

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS Y LETRAS
Departamento de Biología

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA ANATOMIA
FOLIAR DE DOS ESPECIES DE BROMELIACEAE:
HECHTIA GLOMERATA ZUCC. Y
AECHMEA MEXICANA BAKER.

Tesis de Grado presentada para optar al título de
Licenciada en Biología con especialidad en Botánica

EUGENIA MARIA FLORES VINDAS

CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO"

ESTUDIO ANATOMICO COMPARATIVO DE DOS ESPECIES DE BRO-
MELIACEAE: HECHTIA GLOMERATA ZUCC. Y AECHMEA MEXICANA BAKER

TESIS

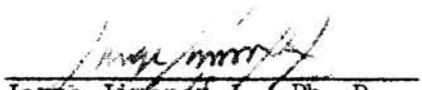
Presentada en el Departamento de Biología
Facultad de Ciencias y Letras
Universidad de Costa Rica

APROBADA:



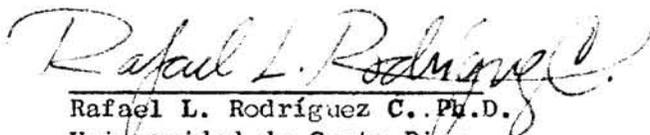
Leonel Oviedo S.
Profesor Anatomía Vegetal
Universidad de Costa Rica

Co-Director de Investigación



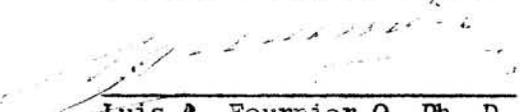
Jorge Jimenez J. Ph. D.
Director del Departamento de Biología
Universidad de Costa Rica

Tribunal



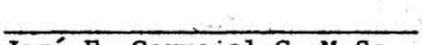
Rafael L. Rodríguez C. Ph.D.
Universidad de Costa Rica

Tribunal



Luis A. Fournier O. Ph. D.
Universidad de Costa Rica

Tribunal



José F. Carvajal C. M.Sc.
Universidad de Costa Rica

Tribunal

A mis padres
A mi esposo
A mis hijos

AGRADECIMIENTO

La suscrita desea dejar constancia del profundo agra
decimiento al Maestro Javier Valdés Gutiérrez, Director del
Jardín Botánico de la U.N.A.M., profesor guía de esta in -
vestigación.

Al Profesor Leonel Oviedo Solano, Co-Director en Cos-
ta Rica del presente trabajo, por su ayuda, aliento y orien
tación.

Al Dr. Ramón Riba y Nava Esparza, Director del Depar-
tamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la
U.N.A.M, por su asesoramiento y ayuda en la toma de fotogra-
fías y por su desinteresado consejo.

A los distinguidos profesores Dr. Jorge Jiménez J.,
Dr. Rafael L. Rodríguez C., Dr. Luis Fournier O y M.Sc. Jo-
sé F. Carvajal C., por las sugerencias, revisión y correc-
ción del manuscrito, así como el estímulo brindado en todo
momento. Además quiero agradecerles la formación y madurez
intelectual adquirida durante mis años de estudio en el De-
partamento, que hicieron posible, en gran parte, la realiza-
ción de este estudio.

...

Al Dr. Arturo Gómez Pompa, Director del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la U.N.A.M las facilidades para consultar la Biblioteca de Botánica del Instituto y la Literatura de Flora de Veracruz.

Al señor Armando Butanda su maravillosa ayuda en la revisión de literatura y su consejo.

A todas aquellas personas que en una u otra forma colaboraron en la realización de esta tesis, muchas gracias.

* * *

INDICE

| | Págs. |
|--|-------|
| INTRODUCCION..... | 1 |
| REVISION DE LITERATURA..... | 3 |
| Literatura anatómica..... | 3 |
| Literatura anatómico - ecológica..... | 7 |
| MATERIALES Y METODOS..... | 15 |
| OBSERVACIONES Y RESULTADOS..... | 19 |
| Descripción de <u>H. glomerata</u> Zucc..... | 19 |
| Anatomía foliar de <u>H. glomerata</u> Zucc..... | 21 |
| Cutícula..... | 22 |
| Epidermis adaxial y abaxial..... | 23 |
| Tricomas..... | 24 |
| Aguijones..... | 25 |
| Estomas..... | 26 |
| Corte transversal de la lámina..... | 28 |
| Hipodermis..... | 29 |
| Parénquima acuífero..... | 30 |
| Clorénquima..... | 31 |
| Aerénquima..... | 32 |
| Haces vasculares..... | 32 |
| Descripción de <u>A. mexicana</u> Baker..... | 35 |
| Anatomía foliar de <u>A. mexicana</u> Baker..... | 36 |
| Cutícula..... | 37 |

| | |
|-----------------------------------|----|
| Epidermis adaxial y abaxial..... | 38 |
| Tricomas..... | 38 |
| Aguijones..... | 41 |
| Estomas..... | 41 |
| Corte transversal de la hoja..... | 43 |
| Hipodermis..... | 44 |
| Parénquima acuífero..... | 45 |
| Clorénquima..... | 46 |
| Aerénquima..... | 47 |
| Haces vasculares..... | 47 |
| Bandas fibrosas..... | 49 |
| DISCUSION..... | 50 |
| CONCLUSIONES..... | 67 |
| RESUMEN..... | 70 |
| BIBLIOGRAFIA..... | 71 |
| Bibliografía citada..... | 71 |
| FOTOGRAFÍAS E ILUSTRACIONES..... | 75 |
| APENDICE | |

INTRODUCCION

La anatomía foliar de las bromeliáceas ha merecido la atención de varios investigadores: André (1), Ayensu (4), Beer (5), Chevalier (11), Duval (15), Kock (19), Mez (23), Robinson (27), Tomlinson (35). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se limitan a describir las estructuras, sin establecer relaciones con la ecología de las plantas. Entre los pocos trabajos anatómico-ecológicos realizados deben mencionarse los de Benzing (6, 7, 8), sobre el género Tillandsia, los de Coutinho (10) sobre plantas brasileñas y los de Picado (25) sobre bromeliáceas en Costa Rica. Estas investigaciones se han realizado con bromeliáceas epífitas, pero en ningún caso se ha hecho una comparación anatómico-ecológica entre éstas y las xerófitas del mismo grupo.

El presente trabajo es una contribución al conocimiento de la anatomía foliar comparada de una especie epífita de la selva tropical húmeda (Aechmea mexicana Baker) y una especie terrestre xerófito (Hechtia glomerata Zucc.) de regiones áridas o semiáridas, en el que se trata de determinar las modificaciones estructurales que permiten a estas especies vivir en habitáculos tan distintos.

Este estudio es de carácter básico y general. Se espera que la información obtenida pueda ser utilizada por otros investigadores interesados en la relación anatómico-ecológica tan importante en botánica moderna.

REVISION DE LITERATURA

I. LITERATURA ANATOMICA Y MORFOLOGICA

Para una interpretación de la anatomía y morfología de los órganos foliares de las bromeliáceas, es preciso un conocimiento amplio de la organización y estructura de los mismos.

La literatura al respecto no es abundante pero estudios realizados recientemente por Robinson (27) y Tomlinson (35) hacen mención amplia de la anatomía de los órganos foliares de este grupo de plantas.

Debido a la índole de este trabajo, se hará un breve resumen de estos aspectos.

a. Morfología general de la hoja

En las bromeliáceas las hojas son generalmente enteras, lanceoladas, presentando la zona basal marcada diferencia con el ápice en características estructurales cuantitativas que reflejan diferencias fisiológicas. La lámina de la hoja raramente es peciolada. Estas plantas presentan heterofilia a menudo pronunciada, reflejando cambios de la forma juvenil o la adulta, lo que se correlaciona con el cambio en la economía de agua. La base de la hoja en epífitas es por lo común in -

flada, entrelazándose bases sucesivas que forman depósitos de agua.

La superficie de la hoja se halla cubierta en mayor o menor grado de tricomas o escamas peltadas, que algunas veces también están presentes en el eje de la inflorescencia y órganos reproductores. La distribución y la forma de las escamas varía de una especie a otra y en ciertos casos dentro de la misma hoja. La escama está formada por una cúpula, un tallo y una base o pie, de variable número de células.

Los estomas se hallan restringidos a la superficie abaxial y su número y forma varía en cada familia. Es una estructura uniforme en cada especie y a menudo sirve de diagnóstico a nivel genérico. Su especialización con frecuencia va acompañada de las otras características epidérmicas (Tomlinson, 35). Según este autor, los estomas de algunos géneros son simples, pero la mayoría muestra especialización en dos líneas diferentes. Así, se clasifican los estomas en tres grupos

1) Simples, no especializados: con células guardianas en el mismo nivel de las células epidérmicas normales; generalmente son de paredes gruesas, en especial la pared que limita el poro. Las células acompañantes laterales son muy angostas y a veces tienen cloroplastos. Con frecuencia son arqueadas pero

nunca ocluyen la cavidad estomática. Las células adjuntas terminales no están modificadas.

2) Estomas con células subestomatales modificadas. Las células guardianas usualmente están más hundidas que las epidérmicas normales, son de paredes gruesas y arqueadas. Las células subestomatales, en general modificadas, ocluyen la cavidad estomática.

3) Estomas con células acompañantes y células vecinas modificadas. Las células hipodérmicas subestomatales no se modifican mucho, pero la cámara se obstruye por inflación de las células acompañantes y arqueo de las células guardianas.

Existe la idea de que el alargamiento de las células acompañantes probablemente impide el funcionamiento normal de los estomas (Tomlinson, 35).

El tipo de estoma parece relacionado con el habitáculo de la planta.

b. Anatomía de la hoja

De acuerdo con Tomlinson (35), la hoja de las bromeliáceas presenta cutícula de grosor variable, epidermis suave y angosta, excepto en las costillas. La epidermis adaxial

puede ser uniforme, sin costillas o presentan prominentes bandas costales, separadas unas de otras por depresiones de diferente profundidad en cada especie.

La hipodermis se origina del mesofilo (Pfitzer, 24) y se diferencia en la cara adaxial como un tejido mecánico pe
riférico de una o más capas de esclerénquima y en una capa interna que almacena agua. Abaxialmente, la capa esclerótica está menos desarrollada y es interrumpida por los esto -
mas. Las capas internas de la hipodermis en la superficie adaxial constituyen un tejido de almacenamiento de agua. El desarrollo de estas células continúa uniforme desde los pri
meros estadios hasta la total expansión de la hoja. (21) El tejido es más conspicuo en xerófitas extremas, consistiendo de diez o más capas de células. Estas son de pared delgada, largas y a menudo contienen mucílago. En la zona abaxial casi nunca existe tejido acuífero notable y en general está ausente.

El clorénquima casi siempre está abruptamente delimitado por el tejido acuífero y no forma una empalizada bien desarrollada; cuando se forma alrededor de los haces vasculares, queda comprendido entre éstos y el aerénquima. Entre

dos haces vasculares se localiza una zona de aerénquima, tejido constituido por células estrelladas; es más pronunciado hacia la base de la hoja lo que según Chodat y Vischer (12) es el resultado de un contacto deficiente entre la atmósfera y esa parte de la hoja.

En algunas especies aparecen bandas extra-fasciculares de fibras en el mesofilo, de valor diagnóstico en taxonomía (Tomlinson, 35).

El tejido vascular es semejante en toda la familia Bromeliaceae, siendo más o menos angosto según la especie. El protoxilema y metaxilema están bien definidos, pero los elementos del floema son estrechos (Tomlinson, 35).

II. LITERATURA ANATOMICO-ECOLOGICA

Muchos investigadores se interesaron desde antaño por la investigación anatómico-ecológica en Bromeliáceas. Cabe destacar entre ellos a Schimper (30) quien relaciona la economía de agua con el epifitismo; a Duchartre, citado por Tomlinson (35), quien observa que Tillandsia dianthoidea (ahora T. aeranthus) requiere agua libre y no sobrevive en atmósfera húmeda si no se le suministra alguna cantidad de agua y a Picado (25) quien relacionó los depósitos de agua de las bases folia

res con la nutrición mineral y la producción de mucílago en las hojas con la presencia de enzimas digestivas.

a. Origen del habitáculo epífita

Schimper (30) hace una distinción entre epífitas resu-
lifolias, típicas habitantes de la sombra y formas más ex-
puestas que no retienen agua libre pero pueden absorber ro-
cío por la superficie de la hoja. Su distinción está basa-
da parcialmente en la experimentación, pues mostró que epí-
fitas extremas incrementan su peso cuando se mojan, siendo
las escamas responsables de la absorción. Puede observarse
un cambio de color de blanco (aire fijado) o verde (agua fi
jada) cuando las escamas se mojan. El mismo autor sugiere
que las escamas pueden reducir la transpiración durante la
sequía y añade que la evolución del habitáculo epífita ha
ocurrido en el bosque lluvioso, como transición del suelo
del bosque o las ramas bajas que facilitaron la alta hume-
dad; desde allí las bromeliáceas fueron independizando las
raíces de la absorción de agua.

Estas observaciones estimularon mucha investigación pos-
terior de Mez (23) y Tietze. Este, citado por Tomlinson (35),
reconoció cuatro grupos diferentes de bromeliáceas basados

en la estructura de la escama y el habitáculo general. El criterio para su grado de evolución se basó en el xeromorfismo exhibido. Sus cuatro categorías de bromeliáceas son las siguientes:

1) Xerófitas terrestres que absorben agua por las raíces, con escamas no especializadas y muy asociadas con los estomas para reducir la transpiración. Las características anatómicas asociadas con este tipo primitivo de xeromorfismo incluyen aguijones marginales, tejido acuífero bien desarrollado, oclusión estomática, capas escleróticas superficiales y reducción del tejido vascular. Constituyen el grupo más primitivo.

2) Plantas de formas más especializadas, todavía terrestres, pero con hojas acanaladas que retienen agua en la base de sus hojas. Escamas bien desarrolladas en la base pero estructuralmente no especializadas. Las escamas abaxiales se consideran capaces de absorber agua. Las características xeromórficas son retenidas pero el parénquima acuífero es reducido.

3) Epífitas facultativas son especializadas que a menudo se encuentran en rocas donde llevan una existencia epífitas. Sus escamas pueden ser o no altamente especializadas,

pero pueden servir para la absorción de agua y reducir la transpiración. Las raíces están poco desarrolladas y sirven de sostén. Los depósitos de agua en la hoja no son pronunciados.

4) Epífitas extremas muy especializadas; incluye Tillandsia y otros géneros. La absorción de agua está restringida a la hoja y ésta está cubierta de escamas muy organizadas. Las raíces sirven únicamente de sostén.

De acuerdo con este esquema las Pitcairnoideae pueden ser consideradas como las más primitivas y las Bromelioideae y Tillandsioideae como las más especializadas y divergentes (Tomlinson, 35).

Pittendrigh (26) reconoce más tipos que Tietze en las bromeliáceas de Trinidad y describe las siguientes categorías:

1) Terrestres, Pitcairnoideae. Corresponde al primer grupo de Tietze.

2) Tipos terrestres con raíces gruesas; representado por Anana comosus y tres especies de Bromelia. Todas tienen raíces axilares. Reconoce dos subgrupos de acuerdo con la

funcionalidad de las raíces laterales axilares. Sólo en Bromelia humilis funcionan las raíces axilares con la ayuda de una micorriza. Las raíces terrestres están parcialmente desarrolladas en este grupo.

3) Plantas terrestres o epífitas, con tricomas absorbentes. La raíz sirve de sostén. La nutrición mineral depende del material orgánico colectado en el depósito basal de agua rico en fauna. Cuatro subgrupos reconoce dentro de esta categoría:

i. Plantas en que la roseta tiende a no ser ramificada; el depósito de agua no existe.

ii. Plantas vigorosamente ramificadas que presentan grandes depósitos de agua entre las rosetas individuales.

iii. Plantas que retienen poca agua y son tanques efímeros.

iv. Plantas mirmecófitas

4) Plantas con tricomas que absorben agua de la atmósfera. Establece tres subgrupos dentro de esta categoría:

i. Plantas que pueden retener alguna agua libre en la base de la hoja y tienen una continua cubierta de escamas.

ii. Epífitas extremas que pueden obtener agua libre del rocío o de la lluvia.

iii. Plantas mirmecófitas.

Tomlinson (35) considera que lo expuesto por Pittendrigh (26) no es cierto en todos los casos de acuerdo a la evidencia anatómica y que aún falta mucho por investigar en este sentido.

b. Funciones de las escamas peltadas especializadas

La mayoría de las investigaciones acerca del mecanismo funcional de las escamas se ha centrado en el tipo tilandioide (Stalfelt, 34; Tomlinson, 35). Tomlinson (35) lo considera el más especializado y le señala una doble función: (1) rápida absorción de sales minerales cuando llueve; (2) reducción de la transpiración e insolación durante el día y épocas de sequía.

El mecanismo descrito por Mez (23), de acuerdo con lo que afirma Tomlinson (35) es cierto casi en su totalidad: cada escama actúa como una valva sin retorno.

