisa.

EPIDERMIS: uniestratificada con células de paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas.

ESTOMAS: paracíticos, en la superficie abaxial.

SISTEMA FUNDAMENTAL

MESOFILO: bifacial, parénquima en empalizada de aproximadamente tres a cuatro capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso, de aproximadamente ocho capas de células de tamaño y forma variables; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la cara abaxial.

HIPODERMIS: uniestratificada presente en la adaxial y la abaxial.

INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes en forma de drusas.

SISTEMA VASCULAR: con haces colaterales cerrados dispuestos en dos hileras en el centro del mesofilo.

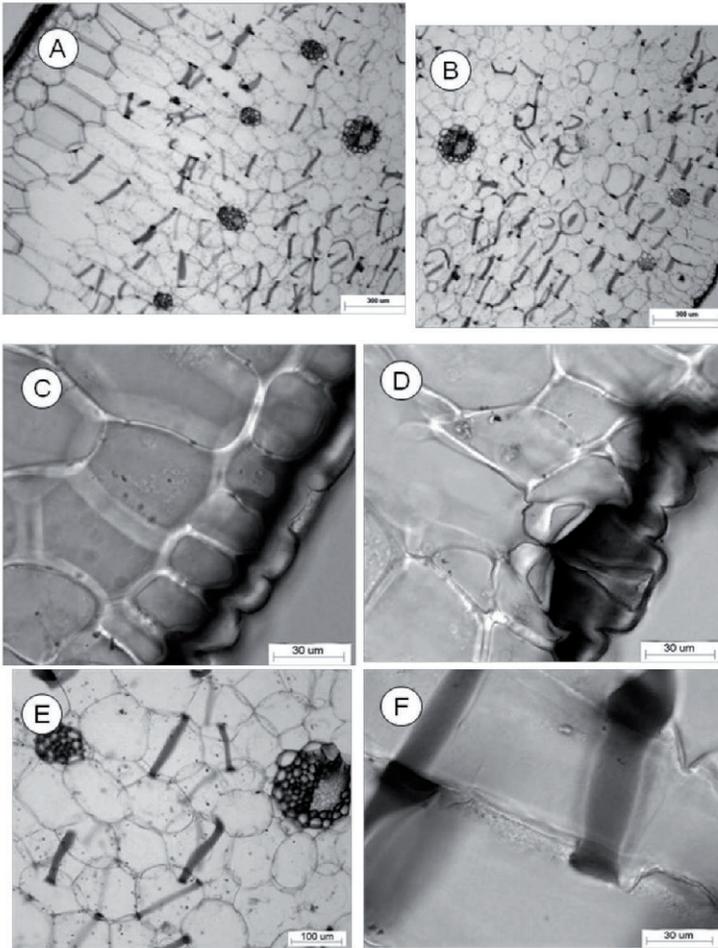


Fig. 13. Anatomía foliar de *R. glauca* (Secciones transversales). **A.** y **B.** Vista general de la región adaxial y abaxial, respectivamente. **C.** Detalle de epidermis abaxial. **D.** Estoma. **E.** Región central del mesofilo, nótese haces vasculares. **F.** Bandas transversales en células del mesofilo.

