

ESTUDIO MORFO-ANATÓMICO DE DOS ORQUÍDEAS DE UNA SELVA NUBLADA TROPICAL

Francisca Ely, Fresia Torres, Fermín Rada y Yelitza León

RESUMEN

Se describen por primera vez la estructura morfo-anatómica y estrategias hídricas de dos orquídeas de las selvas nubladas andinas de Venezuela, *Maxillaria miniata* y *Pleurothallis cardiantha*. El estudio se efectuó en una selva nublada poco intervenida y en el bosque secundario del Jardín Botánico de la Universidad de los Andes, Venezuela. Las muestras recolectadas fueron fijadas en FAA y sometidas a métodos tradicionales de anatomía vegetal y de MEB. Se determinaron sus potenciales hídricos foliares durante el año 2004-2005, para determinar si presentan un comportamiento CAM típico, CAM facultativo o C_3 . Ambas especies exhiben caracteres xeromórficos en sus órganos vegetativos. *M. miniata* presenta pseudobulbos como principales reservorios hídricos, hojas delgadas cartáceas, cé-

lulas epidérmicas de paredes engrosadas, hipodermis adaxial biestratificada y abaxial uniestratificada, clorénquima homogéneo con haces bien desarrollados, abundante esclerénquima, y cristales silíceos asociados a tejidos epidérmicos y esclerenquimáticos. En contraste, *P. cardiantha* presenta hojas suculentas a coriáceas, epidermis adaxial papilosa, mesófilo heterogéneo, haces pequeños, poco desarrollados e hipodermis acuífera pluriestratificada en ambas caras, que junto con los idioblastos acuíferos del clorénquima constituyen los tejidos de reserva de agua. Los potenciales hídricos registrados en estas especies se mantuvieron elevados y casi invariables durante todo el año, lo cual sugiere un metabolismo CAM en ambos casos.

Introducción

Las selvas nubladas tropicales constituyen uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad vegetal del planeta. En Venezuela se presentan típicamente entre 1800 y 2500msnm (Vareschi, 1980; Ricardi, 2000). Tal diversidad está aportada principalmente por las especies epífitas; específicamente por los briófitos y plantas vasculares pertenecientes a las familias Aráceas, Bromeliáceas, Orquidáceas, Polipodiáceas y Piperáceas (Benzing, 1987; Kersten y Silva, 2002; Schneider *et al.*, 2003; Küper *et al.*, 2004; Zotz, 2004). Las orquídeas constituyen el grupo mejor representado y más diverso de los epífitos vasculares (Benzing, 1987)

y dentro de esta familia se destacan los géneros *Pleurothallis* con 700 especies y *Maxillaria* con 500 especies (Foldats, 1970). La distribución de estos géneros es muy amplia; abarca desde Florida hasta Argentina, aunque se concentra más en Brasil, Colombia, y Venezuela, seguida de Costa Rica y Perú (Foldats, 1970; Oliveira y Sajo, 1999, 2001; Borba *et al.*, 2001, Borgo y Menezes-Silva, 2003). En Venezuela, *Pleurothallis cardiantha* Rehb.f. y *Maxillaria mineata* (Lindl) L.O. son dos de las orquídeas más comunes de las selvas nubladas del Estado Mérida (Foldats, 1970; Schneider *et al.*, 2003). Estos epífitos se encuentran típicamente asociados a Pteridófitos de los géneros *Asplenium*,

Elaphoglossum y *Polypodium* y a Piperáceas del género *Peperomia* (Schneider *et al.*, 2003).

La morfología externa de los órganos vegetativos y florales de las especies venezolanas de *Pleurothallis* y *Maxillaria* ha sido descrita en detalle por Foldats (1970). Pridgeon (1982) describió la anatomía de 22 géneros de la subtribu Pleurothallidinae y caracterizó al género *Pleurothallis*, basándose en los órganos vegetativos de *P. alexandrae*, *P. peduncularis* y *P. scoparium*. Posteriormente, Pridgeon *et al.* (2001) realizaron un análisis filogenético de la subtribu, apoyados en secuenciación de ADN nuclear y cloroplástico, e incluyeron en el estudio a la especie venezolana *P. cardiantha*. Por

otro lado, en Brasil, Oliveira y Sajo (1999, 2001) realizaron estudios morfo-anatómicos de *P. smithiana* y Borba *et al.* (2001, 2002) realizaron estudios morfométricos y de biología reproductiva de *P. adamantinensis*, *P. fabiobarrosi*, *P. johannensis*, *P. ochreatea* y *P. teres*. Los estudios morfo-anatómicos realizados por Pridgeon (1982) y Oliveira y Sajo (1999, 2001) sugieren que *Pleurothallis* representa un género muy homogéneo, en lo que concierne a su estructura vegetativa. *Maxillaria* comparte el mismo tipo de hábitat que *Pleurothallis* y ambos géneros se encuentran estrechamente asociados en las selvas nubladas andinas (Schneider *et al.*, 2003); a pesar de ello, no existen descripciones anatómicas de las

PALABRAS CLAVE / CAM / Epífitas / *Maxillaria miniata* / Morfo-anatomía Vegetal / Orchidaceae / *Pleurothallis cardiantha* / Selvas Nubladas Andinas / Venezuela /

Recibido: 18/05/2006. Modificado: 07/05/2007. Aceptado: 08/05/2007.

Francisca Ely. Licenciada en Biología y M.Sc. en Manejo de Bosques, Universidad de Los Andes (ULA), Venezuela. Profesora, ULA, Venezuela. Dirección: Centro Jardín Botánico, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mé-

rida. Apartado 52, Mérida 5101, Venezuela. e-mail: fely@ula.ve
Fresia Torres. Químico Farmacéutico y Doctora en Farmacia, Universidad de Concepción, Chile. Profesora, ULA, Venezuela.

Fermín Rada. B.S., Universidad de Maryland, EEUU. M.Sc. y Doctor en Ecología Tropical, ULA, Venezuela. Profesor, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), ULA, Venezuela. e-mail: frada@ula.ve

Yelitza León. Licenciada en Biología, ULA, Venezuela. M.Sc. en Botánica, Universidad de Iowa, EEUU. Dr. rer.nat.veg., Rheinische Friederich-Wilhelms Universität, Alemania. Profesora, ULA, Venezuela. e-mail: yeltleon@ula.ve.

SUMMARY

The morpho-anatomical vegetative structure and water-storing strategies of two orchids of the Venezuelan Cloud Forests, *Pleurothallis cardiantha* and *Maxillaria miniata*, are described for the first time. Field work was conducted in a relatively preserved Cloud Forest and a secondary forest of the Botanical Garden of the Universidad de los Andes, Venezuela, located in the same vicinity. Botanical specimens were stored in FAA and submitted to standard plant anatomy microtechnique procedures, including SEM. Monthly leaf-water potentials were recorded during 2004-2005 in order to determine whether these species behave as typical CAM, facultative CAM or C₃ species. Both exhibit xeromorphic characters in their vegetative organs. *M. mineata* presents pseudobulbs as main water storing struc-

tures, thin cartaceous leaves, epidermal and sclerenchymatic tissues associated with siliceous crystals, adaxial hypodermis double layered, single-layered abaxial hypodermis, homogenous mesophyll with well developed collateral bundles, and abundant sclerenchyma. *P. cardiantha*, in contrast, presents moderately succulent to coriaceous leaves, adaxial epidermal cell forming papillae, heterogenous mesophyll with poorly developed vascular bundles. The water-storing tissues in this species involve the adaxial and abaxial hypodermis, as well as the acuiferous idioblasts located in the spongy parenchyma. The leaf water-potentials registered were high and remained practically invariable during the year, which suggests a typical CAM metabolism in both cases.

