

Anatomía Foliar en dos Poblaciones de *Notopleura agostinii* (Steyerm.) C.M. Taylor (Rubiaceae) del Parque Nacional Henri Pittier, Maracay-Venezuela

Leaf Anatomy of two Populations of *Notopleura agostinii* (Steyerm.) C.M. Taylor (Rubiaceae) Growing in the Henri Pittier National Park, Maracay-Venezuela

Gelvis Alvarado ¹, Damelis Jáuregui ², Marina García ^{3,*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Fecha de recepción: 27 de enero de 2020.

Fecha de aceptación: 18 de febrero de 2020.

Resumen

Notopleura agostinii es una especie endémica del Parque Nacional Henri Pittier. Se estudió la anatomía de la lámina foliar en dos poblaciones de esta especie, con el fin de relacionarla con el hábitat en el cual éstas se desarrollan. Las muestras foliares fueron colectadas en plantas creciendo en la selva nublada de transición (1100 m de altitud) y en la selva nublada propiamente dicha (1350 m de altitud), se fijaron en FAA y se procesaron siguiendo técnicas clásicas usadas en microscopía óptica. Se describió la anatomía foliar y se determinaron algunas variables anatómicas cuantitativas. Las características anatómicas de la lámina foliar mostraron la presencia de rasgos higromórficos: pocas capas de parénquima en empalizada con algunas células en forma de embudo en este tejido, parénquima esponjoso de arreglo laxo, estomas relativamente grandes y tejido de sostén escaso, siendo estos caracteres más marcados cuando la especie crece en la selva nublada propiamente dicha (1350 m de altitud).

Palabras Clave:

Anatomía foliar; Notopleura agostinii; Parque Nacional Henri Pittier; Rubiaceae; selva nublada.

Clasificación JEL: Q2.

Abstract

Notopleura agostinii is an endemic species of Henri Pittier National Park. Leaf blade anatomy of two populations of this species, were studied in order to relate it to the habitat in which they develop. Blade samples were collected in plants growing in the transitional cloud forest (1100 m altitude) and at the cloud forest proper (1350 m altitude); they were fixed in FAA and processed following classical techniques used in optical microscopy. Leaf anatomy was described and some quantitative variables were ascertained. Leaf anatomical characteristics showed hygromorphic feature presence: few parenchymal layers with some funnel-shaped cells, lax spongy parenchyma, relatively large stomata and scarce mechanical tissue, those characters were found to be more pronounced when plants grow in the cloud forest (1350 m altitude).

Keywords:

Leaf anatomy; Notopleura agostinii; Henri Pittier National Park; Rubiaceae; cloudy forest.

JEL Classification: Q2.

¹ Universidad Pedagógica Experimental Libertador, Laboratorio de Microscopía Óptica Dr. Fulgencio Proverbio, Caracas-Venezuela.

² Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Botánica Agrícola, Maracay-Venezuela.

³ Universidad Técnica de Manabí, Facultad de Ingeniería Agronómica, Portoviejo-Ecuador.

* *Autor de correspondencia:*
Marina García, Universidad Técnica de Manabí, Facultad de Ingeniería Agronómica, Portoviejo-Ecuador.
E-mail: marina.garcia@utm.edu.ec
Tlf: (593-9) 99614935

ENLACE DOI:
<http://dx.doi.org/10.31095/investigatio.2020.13.5>

Introducción

La familia Rubiaceae incluye cerca de 13.500 especies agrupadas en 620 géneros; este taxón se ha dividido en tres subfamilias: Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae, las cuales se distribuyen en zonas tropicales, subtropicales y en algunas ocasiones en regiones templadas y frías (Bremer, 2009), donde muestran gran diversidad específica y ocupan diferentes estratos de la vegetación, por lo que se le considera una de las familias más importantes de la flora tropical (Delprete y Gomes-Jardim, 2012). Esta familia se caracteriza por tener especies de gran interés económico por sus usos alimenticio, medicinal y ornamental (Koehbach y Gruber, 2015). Rubioideae incluye 26 tribus, siendo *Notopleura* (Benth. & Hook. f.) Bremek. uno de los géneros de la tribu Psychotrieae (Bremer, 2009).