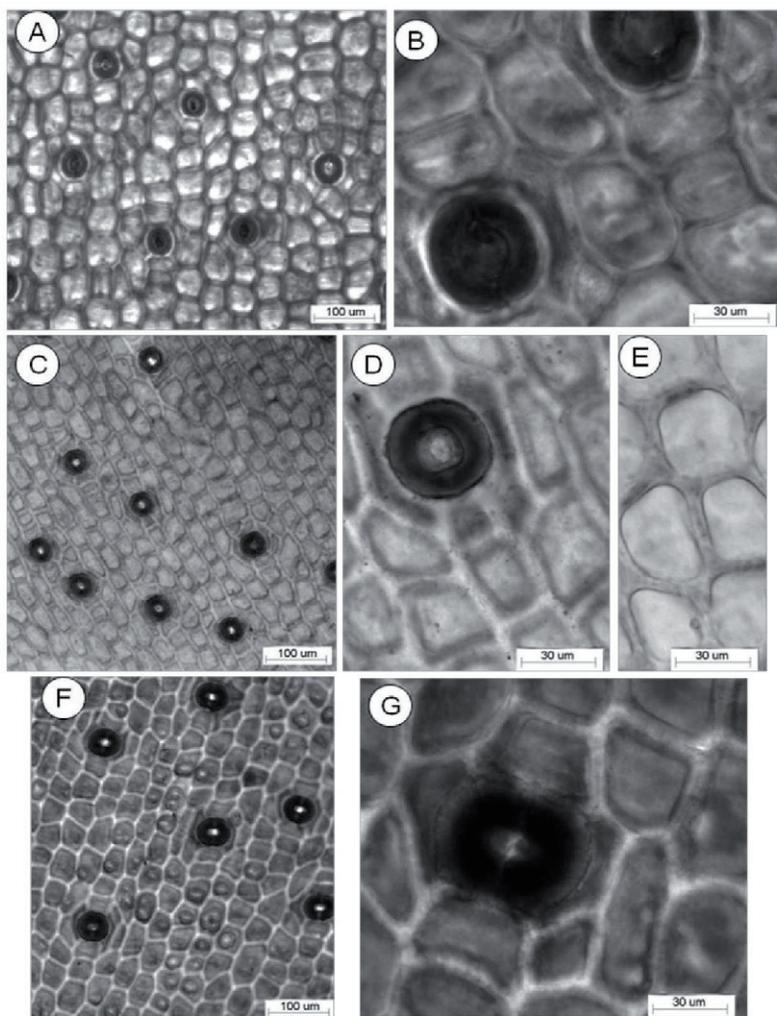


Fig. 14. Vistas paradérmicas y detalle de estomas. **A.** y **B.** *B. acaulis*. **C.** y **D.** *B. appendiculata*. **E.** **F.** y **G.** *B. ceboletta*.

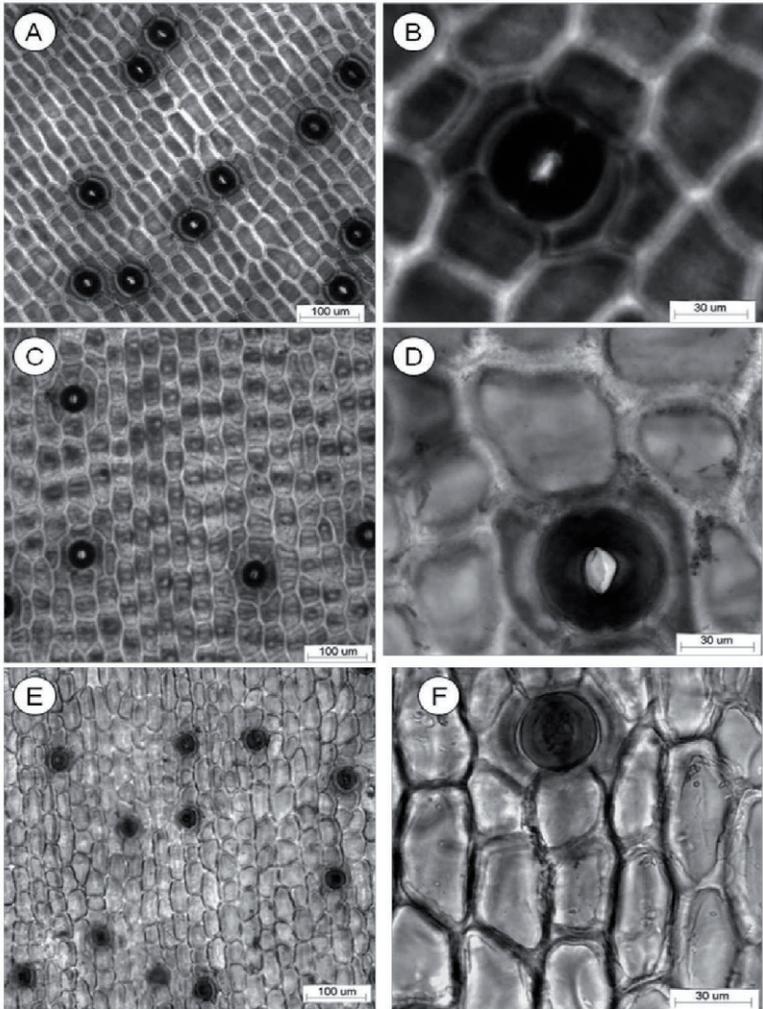


Fig. 15. Vistas paradérmicas y detalle de estomas. **A.** y **B.** *B. fragrans*. **C.** y **D.** *B. grandiflora*. **E.** y **F.** *B. martiana*.