Según este mismo autor las células del tallo de la escama son ricas en azúcares que él observó cristalizados en

los ejemplares de herbario y según Dolzman (14) las células de la cúpula están especializadas para una rápida absorción.

c. Funciones de las escamas no especializadas

Muy pequeño es el conocimiento del comportamiento de las escamas no especializadas de las bromeliáceas terrestres, saxátiles y miembros epífitos de las Pitcairnoideae y Bromelioideae. Posiblemente tengan función absorbente, (Tomlinson, 35). Sin embargo, Aso (3) afirma que Ananá no absorbe sales.

La asociación entre estomas y escamas parece dar sustento a la idea de que controlan la transpiración.

d. Mecanismo estomático

Tomlinson (35) afirma que el tipo de estoma descrito por él como simple (ver morfología de la hoja) posiblemente funciona con normalidad; pero los dos tipos modificados con seguridad no operan igual. El tipo con células subestomatales modificadas reduce la transpiración por oclusión de la cámara subestomática o por menor abertura del poro. El tipo con células adjuntas y vecinas modificadas parece que abre o cierra el poro de acuerdo con los cambios de turgencia de las células subsidiarias.

e. Funciones epidérmicas

Linsbauer (20) reconoce tres funciones en una epidermis normal: protección mecánica, almacenamiento de agua y reducción de la transpiración. Martin y Juniper (22) añaden a las funciones epidérmicas la refracción de un alto porcentaje de la luz visible y la reducción de la radiación infrarroja.

MATERIALES Y METODOS

El material utilizado en el presente trabajo procede de plantas adultas bien desarrolladas, colectadas en las siguientes localidades:

a) Ejemplares de Hechtia glomerata Zucc: entre Tula y Bustamante, Estado de Tamaulipas, México; 8 de mayo de 1971.

b), Ejemplares de Aechmea mexicana Baker: a 5 Km adelante de Tamazunchales, Estado de San Luis Potosí, México; febrero de 1971.

Eventualmente se utilizaron ejemplares del Jardín Botánico Exterior de la U.N.A.M. para comparar estructuras entre las plantas procedentes de medio nativo y las aclimatadas desde hace largo tiempo en el jardín.

a. Preparación de las hojas

Para el estudio de la anatomía de la hoja y de los tejidos internos, éstas fueron cortadas desde la base y divididas en tres secciones: parte superior, parte media y parte inferior o basal. Cada sección se cortó en pequeños segmentos numerados y se fijó en Bouin, F.A.A., Craif III o Fleming.

El tipo de fijador empleado dependió de las técnicas de tinción usadas sucesivamente y de las condiciones de los tejidos.

Para preparar los cortes transversales y paradermales, el material fijado se cortó con micrótomó de congelación. En algunos casos se deshidrató el material con mezclas graduales de alcohol etílico y alcohol butílico terciario, infiltrándose luego en parafina Merck de punto de fusión 72°C. Se prepararon cortes de 15 y 20 u con micrótomó de congelación y cortes de 10 u con micrótomó rotatorio; luego se tiñeron los cortes con verde yodo-rojo congo, safranina-eosina-fast green, azul de metileno-safranina, carmín aluminoso-verde yodo y con verde luz - sudán III.

Además se efectuaron preparaciones de tejido fresco sin teñir y cortes teñidos con floroglucinol + ácido clorhídrico o con verde yodo - rojo congo.

Se hicieron pruebas para la determinación de mucílagos y gomas con acetato de plomo -rojo congo y acetato de plomo - rojo de rutenio.

Los cortes teñidos con colorantes acuosos fueron montados en gelatina glicerinada, en tanto que los teñidos con colorantes alcohólicos fueron montados en Bálsamo del Canadá.

De este material se tomaron fotografías y se realizaron dibujos.

b. Estructura de la epidermis

En el estudio de la epidermis se emplearon básicamente técnicas de maceración. Se maceró con ácido crónico - ácido nítrico, ácido nítrico - clorato de potasio, hidróxido de sodio y alcohol etílico - ácido clorhídrico.

Las epidermis fueron separadas con agujas de disección y teñidas con safranina - fast green y verde yodo-rojo congo, montándose luego en gelatina glicerizada. El material macerado con hidróxido de sodio, se tiñó con ácido tánico - cloruro de hierro III y se montó en bálsamo del Canadá.

En algunos casos, antes de fijar el material se colocó sobre la epidermis abaxial una capa de Resistol; al secar esa capa se rasgó con ayuda de agujas de disección. Los tricomas adheridos al Resistol fueron eliminados de este modo, haciendo posible la observación de los estomas. Sobre la epidermis sin tricomas se colocó una capa de barniz o colodión que al secar fue desprendida. Dicha capa reprodujo una imagen exacta de la epidermis, la cual fue observada al microscopio con un aumento de 450X.

También se aprovecharon las preparaciones de cortes transversales y paradermales de la hoja para observar las estructuras epidérmicas en esos planos.

De este material se tomaron fotografías y se realizaron dibujos de las estructuras más conspicuas.

c. Estudio del tejido vascular

En el estudio del tejido vascular se emplearon cortes transversales y paradermales de la hoja cuyo grosor osciló entre 10 y 15 u. Los cortes fueron teñidos con verde luz - sudán III, azul de metileno - safranina y con Fabil (azul de anilina, fucsina básica y lactofenol). Posteriormente se montaron en gelatina glicerinada.

Además se maceró material con ácido nítrico - ácido crómico, el cual fue observado sin teñir.

De las preparaciones efectuadas se hicieron dibujos y se tomaron fotografías.

OBSERVACIONES Y RESULTADOS

A. Descripción general de Hechtia glomerata Zucc

Hierba perenne, acaule; hojas numerosas en roseta, en siforme - acuminadas, 30-40 cm. de longitud por 4.5 - 5 cm de ancho, arriba de la parte dilatada; tórnanse rojo vivo cuando viejas. Son verdes en la superficie adaxial, plateadas y conspicuamente provistas de costillas en el envés (Figs. 6 y 7). Aguijones triangulares deltoides en los bordes de la lámina (Fig. 6). Bohordos 2 ó 3, de 60 - 70 cm de longitud, con tricomas igual que la inflorescencia, las brácteas y los cálices; brácteas escamosas, imbricadas, en la base de los bo hordos y en el resto del mismo, separadas entre sí. Inflorescencia en panícula, laxa, de 2 ó 3 cm de largo, formada de es pigas estrobiliformes, ascendentes; brácteas florales ovadas, más cortas que el cáliz, de bordes membranosos y transparentes hacia la punta; sépalos elípticos, obtusos, vellosos, café oscuro de 0.3 cm en las flores femeninas; pétalos elíptico-acuminados, blancuzcos de 1 cm de largo. Flores masculinas pequeñas. Estambres 6, reducidos a filamentos subulados en las masculinas. Ovario con la base hundida en el disco, pira midal trilobado, trilocular, pocos óvulos; estilo corto en tres ramas estigmatosas por dentro. Cápsula septicida, tres



Hechtia glomerata Zucc.

Figura 1 Hechtia glomerata Zucc.

Tomada en el Jardín Botánico Exterior (U.N.A.M.)

Figura 2 Hechtia glomerata Zucc.

En su hábitat natural.



1



2

valvas de 2 cm de longitud; valvas bífidas; semillas lisas. Florece en agosto.

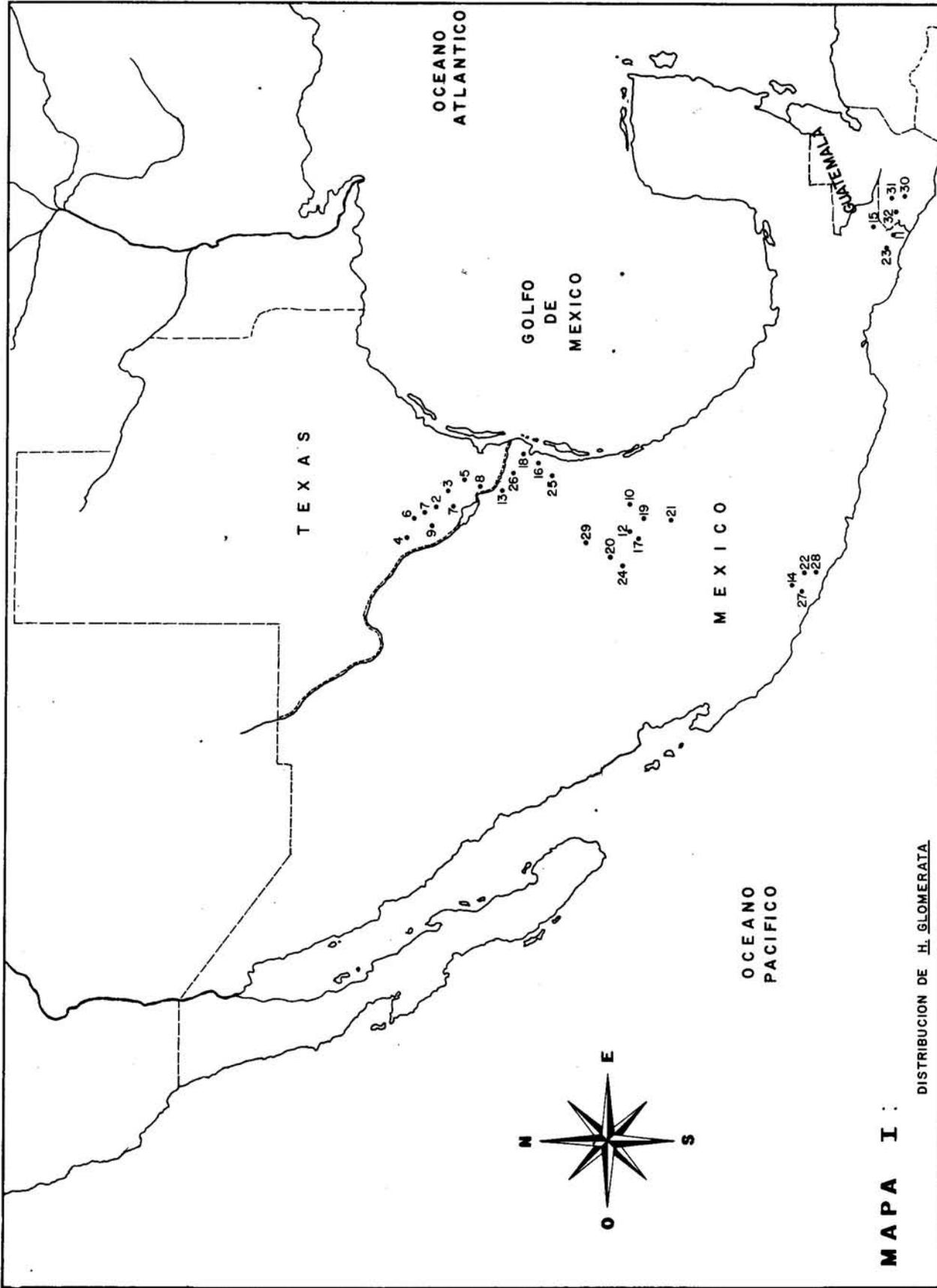
Esta planta tiene valor ornamental reducido, pero sus hojas contienen un bálsamo rico en resinas muy transparentes que puede tener aplicaciones en la terapéutica como sustituto del benjuí y del bálsamo de Tolú; también podrían fabricarse con él barnices superiores de transparencia perfecta.

Esta especie pertenece al tipo de vegetación llamado por Rzedowski (29) "matorral desértico resetófilo", el cual debe su fisonomía a especies arbustivas o subarbustivas de hojas alargadas y estrechas, agrupadas a manera de roseta. Ocupan estos matorrales las laderas de los cerros calizos y margosos de diversas zonas de la altiplanicie y descienden a las partes bajas de los cerros, en los abanicos aluviales. La precipitación en estas zonas es de 270 a 500 mm; de siete a once meses son secos, aunque pueden pasar hasta 18 meses sin que llueva en forma apreciable. La temperatura alcanza una media de 15°C pero sufre aumentos o descensos bruscos. El suelo tiene alto contenido de CaCO_3 y su pH es alcalino.

Hechtia glomerata forma parte del estrato subarbustivo de este tipo de matorral que alcanza 20-60 cm de alto y cubre el 50% de la superficie del mismo.

Mapa N°1

Mapa de distribución de Hechtia glomerata Zucc.



MAPA I : DISTRIBUCION DE *H. GLOMERATA*

El área de distribución abarca el sureste de Texas en los Estados Unidos de América; en México, los Estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, México, Guerrero y Chiapas; en Guatemala, los Departamentos de Quiché y Huehuetenango. Ver mapa de distribución N° I.

B. Anatomía foliar de *Hechtia glomerata* Zucc.

Las hojas suculentas de esta especie presentan una epidermis adaxial usualmente uniforme, sin diferenciación de zonas costales e intercostales, en donde concurren algunas escamas peltadas en pequeñas depresiones. Estas están distribuidas irregularmente y aumentan en número hacia la base. El color verde es constante en intensidad disminuyendo hacia la base en forma leve.

La epidermis abaxial es irregular, con bandas costales prominentes, separadas una de otra por una hendidura o depresión intercostal que incluye escamas y estomas, distribuidas al azar, a veces en forma alterna. Los estomas aumentan en número de la base hacia la parte superior de la hoja en tanto que sucede lo inverso con las escamas. Externamente se observan, especialmente en el envés, unas depresiones en la superficie que semejan el margen espinoso vuelto hacia adentro y corresponden a la impresión de las hojas que apretaban contra ella en la yema (Fig. 5).

En corte transversal se observa que los haces vasculares coinciden en posición con las zonas intercostales, encontrándose en el mismo plano si se traza una recta perpendicular a la lámina de la hoja (Fig. 20).

El margen de la hoja presenta una hilera de aguijones curvados cuyo tamaño disminuye hacia la base.

El grosor de la hoja en la parte media es de 2240 a 2250 u adelgazándose hacia el extremo superior.

Cutícula

La cutícula cubre la superficie de la hoja en forma continua y se interrumpe sólo en los estomas. En la superficie adaxial se presenta como una película cuyo grosor oscila entre 14 y 16 u, aumentando en los márgenes hasta 19 u.

En el envés tiene un grosor de 18 a 20 u. Se presenta uniforme, adelgazándose hacia los estomas en donde se interrumpe. En las depresiones de los tricomas, la cutina penetra formando una placa gruesa que termina en las células que rodean la base de la escama. En los estomas, las células oclusivas o guardianas tienen una ligera capa de cutina, que en el extremo superior forma una pestaña muy visible cuando los estomas están abiertos y continúa rodeando las células adjuntas en la cámara subestomática (Fig. 15).

Al ser tratada con diferentes sustancias y colorantes, presenta externamente una capa de cutina y cera epicuticular. La capa subsuperficial presenta un alto contenido de cera. También contiene suberina, la cual tiñe casi del mismo color que la cutina, siendo imposible diferenciarlas en la mayoría de los casos. La cera permanece incolora cuando los colorantes son acuosos (Fig. 43.1).

Epidermis adaxial y abaxial

La primera está constituida por células alargadas, irregulares, un tanto rectangulares, aplastadas, de paredes sinuosas, fuertemente cutinizadas especialmente la pared superficial y las anticlinales (perpendiculares a la superficie). Superficialmente se observan bastante separadas, debido al ancho de sus paredes, engrosadas por la cutina y estratos celulósicos secundarios. Su tamaño oscila entre 20 y 26 u de largo por 14 o 15 u de ancho (Figs. 9, 10).

Su citoplasma se concentra en la parte inferior y el núcleo, de gran tamaño, ocupa en general una posición central (Fig. 9).

La epidermis abaxial presenta el mismo tipo de células que la haz, pero las paredes anticlinales de las células son más delgadas en las zonas intercostales. En dichas zonas la capa de estas células se interrumpe de continuo para dar lugar a los estomas y las escamas.

Tricomas

Son escamas peltadas de gran tamaño, distribuidas irregularmente en la superficie adaxial y restringidas a las zonas intercostales en la superficie abaxial, donde alternan con los estomas sin seguir un orden definido.

En la parte superior de la haz, hay tres o cuatro tricomas por milímetro cuadrado y en la parte inferior 6 ó 7 escamas por milímetro cuadrado.

En el envés, hacia la base, hay 25 ó 26 escamas por milímetro cuadrado, disminuyendo hacia la parte superior en donde alcanzan una densidad de 20 o 21 por milímetro cuadrado. Como se puede observar, la densidad de las escamas aumenta hacia la base en las dos superficies de la hoja.

Las escamas están constituidas por una cúpula o cabeza, un tallo o pedúnculo y una base. La cúpula es multicelular y consta de una capa central de cuatro células, una capa pericentral de 10 células, una capa subperiférica de 18 células y dos periféricas (interna y externa) formadas por gran número de células, teniendo mayor número la capa periférica externa (Figs. 8, 19).