RESUMO

Descrevem-se por primeira vez a estrutura morfo-anatômica e estratégias hídricas de duas orquídeas das selvas nubladas andinas da Venezuela, *Maxillaria miniata* e *Pleurothallis cardiantha*. O estudo foi efetuado em uma selva nublada pouco intervenida e no bosque secundário do Jardim Botânico da Universidade dos Andes, Venezuela. As amostras recolhidas foram fixadas em FAA e submetidas a métodos tradicionais de anatomia vegetal e de MEB. Determinaram-se seus potenciais hídricos foliares durante o ano 2004-2005, para determinar se apresentam um comportamento CAM típico, CAM facultativo ou C₃. Ambas as espécies exibem caracteres xeromórficos em seus órgãos vegetativos. *M. miniata* apresenta pseudobulbos como principais reservatórios hídricos, folhas finas cartáceas, células

epidérmicas de paredes engrossadas, hipoderme adaxial bi-estratificada e abaxial uni-estratificada, clorênquima homogêneo com feixes bem desenvolvidos, abundante esclerênquima, e cristais cilíndricos associados a tecidos epidérmicos e esclerenquimáticos. Em contraste, *P. cardiantha* apresenta folhas suculentas a coriáceas, epiderme adaxial papilosa, mesófilo heterogêneo, feixes pequenos, pouco desenvolvidos e hipoderme aquífera pluri-estratificada em ambas caras, que junto com os idioblastos aquíferos do clorênquima constituem os tecidos de reserva de água. Os potenciais hídricos registrados nestas espécies se mantiveram elevados e quase invariáveis durante todo o ano, o qual sugere um metabolismo CAM em ambos os casos.

especies venezolanas de *Pleurothallis* y *Maxillaria*.

Las orquídeas han desarrollado estrategias especializadas para afrontar las limitaciones hídricas, de nutrientes, y la intensa radiación que le imponen su hábito epífito (Benzing, 1987; Oliveira y 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 y 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 y 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 y Dallwitz, 2000; Zotz, 2004), atributos que han sido considerados también como adaptaciones a condiciones xerofíticas (Oliveira y Sajo, 2001) y, en ambos casos, favorecen el aprovechamiento de los recursos limitantes en esas condiciones.

Los objetivos del presente estudio son en primer lugar, hacer una descripción morfo-anatómica de *P. cardiantha* y *M. mineata*, y en segundo lugar, establecer cuáles estrategias desarrollaron estas especies para adaptarse al hábito epífito, por lo que es importante determinar si presentan un comportamiento CAM típico, como se asume que presentan la mayoría de las orquídeas epífitas, CAM facultativo, o bien C₃ (Dahlgren *et al.*, 1985; Watson y Dallwitz, 2000; Zotz, 2004). De presentarse los dos úl-

timos casos mencionados, deberían detectarse fluctuaciones entre sus potenciales hídricos diurnos y en el caso de presentar un metabolismo CAM facultativo, fluctuaciones solo en los períodos más húmedos (Lambers *et al.*, 1998). El comportamiento hídrico de estas especies fue estudiado tanto en su ambiente natural, una selva nublada poco intervenida, como en un bosque secundario donde habían sido introducidas desde 1998.

Área de Estudio

Las áreas de estudio fueron la selva nublada Monte Zerpa de Mérida, a 2150msnm y el bosque secundario del Jardín Botánico de Mérida, a 1850msnm, el cual ha sido destinado a la recreación de un bosque nublado y por ello se han introducido epífitos vasculares desde 1998. Ambos sitios pertenecen al Municipio Libertador, al NNE de la ciudad de Mérida, Ve-

nezuela. El régimen local de precipitaciones es bimodal; el período de sequía más largo se extiende desde diciembre hasta marzo y el siguiente de junio a setiembre. Los períodos lluviosos abarcan de abril a junio y de mediados de setiembre hasta finales de noviembre. La temperatura anual promedio bajo el dosel es de 16,9°C ±2°C entre el mes más cálido y el más frío (Schwarzkopf, 1985). El período 2004-2005 se caracterizó por ser bastante húmedo; la precipitación total anual (Santos, 2006) fue de 2495,9mm y los únicos meses relativamente secos fueron diciembre (77mm) y marzo (35,9mm). Los meses más húmedos fueron mayo (404mm) y noviembre (401,35mm).

Materiales y Métodos

Las muestras para el estudio anatómico fueron recolectadas de un total de siete individuos presentes en las copas de cinco árboles (7/5)

recién caídos en la selva nublada de Monte Zerpa y de cinco individuos del dosel del bosque secundario del Jardín Botánico, provenientes originalmente de Monte Zerpa. En la caracterización morfológica se describieron hojas, tallos y raíces de ambas especies y los pseudobulbos, en el caso de *M. miniata*.

Se guardaron testigos de herbario de los ejemplares recolectados en Monte Zerpa, en el herbario MERC del Centro Jardín Botánico, Universidad de Los Andes, Venezuela, identificados como:

Pleurothallis cardiantha
Rchb.f.

VENEZUELA. Mérida: Monte Zerpa, Municipio Libertador. Selva nublada ubicada a 2150m al NNE de Mérida, sector Santa Rosa. 14-XI-2003. (Ely, F., León, Y., Tirado C. y Borregales E. 608. MERC).

Maxillaria mineata
(Lindl) L.O.

VENEZUELA. Mérida: Monte Zerpa, Municipio Libertador. Selva nublada ubicada a 2.150 m, al NNE de Mérida, sector Santa Rosa. 14-XI-2003. (Ely, F., León, Y., Tirado C. y Borregales E. 619. MERC).

El tamaño, contorno y consistencia de la lámina, fueron medidos en un total de 20 hojas, mientras que los caracteres morfológicos de tallos y raíces se midieron en cinco individuos y en ambos casos, se promediaron los valores obtenidos. En los estudios anatómicos se utilizaron hojas completamente expandidas, fijadas en formaldehído al 37%: alcohol etílico al 70%: ácido acético glacial (FAA) y, en el caso de *Pleurothallis* se estudiaron también hojas de plántulas, dado que éstas tienen una apariencia más suculenta que las adultas. Para separar la epidermis del mesófilo se empleó la técnica de Jeffrey, citada por Johansen (1940). Se realizaron

secciones transversales a mano alzada de la región media de la lámina. Todas las preparaciones fueron teñidas con fucsina básica-azul de astra según Luque *et al.* (1996) y se montaron en glicerina acuosa al 50% (Johansen, 1940). Adicionalmente, se realizaron estudios con microscopía electrónica de barrido (MEB) en el Laboratorio de Análisis Químico de Materiales LAQUEM-ULA. Para ello, las muestras foliares fueron deshidratadas en una serie de alcoholes butílicos según Sass (1958) y recubiertas con sales de plata en un cubridor iónico Sputter Coat, marca SPI, y se observaron en un microscopio Hitachi modelo S-2500.

Para el estudio de potenciales hídricos de *P. cardiantha* se marcaron 17 individuos en Monte Zerpa y 13 en el Jardín Botánico; en el caso de *M. miniata*, por las limitaciones de acceso a las plantas, solo se marcaron 10 individuos en Monte Zerpa y 12 en el Jardín Botánico. De los individuos marcados se seleccionaron tres al azar para tomar las tres muestras foliares que se utilizarían en cada medición (una hoja por individuo y medición) y se promediaron las tres mediciones. Los potenciales fueron medidos durante un año con una cámara de presión, siguiendo la metodología de Tyree y Hammel (1972). Las mediciones fueron efectuadas a las 07:00, cuando el potencial hídrico se presume máximo, y a las 13:00, cuando las temperaturas son mayores y las especies de metabolismo C₃ o CAM facultativas exhiben una disminución en el potencial hídrico foliar como consecuencia de la transpiración (Lambers *et al.*, 1998).

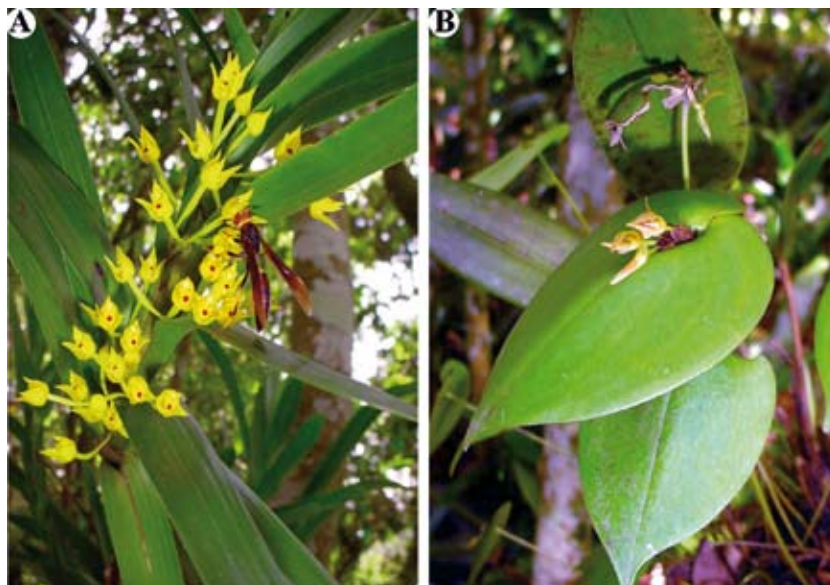


Figura 1. a: *Maxillaria miniata*. b: *Pleurothallis cardiantha*.