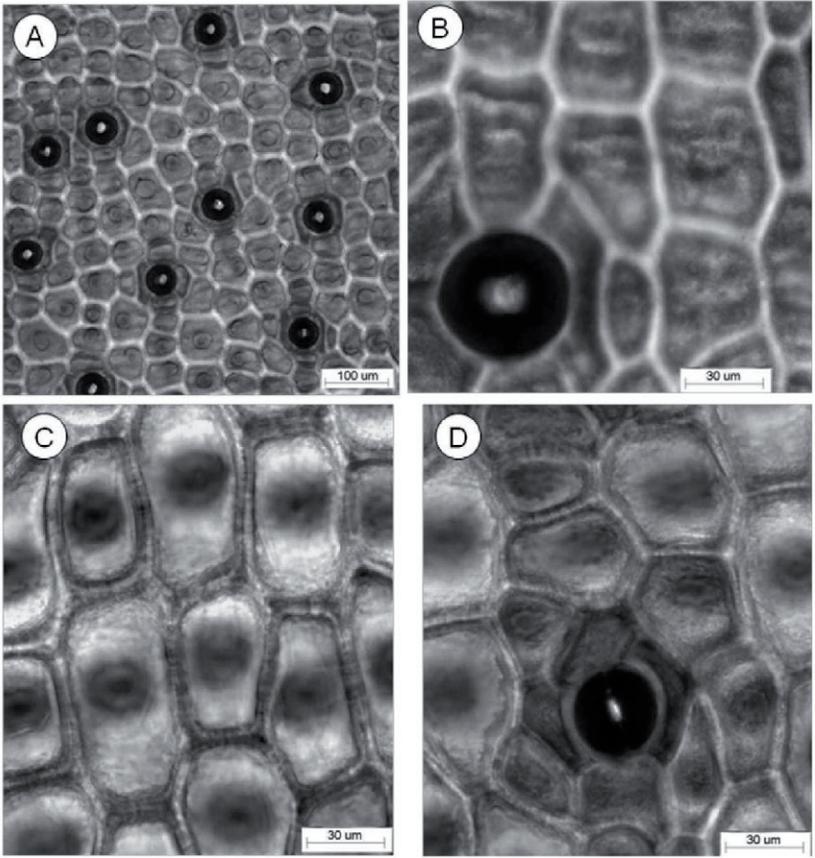


Fig. 16. Vistas paradérmicas y detalle de estomas. **A.** y **B.** *B. nodosa*. **C.** y **D.** *B. ovaliformis*. **E.** y **F.** *B. retusa*