En la haz y el envés la cabeza del tricoma alcanza un diámetro de 36 a 40 u. El tallo de las escamas está constituido por dos células al igual que la base. Las células del tallo son muy alargadas de modo que éste alcanza una longitud de 58 a 60 u, permitiendo a la cúpula salir de la depresión intercostal y extenderse, cubriendo así los estomas por completo, pues las capas periféricas reposan en general sobre las células epidérmicas de las costillas; en cambio, si el nivel de agua en la planta está bajo lo normal, las células del tallo se contraen y la cúpula reposa sobre las costillas sin dejar espacios libres. Como las escamas están muy juntas, en general las cúpulas están yuxtapuestas en sus extremos, lo que permite verlas al estereoscopio, en la superficie abaxial, como bandas gris claro, casi blancas, alternando, con zonas verdes que representan las costillas. En la haz, las escamas cubren bien la pequeña depresión en que están incluidas.

Emergencias foliares o aguijones

Los aguijones son de regular tamaño, curvados hacia ariba en la punta y distribuidos con regularidad en los márgenes de la hoja.

El tamaño de los aguijones es bastante uniforme pero disminuyen su talle y se decoloran con lentitud conforme se

acercan a la base (Figs. 6, 7). Sus extremos son finos y muy punzantes.

Los aguijones son multicelulares y están bien cubiertos por una gruesa capa de cutícula. Están constituidos básicamente por esclereidas que se alargan hacia la punta. En la parte más ancha del aguijón hay unas células situadas debajo de las esclereidas, de color oscuro, que contienen taninos y le dan una tonalidad más oscura que en la punta (Figs. 5, 6, 7).

Estomas

Los estomas en esta especie presentan una estructura bastante especializada (Figs. 11, 12, 13, 14),

En la haz no se encuentra ningún estoma, ya que todos se localizan en las zonas intercostales del envés, en donde alternan con las escamas. En general, cada escama cubre de 3 a 5 estomas. Un conteo en 50 campos diferentes de microscopio mostró que en la parte superior del envés, la relación estoma-tricoma es de 6.0: 1 y de 1.4:1 en la parte inferior del mismo. En la parte inferior del envés se encuentra un promedio de 28 estomas por milímetro cuadrado mientras que en la parte superior este promedio se eleva a 120 estomas por milímetro cuadrado.

El estoma consiste en dos células con cloroplastos, muy cutinizadas, de forma arriñonada, que rodean al poro. Son las células estomáticas u oclusivas cuya longitud es de 24 a 26 u. Presentan un borde exterior o pestaña fuertemente cutinizado, que delimita la cavidad frontal situada por encima del poro del estoma. Al igual que en las demás plantas, estas células tienen engrosada la pared que limita el ostiolo. Cuatro células acompañantes con protoplasto y núcleo bien visibles, se encuentran bajo las estomáticas; dos células laterales angostas y dos células terminales cortas. Además se observan cuatro células vecinas, que difieren de las epidérmicas normales, por su desarrollo especial en relación con las células acompañantes. Las células acompañantes terminales y las células vecinas a menudo tienen cuerpos silíceos (Figs. 14, 15, 16, 17).

El alargamiento pronunciado de las células acompañantes causa la curvatura y elevación de las células estomáticas sobre el nivel de las epidérmicas vecinas.

La diferencia de nivel que existe desde la cúspide de la costilla al lugar en que se localiza el estoma es de 70 a 72 u. Las dimensiones de la cripta estomática, en corte transversal, con en promedio de 51 u de alto por 27 u de ancho.

Con frecuencia se presentan dos o más estomas que forman a lo largo o a lo ancho de la zona intercostal una fila recta o casi recta. En cortes transversales se observan las cámaras estomáticas unidas formando un canal intercelular limitado por las células del mesofilo (Fig. 18). Es visible el mismo fenómeno en cortes paradermales.

Corte transversal de la hoja

Al cortar transversalmente una hoja se aprecian las dos epidermis bien definidas cubiertas por espesa cutícula. En la superficie abaxial se observan bien las costillas y las zonas intercostales (Fig. 20).

Debajo de la epidermis, en las dos superficies, se observa una hipodermis bien definida, compuesta por esclereidas en las capas externas. En la parte superior (adaxial), las capas internas, de naturaleza parenquimática, se alargan y adelgazan las paredes, formando una ancha capa o banda de parénquima acuífero, que continúa aproximadamente hasta la mitad de la hoja.

Aparecen luego dos o tres capas de parénquima y en seguida se inician los haces vasculares, desplazados hacia el envés, alternando con zonas de aerénquima. Estos espacios aéreos

están rodeados de parénquima intercostal que se extiende hasta la vaina esclerenquimatosa de los haces vecinos. Al terminar los haces y el aerénquima (abaxialmente), se inicia de nuevo el parénquima y se interrumpe al encontrar las capas escleróticas de la hipodermis abaxial. La capa esclerenquimatosa del envés aumenta de grosor en la cúspide de las costillas.

Hipodermis

La hipodermis se diferencia en la superficie como una capa de dos células de grosor, constituida de esclereidas, a veces muy largas; sin embargo se comprobó que no se trata de fibras (Figs. 25, 41.1). Las bases de las escamas quedan incluidas dentro de las capas de células hipodermiales escleróticas. La capa esclerótica abaxial de la hipodermis está menos desarrollada y se interrumpe constantemente en las depresiones intercostales, por las bases de los tricomas y las cámaras estomáticas.

Las células hipodermiales de las zonas intercostales, son más cortas, de paredes más delgadas, a veces casi cuboides, en tanto que las células de los costales son alargadas, de paredes muy gruesas.

Tanto en la haz como en el envés, este tejido llega hasta el margen de la hoja y se prolonga dentro de los agujones, alargándose las células y haciéndose más angostas.

La capa esclerenquimatosa de la hipodermis adaxial, en corte transversal, presenta células de las siguientes dimensiones promedio: ancho 22u, alto 14 u. El largo calculado en preparaciones de cortes paradermales es de 140 u. Por otra parte las esclereidas de la hipodermis abaxial presentan en las costillas un promedio de 20 u de ancho por 48 u de alto. Su longitud es de 94 u. En las zonas intercostales miden 16 u de ancho por 20 u de alto. Su largo no sobrepasa las 25 u.

Parénquima acuífero

Este parénquima está constituido por las capas internas de la hipodermis y ocupa en la parte media de la hoja una zona de 1120 u de ancho, lo que equivale aproximadamente a la mitad del grosor de la hoja. Se extiende pues, desde la capa esclerótica de la hipodermis adaxial hasta las dos o tres filas de parénquima regular que rodean los haces en la zona media de la hoja. Las células son alargadas, de forma exagonal (en corte transversal), con paredes primarias muy

delgadas y sinuosas, teniendo las anticlinales aspecto corrugado, en todos los casos observados, debido a las dilataciones y encogimientos que sufren las células de acuerdo con su contenido de agua (Fig. 23).

La función de estas células es probablemente servir de depósito interno de agua (Linsbauer, 20). Sus paredes sólo se tiñen con colorantes específicos para celulosa, no mostrando afinidad alguna con colorantes para lignina, cutina, etc.

Clorénquima

El tejido de clorénquima está delimitado por las capas hipodérmicas y no muestra diferenciación de empalizada. Las células parenquimatosas poseen cloroplastos no bien definidos y en poca cantidad. Las vainas esclerenquimatosas de los haces están rodeadas por bandas intercostales de clorénquima que se extienden hasta las zonas de aerénquima; en ellas la coloración es más intensa y la incidencia de cloroplastos mayor. Estas son células isodiámtricas de 24 u de ancho por 28 u de alto en corte trnasversal.

Tres o cuatro capas de parénquima no muy definidas se localizan abaxialmente limitando los haces vasculares y el

aerénquima. El tamaño de las células es mayor que en el parénquima clorofílico que rodea los haces (Figs. 21, 41).

Aerénquima

Este tejido, denominado también tejido lacunoso, ocupa los espacios comprendidos entre los haces vasculares y está rodeado lateralmente por el clorénquima intercostal. El área que abarca el aerénquima está localizada entre las 900 a 920 u de largo por 160 u de ancho, en corte transversal. Está constituido por células estrelladas grandes, de pared delgada, muy vacuoladas y llenas de inclusiones (Figs. 24,41). Estas células se rompen con facilidad cuando se hacen cortes del aerénquima.

Después del aerénquima, hacia el envés, aparece una capa clorénquimatosa continua pero no muy bien definida.

Haces vasculares

La lámina tiene una esfera promedio de 820 u entre haz y haz, ocupada por clorénquima intercostal y aerénquima. Los haces siguen una secuencia definida: Haz mayor - dos haces menores → haz mayor. Hacia el margen de la hoja esta distribución sufre alteraciones y en ocasiones aparecen tres

haces pequeños consecutivos o solamente se evidencia uno. También hacia el margen, se reduce el tamaño de los haces.

Los haces ocupan una posición intercostal, al igual que el aerénquima. El ordenamiento de tejidos dentro de la hoja, en un corte transversal, muestra la siguiente disposición: haz mayor - clorénquima intercostal - aerénquima - clorénquima intercostal - haz menor - clorénquima intercostal - aerénquima - clorénquima intercostal - haz mayor (Fig. 42).

Los haces se encuentran rodeados por una vaina fibrosa que probablemente se deriva del procambium (Esau, 16). En corte transversal, esas fibras se ven como exágonos de lados casi iguales. La capa que rodea íntimamente al haz, está compuesta de células más grandes, de paredes más gruesas y muy lignificadas. Las células de las prolongaciones de la vaina hacia la superficie adaxial y abaxial, no tienen con la misma intensidad, lo que sugiere que tienen un contenido menor de lignina.

La prolongación de la vaina en sentido abaxial alcanza a formar una masa de 320 a 340 u de largo por 40 a 48 u de ancho en los haces mayores y de 500 a 520 u de largo por

28 a 32 u de ancho en los haces menores. La prolongación en sentido adaxial es de dimensiones más reducidas, alcanzando a medir 74 a 80 u de ancho por 76 a 80 u de alto en los haces mayores y 70 a 72 u de alto por 50 a 52 u en los haces menores (Figs. 20, 21, 22)..

El xilema consta de cuatro a cinco vasos en corte transversal, los cuales vistos en cortes longitudinales muestran espesamientos secundarios de tipo helicoidal. El metaxilema muestra en general dos elementos anchos y dos o tres el protoxilema. El parénquima xilemático está formado por células redondeadas de talla pequeña.

Los elementos del floema son muy pequeños y los tubos de criba no son bien distinguibles. Se ven ocasionalmente placas cribosas teñidas con azul de anilina o Fabil.

Separando el floema y el xilema aparecen dos capas de células esclerenquimatosas (fibras), que a veces apenas parecen estarse lignificando (Fig. 20). En hojas muy jóvenes se logró apreciar procambium en algunas ocasiones



Alechmea mexicana Boker

Figura 3 Aechmea mexicana Baker, epífita sobre una palmera. Carretera a Coahuila de Zaragoza, Villahermosa, México.

Figura 4 Aechmea mexicana Baker, fotografiada de cerca; apréciense las inflorescencias.



3



4

AA. Descripción general de Aechmea mexicana Baker:

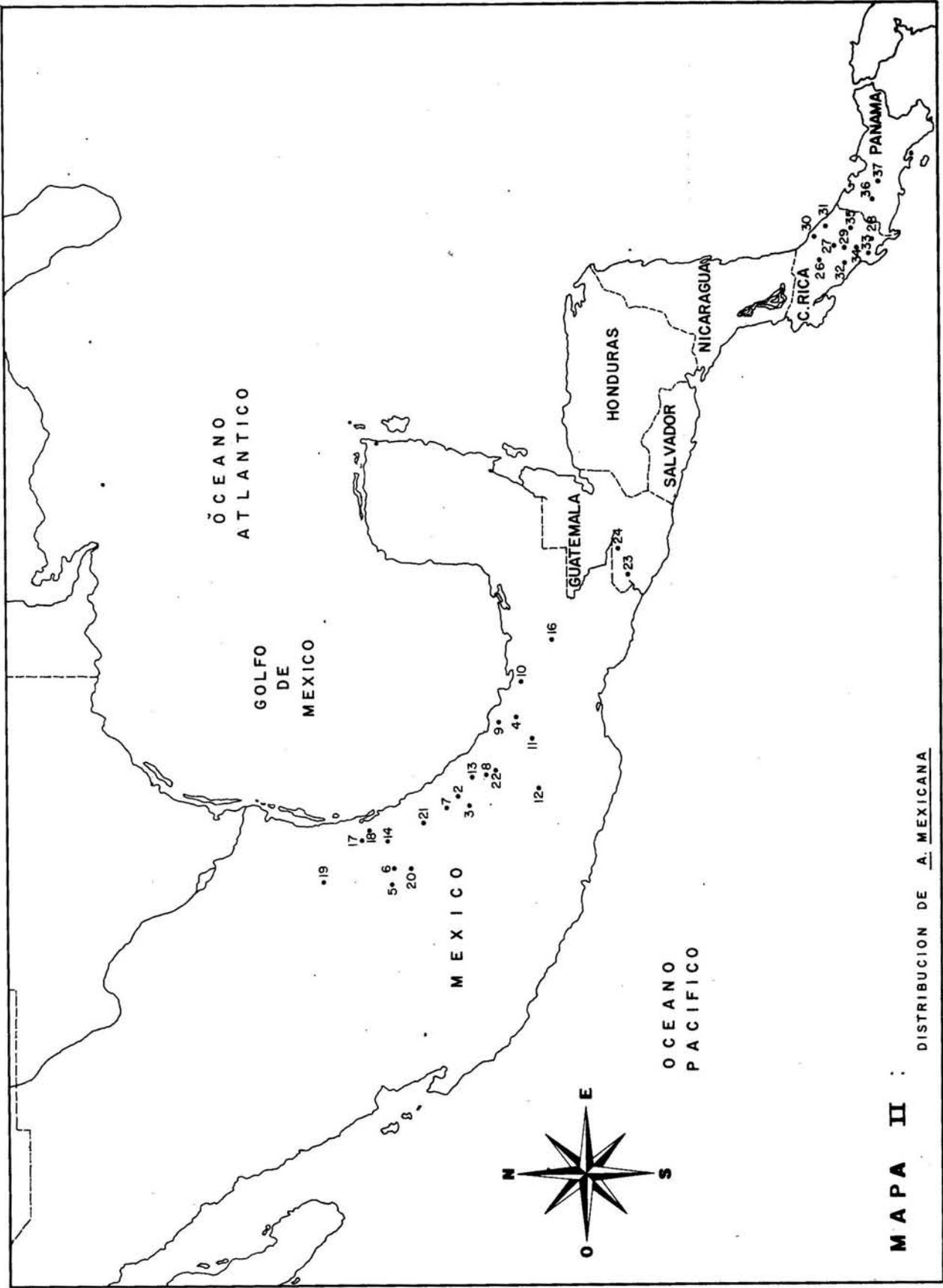
Alcanza a menudo un metro de alto. Es una hierba perenne. Presenta hojas en roseta utriculada; hojas liguladas de 6 a 12 cm. de ancho, serradas; aguijones finos y ligeramente recurvados; el pigmento verde de sus hojas no es uniforme y disminuye hacia la base; bohordo conspicuo; brácteas del bohordo angostas y lanceoladas, enteras, estramíneas; amplia inflorescencia paniculada, furfurácea, racimos floreados laxos; brácteas florales más cortas que los pedicelos, filiformes; pedicelos de 4 a 16 mm de largo; pétalos de 10 a 15 mm de largo, rojos o lila, ovario ínfero de 6 mm de largo, a menudo alargado en fruto.

Esta planta no tiene uso medicinal o comercial; se emplea con frecuencia como planta ornamental.

Esta especie es una epífita que pertenece a la formación secundaria del bosque tropical lluvioso (selva alta perennifolia), encontrándose de 250 a 1.300 m de altura. En estas zonas la temperatura es alta y constante y la lluvia continua mantiene un balance hídrico alto que induce el crecimiento y desarrollo de la vegetación. El agua que produce una amalgama en el suelo y la transpirada por las plantas, originan una atmósfera saturada de humedad. La evapotranspiración constante caracteriza la ecología de estas plantas. Los suelos son de laterita y tipos lateríticos.

Mapa N°2

Mapa de distribución de Aechmea mexicana



MAPA II : DISTRIBUCION DE A. MEXICANA

El área de distribución de esta especie comprende el sureste de México, en los estados de Puebla, Veracruz, San Luis Potosí, México, Oaxaca, Chiapas, Tamaulipas; en Guatemala, el Departamento de San Marcos; en Costa Rica, las Provincias de San José, Cartago, Limón y Puntarenas; en Panamá, el Valle de Antón. Sin embargo, se cree muy posible que también se halle en Honduras, El Salvador y Nicaragua, países que presentan zonas ecológicas similares. Ver mapa de distribución de esta especie.

BB. Anatomía foliar de Aechmea mexicana Baker:

En esta especie las hojas son largas, de agujones finos y punzantes. El grosor de la parte media de la hoja es de 670 a 700 μ , adelgazándose hacia el margen y el extremo superior. La superficie de la lámina no es de coloración uniforme, sino que se decolora hacia la base donde muestra escasos cloroplastos y toma un color amarillo pálido. Además se observan en toda la hoja zonas decoloradas, blancuzcas, en forma de parches, también pobres en cloroplastos (Fig. 26).