Notopleura está extendido desde México hasta Suramérica; incluye hierbas o sub-arbustos; terrestres o epifitas (Taylor, 2001). Este género agrupa aproximadamente 73 especies, de las cuales en Venezuela están representadas 26 (Taylor, 2008). Comprende dos subgéneros: *Notopleura* que incluye plantas terrestres, por lo general no ramificadas y *Viscagoga* (Baill.) C.M. Taylor constituido por especies epifitas, que por lo general son ramificadas (Taylor, 2001). Los miembros de este taxón son ricos en metabolitos secundarios, particularmente quinonas y megastigmanes, de posible uso en la industria farmacéutica (Kostyan, 2017).

Entre los primeros trabajos anatómicos

realizados en Rubiaceae, destacan las obras de Solereder (1908), Metcalfe y Chalk (1950) y Barros (1959), este último referido a la ocurrencia de domacios en más de 600 especies. Durante el siglo actual se han publicado varios hallazgos en cuanto a aspectos botánicos de géneros taxonómicamente cercanos a *Notopleura*, entre ellos: Pereira *et al.* (2003) en *Palicourea longepedunculata* Gardiner; Alves *et al.*, (2004) en *Rudgea viburnoides* (Cham.) Benth., Da Silva-Moraes *et al.*, (2011) en especies de *Psychotria*; Ribeiro-Alexandrino *et al.*, (2019) en seis especies de *Palicourea* Aubl. Se debe destacar que para *Notopleura* es escasa la información existente en cuanto a aspectos anatómicos; entre los pocos reportes al respecto puede citarse el de Martínez-Cabrera *et al.*, (2015), quienes estudiaron la anatomía de la madera de *Notopleura anomothyrsa* (K. Schum. y Donn. Sm.) C. M. Taylor, con fines taxonómicos. Asimismo puede mencionarse el trabajo de Martínez (2009), quien estudió la estructura de la epidermis foliar de varias especies creciendo en pluvilsilvas de la Región Oriental de Cuba e incluyó a *Notopleura guadalupensis* (DC.) C. M. Taylor.

Notopleura agostinii (Steyerm.) C.M. Taylor es una de las 26 especies de *Notopleura* presentes en Venezuela (Amaya, 2007), siendo originalmente descrita como *Psychotria agostinii* Steyerm. Dicho taxón es endémico de las selvas nubladas de la Cordillera de la Costa, desde 1100 hasta 1600 m de altitud. Forma poblaciones específicamente en el Parque Nacional Henri Pittier, estado

Aragua (Steयरम, 1974). Las plantas de esta especie son herbáceas o subfruticasas; de 1 a 1,8 m de alto aproximadamente; de tallos erectos, hojas pecioladas, láminas foliares coriáceas, anchamente obovadas u obovado-oblongas (Steयरम, 1974). La anatomía de la hoja de *P. agostinii* fue descrita muy brevemente por Roth *et al.*, (1986).

Las especies de las selvas nubladas poseen características que les permiten adaptarse a un ambiente húmedo, relativamente frío y con poca luz. Como consecuencia de la nubosidad y la neblina de estas zonas, estas selvas presentan los menores promedios de radiación de los ecosistemas tropicales, lo cual puede determinar las respuestas adaptativas de las plantas que allí se desarrollan (Ataroff, 2001). En el caso de *N. agostinii*, esta especie crece tanto en la vertiente norte como sur del Parque Nacional Henri Pittier, formando parte de la selva nublada de transición y de la selva nublada propiamente dicha. Cabe indicar que estas dos formaciones vegetales están sometidas a condiciones climáticas diferentes (Zinck, 1986).