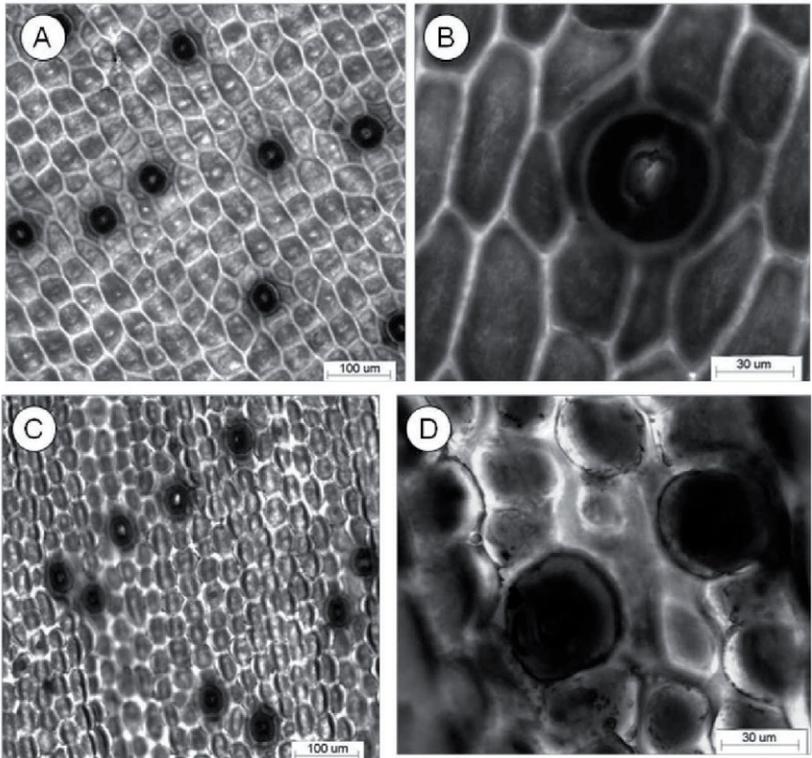


Fig. 17. Vistas paradérmicas y detalle de estomas. **A.** y **B.** *B. subulifolia*. **C.** y **D.** *B. tuberculata*.

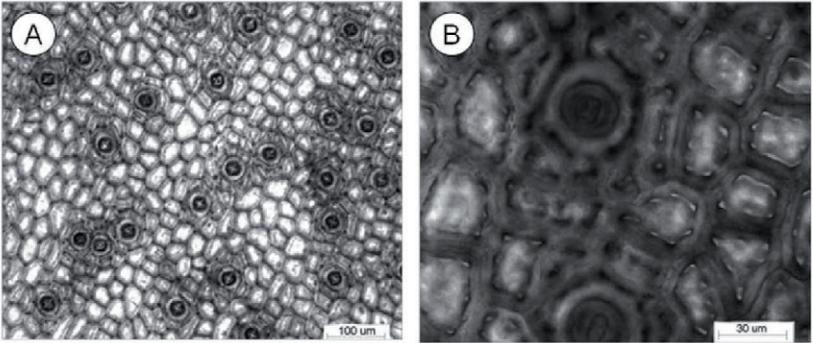


Fig. 18. Vistas paradérmicas y detalle de estomas. **A.** y **B.** *R. digbyana*.

COMENTARIOS FINALES

En general las especies de *Brassavola* y *Rhyncholaelia* estudiadas presentan una amplia variedad de caracteres anatómicos, muchos de ellos asociados a plantas xeromórficas; cutícula gruesa, presencia de hipodermis y células con engrosamientos espiralados de la pared secundaria. Por otra parte, el mesofilo varía de homogéneo a heterogéneo, frecuentemente con paquetes de fibras extravasculares cercanas a la epidermis, tanto en las hojas teretes como en las planas. Haces vasculares de tipo colateral, con más de una hilera de haces en el mesofilo.

Los caracteres presentes en la cutícula de las especies de *Brassavola* aquí estudiadas, coinciden con las características señaladas para las Laeliinae señaladas por Baker (1972), en lo que se refiere a la presencia de una cutícula de lisa a granular. En este estudio se han denominado cutícula lisa y cutícula papilosa, este último término generalmente usado para excrescencias epidérmicas pequeñas y unicelulares.

Sandoval *et al.* (2003) mencionaron que la presencia de micropapilas como ornamentaciones epidérmicas permite una mejor captación de luz por diferentes ángulos oblicuos. Para *Mexipedium xerophyticum*, Sandoval *et al.* (2003) evidenciaron que las micropapilas, conjuntamente con una orientación vertical de las hojas, pueden ser consideradas como adaptaciones para la eficiencia en la captación de luz. En *Brassavola*, la presencia de micropapilas estuvo asociada solo a las especies con hojas planas y erectas de: *B. ceboletta*, *B. nodosa*, *B. grandiflora* y *B. venosa*, en concordancia con lo anteriormente expuesto por Sandoval *et al.* (2003), estas características podrían ser también una adaptación para la captación de luz en *Brassavola*.