La epidermis abaxial es irregular con bandas costales e intercostales menos conspicuas que en Hechtia glomerata. La parte inferior no tiene distribución definida de zonas costales e intercostales, diferenciándose éstas hacia la parte superior. En esta parte no hay distribución definida de estomas y tricomas.

Conforme se va subiendo, los estomas y tricomas se disponen en las zonas intercostales en forma desordenada. En la superficie adaxial los tricomas se disponen irregularmente en pequeñas depresiones.

En esta especie no hay correspondencia entre haces vasculares y zonas intercostales, siendo más bien costal su posición (Fig. 41).

Cutícula:

La cutícula es continua en toda la superficie de la lámina de la hoja pero no uniforme, presentando leves salientes en ciertos lugares; se interrumpe sólo para dar lugar a los estomas y la base de los tricomas. En la superficie adaxial el grosor promedio de la cutícula es de 5 u, cifra que también es válida para el envés. En la vecindad de los tricomas la cutícula alcanza un grosor de 12 u y como puede notarse, es sensiblemente más delgada que en Hechtia glomerata. La capa subsuperficial es rica en cera, notándose también presencia de esta sustancia en la zona epicuticular (Fig. 43).

En las células de la costilla, próximas a la depresión donde se localiza el estoma, la cutícula a menudo forma una pestaña o saliente cuticular ancho, que constituye otro obstáculo

más para la salida de vapor de agua. Al cerrarse el estoma casi se juntan sus puntas, bloqueando la salida. En algunos casos, la cutícula no se interrumpe en los estomas y obstruye la abertura o poro, convirtiendo el estoma en un órgano no funcional.

Epidermis adaxial y abaxial:

La epidermis adaxial está constituida por células alargadas, irregulares, de paredes sumamente sinuosas; son de mucho mayor tamaño que en Hechtia glomerata. Sus paredes superficiales y anticlinales están muy cutinizadas. Su tamaño oscila entre 40 y 42 de largo por 36 a 38 u de ancho, aunque en ocasiones no es posible diferenciar entre ancho y largo pues resultan muy semejantes. Los núcleos son grandes, visibles, de posición central. El citoplasma está muy vacuolado y un poco desplazado hacia la parte inferior.

La epidermis abaxial presenta el mismo tipo de células que la adaxial, pero las paredes anticlinales de las células se adelgazan en las zonas intercostales. En dichas zonas, esta capa de células es interrumpida por las bases de los tricomas y las células de los estomas.

Tricomas:

Son escamas peltadas de gran tamaño, de distribución profusa e irregular en la superficie adaxial, especialmente en la zo

na inferior. La densidad de los tricomas es de 64 por milímetro cuadrado en la parte inferior de la haz y de 22 escamas por milímetro cuadrado en la parte superior.

Los tricomas de la parte inferior de la haz están constituidos de la siguiente manera: una cúpula o cabeza multicelular, un tallo y una base o pie. La cabeza consta de una capa central de una célula, rodeada por siete u ocho células que constituyen la capa subperiférica de más de 20 células que a su vez es rodeada por la capa periférica que consta de varias capas de células, con divisiones periclinales a diferentes alturas, dando como resultado células de diferente tamaño, lo que dificulta su conteo. El diámetro de la cabeza es de 170 a 182 u (Fig. 27, 30, 31).

El tallo está formado por cuatro células que elevan la cúpula sobre la depresión, de manera que ésta descansa en gran parte sobre la epidermis. El tallo mide por lo regular de 20 a 22 u de longitud (Fig. 37).

La base o pie consta en total de tres células que emiten plasmodesmos muy visibles hacia las células parenquimatosas situadas debajo de ellas.

Por lo general el nivel del agua contenida entre las hojas llega a la mitad de la longitud de la hoja, y este tipo de

tricoma llega hasta allí. Su sensibilidad a los cambios de con
tenido hídrico en las hojas es igual al descrito en Hechtia
glomerata. Cuando están turgentes su cúpula adopta forma de som
brilla invertida (Fig. 37).

Los tricomas de la parte superior de la haz actúan en la
 misma forma y difieren estructuralmente de los de la zona absor
bente en que no muestran plasmodesmos en la base. Además
 su cabeza, tiene un diámetro más reducido alcanzado a medir de
 160 a 172 u.

En el envés encontramos, en la parte inferior tricomas i-
 guales a los de la zona absorbente adaxial, pero sin recurva-
 miento en los bordes de la cúpula. Su densidad por milímetro
 cuadrado es mucho menor que en la haz, encontrándose 42 tri-
 comas. Su cabeza es de mayor tamaño alcanzando hasta 220 u de
 diámetro. Estas escamas también se encuentran sumergidas en
 el agua del depósito basal y también presentan función absor
bente. Sus respuestas a las variaciones de contenido hídrico
 son iguales a las del resto de las escamas: se localizan en
 esta área algunos estomas pero siempre descubiertos (Fig. 37).

En la zona superior del envés se localiza un promedio de
 24 escamas por milímetro cuadrado, alternando con los estomas

en las zonas intercostales, pero su número es mucho más reducido que en la parte basal. Presentan el mismo plan estructural pero con plasmodesmos poco visibles. Cada escama cubre dos o tres estomas. La cúpula alcanza en esta zona hasta 164 u de diámetro, lo que nos demuestra que la variación en dimensiones y detalles estructurales se da en Aechmea mexicana dentro de una misma hoja, fenómeno no encontrado en Hechtia glomerata.

Emergencias foliares o aguijones:

Los aguijones son pequeños, de punta recurvada hacia arriba, muy aguzados y punzantes. Su tamaño y coloración disminuyen hacia la base. Al igual que en Hechtia glomerata, la hipodermis esclerenquimatosa alarga y angosta sus células hacia la punta; lo mismo sucede con los otros tejidos internos, los que se estrechan hasta desaparecer, uniéndose las dos capas hipodérmicas escleróticas (adaxial y abaxial).

Están fuertemente cutinizadas de preferencia en el extremo punzante. Este es multicelular y más claro que el resto del aguijón, el cual es de color pardo (Fig. 26).

Estomas:

Los estomas están restringidos al envés y varían en número en sentido inverso a las escamas. En la parte inferior hay

un promedio de 2 a 2.5 estomas por milímetro cuadrado, cifra mucho más reducida que en la otra especie estudiada. Aparecen sin ningún orden alternando con las escamas, mientras que en la parte superior están reducidos a las áreas intercostales, igual que las escamas. El número promedio en la parte superior es de 62 estomas por milímetro cuadrado. Su distribución no es regular. La relación estoma-tricoma en la parte superior es 2.5:1 y en la parte inferior 0.07:1.

Los estomas de esta especie son de mayor tamaño que en la anterior. Consiste el estoma de dos células estomáticas u oclusivas, con cloroplastos, reniformes, altamente cutinizadas, de 40 a 42 u de longitud; cuatro células acompañantes: dos terminales cortas y dos laterales angostas y cuatro células vecinas bastante modificadas, que rodean las células estomáticas. Estas están más hundidas que las células epidérmicas y tienen una pestaña o borde exterior de cutina, que limita la cavidad frontal encima del poro igual que en Hechtia glomerata y se encuentran arqueadas y elevadas en el plano de la abertura, debido a la acción de las células acompañantes laterales y terminales (figs. 32, 35).

Las células subestomatales tienen lóbulos pronunciados en sus extremos polares ocluyendo mucho la cámara subestomática

(Figs. 35, 34). Las paredes de estas células son gruesas pero se adelgazan hacia los lóbulos.

Las células vecinas y acompañantes terminales están más hundidas que las epidérmicas comunes y sus paredes son gruesas y cutinizadas (Figs. 34, 35).

Las células epidérmicas de las costillas, en la zona abaxial superior, presentan con frecuencia una gruesa pestaña cutinizada que al cerrarse el poro ocluye casi por completo la depresión. Si el estoma está abierto constituye una barrera para la salida de vapor y gases.

Las células subestomatales lobuladas presionan bajo las células oclusivas al cerrarse el estoma.

La diferencia de nivel de la cúspide de la costilla al estoma es de 24 u. Las dimensiones de la cripta estomática, en corte transversal es de 124 u de largo por 60 u de ancho.

Corte transversal de la hoja:

La lámina en corte transversal muestra las dos epidermis, uniforme la adaxial y acostalada la abaxial en la parte superior.

Debajo de ambas epidermis se encuentra una hipodermis de finida, constituida por una capa de escleréidas y dos o tres capas de parénquima. Luego, en la haz, aparece un tejido de color claro que sirve de parénquima acuífero y ocupa las zonas costales e intercostales. Alternando con él aparecen bandas de células más pequeñas que forman el clorénquima.

El tejido acuífero se interrumpe para dar lugar al parénquima estrellado, que en muchas zonas se disuelve dejando espacios intercelulares muy grandes. A los lados de este aerénquima, también encontramos clorénquima; entre dos bandas de clorénquima encontramos un haz.

El clorénquima tiene posición más bien costal. Los haces son costales. Al terminar los haces, hacia el envés, aparece de nuevo parénquima y luego la capa abaxial esclerótica de la hipodermis (Fig. 41.1).

Hipodermis:

Se diferencia adaxialmente como una capa esclerótica de una célula de grosor, continua, de paredes muy gruesas, con grupos de células cortas entre las cuales se insertan las bases de los inomas.

La capa esclerótica abaxial tiene un desarrollo similar y está continuamente interrumpida en las zonas intercostales, para dar espacio a estomas y tricomas. En dichas zonas, las células escleróticas se acortan y adelgazan sus paredes (Fig. 41.1).

Este tejido llega hasta el margen de la hoja, en la haz y en el envés, prolongándose en los aguijones hasta la punta. Las esclereidas de la zona adaxial tienen las siguientes medidas promedio vistas en corte transversal: alto 18 u, ancho 14 u; las del envés miden 12 u de alto por 10 u de ancho, acortándose y adelgazándose más en las zonas intercostales (Figs. 32,33).

Parénquima acuífero:

Está constituido, al igual que en Hechtia glomerata por las capas internas de la hipodermis, de naturaleza parenquimatosas. Son células de gran tamaño, redondeadas y de paredes muy delgadas. Contienen mucílago y algunas inmediatas a la capa esclerótica, contienen grandes vacuolas (Figs. 40 y 42).

Este tejido se encuentra desarrollado en las bases de las hojas y en la parte media de la hoja que está en el mis

mo plano de las cúspides de las costillas en corte transversal. Sus paredes tiñen bien con colorantes específicos de celulosa, pero no tiñen con colorantes para cutina y lignina. Su diámetro promedio es 60 u (Fig. 40).

El ancho promedio de la zona acuífera es de 156 u, lo que equivale aproximadamente a la tercera parte del grosor de la hoja; en el envés la zona acuífera es un poco más reducida, pero su estructura es similar a la de la haz. Tanto adaxial como abaxialmente estas bandas de parénquima acuífero alternan con pequeñas zonas de clorénquima.

Clorénquima:

Este tejido no presenta arreglo de células en empalizada y los cloroplastos de las células a menudo no son bien definidos. Las células son redondeadas, de paredes muy delgadas, típicamente parenquimatosas. Su diámetro es de 28 a 30 u en las vecindades del haz y de 43 a 45 u cerca del aerénquima.

Las bandas de clorénquima alternan con el parénquima acuífero y además ocupan zonas costales. A los lados de los haces vasculares, también encontramos clorénquima costal, mejor definido, con mayor número de cloroplastos. Abaxialmente

también encontramos zonas de clorénquima alternando con parénquima acuífero. El clorénquima está casi ausente en la base de la hoja (Fig. 42).

Aerénquima:

El aerénquima ocupa los espacios intercostales y se encuentra rodeado a lo largo por clorénquima costal y por parénquima acuífero en sus extremos distal y proximal (Fig. 39, 42).

Este tejido está constituido por parénquima estrellado, de células con ramificaciones cortas, anchas, lo que hace casi imposible observarlo en corte transversal, debiéndose detallar en cortes longitudinales. Las paredes de las células son muy delgadas y su citoplasma es vacuolado y con muchas inclusiones. En algunas zonas el tejido se disuelve dejando espacios intercelulares. El aerénquima ocupa sectores en el interior de la hoja que alcanzan a medir en corte transversal 236 u de ancho por 240 u de largo.

Haces vasculares:

El espacio promedio entre dos haces es de 460 u y está ocupado por clorénquima costal y aerénquima, ocupando los ha

ces la posición costal. Estos alternan, de manera que en corte transversal, en el centro de la hoja tenemos la siguiente disposición: haz mayor - clorénquima costal - aerénquima - clorénquima costal - haz menor - clorénquima costal - aerénquima - clorénquima costal - haz mayor. En los extremos se presentan algunas alteraciones a este orden.

Los haces vasculares están rodeados por una vaina de fibras, cuyas células en corte transversal tienen forma exagonal. La capa que rodea al haz está más lignificada que las células de la vaina, que forman prolongaciones hacia el haz y el envés (figs. 38, 42, 43, 44).

Las prolongaciones de los haces mayores hacia la superficie adaxial alcanzan 96 u de largo por 81 u de ancho, mientras que en los haces menores alcanzan 128 u de largo por 48 u de ancho. Hacia el envés, las prolongaciones miden 48 u de ancho por 52 u de largo en los haces mayores y 112 u de largo por 26 u de ancho en los menores.

El xilema muestra cuatro o cinco vasos en corte transversal. En cortes paradermales, al igual que H. clomerata presentan engrosamientos secundarios de tipo helicoidal. Generalmente, aparecen dos elementos más anchos del metaxilema

y dos más angostos del protoxilema. El parénquima xilemático es tá constituido por células pequeñas casi isodiamétricas.

El floema presenta elementos muy pequeños u los tubos cribosos no pueden apreciarse.

Entre floema y xilema siempre aparecen dos filas de fibras muy bien definidas.

Bandas fibrosas:

Estas bandas son extra-fasciculares y se desarrollan en el mesofilo. Son de forma irregular y constituyen pequeñas series en el clorénquima y parénquima acuífero, muy cerca de la superficie. Dichas bandas están formadas por fibras septadas (Figs. 34, 42).

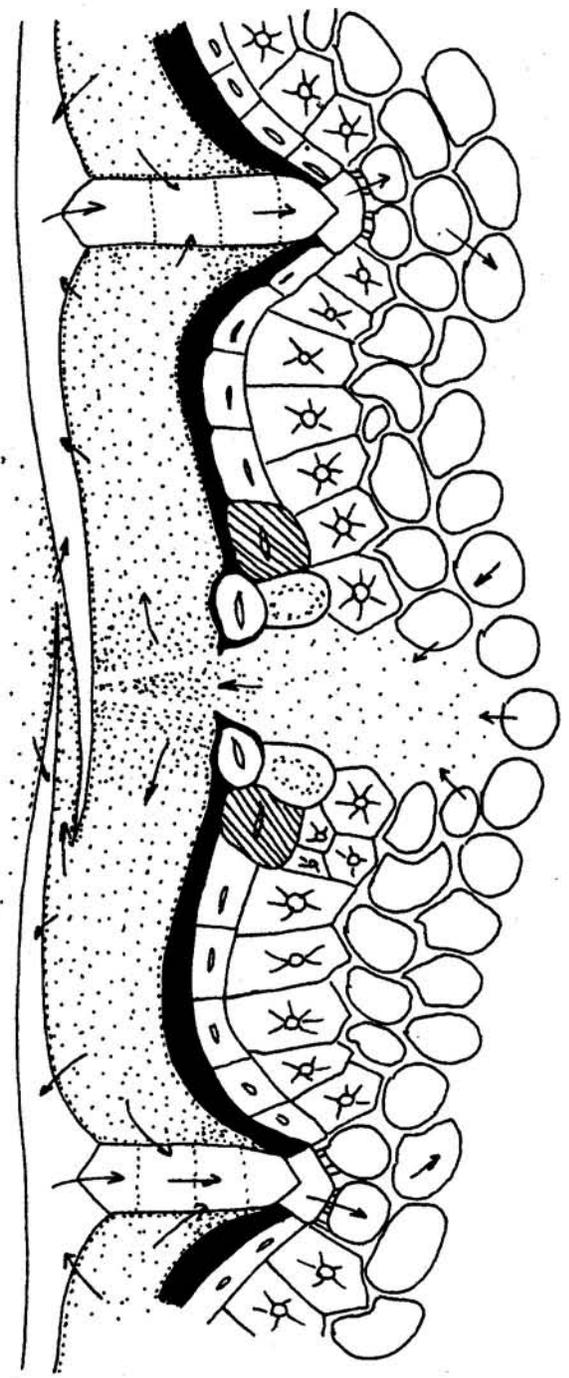
DISCUSION Y CONCLUSIONES

Es estudio de las hojas de Hechtia glomerata y Aechmea mexicana nos muestra amplias variaciones en las estructuras foliares de las dos especies. Esto sugiere un mismo plan básico en estructura que se modifica independientemente, para adaptarse a un habitáculo diferente, específico, pero con un rasgo común, la escasez del agua en el medio, ya que aunque Aechmea mexicana habita en zonas de elevada precipitación su habitáculo es xerófito.