La presente investigación tuvo como objetivo estudiar comparativamente la anatomía de la lámina foliar en dos poblaciones de *N. agostinii*, una creciendo en la selva nublada de transición y en la otra en la selva nublada propiamente dicha del Parque Nacional Henri Pittier, ubicado en el estado Aragua-Venezuela, con el propósito de aportar información sobre la histología de la hoja de esta especie endémica del país y determinar posibles cambios estructurales que puedan estar asociados al ambiente donde crece cada población.

Materiales y métodos

Para realizar el estudio se utilizaron hojas de dos poblaciones de *Notopleura agostinii* desarrolladas en un mismo piso altitudinal en el Parque Nacional Henri Pittier, de acuerdo a lo indicado por Zinck (1986). La primera población se encuentra ubicada a 1100 m de altitud y crece en la selva nublada de transición, la cual se define como una formación vegetal mixta, intermedia entre el bosque semi-deciduo y el siempreverde; en esta zona la pluviosidad media anual es de 1650 mm y la temperatura media anual es de 21°C; la segunda población se encuentra a 1350 m de altitud, creciendo en la llamada selva nublada propiamente dicha, que corresponde al bosque de neblina; su pluviosidad media anual alcanza 1850 mm y la temperatura aproximada es de 19°C (Zinck, 1986).

Se tomaron muestras de tres individuos en los dos sectores estudiados. En todas las plantas se recolectaron hojas maduras ubicadas en el quinto nudo en sentido ápice-base. Una vez realizado el muestreo, las hojas fueron lavadas con agua de grifo y porciones del tercio medio de la lámina se fijaron en formaldehído, ácido acético glacial y etanol al 70% (FAA). Posteriormente, las muestras se deshidrataron en una batería creciente de alcohol butílico terciario (ABT) y se infiltraron e incluyeron en parafina, para efectuar secciones transversales con un micrótopo de rotación. Se hizo tinción doble progresiva con safranina-fastgreen y el montaje se realizó en bálsamo de Canadá para la obtención de láminas permanentes (Johansen, 1940). También se realizaron

macerados para el estudio de las epidermis en vista paradérmica; para ello, se tomaron trozos de la lámina (0,5 mm² aproximadamente) y se colocaron en hipoclorito de sodio comercial (4,5%); una vez obtenidas las epidermis, se tiñeron con azul de toluidina acuosa al 1% y se montaron en una solución agua-glicerina 50% (v/v).

Las láminas obtenidas fueron analizadas y fotografiadas con un microscopio óptico NIKON E-200 con cámara incorporada Evolution LC Color. Adicionalmente, con la ayuda de un ocular micrométrico y un microscopio calibrado se determinó el grosor de: epidermis adaxial y abaxial, parénquima en empalizada, parénquima esponjoso y lámina foliar, así como la longitud de los estomas. Además, se determinó la densidad estomática. Se efectuaron 30 mediciones para cada variable en cada población. Los

datos obtenidos se organizaron en una base de datos y se calculó la media y la desviación estándar, para cada una de las variables mencionadas.

Resultados

La lámina foliar de *N. agostini* presenta epidermis uni-estratificada en ambas superficies; vistas en sección transversal las células son cuadrangulares y voluminosas en la epidermis adaxial y cuadrangulares a rectangulares en la abaxial. En vista paradérmica, las células de la epidermis adaxial muestran contornos poligonales con cuatro a siete lados, de paredes delgadas y rectas en la población que crece a 1100 m de altitud y de mayor grosor en sus paredes y con células más grandes en la otra población ubicada a 1350 m de altitud (Figuras 1A, 1B). En la epidermis abaxial, las células