De acuerdo a Esau (1965) y Withner *et al.* (1974) el patrón de grosor de la cutícula es determinado por la exposición al sol, siendo que las hojas más expuestas tienden a exhibir una cutícula más gruesa en ambas caras. Esta condición se constató en *Brassavola*, debido a que en la mayoría de las especies estudiadas crecen en hábitats secos y presentaron cutículas gruesas, con las paredes anticlinales de la epidermis engrosadas.

Pridgeon *et al.* (1982) señalaron que a pesar de lo bien documentado que está el efecto del ambiente en el grosor de la cutícula, al parecer en las Pleurothallidinae, este carácter mostró cierta tendencia de valor taxonómico en dicho grupo; notando que los géneros que tienen de 8 - 4 polinias presentaron cutículas moderadas (6 - 14 μm) ha conspicuamente gruesas hasta 22.4 μm , y en taxa con 2 polinias las cutículas delgadas (menores de 3 μm). En el caso de *Brassavola*, este tipo de relación no se evidenció ya que todas las especies tienen ocho polinias a excepción de *B. appendiculata* que tiene 12 polinias y cutículas gruesas.

Los resultados encontrados para la cutícula de *Brassavola cucullata* (= *B. appendiculata* en este estudio, Noguera-Savelli, 2010) coinciden con los señalados por Abreu & Peña (1982), sobre la presencia de una cutícula lisa, y para *B. nodosa*, la cutícula papilosa. Esto hace pensar en la posibilidad que el carácter superficie de la cutícula, no sea meramente influenciado por el ambiente, debido a que estas especies crecen en hábitats y altitudes diferentes.

No se observaron tricomas en *Brassavola*, esto en correspondencia con los resultados de Stern & Carlsward (2009), quienes mencionaron la ausencia de

tricomas en las Laeliinae, sin embargo, contrario a esto en *Rhyncholelia glauca* se encontraron tricomas unicelulares, lisos, lo que concuerda con Baker (1972) quien indicó que es frecuente la presencia de tricomas en las Laeliinae. Stern & Carlsward (2009) argumentaron que la ausencia de tricomas en las 37 especies estudiadas, posiblemente es debido a que la célula terminal de los tricomas en las Laeliinae tienen la pared delgada y son fácilmente desprendidos y estos tricomas son efímeros en hojas adultas. Es probable que sean tan escasos en las hojas, que aun desprendiéndose no fueron evidentes en las secciones estudiadas.

Los estomas tipo paracítico y tetracítico fueron los más frecuentemente observados en este estudio; estos resultados coinciden con los de Stern & Carlsward (2009) quienes señalaron el tipo tetracítico como el más común en las Laeliinae, y en algunos taxa se presentó la combinación de tipos anomocítico/tetracítico. No obstante, en el trabajo de Stern & Carlsward (2009) no se describieron los tipos de estomas de cada una de las especies consideradas, de igual forma ocurre con el estudio de Abreu & Peña (1982). Por consiguiente, en esta investigación se presenta una primera descripción del tipo de estomas para las especies *Brassavola grandiflora*, *B. martiana*, *B. ovaliformis* y *B. retusa*. En Noguera-Savelli & Jáuregui (2011), se realizó la descripción de los estomas de las otras especies de *Brassavola* aquí estudiadas.

En algunas especies de orquídeas que carecen de pseudobulbos, el mesofilo posee células con engrosamientos espiralados, que tienen por función almacenar agua y evitar el colapso de los tejidos durante los períodos de sequía, tal como se presenta en la subtribu Pleurothallidinae (Pridgeon, 1986; Scatena & Nunes 1996).

Esta adaptación se observó también en varias especies de *Brassavola*, (donde sí están presentes los seudobulbos, pero estos posiblemente no cumplen función de almacenamiento de agua), encontrándose células con engrosamientos espiralados en las especies: *B. acaulis*, *B. ceboletta* y *B. grandiflora*; por otra parte, es interesante destacar, que se notó una relación entre la presencia de células con engrosamientos espiralados en el mesofilo y la ausencia de hipodermis en las especies anteriormente citadas. En *B. appendiculata* se evidenció la relación contraria, presencia de hipodermis y ausencia de engrosamientos espiralados.