Los cortes transversales efectuados en las láminas foliares de las dos especies muestran una estructura bastante similar. Una epidermis adaxial uniforme, por lo regular; epidermis abaxial con costillas, más conspicuas en Hechtia glomerata; hipodermis esclerotizada adaxial y abaxialmente en sus capas externas, diferenciándose las parenquimáticas internas, para constituir el parénquima acuífero, mucho más especializado en Hechtia glomerata y restringido en esta especie a la parte adaxial, fenómeno no observado en Aechmea mexicana. El tejido esclerótico de la hipodermis parece reforzar la función mecánica de la epidermis en las dos especies, siendo más marcada en Hechtia glomerata.

Figura 5 Esquema explicativo del mecanismo propuesto
to para que A. mexicana y H. glomerata
mantengan el equilibrio transpiración -
absorción.

Las flechas indican el sentido del vapor
de agua. Los tricomas están turgentes y
los tallos se han elevado separando las
cúpulas.



El clorénquima es bastante difuso en ambas especies, mal definido, ocupa los costados de los haces y algunas capas adaxiales y abaxiales en Aechmea mexicana mientras en Hechtia glomerata aparte de los cordones intercostales, sólo se encuentran unas capas de células clorénquimatosas en la superficie abaxial. Sin embargo, el número de cloroplastos, es mayor en esta última especie.

El aerénquima de ambas especies está constituido por parénquima estrellado, de brazos más cortos en Aechmea mexicana; su posición en la parte media del grosor de la hoja es muy semejante.

En las dos plantas los haces vasculares son pequeños, pero son más angostos y reducidos en Aechmea mexicana. Se encuentran rodeados por vainas escleróticas semejantes, pero difieren en la magnitud de las prolongaciones de la vaina, las cuales aumentan de talla en Aechmea mexicana. También difieren en la distribución de los haces mayores respecto a los menores, presentando Hechtia glomerata un haz menor entre dos grandes, mientras que Aechmea mexicana presenta dos incluidos dentro de dos haces mayores. Es significativo que los engrosamientos secundarios de sus paredes sea helicoidal lo que les permite alcanzar mayor longitud. También resulta interesante que en una

planta que presenta caracteres tan avanzados en la hoja se en cuentra un tipo de vaso no muy especializado.

Aechmea mexicana presenta además bandas fibrosas extrafasciculares adaxial y abaxialmente. De acuerdo con Arens (2), esta tendencia a esclerotizar los tejidos aumenta conforme disminuye la disponibilidad de nitrógeno. Si añadimos a esto la coloración variegada de Aechmea mexicana y el decoloramiento en la base de sus hojas, especialmente en las de más edad, po demos afirmar que probablemente esta especie tiene menos nitrógeno disponible que la especie terrestre. Este fenómeno no es extraño, por cuanto se trata de una planta epífita, cuyas raíces en su mayoría no son absorbentes, desempeñando más bien función de fijación.

Las modificaciones epidérmicas en ambas son tan importantes que merecen un comentario especial.

Nunca aparecen estomas en la superficie adaxial, de modo que podemos incluir estas especies, de acuerdo con el criterio de Heath y Mansfield (17), en el grupo de plantas hipoestomatosas, las cuales se caracterizan por restringir los estomas a la superficie abaxial.

Hechtia glomerata presenta un número de estomas 4.3 a veces mayor en la parte superior del envés que en la parte infe-

rior del mismo. Esta cifra varía en Aechmea mexicana para la cual la relación se eleva a 30 veces, pues su número de estomas en la parte inferior es extremadamente bajo. Ver cuadro N° 1.

Si se compara el número de estomas en ambas especies, se observa que Hechtia glomerata presenta 14 veces más que Aechmea mexicana. Esta cifra se reduce mucho en la parte superior pues Aechmea mexicana eleva su número y la relación apenas es cuatro veces mayor siempre a favor de Hechtia glomerata.

Estas relaciones bastarían para afirmar que Hechtia glomerata tiene mayor transpiración estomatal que Aechmea mexicana, pero aún no se ha tomado en cuenta el tamaño de la abertura estomática. La longitud de las células estomáticas de Aechmea mexicana es casi dos veces más grande que la presentada por las células oclusivas de Hechtia glomerata, así, el diámetro del ostiolo en Aechmea mexicana es de mayor tamaño.

De acuerdo con Brown y Scombe, citados por Devlin (13), la difusión por un poro circular pequeño es más aproximada, proporcionalmente, al perímetro o al diámetro del poro que a su área. En las dos plantas, el vapor de agua expulsado vía estoma, se va concentrando de modo creciente sobre la superficie de evaporación, con lo cual el gradiente de presión de va-

por por área va disminuyendo. Esto afecta la velocidad de difusión que se reduce también, localizándose luego sólo una pequeña "difusión de borde".

En un estoma de poro pequeño el efecto de borde es mucho más importante, puesto que el perímetro de la superficie aumenta en relación con el área de dicha superficie cuando ésta se hace progresivamente más pequeña. Así, se presume que la transpiración de borde en Hechtia glomerata es mucho mayor que en Aechmea mexicana, no sólo por el mayor número de estomas sino también por el talla de los mismos.

Observaciones realizadas por Coutinho (10), demostraron que la transpiración en bromeliáceas epífitas nidulares como Aechmea mexicana, se efectúa en la madrugada y de 4 a 6 p.m., reduciéndose muchísimo al poco tiempo de iniciada, efecto que en mi criterio, se debe a la disminución de gradiente de presión de vapor, limitándose la transpiración en esta etapa al efecto de borde. De acuerdo con la posición que ocupan los estomas en la superficie de la hoja, la saturación de la superficie de evaporación se efectúa muy rápido, pues las escamas que los cubren formando una malla impiden la difusión de vapor. Luego, según Coutinho, la transpiración aumenta de nuevo a los pocos minutos, compensándose el déficit anterior en cierta medida. Se supone que este ascenso se debe al funciona

miento combinado de los estomas y los tricomas, pero este aspecto será discutido más adelante.

También es notable, en cuanto a estomas se refiere, el menor tamaño de las criptas estomáticas en Hechtia glomerata y el mayor hundimiento de los estomas en las depresiones de la superficie abaxial. La distancia de la sima intercostal, en la que también están las escamas, a la cúpula o cima de la costilla hace que el área cubierta por las cabezas de los tricomas sea mayor que en Aechmea mexicana, lo cual compensa en parte la rapidez con que saturan ese espacio los estomas de Hechtia glomerata, dado su mayor perímetro.

La especialización estructural estomática es mayor en Aechmea mexicana, pues además del borde exterior con pestaña y el arqueamiento de las células oclusivas y subsidiarias presenta modificadas las células subestomáticas cuyos lóbulos extendidos hacia el interior de la cripta estomática, constituyen el primer obstáculo para la salida de vapor. Es notable, también, la pestaña cuticular que se presenta sobre las células guardianas, obstaculizando la salida de vapor, ya de por sí limitada gracias a la pestaña de las células oclusivas. Sin embargo, como se dijo antes, no todas las células epidérmicas cercanas a la sima donde se localiza el estoma tienen esos salientes cuticulares.

Los tricomas, junto con los estomas, constituyen las estructuras más interesantes encontradas en estas plantas.

Aechmea mexicana presenta mayor número de tricomas que Hechtia glomerata en la superficie adaxial, siendo más marcada la diferencia en la parte inferior o absorbente. También las cúpulas de los mismos son mayores en esa especie.

En el envés, parte superior, las dos especies muestran un número similar de tricomas por milímetro cuadrado. Sin embargo, Hechtia glomerata mantiene este número en la parte inferior mientras que Aechmea mexicana lo duplica.

Estos tricomas que semejan un cono invertido de células presentan la mayoría de las células de la cúpula muertas y no cutinizadas. El tallo y la base están constituidos de células vivas, no cutinizadas, estructuralmente muy finas, que fueron llamadas "Kuppelzellen"¹⁷ por Dolznan (14). Tienen como función la absorción y transporte de agua desde las células muertas de la cúpula y sus alrededores hasta el tejido parenquimático que acumula agua.

Cuando hay sequía, las células de la cúpula forman una barrera impermeable. Cuando llueve embeben agua las células de la cúpula, pasando ésta a través de las paredes de las células del tallo, las cuales entran en un período de turgescencia, y se en

sanchan elevando la malla dormada por las cúpulas. Entonces el agua penetra resbalando por capilaridad sobre la cutícula de las costillas y almacenándose en los alrededores de las células del tallo, las cuales son altamente hidrofílicas (Martin y Juniper, 22). Estas células absorben el agua y la transportan hasta el pie del tricoma, el cual la transfiere al tejido parenquimatoso. Según estos autores los plasmodesmos juegan un importante papel en este transporte.

Aunque todas las escamas en las dos plantas son absorbentes, establecemos dos categorías para Aechmea mexicana llamando absorbentes sólo a las escamas de la parte inferior de la haz y el envés. El resto de sus escamas y la totalidad de las escamas de Hechtia glomerata, serán denominadas únicamente escamas. Las escamas simples están en la parte aérea de la hoja en tanto que las escamas absorbentes se encuentran invariablemente sumergidas en el agua acumulada entre las bases de las hojas.

En Hechtia glomerata, en que las escamas son de color gris claro, casi blancas, además de la función de absorber agua de lluvia, etc., tienen otra función específica: disminuir las radiaciones visibles y ultravioleta que pasarían a los tejidos. La capa de pelos blancos en el desierto refleja más luz visible,

pero no necesariamente más luz infrarroja, la que puede decrecer hasta en un 50%, de acuerdo a las experiencias de Martín y Juniper (22). Sin embargo no deja de extrañar, que la mayoría de los tricomas grises de Hechtia glomerata se encuentren en el envés. Si a esto añadimos que curva sus hojas hacia abajo y hacia adentro, tenemos que pensar en la poca utilidad que le prestan la mayoría de sus escamas para tal efecto; desde luego, los tricomas de la haz sí podrían asumir esta función.

En el envés de Hechtia glomerata y la parte superior abaxial de Aechmea mexicana, además de absorber el agua de lluvia efectúan control de la transpiración estomática.

De acuerdo a las observaciones efectuadas en la presente investigación y a la literatura consultada al respecto, se formula el siguiente mecanismo de los tricomas en relación al control de la transpiración estomatal.

Cuando los estomas se abren y se inicia el proceso transpiratorio, se alcanza un nivel de transpiración muy alto que a los pocos minutos se reduce en más de un 70% (Coutinho, 10). En ese momento, la transpiración está reducida al efecto de borde. El vapor de agua que satura el microambiente comprendido entre la cutícula epidérmica y la malla pilosa formada por la cúpula de los tricomas, comienza a penetrar a las células

las de la cúpula y del tallo, los que alcanzada su turgescencia, inician el transporte de agua hacia el parénquima en empalizada al disminuir la saturación del microambiente, gracias a la actuación de las escamas, el estoma se abre y comienza a transpirar más, lo que explica el aumento posterior de transpiración encontrado por Coutinho (10).

Se debe considerar también la elevación que sufren las cúpulas de las escamas al estar turgentes los tallos, pues al separarse de las costillas o de la superficie epidérmica, dejan un espacio por el cual escapa parte del vapor y gases. Esta pérdida es tolerable en ese momento y la abertura permite el ingreso de CO₂ al mesófilo en momentos en que se puede aprovechar. Al cesar la transpiración y cerrarse los estomas, las escamas lentamente comienzan a perder agua que pasa a los tejidos de la hoja, se encogen las células del tallo y las cúpulas descansan de nuevo sobre las costillas formando la malla impermeable.

Es muy posible que, dadas las pocas horas que transpira la planta u la poca agua que se pierde, las escamas puedan reponer ese déficit hídrico durante el resto del día, ya sea absorbiendo agua de lluvia o el vapor de la atmósfera. Sin embargo, en el caso de Hechtia glomerata, hay que recordar la absorción radical, que aunque es poca, debe tomarse en cuenta. En Aechmea mexicana aunque la absorción radical es mínima, hay depósitos

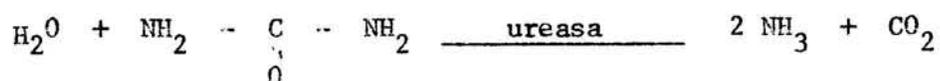
de agua en las bases de las hojas pudiendo las escamas de la parte inferior de la haz y del envés absorber toda la necesaria. Es seguro que casi nunca desaparecen los depósitos en las plantas de esta especie, pues la mayoría se encuentran en zonas de alta precipitación durante casi todo el año y la saturación del ambiente no favorece la transpiración.

Lo que importa en estas plantas no es pues el nivel transpiratorio, sino el equilibrio transpiración-absorción, para que el contenido hídrico sea estable.

En cuanto a los tricomas denominados absorbentes y localizados en la zona inferior de la haz y del envés de las hojas de Aechmea mexicana, parece que además de absorber agua absorben sustancias nutritivas. Empleando colorantes y otras sustancias se ratificó que en efecto dichos tricomas absorben otras sustancias disueltas en el agua del depósito basal que existe en las hojas, pues horas después de ser depositadas allí las sustancias colorantes fueron encontradas en los tejidos internos de las hojas al hacer cortes.

Picado (25) afirmó que posiblemente existen enzimas digestivas en el mucílago foliar que ayudan a aprovechar las sustancias depositadas en el depósito basal y Benzing (6, 7, 8) planteó la hipótesis del aprovechamiento del nitrógeno de la urea y otros desechos nitrogenados, depositados en el agua del

depósito por artrópodos y vertebrados que visitan la planta. Muchas plantas pueden aprovechar el nitrógeno en forma de urea que se deposita en sus hojas (Coffea arabica) por lo que no sería extraño que las plantas de Aechmea mexicana y otras bromeliáceas produjesen ureasa, desdoblando la molécula de una urea mediante la siguiente ecuación:



Obtendrían así dos moléculas de NH_3 a expensas de una molécula de urea. El agua del depósito tendría aquí un doble propósito: proporcionar la molécula de agua para la reacción y servir de sustrato para que ocurra la misma.

Picado (25) llama "pantano aéreo" al depósito basal de agua y al conjunto de organismos que constituyen el ecosistema en las epífitas nidulares.

Ruinen (28) encuentra algas cianofíceas y bacterias presentes en ese ecosistema. Entre las bacterias presentes señala la Azotobacter y Beijerinckia. Es importante la presencia de bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico, pues el nitrógeno que transformase a la forma amoniacal podría ser aprovechado por la planta vía escama.

Se ha dicho mucho que la mayoría de las plantas pueden fijar nitrógeno atmosférico sin ayuda de otros organismos, pero en lo que respecta a bromeliáceas no se ha probado este proceso, por lo que la asociación con bacterias y otros organismos les sería de gran utilidad, ya que la clorosis de sus hojas demuestra la poca disponibilidad que tienen de nitrógeno. Al respecto, se presenta la inquietud de ratificar o no la presencia de ureasa en las hojas de Aechmea mexicana.

Se ha discutido mucho sobre la relación entre el grosor cuticular de las hojas de xerófitas y otras plantas y el control de la transpiración cuticular. En bromeliáceas, el máximo de transpiración cuticular encontrado por Coutinho (10) ascendió a 3%; muchas de ellas como Aechmea mexicana tienen cutícula relativamente delgada por lo que no se puede asociar el grosor cuticular como una adaptación para el control transpiratorio.