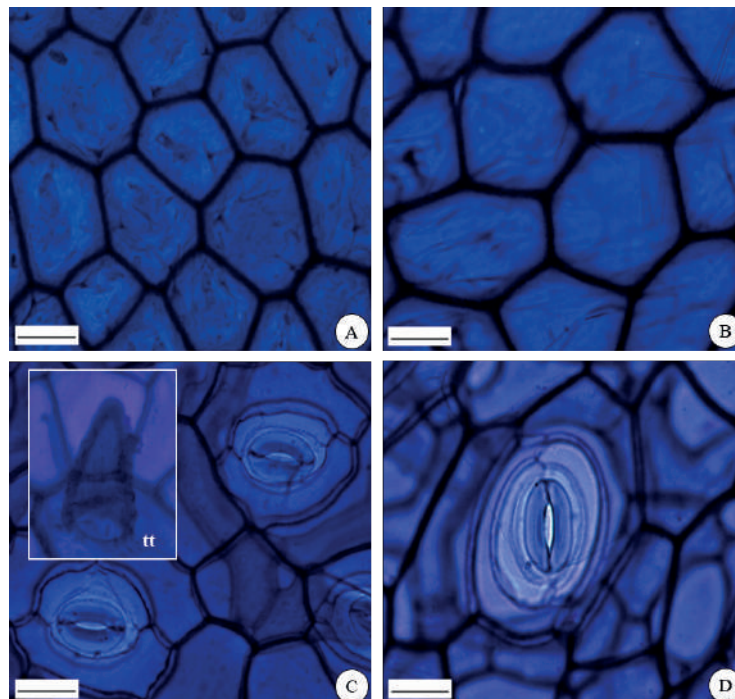


Figura 1. Vista paradérmica de las epidermis foliares adaxial y abaxial de *Notopleura agostinii* a 1100 m de altitud (A y C) y a 1350 m de altitud (B y D). tt: tricoma tector. Barras A-D = 30 μ m.

tienen entre cinco y ocho lados, definidos por paredes delgadas, pero ligeramente onduladas en las hojas de las plantas que crecen en la selva nublada de transición (Figura 1C). Las hojas son hipostomáticas

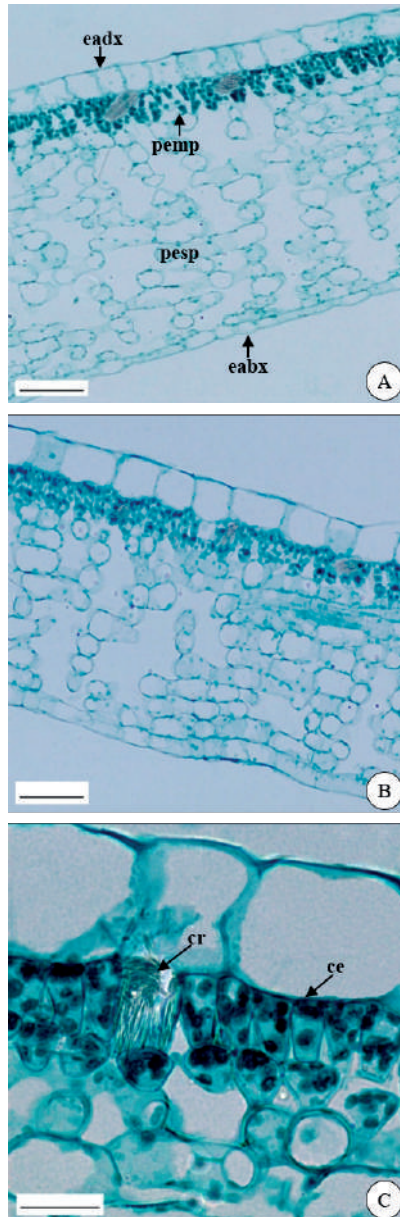


Figura 2. Sección transversal de la lámina foliar de *Notopleura agostinii* a 1100 m de altitud (A) y 1350 m de altitud (B y C). ce: célula en embudo; cr: cristales tipo rafidio; eadx: epidermis adaxial; eabx: epidermis abaxial; pemp: parénquima en empalizada; pesp: parénquima esponjoso. Barras A y B = 100 μ m, C = 30 μ m.

con estomas paracíticos, ubicados al mismo nivel que el resto de células epidérmicas. En la epidermis abaxial se observaron tricomas tectores unicelulares (Figura 1C), con ornamentaciones cuticulares.