Mensualmente se observaron las condiciones en las que se hallaban los individuos marcados en ambos sitios, con mayor énfasis en los meses de diciembre-abril, para comparar el comportamiento de dichas especies en los meses usualmente más secos. Para determinar diferencias significativas entre las mediciones realizadas a las 07:00 y a las 13:00, entre individuos de la misma especie, entre las dos especies y entre las dos localidades de estudio, se realizaron pruebas no paramétricas de Mann-Whitney con los valores de potenciales hídricos mensuales obtenidos durante el año de mediciones, con un nivel de significancia de 0,05.

Resultados

Hábito

Ambas especies son hierbas epifíticas; en el caso de *Maxillaria miniata*, los tallos son péndulos, engrosados (Figura 1a) y forman pseudobulbos, en *Pleurothallis cardiantha* son cespitosos, delgados y erectos (Figura 1b).

Morfología foliar

En *P. cardiantha* las hojas son glabras, carnosas en la fase de plántula y modera-

damente suculentas a coriáceas cuando completan su expansión, de contorno ovado, ápice acuminado y base profundamente cordada (Figura 1b), de 4-10x1,5-4,5cm. Se insertan perpendicularmente al tallo, con un ángulo de ~90°. En *M. miniata* las hojas son envainadoras, dísticas, con limbos foliares deciduos, por lo que no están presentes en las regiones más viejas del tallo, de consistencia coriácea, brillantes, de contorno linear hasta ligeramente oblongo, con ápice redondeado, obtuso hasta emarginado (Figura 1a) de 10-34x2-3cm. Las hojas asociadas a los pseudobulbos son más largas que las de los tallos péndulos. En los tallos, las hojas se insertan con un ángulo de 45-60° con respecto al eje vertical.

Morfología caulinar

P. cardiantha presenta tallos agregados, rectos y ascendentes, revestidos con dos vainas tubulosas y aplicadas que no forman pseudobulbos de 6-12cm de longitud y 2-3mm de espesor. *M. miniata*, en cambio, presenta tallos endurecidos, de hasta 1m de longitud y 1-2cm de espesor, revestidos por vainas marcescentes imbricadas. Los pseudobulbos están presentes en número y tamaño variable,

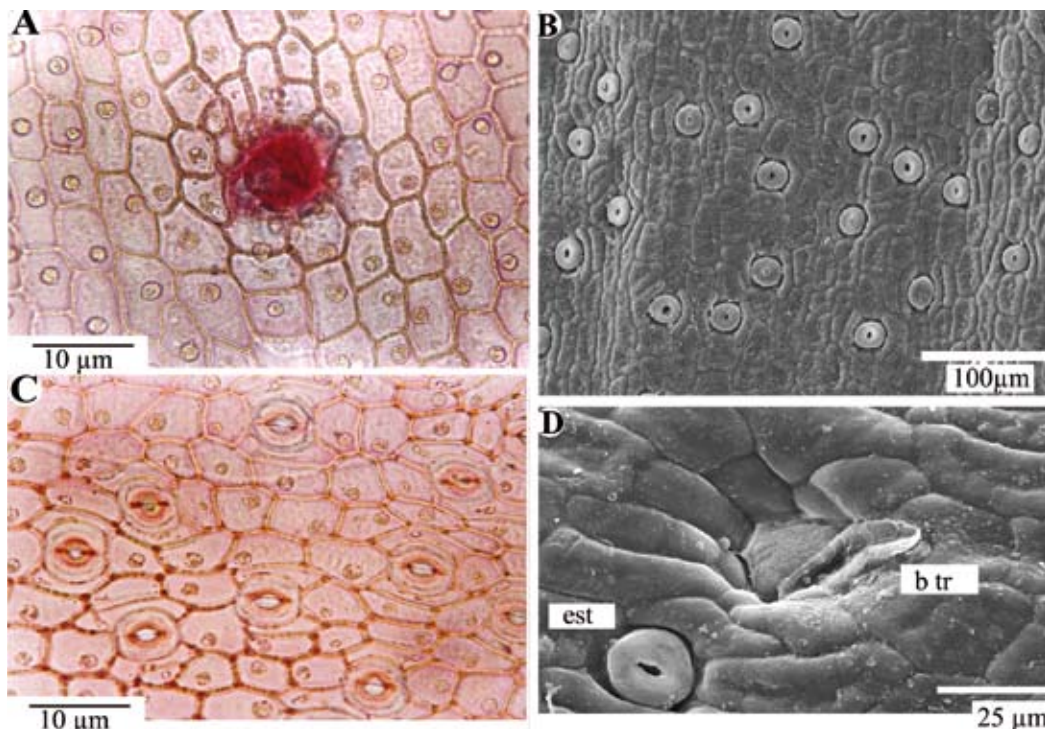


Figura 2. *Maxillaria miniata*. a: epidermis adaxial, b-d: epidermis abaxial. b tr: base de tricoma glanduloso hundido, est: estoma. Nótese en a y c la presencia de cristales silíceos en las células epidérmicas.

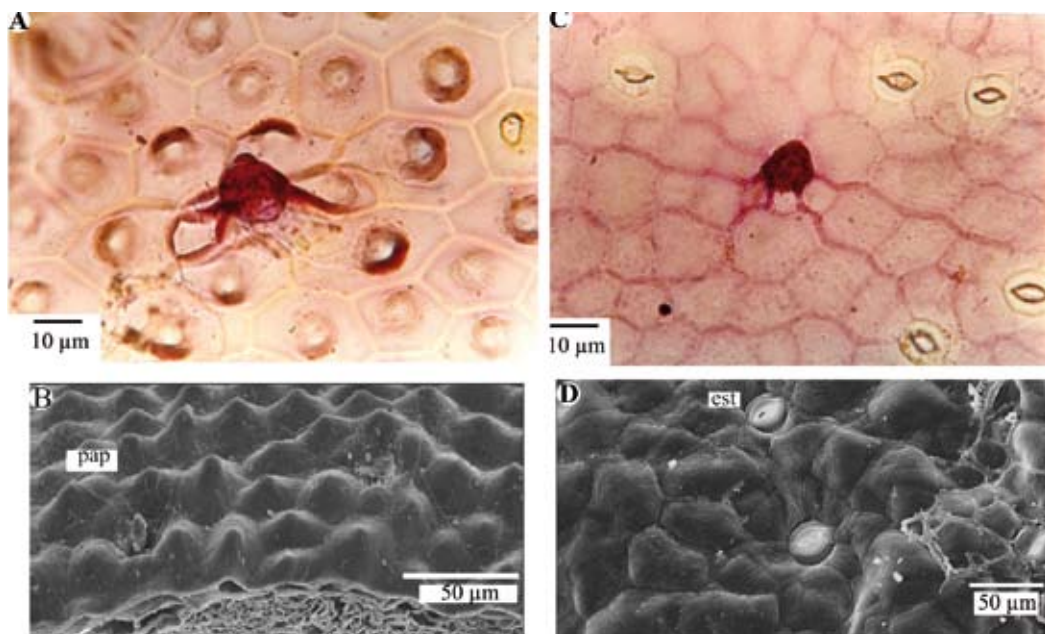


Figura 3. *Pleurothallis cardiantha*. a-b: epidermis adaxial papilosa, c-d: epidermis abaxial con estomas anomocíticos. est: estoma, pa: papila. Nótese los tricomas en a y c.

son ovoides hasta elípticos, fuertemente comprimidos, unifoliados y revestidos con las vainas foliares.

Morfología radicular

En ambas especies, las raíces son delgadas y poco desarrolladas, con escasas

ramificaciones, de 2-4mm de espesor en *M. miniata* y de 1-3mm en *P. cardiantha*.