De acuerdo con Kamp, citado por Martin y Juniper (22), la pérdida de agua no está relacionada con el grosor de la cutícula, sino con la estructura y composición química de la misma. Piemiazaek, citado por Martin y Juniper (22), estudiando la cutícula al microscopio electrónico, tampoco encontró relación entre el grosor cuticular y la transpiración, pero observó que superficies cuticulares burdas, de capa cerosa desorga-

CUADRO N° I

**NUMERO Y DIMENSIONES DE LOS ESTOMAS Y ESCAMAS
DE H. GLOMERATA Y A. MEXICANA.**

| DATOS DE LAS ESPECIES | | SUPERFICIE | | ADAXIAL SUPERIOR | ADAXIAL INFERIOR | ABAXIAL SUPERIOR | ABAXIAL INFERIOR |
|---|--------------|--------------|-------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| | | H. GLOMERATA | A. MEXICANA | | | | |
| N° DE ESTOMAS POR mm. ² | H. GLOMERATA | — | — | — | — | 120 | 28 |
| | A. MEXICANA | — | — | — | — | 62 | 20 |
| LONGITUD DE LAS CELULAS ESTOMATICAS (μ) | H. GLOMERATA | — | — | — | — | 24 - 26 | 24 - 26 |
| | A. MEXICANA | — | — | — | — | 40 - 42 | 40 - 42 |
| PROFUNDIDAD DEL ESTOMA (μ) | H. GLOMERATA | — | — | — | — | 70 - 72 | 70 - 72 |
| | A. MEXICANA | — | — | — | — | 24 - 25 | 24 - 25 |
| ANCHO DE LA CRIPTA ESTOMATICA EN CORTE TRANSVERSAL (μ) | H. GLOMERATA | — | — | — | — | 27 - 28 | 27 - 28 |
| | A. MEXICANA | — | — | — | — | 60 - 61 | 60 - 61 |
| LARGO DE LA CRIPTA ESTOMATICA EN CORTE TRANSVERSAL (μ) | H. GLOMERATA | — | — | — | — | 51 - 52 | 51 - 52 |
| | A. MEXICANA | — | — | — | — | 124 - 126 | 124 - 126 |
| N° DE ESCAMAS POR mm. ² | H. GLOMERATA | 3 - 4 | 6 - 7 | 20 - 21 | 25 - 26 | | |
| | A. MEXICANA | 22 - 23 | 64 - 65 | 24 - 25 | 42 - 43 | | |
| DIAMETRO DE LA CUPULA DEL TRICOMA (μ) | H. GLOMERATA | 36 - 40 | 36 - 40 | 36 - 40 | 36 - 40 | | |
| | A. MEXICANA | 160 - 172 | 170 - 182 | 164 - 165 | 220 - 221 | | |
| GROSOR DE LA CUTICULA (μ) | H. GLOMERATA | 14 - 16 | 14 - 16 | 18 - 20 | 18 - 20 | | |
| | A. MEXICANA | 5 - 6 | 5 - 6 | 5 - 6 | 5 - 6 | | |
| RELACION ESTOMA - TRICOMA | H. GLOMERATA | 0 | 0 | 6.0 : 1 | 1.4 : 1 | | |
| | A. MEXICANA | 0 | 0 | 2.5 : 1 | 0.07 : 1 | | |

nizada, aumentaban la transpiración cuticular.

Schieferstein y Loomis (Martin y Juniper, 22), dicen que existe una relación estrecha entre la adaptación xeromórfica y el aumento de superficie cerosa foliar y sugieren que la cera subcuticular es el factor más importante para las plantas de los lugares áridos. También de acuerdo con ellas, regula el intercambio gaseoso, pudiendo ser impermeable al agua pero permeable a los gases.

Martin y Juniper (22) añaden a esto que la penetración y salida de agua por vía cuticular no tiene gran importancia y que el contenido de cera es una barrera muy grande para su paso por ser hidrofóbica en alto grado.

Los criterios antes expuestos concuerdan con las observaciones realizadas en las dos plantas de este estudio y es fácil explicar, por qué ambas presentan proporciones elevadas de cera epicuticular; se puede añadir también, que ambas tienen un buen control de transpiración cuticular.

Hechtia glomerata presenta más cera cuticular, pero hay que añadir que en plantas de zonas áridas, la cera reduce las radiaciones visibles (Martin y Juniper, 22). Aechmea mexicana desde luego, no necesita este control.

El grosor de la cutícula parece relacionado con la termoregulación foliar; esto explicaría por qué Hechtia glomerata presenta una cutícula más gruesa, ya que está expuesta a temperaturas más altas y más variables.

Las células guardianas, las acompañantes y las epidérmicas vecinas presentan ectodesmos hacia la superficie que podrían ser la vía de una salida considerable de agua. El incremento de grosor cuticular en esa área parece relacionado con ese hecho.

De acuerdo con Slatyer (31), las vías cuticulares y estomatales son paralelas y la resistencia para que pase vapor a través de ellas puede representarse así:

$$\frac{1}{R_1} = \frac{1}{r_c} + \frac{1}{r_s}, \text{ cuando } R_1 \text{ es la resistencia}$$

de la capa superficial a la pérdida de agua y r_c y r_s son la resistencia cuticular y estomática respectivamente.

En Hechtia glomerata y Aechmea mexicana, especialmente en la primera, dado el grosor cuticular y el alto contenido de sustancias hidrofóbicas en la cutícula, añadidos a la especialización estomática, r_c y r_s son muy altas por lo que R_1 tiene un valor muy alto y la pérdida de agua es muy poca.

El mismo autor dice que entonces la resistencia cuticular puede ser dada en cuanto a sus constituyentes, de la misma for

ma (resistencia de las paredes de las células epidérmicas, la capa cutinizada, la capa cuticularizada y la cera epicuticular):

$$R_C = r_e + r_c + r_{cl} + r_w$$

De acuerdo con esta nueva igualdad, la resistencia cuticular es mayor en Hechtia glomerata, pues su contenido ceroso, su grosor cuticular y su contenido cutíneo son mayores que en Aechmea mexicana.

Los aguijones localizados en los márgenes, según Collins (9), indican crecimiento en condiciones de sequía real o fisiológica, lo cual es cierto para las dos especies.

CONCLUSIONES

De acuerdo con lo anteriormente discutido, se puede concluir que:

- a. Ambas especies crecen en condiciones difíciles para la obtención del agua.
- b. Las dos especies presentan adaptaciones epidérmicas que les permiten sobrevivir en medios adversos, desde el punto de vista de la obtención del agua.
- c. Las hojas de Aechmea mexicana tienen más tejido especializado para retener agua que Hechtia glomerata.
- d. La resistencia cuticular es amplia en ambas especies, siendo mayor en Hechtia glomerata.

- e. Aechmea mexicana presenta hipoestomatismo y estomas no funcionales, aumentando la resistencia a la transpiración estomatal.
- f. Aechmea mexicana tiene mayor especialización en las escamas que Hechtia glomerata, lo que le permite obtener agua y nutrimentos en mayor cantidad por vía foliar.
- g. Aechmea mexicana presenta una reducción mayor de los haces vasculares que Hechtia glomerata; esto disminuye la conducción vía xilema y floema, que es reemplazada por la conducción que efectúan las escamas hacia el parénquima acuífero.
- h. El balance transpiración-absorción, está perfectamente regulado en las dos especies, gracias a las escamas pel-tadas y a los estomas.
- i. El grado de adaptación que presentan las especies epífitas parece ser más complicado y mayor que el de las xerófitas terrestres.
- j. Hechtia glomerata pertenece al grupo más primitivo de bromeliáceas en tanto que Aechmea mexicana es una planta muy especializada, difícil de agrupar dentro de las categorías establecidas por Tietze (Tomlinson, 35) o por Pittendrigh (26); sin embargo la clasificación de este último parece acercarse más a la realidad.

- k. Epífitas como Aechmea mexicana se han derivado de especies xerófitas, readaptándose al epifitismo con clima húmedo.
- l. Las bromeliáceas epífitas como Aechmea mexicana presentan un geotropismo negativo acentuado que propicia la formación de depósitos basales de agua.
- m. Es preciso profundizar en el conocimiento de este grupo para tratar de establecer entre ellas categorías que se ajusten a la realidad y para tratar de comprender su conducta; la posible clave de su comportamiento quizá sea bioquímica.

La gran especialización foliar de estas plantas que les permite adaptarse a habitáculos adversos, nos muestra como a través de su filogenia, se han efectuado cambios en su ontogenia dando como resultado estructuras anatómicas y morfológicas, capaces de variar para favorecer procesos fisiológicos, que han permitido el establecimiento de estas especies en habitáculos aparentemente difíciles.

RESUMEN

En este trabajo se estudió comparativamente la anatomía foliar de dos especies de Bromeliaceae: Aechmea mexicana Baker y Hechtia glomerata Zucc.

Ambas especies muestran adaptaciones foliares que las capacitan para el xerofitismo, especialmente en las estructuras epidérmicas, a pesar de que una habita en zonas húmedas y la otra en regiones áridas.

La especie epífita (A. mexicana Baker) presenta más tejido foliar especializado para la retención de agua, hipoestomatismo, reducción del tejido vascular y mayor especialización en las escamas peltadas. En general su grado de adaptación, parece mayor que el de la especie xerófita terrestre.

BIBLIOGRAFIA CITADA

1. André, E.
1889 Description et histoire des Bromeliacées.
G. Maisson 120, Paris. 40 pp.
2. Arens, K.
1956 Consideracoes sobre as causas do xeromorfismo
foliar. Bol. 209, Fac. Fill. Cien. y Letr. de
Sao Paulo. Botanica 13: 25-53.
3. Aso, K.
1910 Konnen Bromeliaceen durch die Schuppen der
Blatter Salze aufnehmen? Flora 100: 447-450.
4. Ayensu, E. S.
1969 The identity of *Vellozia uaipanensis* (Maguire)
L. B. Smith: Anatomical Evidence. Memoirs of
The New York Botanical Garden 18(2):291-298.
5. Beer, J. G.
1854 Versuch einer Eintheilung der Familie der
Bromeliaceen nach deren bluethenstand. Oesterr.
Bot. Wochenbl. 4:157-160.
6. Benzing, D. H.
1970 An investigation of two bromeliads myrmecophytes:
Tillandsia butzii Mez, *T. caputmedusae* E. Morren
and their ants. Bull. Torrey Bot. Club 97(2):
109-115.
7.
1971 Foliar permeability and the uptake of minerals
and organic nitrogen by certain tank bromeliads.
Oberlin College, Oberlin, Ohio 8 pp.
8. Benzing, D. H. y C. E. Dahle.
1971. The vegetative morphology, habitat preference
and water balance mechanisms of the Bromeliad
Tillandsia ionantha Planch. Amer. Midl. Naturalist.
85: 11-21.
9. Collins, J. L.
1960 The Pineapple. Interscience, New York. 294 pp.

10. Coutinho, L. M.
1959 Contribucao ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. Bol Fac. Hill. e Cien. y Letr. de Sao Paulo N° 243. Botánica 16:1-219.
11. Chevalier, Ch.
1935 Les Bromeliacées - Aechmeinées. Bull. Soc. Natl. Hort. France 6(2): 190-208.
12. Chodat, R. y W. Vischer.
1916 Résultats scientifiques d'une mission botanique suisse au Paraguay IV. Bromeliacées. Bull. Soc. Bot. Geneve 8:83-160, 186-264.
13. Devlin, R. M.
1970 Fisiología Vegetal. Trad. por X. Limona. Ed. Omega, Barcelona 614 pp.
14. Dolzmann, P.
1964 Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Saughaaren von Tillandsia usneoides (Bromeliaceae) I. Feinstruktur der Kuppelzelle. Planta 60:461-472.
15. Duval, L.
1806 Les Bromeliacées. Ed. J. Lamarre, París. 150 pp.
16. Esau, K.
1961 Anatomía Vegetal. Trad. J. Pons. 2a. ed. Ed. Omega, S. A., Barcelona. 729 pp.
17. Heath, O. V. y T. A. Mansfield.
1969 The movements of stomata in the physiology of plant growth and development. Ed. por M. Wilkins. McGraw-Hill Publishing Co. Ltd. Londres 303-331.
18. Kamp, E.
1930 Die Bromeliaceen. Jb. Wiss. Bot. 72:403.
19. Kock, K.
1858 Die Bromeliaceen mit dreitheilige Kapseln. Allg. Gartenzeitun 26:265-300.
20. Linsbauer, K.
1911 Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchluftungsapparates der Bromeliaceen. Sber. Akad. Wiss. 720:319-348.
21. Lov, L.
1926 Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blatter. Flora 120:283-343.

22. Martin, J. T. y B. E. Juniper.
1970 The cuticles of plants. Edward Arnold Ltd.,
Gran Bretaña. 347 pp.
23. Mez, C.
1896 Bromeliaceae. In: De Candolle, C. (Ed) Monographie
Phanerogamarum. Vol. 9. Masson et Cie, París.
1028 pp.
24. Pfitzer, E.
1872 Beitrage zur Kenntnis der Hautgewebe der
Pflanzen. Jb. Wiss. Bot. 8:16-74.
25. Picado, C.
1913 Sur les Broméliacées épiphytes considerées
comme milieu biologique. Tesis. París. 145 pp.
26. Pittendrigh, C. S.
1948 The bromeliad-Anopheles-malaria complex in
Trinidad I. The bromeliad Flora. Evolution
2:58-59.
27. Robinson, H.
1969 A monograph on foliar anatomy of the genera
Connellia, Cottendorfia and Navia (Bromelia-
ceae). Smithsonian Contr. Bot, 2:1-42.
28. Ruinen, J.
1956 The phyllosphere of leaves. Nature 177-220.
29. Rzedowski, J.
1961 Vegetación del Estado de San Luis Potosí.
Tesis. 228 pp.
30. Schimper, E.
1894 Veber Bau und Lebensweise der Epiphyten West-
indiens. Bot. Zbl. 17:192-195.
31. Slatyer, R. O.
1960 The cuticle. Bot. Rev. 26:331.
32. Smith, L. B.
1947 The subfamilies and genera of the Bromeliaceae.
Plant Life 1(2-3):40-44.
33. Solereder, H. y F. S. Meyer
1929 Bromeliaceae. I. Systematische Anatomie der
Monokotyledonen. Tomo IV. Berlín. 129 pp.

34. Stalfelt, M. G.
1955 The stomata as a hydrophotic regulator of the
water deficit of the plant.
Physiol. Plant. 8:572-593.

35. Tomlinson, P. B.
1969 Anatomy of the Monocotyledons III. Commelinales-
Zingiberales. Ed. por C. R. Metcalfe. Clarendon
Press, Oxford. 466 pp.

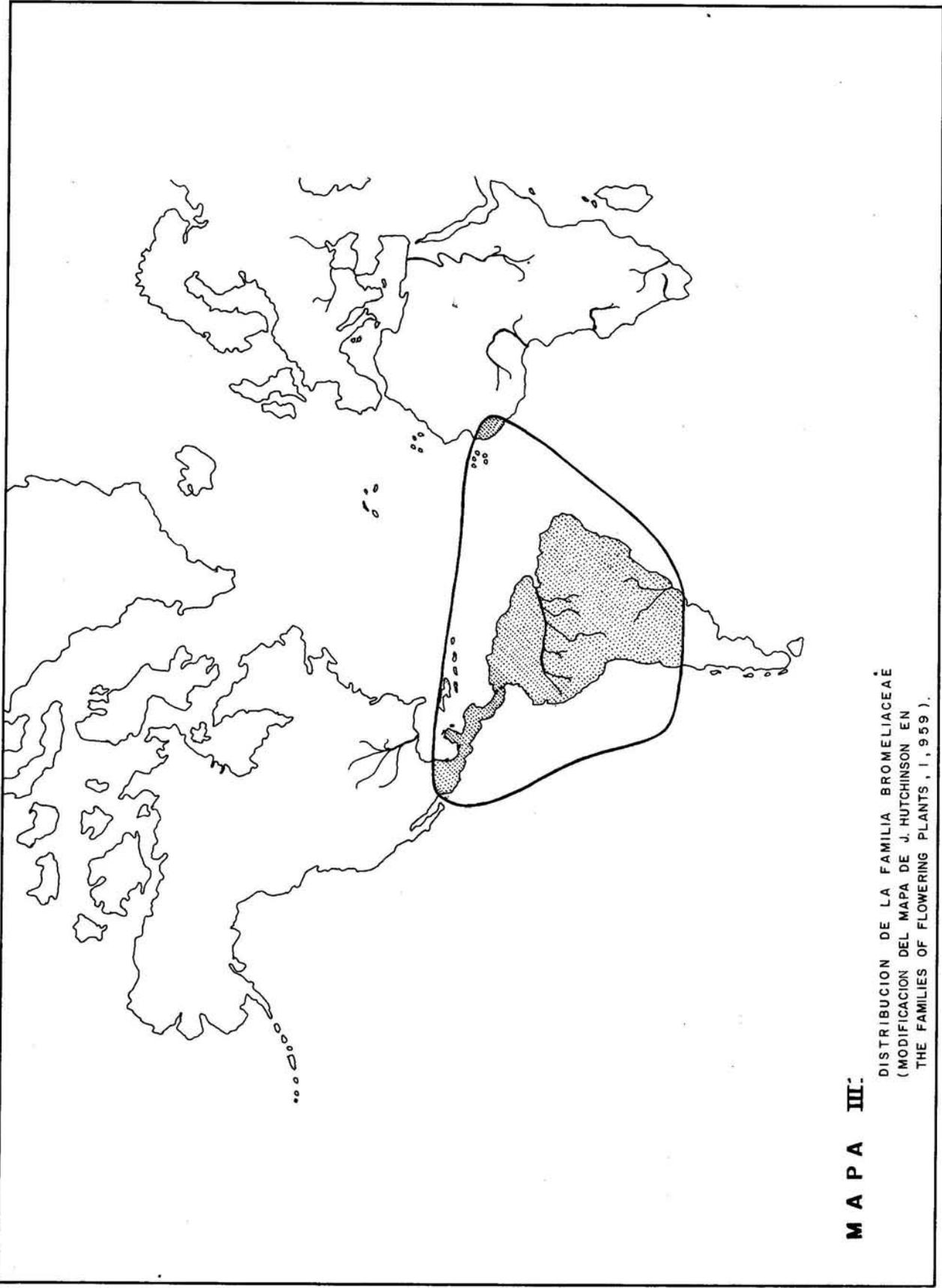
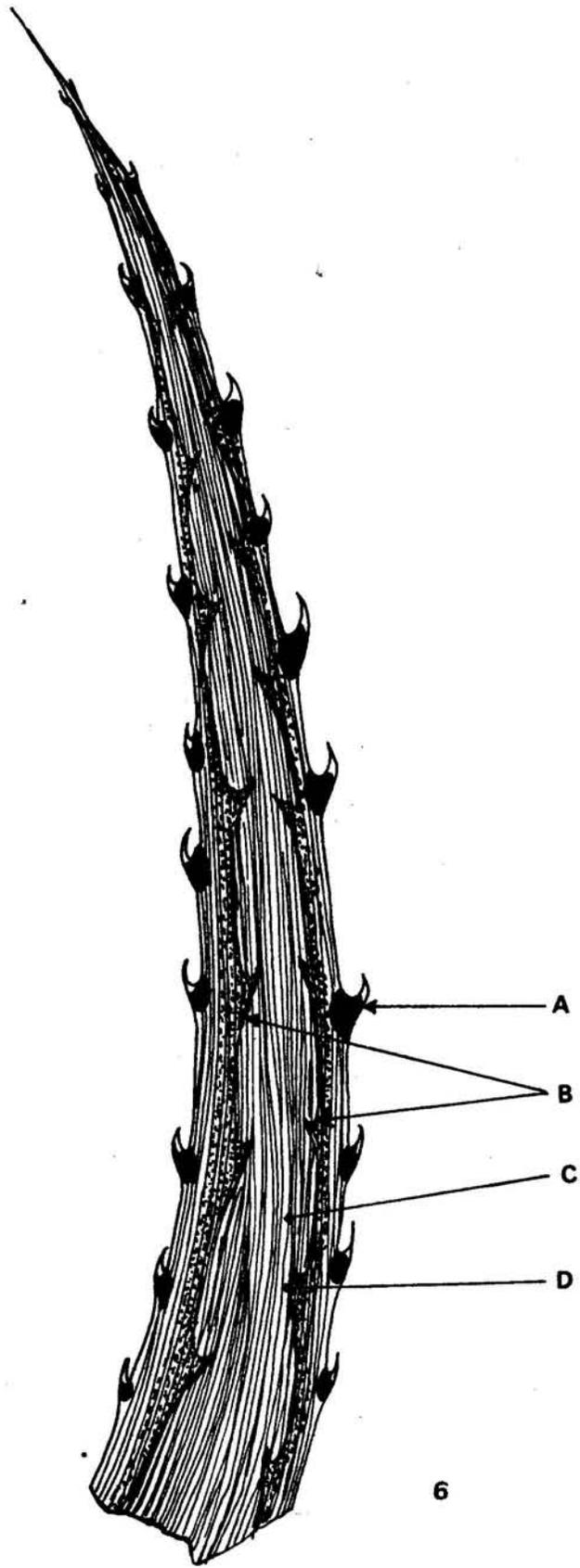