De acuerdo al arreglo de los tejidos del mesofilo la hoja es bifacial (Figura 2). El parénquima en empalizada está formado por dos capas de células bastante cortas con cloroplastos grandes; algunas de ellas adoptan forma de embudo y en otras se distinguen paquetes de rafidios (Figura 2C). El parénquima esponjoso está constituido por aproximadamente nueve capas de células redondeadas a ovaladas dispuestas con su eje mayor paralelo a la superficie foliar y con abundantes espacios intercelulares. El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados, rodeados por una vaina parenquimática constituida por células de diferentes tamaños y paredes delgadas, sin esclerénquima asociado.

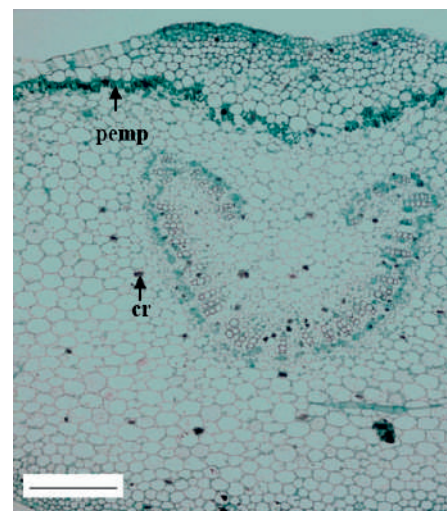


Figura 3. Vista de la sección transversal de la nervadura central de *Notopleura agostinii* a 1350 m de altitud. cr: cristales; pemp: parénquima en empalizada. Barra = 300 μ m.

Como se muestra en la Figura 3, la nervadura central es prominente hacia la

superficie abaxial de la lámina; las epidermis están constituidas por células más pequeñas que las de la lámina, pero semejantes a ellas en forma. Debajo de la epidermis adaxial, se observaron hasta 20 capas de parénquima, pero con variación en el tamaño y arreglo de sus células, así son evidentes de 10 a 11 capas que aumentan progresivamente de tamaño hacia el interior de la nervadura, las más externas con paredes más gruesas que el resto y dispuestas apretadamente; les sigue una banda de parénquima con abundantes cloroplastos que son extensiones del parénquima en empalizada de la lámina y finalmente seis a ocho capas con células más grandes y dispuestas en un arreglo más laxo. En la cara abaxial se distingue un mayor número de capas de este tejido parenquimático, siendo los estratos más externos de características semejantes a las descritas para aquéllas ubicadas próximas a la epidermis adaxial; el resto de células son voluminosas. Al igual que en la lámina, se evidenciaron en la nervadura central idioblastos con rafidios. La parte central de la nervadura media está ocupada por el tejido vascular, compuesto por un arco de xilema y floema primario con sus extremos

involutos adaxialmente, sin esclerénquima asociado.

En la Tabla 1 se muestran los valores registrados de las variables anatómicas determinadas en la lámina foliar de *N. agostinii* en las dos poblaciones estudiadas.

Discusión

En general, los caracteres anatómicos observados en *N. agostinii* se corresponden con los citados para Rubiaceae por Solereder (1908) y Metcalfe y Chalk (1950), entre ellos tricomas tectores unicelulares, estomas paracíticos, hojas hipostomáticas y bifaciales, así como la presencia de idioblastos con cristales. En esta especie no se observaron domacios, estructura frecuente en diversos miembros de esta familia, como fue señalado por Romero *et al.*, (2015). Asimismo, los rasgos estructurales encontrados resultaron bastante similares a los señalados por Roth *et al.*, (1986) para esta especie, excepto porque esos autores indicaron una sola capa de parénquima en empalizada y estomas levantados sobre la superficie epidérmica en una densidad de

Tabla 1.

Valores promedio y desviación estándar de variables anatómicas cuantitativas determinadas en hojas de *Notopleura agostinii* creciendo a 1100 y 1350 m de altitud en el Parque Nacional Henri Pittier.