Estructura foliar

En ambos casos, las hojas son hipoestomáticas con escasos tricomas glandulosos y estomas de tipo anomocítico

(Figuras 2b-d, 3b-d, 4d) en una epidermis uniestratificada por ambas caras (Figuras 4a, 5b y f). En *M. miniata* los tricomas se ubican en invaginaciones de la epidermis (Figura 4a, d), en *P. cardiantha* son emergentes y erectos (Figura 3a, c). La cutícula es lisa en ambas superficies. En

M. miniata tanto la superficie adaxial como la abaxial son engrosadas (Figura 4a, d), la adaxial de 5-10µm y la abaxial de 5-7µm de espesor, mientras que en *P. cardiantha* la adaxial es de 5-7µm y la abaxial de 5µm (Figura 5b, f).

En sección transversal, *M. miniata* presenta células epidérmicas cuadrangulares hasta rectangulares, las adaxiales de 12,5-17,5×22,5-32µm, las abaxiales de 12,5-19×19-27µm (alto×ancho), con paredes de 3-4µm de grosor (Figura 4a, d). En vista paradormal, el contorno es rectangular hasta poliédrico, con paredes anticlinales rectas en la superficie adaxial (Figura 2a) y ligeramente onduladas en la abaxial (Figura 2b-d). Todas las células epidérmicas contienen un cuerpo silíceo por célula (Figura 2a, c). La densidad de estomas es de 260 (80-300) por mm². *P. cardiantha*, en sección transversal, presenta células epidérmicas adaxiales papilosas de 30-67×59-99µm y abaxiales rectangulares de 19-27×28-42µm (Figura 5b, f). En vista paradormal, las células epidérmicas adaxiales son tetra hasta hexagonales con paredes moderadamente engrosadas y las abaxiales son poliédricas hasta isodiamétricas, con paredes anticlinales redondeadas y más delgadas (Figura 3a, c) y 101 (90-110) estomas por mm².

El mesófilo es muy compacto, con una hipodermis tanto adaxial como abaxial en ambas especies; el clorenchima es homogéneo en *M. miniata* (Figura 4a) y heterogéneo en *P. cardiantha*, tanto en plántulas como en hojas adultas (Figura 5b, f). En *M. miniata* la hipodermis adaxial es biestratificada y continua, formada por células de contorno rectangular hasta redondeado, de 23-50×28-50µm (alto×ancho); la hipodermis abaxial es discontinua y uniestratificada, formada por células pequeñas e isodiamétricas de 14-27×16-37µm (Figura 4a). En *P. cardiantha* tanto la hipodermis adaxial como la abaxial están consti-

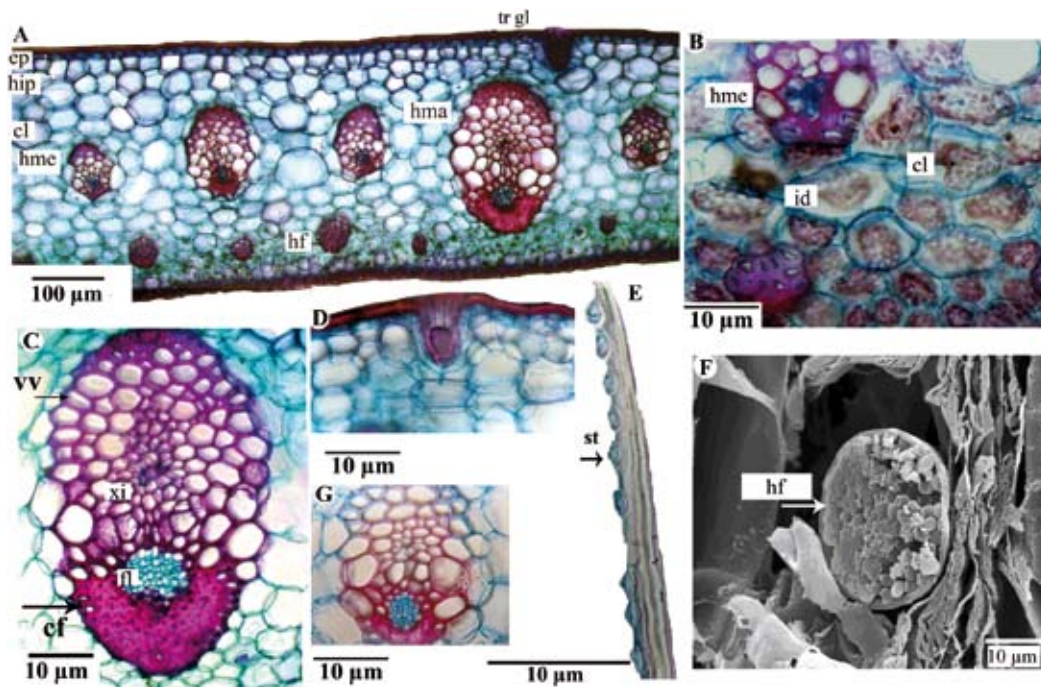


Figura 4. *Maxillaria miniata*. a: mesófilo en sección transversal; b: detalle de cloroplastos, haz vascular menor e idioblastos almacenadores de agua; c: detalle de un haz vascular mayor; d: detalle de un tricoma glandular; e: cristales tipo estegmata asociados a las fibras libriformes; f: detalle de un haz vascular menor; y g: sección transversal de un haz de fibras.

cf: casquete de fibras, cl: clorénquima, ep: epidermis, fl: floema, id: idioblastos almacenadores de agua, hf: haces de fibras, hip: hipodermis, hma: haz vascular mayor, hme: haz vascular menor, st: estegmata, tr gl: tricoma glanduloso, vv: vainanvascular, xi: xilema.

tuidas por células elongadas, de paredes muy delgadas con engrosamientos celulósicos helicoidales en las paredes secundarias (Figura 5b, c, f, i). La hipodermis adaxial cuenta con 3 estratos de células, de 56-170×50-142µm, siendo el tercero el de mayor tamaño (Fig 5b, c); la abaxial tiene 1-2 estratos y está constituida por células más pequeñas, de 47-70×42-50µm (Figura 5f). Los estudios con MEB confirmaron que esta pared secundaria en espiral se deposita sobre una pared primaria persistente muy delgada y presumiblemente permeable (Figura 5h) a la que se asocian pequeños cristales de oxalato de calcio (Figura 5h).

El clorénquima en *M. miniata* consta de 5-7 capas de células isodiamétricas hasta globosas, de 17-50×29-72µm (alto×ancho), con paredes delgadas (Figura 4a-b), con numerosos cloroplastos (Figura 4b). Inmersos en el clorénquima existen numerosos idioblastos reservantes

de agua (Figura 4a, b) de paredes delgadas y lisas. En *P. cardiantha* el clorénquima se diferencia en un parénquima en empalizada de 1-2 estratos de células pequeñas, elongadas, con cloroplastos pequeños, poco notorios de 42-60×42-50µm (Figura 5b, f). El parénquima esponjoso es de 4-5 estratos, constituido por células parenquimáticas también con abundantes punteaduras, de 56-142×42-150µm (Figura 5b, d, k) e idioblastos globosos reservantes de agua, con engrosamientos helicoidales en la pared secundaria, que tienen el mismo origen y función de las hipodérmicas, pero cuyas bandas son más engrosadas y paralelas (Figura 5b, f, j, k). Este tipo de engrosamientos celulósicos han sido descritos previamente por Pridgeon (1982) para *Pleurothallis alexandrae*, *P. peduncularis* y *P. scoparium*, por Oliveira y Sajo (1999) para *P. smithiana* y por Stern *et al.* (2004) en diversos géneros de la tribu Maxillarieae. Las células del

parénquima esponjoso presentan abundantes amiloplastos (Figura 5d).

En ambas especies, los haces vasculares son colaterales y presentan una vaina vascular doble; la externa, parenquimática y uniestratificada (Figuras 4a, c, g; 5a, b). En *P. cardiantha* las células de la vaina externa presentan abundantes amiloplastos (Figura 5d, g) y la vaina interna está constituida por fibras (Figuras 4a-c; 5a, b, f). En *M. miniata*, la vaina esclerenquimática forma casquetes floemáticos (Figura 4a, c, g) y la vaina vascular no forma prolongaciones adaxiales ni abaxiales, pero forma conexiones paradermales entre los haces (Figura 5a). En *M. miniata* los haces son de mayor tamaño y su densidad es de ~45 haces por mm². Hacia la cara abaxial y alternando con los haces vasculares se observan haces de fibras dispuestos en una única fila (Figura 4a, b, f). Las fibras asociadas a los haces vasculares en *M. miniata*

suelen estar acompañadas por células de parénquima xilemático, de paredes delgadas con abundantes punteaduras (Figura 4g). En esta especie, todas las fibras presentan estegmatas (cuerpos silíceos contenidos en células cónicas) dispuestas en filas regulares (Figura 4e). En *P. cardiantha* los haces son muy pequeños y su densidad es de 22 haces por mm² (Figura 5b, f).