Madisson (1977) consideró que la hipodermis es la estructura más común para el almacenamiento foliar de agua, estando presente en varias familias de epifitas. Según Haberlandt (1914) y Madisson (1977), además de almacenar agua, la hipodermis ejerce un papel importante en la economía de calor especialmente en epifitas con metabolismo CAM.

La constitución del mesofilo está asociada a la forma de la hoja, por lo general las hojas teretes, presentan mesofilo homogéneo no presentando diferenciación entre parénquima en empalizada y esponjoso (Oliveira & Sajo, 1999; Stern & Carlswald, 2009) y las hojas conduplicadas, pueden presentar mesofilo heterogéneo, donde se diferencia entre parénquima en empalizada y esponjoso. Sin embargo, en el caso de *Brassavola*, la mayoría de las especies presentan un parénquima heterogéneo, aun presentando hojas del tipo terete o semiterete. Abreu & Peña (1982) señalaron para *Brassavola cucullata* (*B. appendiculata* en este estudio) la presencia de un mesofilo homogéneo, con rafidios y con paquetes de fibras dispuestos en 3 estratos, en contraparte con esos resultados, en este trabajo, se observó que el mesofilo de esta

especie podía ser homogéneo u heterogéneo, en este último caso presentando una pequeña porción de parénquima en empalizada en la zona superior de la hoja.

Sandoval *et al.* (2003) indicaron que la posición erecta de las hojas se debe a estructuras que permiten un soporte mecánico adicional, al mismo tiempo esto permite resistir fuertes vientos a los que está expuesta la planta, y que esto es posible mediante el desarrollo de paredes anticlinales gruesas en las células epidérmicas, un número relativamente alto de haces vasculares por milímetro, y cada haz con un casquete de esclerénquima en ambos polos.

La presencia de inclusiones celulares ha sido frecuentemente observada en Orchidaceae (Sandoval *et al.* 2003; Stern *et al.* 2004; Stern & Carslward, 2009). Sin embargo, poco se conoce sobre la función(es) de los cristales. Dos posibles explicaciones para su presencia, una es que los cristales sirven como un mecanismo de protección contra animales, o alternativamente, como un medio de remoción de los excesos de ácido oxálico del sistema de la plantas. Los oxalatos han sido generalmente considerados como producto final del metabolismo y no son usables por las plantas (Franceschi & Horner, 1980). Por otra parte, Sandoval *et al.* (2003) refieren que la presencia de abundantes cristales de oxalato de calcio en el mesofilo de la hoja y en la médula del estolón en *Mexipedium xerophyticum* se debe a que crece en suelos rocosos con alto contenido de carbonatos y calizas. Algunas de las especies que además de epifitas son litófitas: *Brassavola ceboletta* y *B. fragrans*, presentaron rafidios, también se observaron en *Rhyncholaelia digbyana*. Probablemente, como citó Franceschi & Horner (1980), los cristales de oxalato de calcio tengan más de una función y no estén presentes en la plantas solo por las

condiciones ambientales donde crecen, sino también como parte de su sistema, debido a que especies que son principalmente epifitas también presentan cristales y al hecho de que posiblemente sea un carácter plesiomórfico en las orquídeas.

Stern & Carlsward (2009) notaron la ocurrencia de paquetes de fibras en muchos taxa de Laeliinae. En correspondencia con esos resultados, en *Brassavola* los paquetes de fibras extravasculares son variables en cantidad y posición, estando presente tanto en las hojas teretes como en las planas. En todas las hojas teretes (*Brassavola ceboletta*, *B. fragrans*, *B. tuberculata* y *B. subulifolia*) y en especies de hojas planas (*B. grandiflora*) las fibras se ubicaron en las regiones adaxial-abaxial, esta disposición de las fibras probablemente pueda servir de soporte mecánico a las hojas. En los taxa *R. digbyana* y *R. glauca*, la disposición de las fibras fue abaxial. La distribución de las fibras observadas en este estudio, corresponde con la señalada por Stern & Carlsward (2009) para *Rhyncholaelia* y *B. cucullata* (*B. appendiculata* en este estudio).