VARIABLES	ALTITUD (m)	
	1100	1350
Grosor epidermis adaxial (μm)	44,99 \pm 11,98	53,62 \pm 6,18
Grosor epidermis abaxial (μm)	25,97 \pm 4,65	29,28 \pm 5,13
Grosor parénquima en empalizada (μm)	64,02 \pm 18,52	50,08 \pm 5,94
Grosor parénquima esponjoso (μm)	318,47 \pm 61,7	221,11 \pm 18,44
Grosor lámina (μm)	455,38 \pm 79,92	356,71 \pm 13,89
Longitud de estomas (μm)	29,46 \pm 3,15	44,88 \pm 3,43
Densidad de estomas (N° estomas/ mm^2)	68,46 \pm 19,38	35,96 \pm 8,28

30 estomas/mm², valor este cercano al obtenido para la población que crece en la selva nublada propiamente dicha (1350 m de altitud); cabe indicar que en el trabajo de Roth *et al.*, (1986) el muestreo fue realizado en un rango entre 700 y 1300 m de altitud; asimismo es importante acotar que el estudio de estos autores es de hace más de tres décadas, cuando las condiciones de irradiación, temperatura y humedad relativa en la selva nublada del Parque Nacional Henri Pittier posiblemente eran distintas a las imperantes en la actualidad. Como se sabe, los cambios medioambientales provocan a su vez modificaciones en las características estructurales de las especies, y en especial en la hoja que es el órgano que refleja mejor las condiciones microclimáticas del hábitat (Dengler, 1994).

Analizando los rasgos epidérmicos observados, se puede indicar que el contorno recto o casi recto de las paredes anticlinales de las células en las dos epidermis de *N. agostinii*, se corresponde más con hojas de sol, pero posiblemente este sea un rasgo genético de la especie, tomando en cuenta lo señalado por Wilkinson (1979), quien indicó que en las hojas de sombra lo más frecuente es observar células con paredes anticlinales onduladas, las cuales se mantienen delgadas para favorecer la formación de dichas ondulaciones (Watson, 1942). Asimismo, el espesor de la epidermis adaxial de la lámina foliar denota la presencia de células bastante grandes, las cuales podrían actuar como tejido acuífero, carácter que fue también indicado por Roth *et al.*, (1986) para esta especie.

La densidad de estomas fue baja en

ambas poblaciones de *N. agostinii*, tomando en cuenta los rangos definidos por Roth (1984), quien indicó que una densidad estomática inferior a 100 estomas/mm² es baja. Según Morais *et al.*, (2004), las plantas que crecen en condiciones de sombra usualmente tienen valores de densidad estomática de bajos a medios. Se debe destacar que en la población que crece a 1350 m de altitud se registró el valor más bajo de densidad estomática, lo cual puede estar relacionado con las condiciones más húmedas y sombrías en esta vertiente, donde se encuentra la selva nublada propiamente dicha. Öpik y Rolfe (2005), indicaron que en muchas especies la frecuencia estomática decrece en la medida que disminuye la irradiancia. La longitud de los estomas resultó mayor en la población que crece a 1350 m de altitud, lo cual mantiene relación con el señalamiento de que a medida que disminuye la densidad de estomas, la longitud de éstos usualmente aumenta (Roth, 1984).

El poco espesor del parénquima en empalizada, las células en forma de embudo en ese tejido, la presencia de parénquima esponjoso con grandes espacios intercelulares y la carencia de tejidos esclerenquimáticos, son caracteres comunes de hojas de plantas que crecen en ambientes húmedos y sombreados (Dickison, 2000). Estas características facilitan la captación y absorción de luz por los cloroplastos (Paiva y Guimarães, 2001). Sin embargo, llama la atención el alto grosor total de la lámina foliar, principalmente debido a la presencia de un parénquima esponjoso bastante grueso, ya que generalmente las hojas de