El nervio medio en ambas especies está formado por un único haz colateral cerrado que en *P. cardiantha* prácticamente no se diferencia de los haces vasculares mayores (Figura 5a, b). En *M. miniata* es convexo hacia la cara abaxial, sin interrupciones de la hipodermis en la adaxial, con una vaina interna esclerenquimática que forma un casquete floemático y una vaina externa parenquimática uniestratificada (Figura 4c). Los nervios marginales, no representados en las figuras, están formados por un único haz colateral con una vaina de 2-5 capas de fibras en *P. cardiantha* y de 3-5 capas de células en *M. miniata*. El tejido fundamental de los nervios medio y marginales en *M. miniata* es parenquimático, escaso y de 3-4 estratos en la superficie abaxial.

Estructura caulinar

En la sección transversal, *M. miniata* presenta un tallo con una cutícula de 12-18µm de grosor y epidermis uniestratificada constituida por células rectangulares de paredes muy engrosadas y lignificadas de 24-27×27-37µm (alto×ancho; Figura 6a). La corteza se diferencia en una región externa de 9-11 capas de células de paredes engrosadas y parcialmente lignificadas, y otra interna de 7-9 capas de células de paredes delgadas. Inmersas en el parénquima existen numerosas fibras dispersas (Figura 6a). El tejido vascular forma una atactostela constituida por numerosos haces colaterales, con una vaina esclerenquimática que forma casquetes

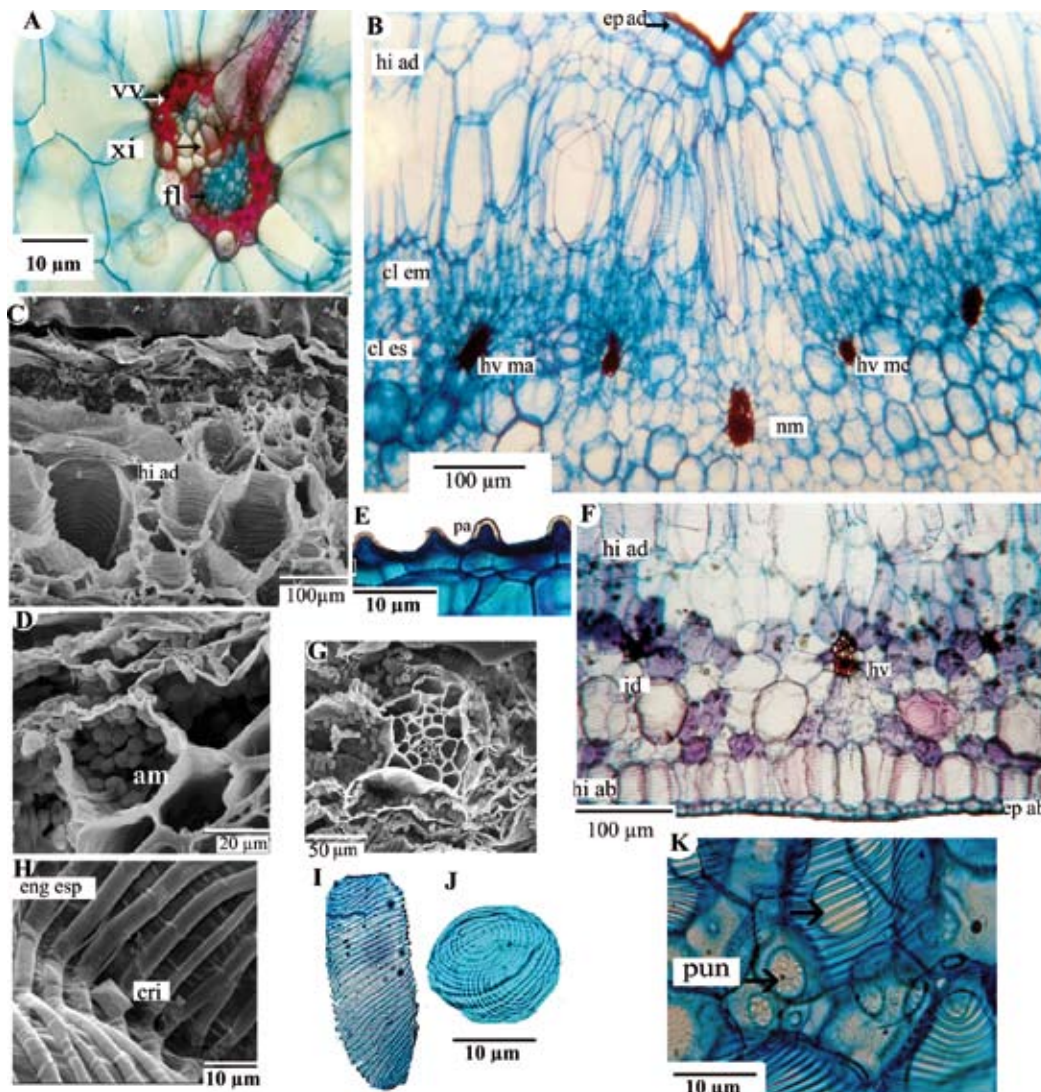


Figura 5. *Pleurothallis cardiantha*. a: detalle de un haz vascular mayor, b: mesófilo en sección transversal, c: detalle de las células de la hipodermis abaxial con MEB, d: detalle de los amiloplastos con MEB, e: detalle de la epidermis adaxial, f: mesófilo de una plántula en sección transversal, g: haz vascular menor rodeado de amiloplastos, h: detalle de los engrosamientos de las paredes secundarias de las células hipodérmicas con MEB, i: detalle de una célula de la hipodermis adaxial, j: idioblastos acuíferos del clorénquima esponjoso, y k: detalle de las punteaduras y engrosamientos espiralados en las células del clorénquima esponjoso. am: amiloplastos, cl emp: clorénquima en empalizada, cl esp: clorénquima esponjoso, cri: cristal, eng esp: engrosamiento espiralado, ep ab: epidermis abaxial, ep ad: epidermis adaxial, hi ab: hipodermis abaxial, hi ad: hipodermis adaxial, hv: haz vascular, hv ma: haz vascular mayor, hv me: haz vascular menor, nm: nervio medio, pa: papila, y pun: puntaduras. fl, id, vv y xi como en Figura 4.

floemáticos (Figura 6a, b). *P. cardiantha* presenta tallos con una cutícula de 7-10µm de espesor, epidermis uniestratificada de células isodiamétricas de 20-35×21-23µm, con escasos tricomas glandulares hundidos (Figura 7a). La corteza es homogénea, parenquimática, de 5-7 estratos de células; la capa más interna limita con un anillo esclerenquimático que rodea el tejido vascular. El tejido vascular también forma una atactostela de haces colatera-

les (Figura 7a, b) dispuestos en dos a tres anillos concéntricos. Los haces presentan una vaina esclerenquimática que forma casquetes floemáticos. El tejido fundamental es parenquimático y contiene abundantes amiloplastos (Figura 7c).

Seudobulbo

El pseudobulbo de *M. miniata* presenta una cutícula muy engrosada y lignificada, de 20-25µm de espesor,

seguida de una epidermis uniestratificada (Figura 6c) de células rectangulares con paredes engrosadas de 25-29×27-49µm (alto×ancho). El parénquima fundamental del pseudobulbo es acuífero y forma grandes espacios intercelulares (Figura 6d), las células contienen pequeños rafidios (Figura 6f) y gránulos de almidón que no se agregan en amiloplastos. Inmersos en el tejido parenquimático se hallan haces vasculares colaterales peque-

ños, poco desarrollados en comparación con los de los tallos (Figura 6d).