Oliveira & Sajo (1999) indicaron que las células esclerificadas confieren resistencia mecánica en caso de deshidratación, y que la presencia del tipo de hojas coriáceas en Orchidaceae, de acuerdo a Withner *et al.* (1974), son características de formas vegetativas más evolucionadas, que poseen pseudobulbos y son capaces de sobrevivir en hábitats xéricos.

De acuerdo a Rudall (1992) las hojas xeromórficas suelen ser muy gruesas, con una superficie reducida, aunque algunas plantas xeromorfas tienen hojas grandes, coriáceas. En algunos casos, los estomas a menudo se limitan a la superficie

abaxial, hundidos o en surcos o depresiones y rodeados por pelos, con el efecto de crear un hueco de vapor de agua y reduciendo así la pérdida de agua por transpiración.

Otras plantas xeromórficas incluyen la presencia de una hipodermis o epidermis gruesa o cutícula, que disminuyen la intensidad de luz que llega a los tejidos fotosintéticos, y las grandes cantidades de esclerénquima proveen soporte mecánico y minimizan el colapso del tejido. Tejidos en empalizada bien desarrollados a menudo están correlacionados con alta intensidad de luz. En concordancia con los caracteres señalados por Rudall (1992), los resultados observados en *Brassavola*, *Rhyncholaelia digbyana* y *R. glauca*, indican que estas plantas son de tipo xeromórficas en su anatomía, ya que la mayoría de la especies tienen cutícula gruesa, presencia de una hipodermis, células con engrosamientos espiralados en el mesofilo, y en los casos donde está presente, tienen parénquima en empalizada bien desarrollado.

En el caso de las Laeliinae y específicamente en *Brassavola* la variabilidad anatómica observada en sus representantes está posiblemente asociada al amplio rango de hábitats donde crecen.

A excepción de los aportes de Baker (1972), Oliveira & Sajo (1999), Stern & Carlswald (2009) que conjuntamente han incluido en sus investigaciones ca. 121 especies (y en algunos casos con inclusión de las mismas especies), es mucho lo que se desconoce aun de la anatomía en general de la subtribu Laeliinae, sobre todo considerando que consta de aprox. 1913 spp. de acuerdo a van den Berg *et al.*

(2005). En este sentido son necesarios estudios anatómicos a nivel de géneros y/o alianzas, que permitan el entendimiento de los caracteres y su evolución.

Por otra parte, Stern & Carlsward (2009) realizaron un análisis filogenético con caracteres anatómicos vegetativos a nivel genérico en las Laeliinae, y no obtuvieron resolución en las relaciones, concluyendo que dichos caracteres no fueron filogenéticamente informativos. Además, análisis filogenéticos en diferentes grupos de las Orchidaceae, como Oncidiinae (Stern & Carlsward 2006) y Maxillarieae (Stern *et al.* 2004); ambos basados en ocho a diez caracteres anatómicos de la hoja, tallo y/o raíz, generaron poca resolución en las topologías. Noguera-Savelli & Jáuregui (2011) coinciden con las investigaciones antes citadas en que los caracteres anatómicos generalmente son pocos y que por sí solos presentan limitada información filogenética. Sin embargo, es importante destacar que en la mayoría de los estudios arriba citados el número de taxa excedía ampliamente el número de caracteres por lo tanto, esto dificultó la obtención de la resolución y soporte en las topologías. No obstante, en conjunción con caracteres morfológicos y/o caracteres moleculares, pueden permitir dilucidar con mayor soporte las relaciones filogenéticas en las Orchidaceae y de otros grupos de plantas. De aquí la importancia de describir los caracteres anatómicos de diferentes órganos de las plantas, para explorar posibles caracteres de valor taxonómico y filogenético.