Figura 6 Vista abaxial de la hoja de H. glomerata

- A. Aguijón marginal.
- B. Impresiones o señales que aparecen en la superficie abaxial
- C. Zona intercostal
- D. Zona costal

Figura 6 a. Vista del aguijón.



6



6.1

Figura 7

Vista adaxial de la hoja de H. glomerata

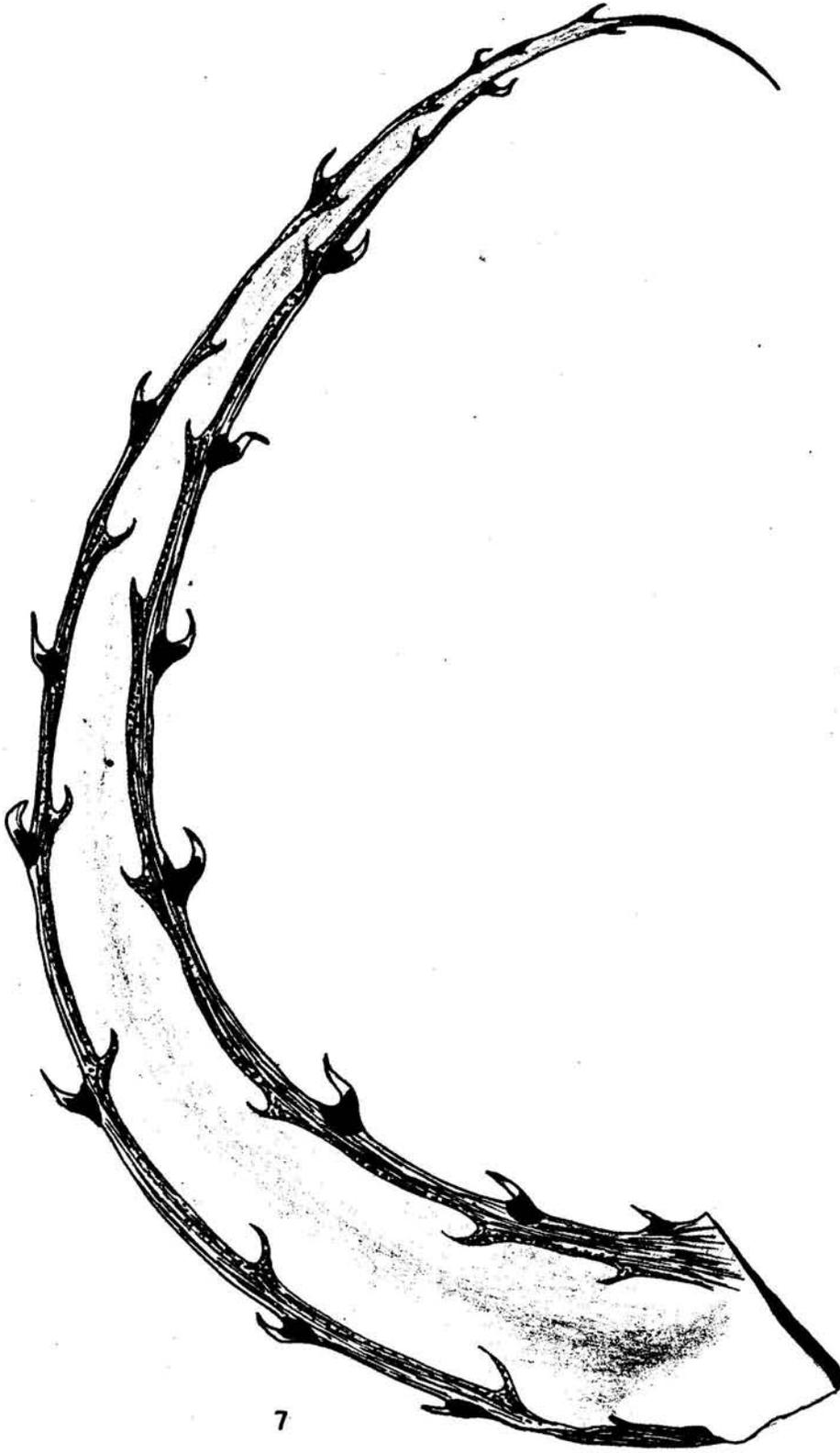
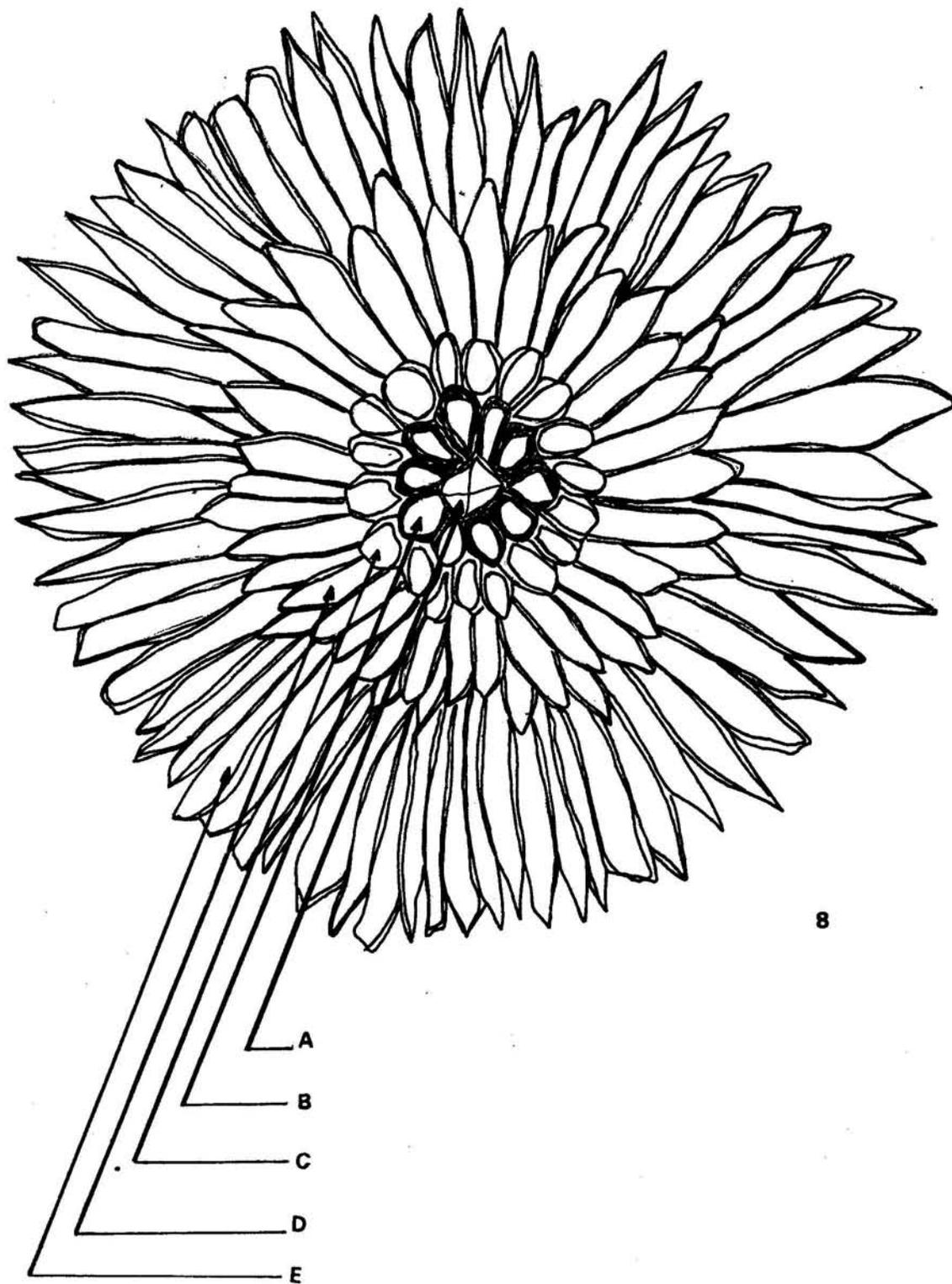


Figura 8

Vista frontal de la cúpula de una escama
de H. glomerata (450 X).

- A. Capa central
- B. Capa pericentral
- C. Capa subperiférica
- D. Capa periférica interior
- E. Capa periférica exterior



8

Figura 9 Epidermis adaxial de H. glomerata. (450 μ).

- A. Células epidérmicas
- B. Núcleos de las células
- C. Pared celular

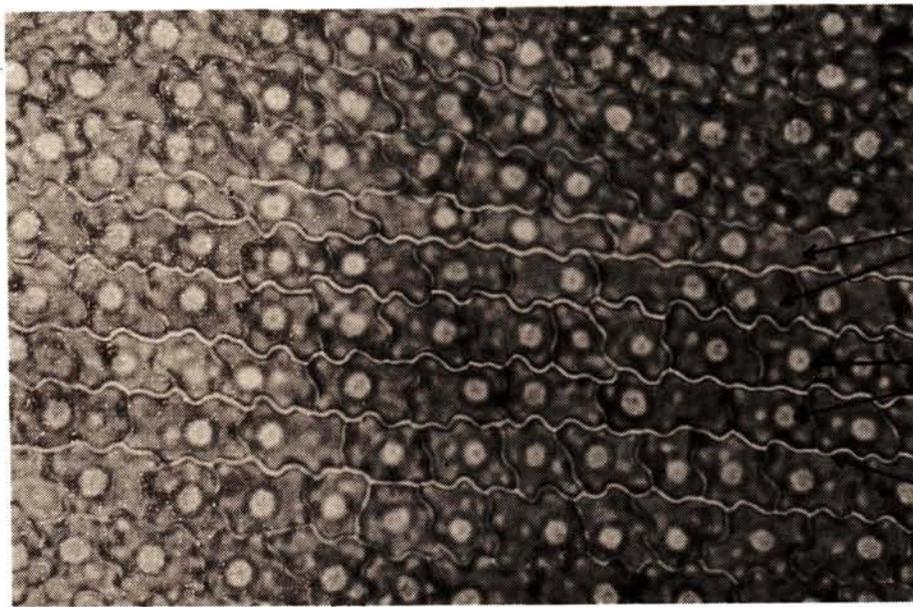


Figura 10 Vista frontal de las células epidérmicas de H. glomerata, superficie abaxial inferior (450 X).

- A. Célula epidérmica
- B. Núcleo de la célula
- C. Paredes celulares muy gruesas

Figura 11 Vista frontal del estoma, superficie a baxial de H. glomerata. (450 X).

- A. Ostiolo (estoma)
- B. Células oclusivas o guardianas
- C. Células epidérmicas modificadas o células vecinas

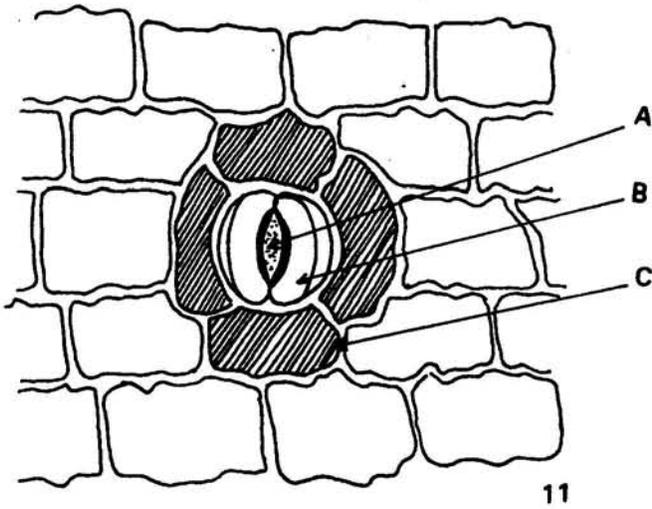
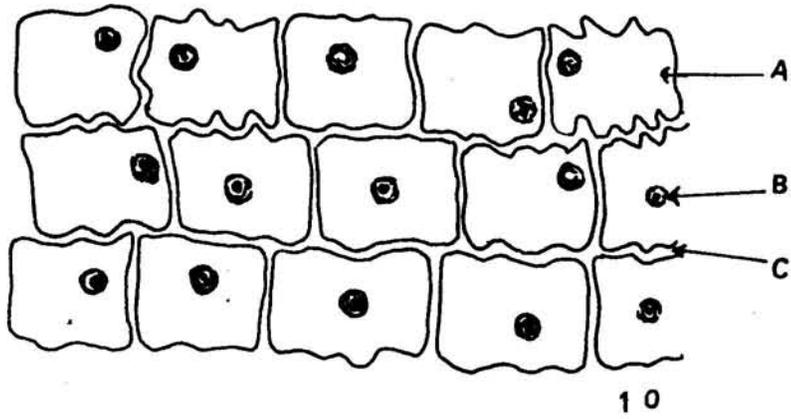


Figura 12

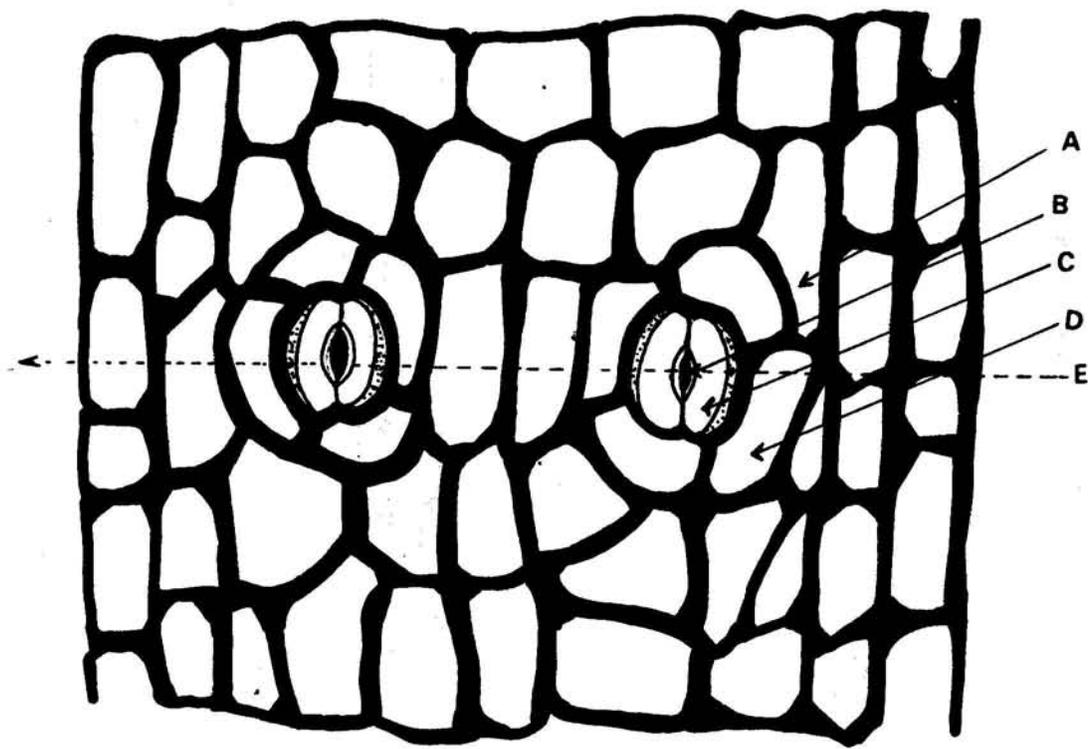
Vista subepidérmica de dos estomas de *H. glomerata* que se encuentran a la misma altura en la zona intercostal abaxial

- A. Traqueidas de la subepidermis o capa hipodérmica
- B. Foro o estoma
- C. Células oclusivas o guardianas del estoma
- D. Célula epidérmica vecina que aparece en el corte, porque al igual que la guardiana se encuentran hundidas
- E. Línea del corte transversal en que aparecerían las cámaras subestomáticas unidas.