Raíz

En sección transversal se distingue un velamen de 3 capas de grosor en *P. cardiantha* (Figura 7d, f) y de 4 capas en *M. miniata* (Figura 6g, h). El epivelamen en ambas especies es de células isodiamétricas a poligonales (Figuras 6h, 7f). El endovelamen en *P. cardiantha* está constituido por dos capas de células ovadas hasta globosas (Figura 7f), mientras que en *M. miniata* está constituido por tres capas de células con engrosamientos helicoidales conspicuos (Figura 6h), similares a los descritos por Stern *et al.* (2004) para algunos géneros de la tribu Maxillariae. La exodermis en ambas especies está constituida por células cuadrangulares de paredes engrosadas (Figuras 6g, h; 7d, f). Tanto el velamen como la exodermis presentan abundante micelio y vesículas de hongos endomicorrizógenos de tipo VAM (Figuras 6g; 7d, f).

La corteza, de 5-6 capas en *M. miniata*, está conformada por células de paredes delgadas, isodiamétricas en las capas más externas, globosas, en el estrato intermedio y rectangulares en el más interno (Figura 6e, g), mientras que en *P. cardiantha* es de 3 estratos, el primero y el tercero de células pequeñas y poliédricas, el segundo constituido por células de mayor tamaño, globosas y de paredes más delgadas (Figura 7d, e). Al igual que las células parenquimáticas de los tallos y hojas, las células de la corteza radicular contienen abundantes amiloplastos. Las células endodérmicas presentan engrosamientos en 'U' en *M. miniata* y alternan con 1-3 células de paso (Figura 6e); en *P. cardiantha* presentan engrosamientos en 'O' y alternan con 1-2 células de paso (Figura 7e). El periciclo en ambos casos

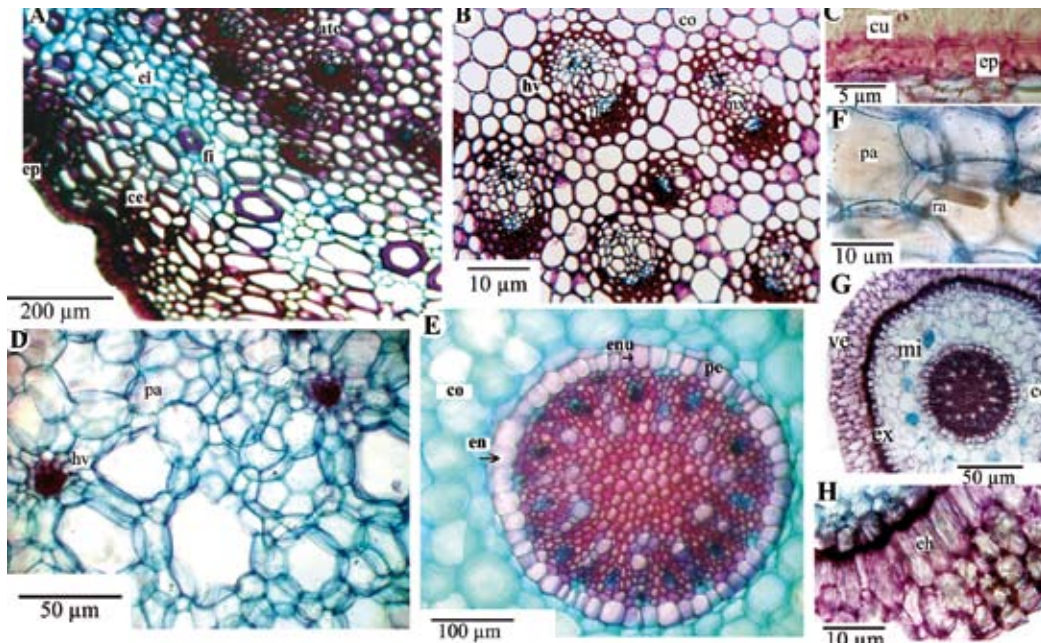


Figura 6. *Maxillaria miniata*. a: tallo en sección transversal, b: detalle de haces vasculares, c: cutícula y epidermis del pseudobulbo en sección transversal, d: pseudobulbo en sección transversal (nótese el parénquima acuífero y los haces vasculares atrofiados), e: cilindro vascular de la raíz en sección transversal, f: detalle de los rafidios en las células del parénquima acuífero de los pseudobulbos, g: raíz en sección transversal (nótese el velamen y las endomicorrizas en la corteza), y h: detalle del velamen (nótese los engrosamientos espiralados). ce: corteza externa, ci: corteza interna, co: corteza, cu: cutícula, eh: engrosamientos espiralados, en: endodermis, enu: engrosamientos en "u", ex: exodermis, fi: fibras, mi: endomicorrizas VA, pa: parénquima acuífero, pe: periciclo, ra: rafidios, ve: velamen. ep, fl y hv como en Figura 4.

Whitney, para el año de mediciones. Los potenciales permanecieron relativamente elevados en ambas especies y con pocas fluctuaciones durante todo el periodo. No existen mayores diferencias entre los potenciales de las 07:00 y las 13:00 en los individuos procedentes de la selva nublada ni en los individuos del bosque secundario. En *P. cardiantha* solo se registraron diferencias significativas durante los meses de jun (ambas localidades) y set 2004 (en Jardín Botánico), mientras que en *M. miniata* se registraron diferencias significativas en jul 2004 y mar 2005 (en Monte Zerpa), y en oct 2004 y abr 2005 (en Jardín Botánico). El hecho de que no se presenten variaciones entre los potenciales hídricos foliares máximos (07:00) y mínimos (13:00), aún en los meses más húmedos (may y nov 2004), sugiere que ambas especies presentan un metabolismo CAM. Cuando se compararon los potenciales hídricos máximos y mínimos de ambas especies (Tabla I, última columna) se halló un mayor número de meses con diferencias significativas en ambas localidades; en cinco meses en el caso de los individuos de *P. cardiantha* y *M. miniata* ubicados en Monte Zerpa, y en cuatro meses en el caso de los individuos de ambas especies ubicados en el Jardín Botánico. Sin embargo, estas comparaciones tampoco arrojaron un patrón de variación definido.

Discusión

P. cardiantha y *M. miniata* comparten el mismo hábitat y están estrechamente asociadas sobre las copas de todos los árboles observados durante el estudio en Monte Zerpa. No obstante, presentan considerables diferencias morfo-anatómicas en su estructura vegetativa, particularmente en lo que se refiere a su estructura foliar y caulinar, lo que sugiere que han desarrollado estrategias estructurales

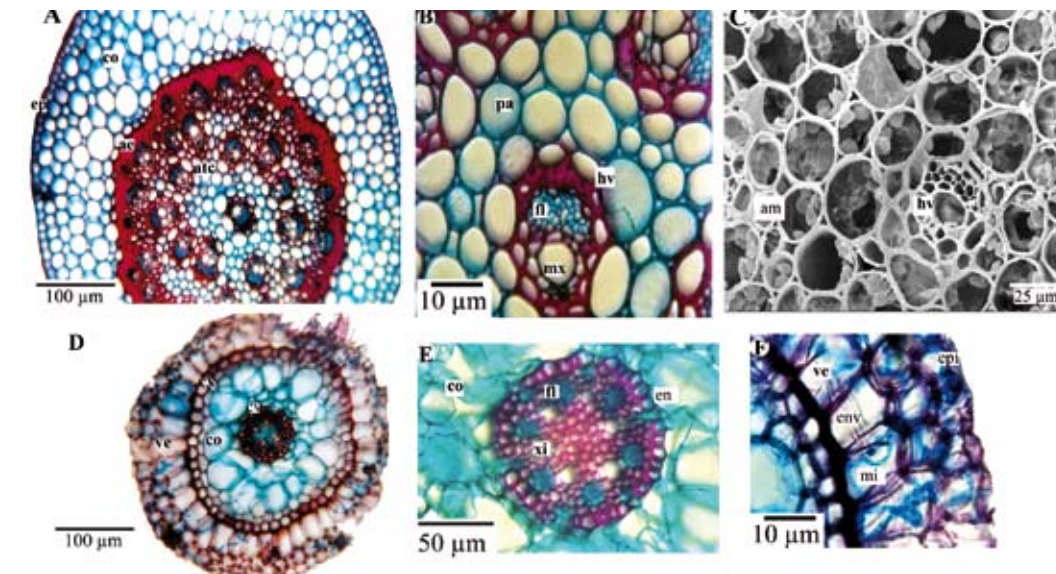


Figura 7. *Pleurothallis cardiantha*. a: tallo en sección transversal, b: detalle de haces vasculares, c: detalle de los amiloplastos en la corteza interna del tallo con MEB, d: raíz en sección transversal, e: detalle del cilindro vascular, f: detalle del velamen (nótese el micelio de endomicorrizas VA en el mismo). ae: anillo esclerenquimático, atc: atactostela, cv: cilindro vascular, epi: epivelamen, env: endovelamen, ex: exodermis, mx: metaxilema, mi: endomicorrizas VA, pa: células parenquimáticas de la corteza interna. Am, co, en, ep, fi, hv, ve y xi como en figuras previas.

está constituido por células isodiamétricas de paredes engrosadas (Figuras 6e, 7e). El cilindro vascular es poliarco en *M. miniata* (Figura 6e) y tetra hasta hexarco en *P. cardiantha* (Figura 7e).