sombra son delgadas. Goble-Garratt *et al.*, (1981) señalaron que hojas con un grosor superior a 200 μm son gruesas y propias de vegetación esclerófila. No obstante, Burrows (2001) indicó que es mejor considerar valores superiores a 340 μm para decir que las hojas son gruesas; si se toma en cuenta este señalamiento, las hojas de la especie estudiada se deben considerar gruesas, lo cual posiblemente sea un carácter genético asociado a esta especie, cuyas hojas son coriáceas tal como lo describió Steyermark (1974), a pesar de la inexistencia de tejidos esclerenquimáticos. Nuevamente, destacan las diferencias entre las dos poblaciones donde en la selva nublada propiamente dicha (1350 m de altitud), las hojas resultaron 21,7% más delgadas que en la selva nublada de transición (1100 m de altitud), lo cual podría asociarse con la menor irradiancia y mayor humedad que caracteriza a la selva nublada propiamente dicha.

El tejido vascular tanto de la lámina como del nervio medio, no tiene reforzamientos mecánicos, lo cual se corresponde con rasgos de hojas higromórficas (Roth, 1984). La presencia de células de paredes levemente engrosadas con espacios intercelulares reducidos, ubicadas subepidérmicamente en el nervio medio, probablemente actúe en el reforzamiento mecánico de esta zona. La diferenciación de tejido mecánico es baja en hojas de higrófitas (Dickison, 2000) y abundante en heliófitas y xerófitas Pyykkö (1966).

La presencia de vaina vascular incompleta, sin extensiones alrededor de

los haces de la lámina foliar, permite clasificar esta especie como homobárica, de acuerdo con Kenzo *et al.*, (2007), lo cual se ha asociado con una difusión más eficiente de los gases en el mesófilo (Pieruschka *et al.*, 2006). Las especies homobáricas son más frecuentes en el estrato bajo de bosques ombrófilos, donde la radiación es baja y la humedad es mayor (Torres-Boeger *et al.*, 2016).

Es evidente que *N. agostinii* muestra rasgos mayormente higromórficos, pero con plasticidad fenotípica, definida ésta como la capacidad que posee un individuo para generar fenotipos diferentes en respuesta a los cambios que se producen en el medio ambiente (Gianoli, 2004).

Referencias

- Alves, R.M.S. Stehmann, J.R. Isaias, R.M.S., y Brandão, M.G.L. (2004). Caracterização botânica e química de *Rudgea viburnoides* (Cham.) Benth., (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 14(1), 49-56.
- Amaya, A. (2007). Estado actual de la familia *Rubiaceae* en el herbario nacional de Venezuela (VEN). *Revista Facultad de Agronomía (LUZ)*, 1, 173-177.
- Ataroff, M. (2001). Venezuela. En M. Kappelle y A. Brown, A. (Eds.), *Bosques Nublados del Neotrópico* (pp.397-442). Costa Rica: Editorial IMBIO.
- Barros, A.M. (1959). Ocorrência das domácias na família Rubiaceae. *Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz*, 16, 311-370.
- Bremer, B. (2009). A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(1), 4-26.