REFERENCIAS

- Arditti, J. 1992. *Fundamentals of Orchid Biology*. John Wiley & Sons. USA. 691p.
- Abreu, C. & C. Peña. 1982. Estudio anatómico de hoja y tallo de orquídeas que habitan en ambiente de bosque seco. Trabajo especial de grado. Universidad Católica Andrés Bello. Caracas, Venezuela.
- Baker, R. 1972. Foliar anatomy of the Laeliinae (Orchidaceae). D. Phil. Thesis, Washington University.
- Dressler, R. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family*. Dioscorides Press, Portland.
- Esau, K. 1965. *Anatomy of Seed of Plants*. Second edition. Jhon Wiley and Sons, New York. 550 p.
- Franceschi, V. R. & H. T. Horner. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* 46:361-427.
- Haberlandt, G. 1914. *Physiological plant anatomy*. MacMillan & Co., London.
- Madisson, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2:1-13.
- Noguera-Savelli, E. 2010. Revisión del género *Brassavola* R. Br. (Orchidaceae) para Venezuela. *Ernstia* 20(2):169-192.
- Noguera-Savelli, E. & D. Jáuregui. 2011. Anatomía foliar comparada y relaciones filogenéticas de 11 especies de Laellinar con énfasis en *Brassavola* (Orchidaceae). *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)* 59 (3): 1047-1059.
- Oliveira, M.; Semir, J.; Melo, G. & L. Felix. 2003. Taxonomic separation of the genera *Prosthechea* and *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) using leaf and root anatomical features. *Bot. J. Linn. Soc.* 143(3): 293-303.

- Oliveira, V. & M. Sajo, 1999. Anatomía foliar de especies epífitas de Orchidaceae. *Rev. Bras. Bot.* 22:363-374.
- Porembski, S. & W., Barthlott. 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nord. J. Bot.* 8: 117-137.
- Pridgeon, A. 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 69: 921-938.
- Pridgeon, A. 1986. Anatomical adaptations in Orchidaceae. *Lyndleyana* 1: 90-101.
- Pridgeon, A., Stern, W., & D. Benzing. 1983. Tilosomes in roots of Orchidaceae: Morphology and systematic occurrence. *Am. J. Bot.* 70: 1365-1377.
- Rudall, P. 1992. Anatomy of Flowering Plants. An introduction to structure and development. Second edition. Cambridge University Press. 110p.
- Sandoval, E.; Terrazas, T.; Salazar, G.; Vallejo, A. & B. Estrada. 2003. Anatomía vegetativa de *Mexipedium xerophyticum* (Soto, Salazar & Hágsater) V. A. Albert & M. W. Chase y géneros relacionados (Orchidaceae, Cypripedioideae). *Lankesteriana* 7: 54-56.
- Sass, J. 1958. Botanical microtechnique. Ames: Iowa State College Press.
- Scatena, V. & A. Nunes. 1996. Anatomía de *Pleurothallis ruprestris* Lindl. (Orchidaceae) dos campos rupestres. *Bol. Bot.* 15: 35-43.
- Stern, W.; Judd, W. & B. Carlsward. 2001. Comparative anatomy and systematic of Catsetinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 136: 153-178.
- Stern, W.; Judd, W. & B. Carlsward. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. *Bot. J. Linn. Soc* 144: 251-274.
- Stern, W. & B. Carlsward, 2006. Comparative vegetative anatomy and systematics of Oncidiinae (Maxillarieae, Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc* 152: 91-107.

- Stern, W. & B. Carlswald, 2009. Comparative vegetative anatomy and systematic of Laeliinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 160: 21-41.
- van den Berg, C. 2005. Laeliinae Subtribu Pp. 181-316. In. Pridgeon, A. Cribb, P. Chase, M. and Rasmussen (Eds.). *Orchidacearum IV*. Oxford University Press.
- Withner, C. L.; Nelson, P.K. & P.J. Wejksnora, 1974. The Anatomy of Orchids. In *the Orchids: scientific studies* (C.L. Withner, ed.). John Wiley, New York, p. 267-334.



MoreBooks!
publishing



yes i want morebooks!

Buy your books fast and straightforward online - at one of world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at

www.get-morebooks.com

¡Compre sus libros rápido y directo en internet, en una de las librerías en línea con mayor crecimiento en el mundo! Producción que protege el medio ambiente a través de las tecnologías de impresión bajo demanda.

Compre sus libros online en

www.morebooks.es



VDM Verlagsservicegesellschaft mbH

Heinrich-Böcking-Str. 6-8
D - 66121 Saarbrücken

Telefon: +49 681 3720 174
Telefax: +49 681 3720 1749

info@vdm-vsg.de
www.vdm-vsg.de