Potencial hídrico

Durante el período 2004-2005, la mayoría de los meses fueron muy húmedos y los únicos breves periodos de sequía que se presentaron

fueron en dic 2004 y mar 2005. En la Tabla I se presentan para ambas especies los valores de potenciales hídricos promedios, su desviación estándar y los resultados de los test de Mann-

TABLA I
POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR (MPA)

Mes	<i>Pleurothallis cardiantha</i> (P)			<i>Maxillaria miniata</i> (M)			Diferencia							
	Monte Zerpa (MZ)			Jardín Botánico (JB)			Monte Zerpa (MZ)		Jardín Botánico (JB)		P-M MZ	P-M JB		
	07:00	13:00	M-W	07:00	13:00	M-W	07:00	13:00	M-W	07:00	13:00	M-W		
Abr	-0,28 ±0,08	-0,48 ±0,01	ns	-0,38 ±0,72	-0,33 ±0,75	ns								
May	-0,27 ±0,06	-0,33 ±0,01	ns	-0,45 ±0,01	-0,66 ±0,03	ns	-0,37 ±0,08	-0,43 ±0,06	ns	-0,30 ±0,05	-0,60 ±0,05	ns	ns	ns
Jun	-0,32 ±0,05	-0,41 ±0,01	0,043	-0,46 ±0,05	-0,62 ±0,29	0,043	-0,17 ±0,01	-0,39 ±0,01	ns	-0,23 ±0,03	-0,68 ±0,03	ns	0,043	ns
Jul	-0,35 ±0,08	-0,42 ±0,02	ns	-0,35 ±0,08	-0,42 ±0,03	ns	-0,27 ±0,03	-0,27 ±0,06	0,043	-0,32 ±0,10	-0,43 ±0,06	ns	0,046	0,043
Set	-0,17 ±0,03	-0,46 ±0,06	ns	-0,27 ±0,06	-0,28 ±0,03	ns	-0,23 ±0,11	-0,33 ±0,07	ns	-0,40 ±0,17	-0,50 ±0,10	ns	0,046	ns
Oct	-0,27 ±0,03	-0,35 ±0,05	ns	-0,23 ±0,06	-0,25 ±0,06	ns	-0,15 ±0,05	-0,25 ±0,01	ns	-0,22 ±0,03	-0,26 ±0,03	0,043	ns	0,046
Dic	-0,28 ±0	-0,28 ±0,04	ns	-0,32 ±0,03	-0,36 ±0,02	ns	-0,29 ±0,08	-0,37 ±0,02	ns	-0,39 ±0,01	-0,49 ±0,01	ns	ns	0,043
Ene	-0,23 ±0,06	-0,30 ±0,01	ns	-0,28 ±0,03	-0,33 ±0,03	ns	-0,19 ±0,01	-0,20 ±0,03	ns	-0,32 ±0,06	-0,34 ±0,05	ns	ns	ns
Feb	-0,30 ±0,05	-0,34 ±0,08	ns	-0,28 ±0,05	-0,33 ±0,06	ns	-0,26 ±0,02	-0,46 ±0,09	ns	-0,47 ±0,07	-0,45 ±0,13	ns	0,034	0,046
Mar	-0,38 ±0,06	-0,53 ±0,01	ns	-0,42 ±0,03	-0,52 ±0,08	0,037	-0,52 ±0,03	-0,52 ±0,03	0,046	-0,46 ±0,16	-0,42 ±0,17	ns	0,043	ns
Abr	-0,35 ±0,05	-0,37 ±0,08	ns	-0,30 ±0,05	-0,4 ±0	ns	-0,3 ±0,1	-0,38 ±0,03	ns	-0,32 ±0,03	-0,42 ±0,05	0,046	ns	ns

M-W: Mann-Whitney. ns: no significativo. P-M: comparación de los potenciales hídricos máximos y mínimos de ambas especies.

diferentes para adaptarse al epifitismo.

P. cardiantha presenta hojas mucho más suculentas que *M. miniata*, que funcionan como reservorios de agua y almidón, en ausencia de pseudobulbos que desempeñen dichas funciones. Estas inferencias se apoyan en el mesófilo evidentemente acuífero con abundantes amiloplastos presentes en dicha especie. A su vez *M. miniata*, aún cuando presenta idioblastos acuíferos en el mesófilo, exhibe una estructura foliar que puede catalogarse como xeromorfa, por la cutícula engrosada en ambas superficies, las células epidérmicas pequeñas de paredes gruesas, los cristales silíceos asociados a fibras y células epidérmicas, aunado a la abundancia de tejidos esclerenquimáticos con respecto a los tejidos foliares restantes. Estos caracteres han sido considerados atributos indicadores de xeromorfía en otras especies de Orchidaceae, tales como *Encyilia aclamaria*, *Miltonia flavescens*, *Stanhopea lietzi* y *Vanda tricolor* (Olivera y Sajo, 1999), *Cattleya* (Zanenga-Godoy y Gonçalves-Costa, 2003; Da Silva y Milaneze-Gutierrez, 2004).

Los cristales silíceos epidérmicos y los estegmata son característicos de Orchidaceae, Poaceae y Commelinaceae (Prychid *et al.*, 2004); sin embargo, en Orchidaceae están ausentes en las subfamilias Orchideoideae, Epidendroideae y Vanilloideae. El clorénquima homogéneo de *M. miniata* con su destacado contenido de cloroplastos es muy similar al de *Encyilia aclamaria* y *Miltonia flavescens* (Olivera y Sajo, 1999) y contrasta con el clorénquima heterogéneo y pobre en cloroplastos de *P. cardiantha*, el cual es similar al de *P. smithiana* (Olivera y Sajo, 1999). Las diferencias en la estructura del clorénquima de *P. cardiantha* y *M. miniata* podrían atribuirse al ángulo de exposición de la lámina; en *P. cardiantha*, la misma está prácticamente perpendicular al tallo, lo que induce una diferenciación de los primeros estratos del clorénquima. En contraste, en *M. miniata* la disposición dística de las hojas reduce su ángulo de exposición a unos 45-60°, lo cual probablemente induce un desarrollo homogéneo del mesófilo. La posición perpendicular de la lámina de *P. cardiantha* también debe haber influido en el

mayor desarrollo de la hipodermis adaxial con respecto a la abaxial y a las capas de clorénquima adyacentes. La hipodermis adaxial, además de almacenar agua, probablemente protege el tejido fotosintetizador del exceso de luz, al disminuir la cantidad de ésta que incide sobre el parénquima en empalizada.

Ambas especies exhiben caracteres xeromorfos en los tallos, representados en *P. cardiantha* por el anillo de esclerenquima que rodea al tejido vascular y brinda rigidez al tallo, y en *M. miniata* por la cutícula engrosada, las células epidérmicas y de la corteza externa pequeñas, de paredes engrosadas, y las células esclerenquimáticas del parénquima fundamental.

Los rafidios presentes en el parénquima fundamental de los pseudobulbos constituyen un carácter común en la mayoría de las orquídeas (Dahlgren *et al.*, 1985; Watson y Dallwitz, 2000; Zanenga-Godoy y Gonçalves-Costa, 2003; Da Silva y Milaneze-Gutierrez, 2004), por lo que no puede interpretarse como atributo derivado de su adaptación a selvas nubladas. La anatomía radicular de ambas especies revela un patrón muy semejante, cuya principal di-

ferencia está en el grosor de la corteza y el número de polos formados por los cilindros vasculares. Al comparar la estructura del velamen, los engrosamientos helicoidales de *M. miniata* deben proporcionarle mayor rigidez a la estructura radicular, y nuevamente permiten catalogarla como una especie xeromorfa con respecto a *P. cardiantha*. Este tipo de engrosamientos fue descrito por Stern *et al.* (2004) en especies de la tribu Maxillariae y por Da Silva y Milaneze-Gutierrez (2004) en *Cattleya walkeriana*.