- Burrows G. (2001). Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia. *International Journal of Plant Science*, 162(2), 411-430.
- Da Silva-Moraes, T.M., Rodrigues-Rabelo, G., Ribeiro-Alexandrino, C., Da Silva Neto, S.J., y Da Cunha, M. (2011). Comparative leaf anatomy and micromorphology of *Psychotria* species (Rubiaceae) from the Atlantic Rainforest. *Acta Botanica Brasilica*, 25(1), 178-190.
- Delprete, P.G., y Gomes Jardim, J. (2012). Systematics, taxonomy and floristics of Brazilian Rubiaceae: an overview about the current status and future challenges. *Rodriguésia*, 63(1), 101-128.
- Dengler, N.G. (1994). The influence of light on leaf development. En M. Iqbal (Ed.), *Growth patterns in vascular plants* (pp.100-136). Portland: Dioscorides Press.
- Dickison, W.C. (2000). *Integrative plant anatomy*. San Diego: Academic Press.
- Gianoli, E. (2004). *Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Valparaíso: EUV.
- Goble-Garratt, E., Bell, D, y Loneragan, W. (1981). Floristic and leaf structure patterns along a shallow elevational gradient. *Australian Journal of Botany*, 29(6), 329-347.
- Kenzo, T., Ichie, T., Watanabe, Y., y Hiromi, T. (2007). Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *American Journal of Botany*, 94, 764-775.
- Koehbach, J., y Gruber, Ch.W. (2015). Cyclotides in the Rubiaceae. *Advances in Botanical Research*, 76, 51-78.
- Kostyan, M.K. (2017). *Comparative analysis of secondary metabolites in selected Notopleura species*. Thesis Master of Science. Universität Wien, Vienna.
- Johansen, D. (1940). *Plant microtechnique*. New York and London: McGraw-Hill.
- Martínez-Cabrera, D., Terrazas, T., Ochoterena, H. y Torres-Montúfar, A. (2015). Madera y corteza de algunas Rubiaceae en México: similitud estructural. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 59-71.
- Martínez, E. (2009). Relación entre morfología foliar de antófitos y factores abióticos en las principales pluvisilvas de la Región Oriental cubana. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 235-256.
- Morais, H., Medri, M.E, Marur, C.J., Caramori, H.P., De Arruda Ribeiro, A.M., y Gomes, J.C. (2004). Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47(6), 863-871.
- Öpik, H., Rolfe, S. (2005). *The physiology of flowering plants*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Paiva, L.C. y Guimarães, R. J. (2001). Efeitos dos níveis de irradiância sobre a anatomia foliar de mudas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.). En *Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras*, 27, 110-112.
- Pieruschka, R., Schuur, U., Jensen, M., Wolff, W.F., y Jahnke, S. (2006). Lateral diffusion of CO₂ from shaded to illuminate leaf parts affects photosynthesis inside homobaric leaves. *New Phytologist*, 169, 779-788.
- Pyykkö M. (1966). The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici*, 3(4), 453-662.
- Ribeiro-Alexandrino, C., Henriques-Callado, C., Da Silva-Neto, J., Gubaú-Manão, C., y Da Cunha, M. (2019). Leaf anatomy and

- mocromorphology of six species of *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) from the Atlantic Forest of Brazil. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 146(3), 182-197.
- Romero, M.F., Salas, R., y González, A.M. (2015). Estudios morfo-anatómicos de domacios foliares en Rubiáceas argentinas. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica*, 50(4), 493-514.
- Roth, I. (1984). *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. Boston Lancaster: Junk, Publ.
- Roth, I., Mérida, T., y Lindorf, H. (1986). Morfología y anatomía foliar de plantas de la selva nublada. En O. Huber (Ed.), *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier"* (pp: 205-251). Caracas: Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.
- Steyermark, J. (1974). *Flora de Venezuela. Rubiaceae*. Caracas: Edición especial del Instituto Botánico.
- Taylor, C.M. (2001). Overview of the neotropical genus *Notopleura* (Rubiaceae: Psychotriaceae), with the description of some new species. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88(3), 478-515.
- Taylor, C.M. (2008). Rubiaceae. En O. Hokche, P. Berry, & O. Huber (Eds.), *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (pp: 576-597). Caracas: Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser.
- Torres-Boeger, M.R., Silva, M.M., Nogueira, G., Alvarenga, A., y Silva-Pereto, S. (2016). Occurrence of homobaric and heterobaric leaves in two forest types of southern Brazil. *Acta Botanica Brasílica*, 30(2), 304-312.
- Watson, R.W. (1942). The mechanism of elongation in palisade cells. *New Phytologist*, 41(3), 206-221.
- Wilkinson, H.P. (1979). The plant surface (mainly leaf). En C.R. Metcalfe & L. Chalk (Eds.), *Anatomy of the dicotyledons. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject* (pp: 97-165). Oxford, Clarendon Press.
- Zinck, A. (1986). Los suelos características y fragilidad de los suelos en ambiente de selva nublada: el ejemplo de Rancho Grande. En O. Huber (Ed.), *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier"* (pp: 31-66). Caracas: Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.