El estudio anatómico de *P. cardiantha* indica que se trata de un género muy homogéneo. La estructura morfo-anatómica de sus órganos vegetativos se asemeja a la descripción realizada por Pridgeon (1982) para este género, basada en *P. alexandrae*, *P. peduncularis* y *P. scoparium* y a la de Oliveira y Sajo (1999) para *P. smithiana*. La epidermis adaxial papilosa en *P. cardiantha* es la principal diferencia observada entre ésta y las otras especies.

Las orquídeas epífitas de las selvas nubladas, como *P. cardiantha* y *M. miniata*, crecen sobre árboles de *Retrophillum rospigliosii* (Po-

docarpaceae) y *Alchornea grandifolia* (Euphorbiaceae), que en algunos casos superan los 30m de altura. A esas alturas prevalece un microclima más seco caracterizado por una intensa radiación, que contrasta con el microclima fresco y húmedo del sotobosque. Aunado a ello está la escasez hídrica y de nutrientes que le imponen este tipo de hábito. En la mayoría de las orquídeas, estas limitaciones son compensadas por el desarrollo de estructuras de almacenamiento de agua y carbohidratos como pseudobulbos u hojas suculentas (Oliveira y Sajo, 1999; Zanega-Godoy y Gonçalves-Costa; 2003; Da Silva y Milaneze-Gutierrez, 2004; Zotz, 2004). El metabolismo CAM, la cutícula adaxial engrosada y los tejidos acuíferos son atributos que les permiten a ambas especies mantener potenciales hídricos diurnos elevados todo el año, gracias a que minimizan las pérdidas de agua (Benzing, 1987; Oliveira y Sajo, 1999; Watson y Dallwitz, 2000; Zotz, 2004).

Los amiloplastos presentes en *P. cardiantha* han sido descritos en *P. smithiana* por Oliveira y Sajo (1999). Los idioblastos acuíferos de ambas especies presentan conspicuas punteaduras que se forman sobre los campos de puntuaciones primarias y probablemente facilitan la conducción lateral del agua entre los tejidos del mesófilo. Ello garantiza una rápida y eficiente distribución de agua y carbohidratos entre estos tejidos, particularmente en el caso de *P. cardiantha*, cuyos haces vasculares son pequeños y poco desarrollados. Los engrosamientos celulósicos helicoidales de la pared secundaria en *P. cardiantha* le proporcionan rigidez al mesófilo (Pridgeon, 1982; Olivera y Sajo, 1999) y compensan el limitado contenido de tejidos esclerenquimáticos en esta especie.

M. miniata sobrevive mejor en las condiciones de claros que *P. cardiantha*, como se desprende de las observa-

ciones realizadas en Monte Zepa. Durante los últimos cuatro meses del estudio se apreció una considerable reducción por mortalidad en el número de individuos de *P. cardiantha* (8 de 17) inicialmente marcados. En contraste, de los individuos de *M. miniata*, solo perecieron 2 de los 10 marcados. No obstante, es necesario realizar estudios poblacionales más detallados, censando un mayor número de individuos, antes de establecer conclusiones al respecto.

Conclusión

Ambas especies compensan las limitaciones de agua y nutrientes, particularmente durante los breves períodos de sequía, desarrollando estructuras de almacenamiento de agua y carbohidratos. En *Maxillaria miniata* éstas consisten en pseudobulbos, mientras que en *Pleurothallis cardiantha*, la misma lámina foliar desempeña ambas funciones, mediante el desarrollo de la hipodermis pluriestratificada y el parénquima esponjoso acuífero.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal del Centro Jardín Botánico, en especial a Ely Saúl Borregales y Josefina Peraza, a Jorge Fernández de LAQUEN-ULA, y al CDCHT-ULA, Mérida, Venezuela, por el financiamiento a través del proyecto C-1181-03-01-C.

REFERENCIAS

Benzing DH (1987) Vascular epiphytism: taxonomy, participation and adaptative diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 183-204.

Borba EL, Semir S, Shepherd GL (2001) Self-incompatibility, inbreeding depression and crossing potential in five Brazilian *Pleurothallis* (Orchidaceae) species. *Ann. Bot.* 88: 89-99.

Borba EL, Shepherd GL, Van der Berg, Semir S (2002) Floral and vegetative morphometrics of five *Pleurothallis* (Or-

chidaceae) species: correlation with taxonomy, phylogeny, genetic variability and pollination systems. *Ann. Bot.* 90: 219-230.

Borgo M, Menezes-Silva S (2003) Epífitos vasculares em fragmentos de *Floresta Ombrófila Mista*, Curitiba, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 26: 391-401.

Dahlgren RMT, Clifford HT, Yeo PF (1985) The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy. Springer. Berlín, Alemania. 520 pp.

Da Silva CI, Milaneze-Gutierrez MA (2004) Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de *Cattleya walkeri* Gardner (Orchidaceae). *Acta Sientiarum Biol. Scie. Maringá* 26: 91-100.

Foldats E (1970) *Flora de Venezuela. Orchidaceae*. Volumen XV. 2ª parte. Instituto Botánico de Caracas. Venezuela. pp. 173-226.

Johansen D (1940) *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill. Nueva Cork, EEUU. 523 pp.

Kersten R, Silva SM (2002) Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrofila mista aluvial do Rio Baringi, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 25: 175-187.

Küper W, Kreft H, Nieder N, Köster J, Barthlott W (2004) Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *J. Biogeogr.* 31: 1477-1478.

Lambers HFS, Chapin I, Pons T (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer. Nueva York, EEUU. 540 pp.

Luque R, Sousa HC, GRAUS JE (1996) Métodos de coloração de Roesser (1972) modificado e Kropp (1972) visando a substituição do Azul de Astra por Azul de Alcão 86S ou 86 X. *Acta Bot. Bras.* 10: 199-212.

Oliveira VC, Sajo MG (1999) Anatomía foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. *Rev. Bras. Bot.* 22: 363-374.

Oliveira VC, Sajo MG (2001) Morfo-anatomía caulinar de nove espécies de Orchidaceae. *Acta Bot. Bras.* 15: 177-188.

Pridgeon AM (1982) Diagnostic anatomical characters in the *Pleurothallidinae* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 69: 921-938.

Pridgeon AM, Solano R, Chase MW (2001) Phyllogenetic rela-

tionships in the *Pleurothallidinae* (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. *Am. J. Bot.* 88: 2286-2308.

Prychid CJ, Rudall P, Gregory M (2004) Systematics and Biology of Silica Bodies in Monocotyledons. *Bot. Rev.* 69: 377-440.

Ricardi MH (2000) *Visión fitogeográfica de Venezuela*. Ediciones PLANTULA. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 29 pp.

Santos N (2006) *Intercambio de gases y producción de materia seca en raíces de variedades de apio* (Arracacia xanthorrhiza Bancr). Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 82 pp.

Sass JE (1958) *Botanical microtechnique*. 3ª ed. Iowa State College Press. Ames, IO, EEUU. 247 pp.

Schneider J, Gaviria J, Zitka G (2003) Inventario de un Bosque altimontano húmedo en el Valle de San Javier, Edo. Mérida, Venezuela. *Plantula* 3: 65-81.

Schwarzkopf T (1985) *Patrones de distribución en plantas del sotobosque de una Selva Nublada*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Stern WL, Judd WS, Carlswald BS (2004) Systematic and comparative anatomy of *Maxillariae* (Orchidaceae), sans *Oncidiinae*. *Bot. J. Linn. Soc.* 144: 251-274.

Tyree M, Hammel H (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.

Vareschi V (1980) *Ecología de vegetación tropical*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. Venezuela. 305 pp.

Watson L, Dallwitz MJ (2000) The Families of Flowering Plants: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. [http://biodiversity.uno.edu/delta/ Ver.14/12/2000](http://biodiversity.uno.edu/delta/Ver.14/12/2000).

Zanega-Godoy R, Gonçalves-Costa C (2003) Anatomía foliar de quatro espécies do género *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do Planalto central Brasileiro. *Acta Bot. Bras.* 17: 101-118.

Zotz G (2004) How prevalent is crassulacean acid metabolism among epiphytes? *Oecología* 138: 184-192.