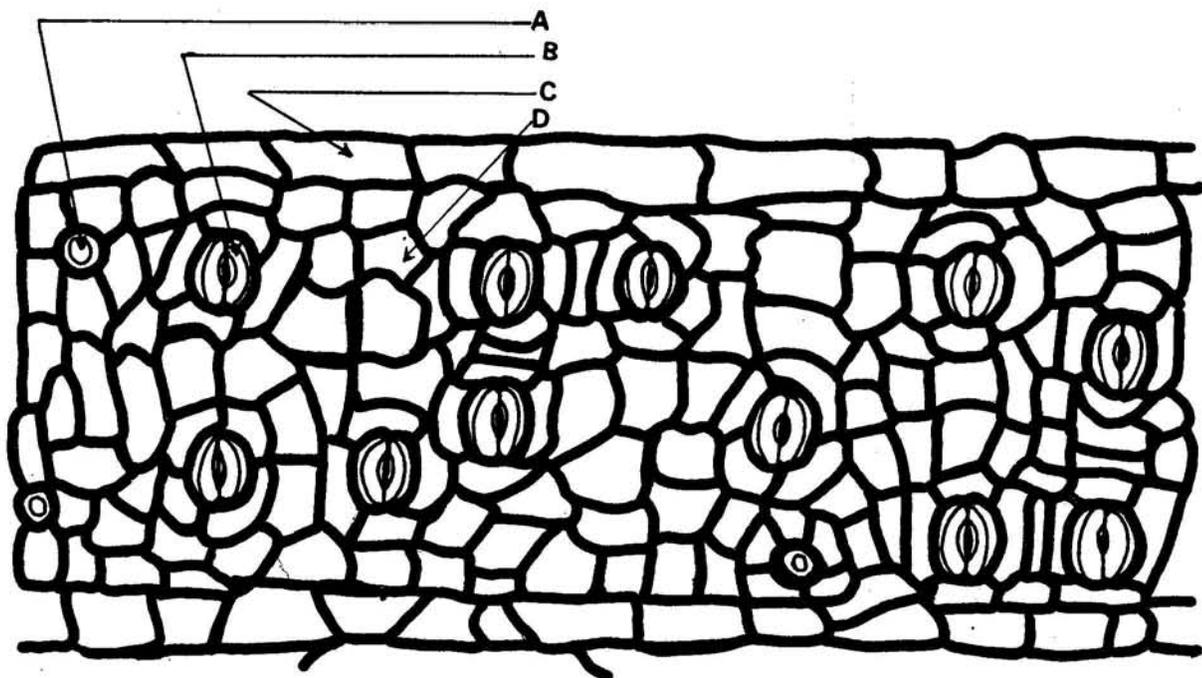
Figura 13

Disposición de los estomas en la zona intercostal. Corte subepidérmico. (450 X).

- A. Sitio en que se localiza el tricoma
- B. Estoma
- C. Traqueida subepidérmica más larga pues comienzan a alargarse hacia las costillas
- D. Traqueida corta intercostal, cercana a los estomas



12



13

Figura 14 Vista subepidérmica abaxial de H. glomerata,
localizando la distribución de los estomas
y las escamas en la zona intercostal

- A. Esclereidas cortas de la zona intercostal
- B. Estoma
- C. Base de la escama
- D. Plano de corte en que aparecerían las
criptas estomáticas juntas si se cortase transversal

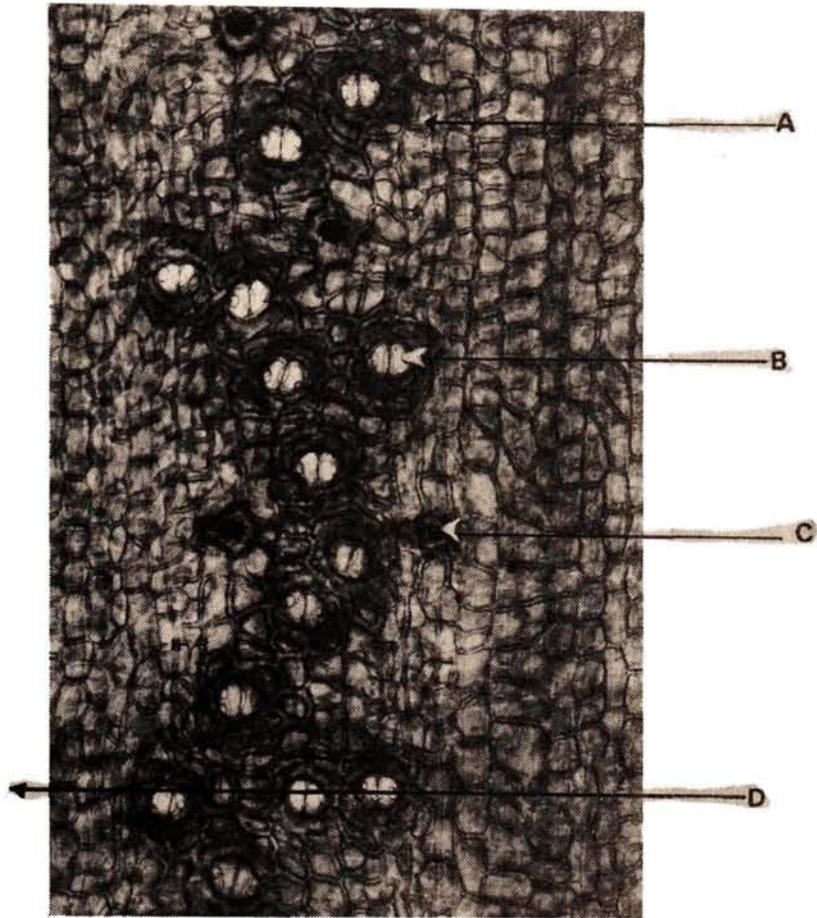


Figura 15 Esquema del estoma de H. glomerata visto en corte transversal. (450 X).

- A. Poro
- B. Pestaña o borde externo
- C. Célula guardiana y oclusiva
- D. Traqueida de la capa hipodérmica
- E. Célula subsidiaria
- F. Célula vecina
- G. Cutícula
- H. Célula epidérmica
- I. Células parenquimáticas con cloroplastos
- J. Cloroplastos
- K. Cavidad estomática

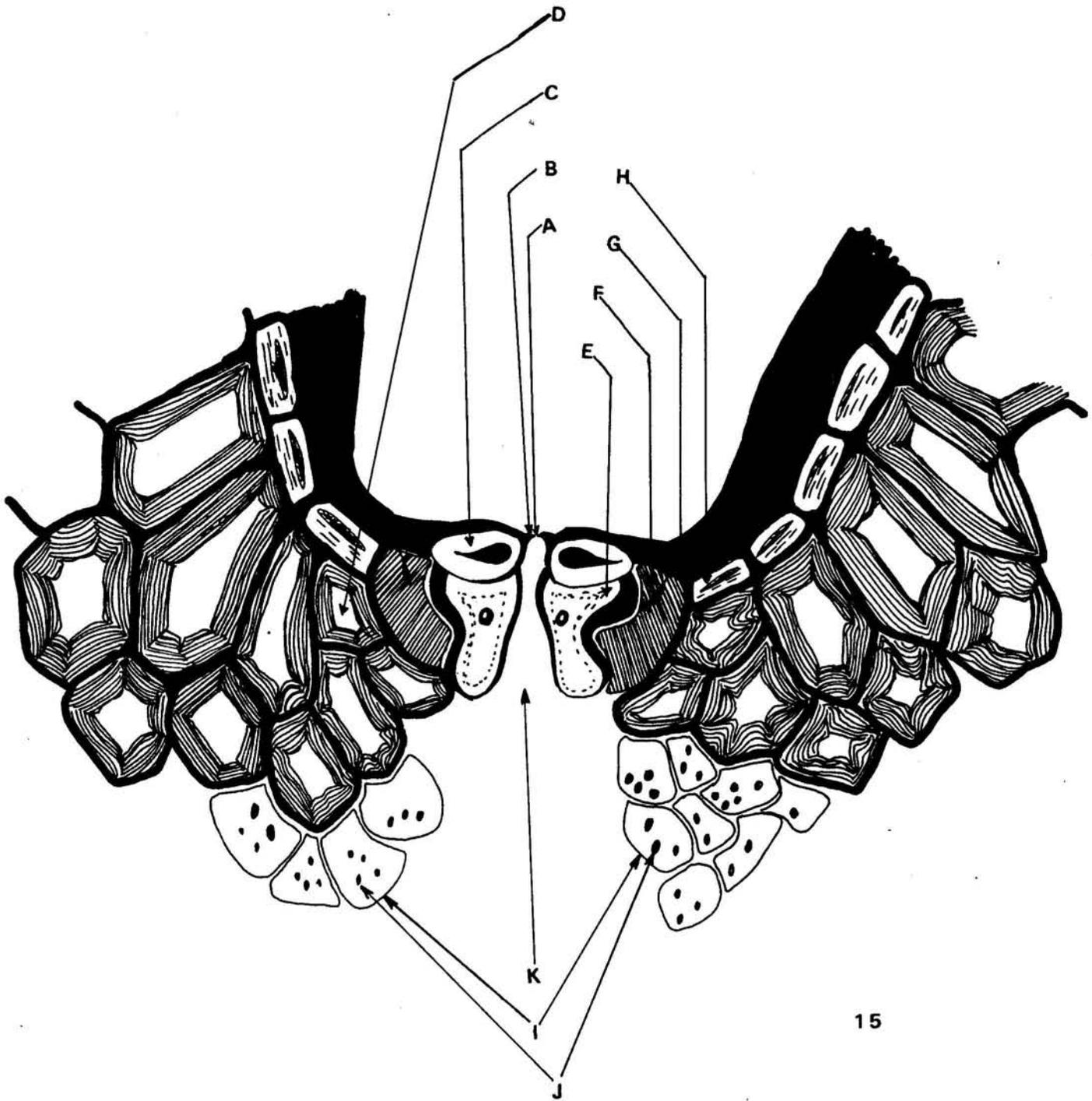


Figura 16 Estoma de H. glomerata en corte transversal
(450 X).

- A. Célula guarda u oclusiva
- B. Abertura o poro
- C. Cripta estomática
- D. Célula subsidiaria lateral

Figura 17 Estoma de H. glomerata en corte transversal
(600 X).

- A. Célula vecina
- B. Abertura o poro delimitado por los bor-
des externos
- C. Cripta estomática
- D. Célula subsidiaria
- E. Células epidérmicas

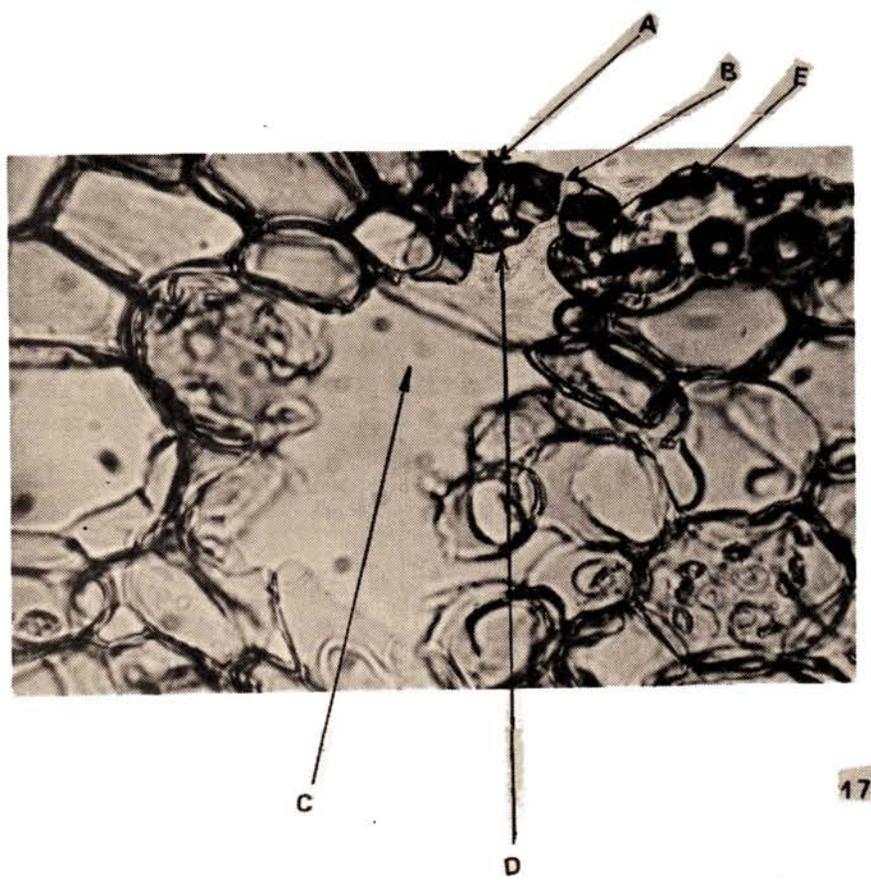
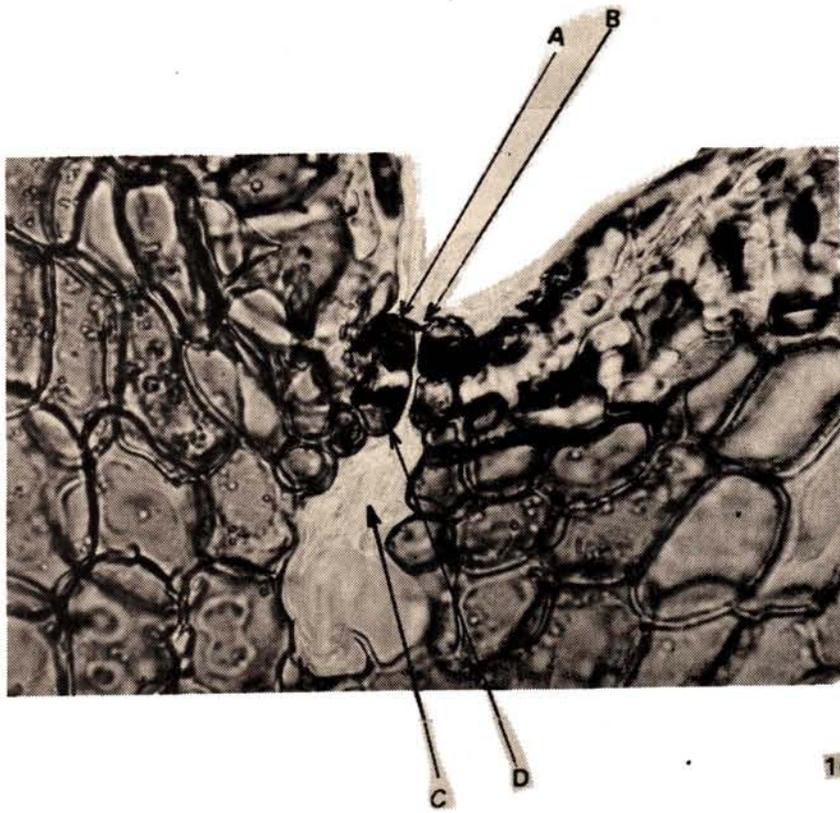


Figura 18

Dos estomas de H. glomerata cuyas criptas
estomáticas se unen en el mismo plano.

(Corte transversal, 450 X.

- A. Aberturas o poros
- B. Células guardianas
- C. Células vecinas
- D. Células epidérmicas
- E. Células de la hipodermis
- F. Células subsidiarias
- G. Cavidades subestomatales unidas
- H. Células del clorénquima.

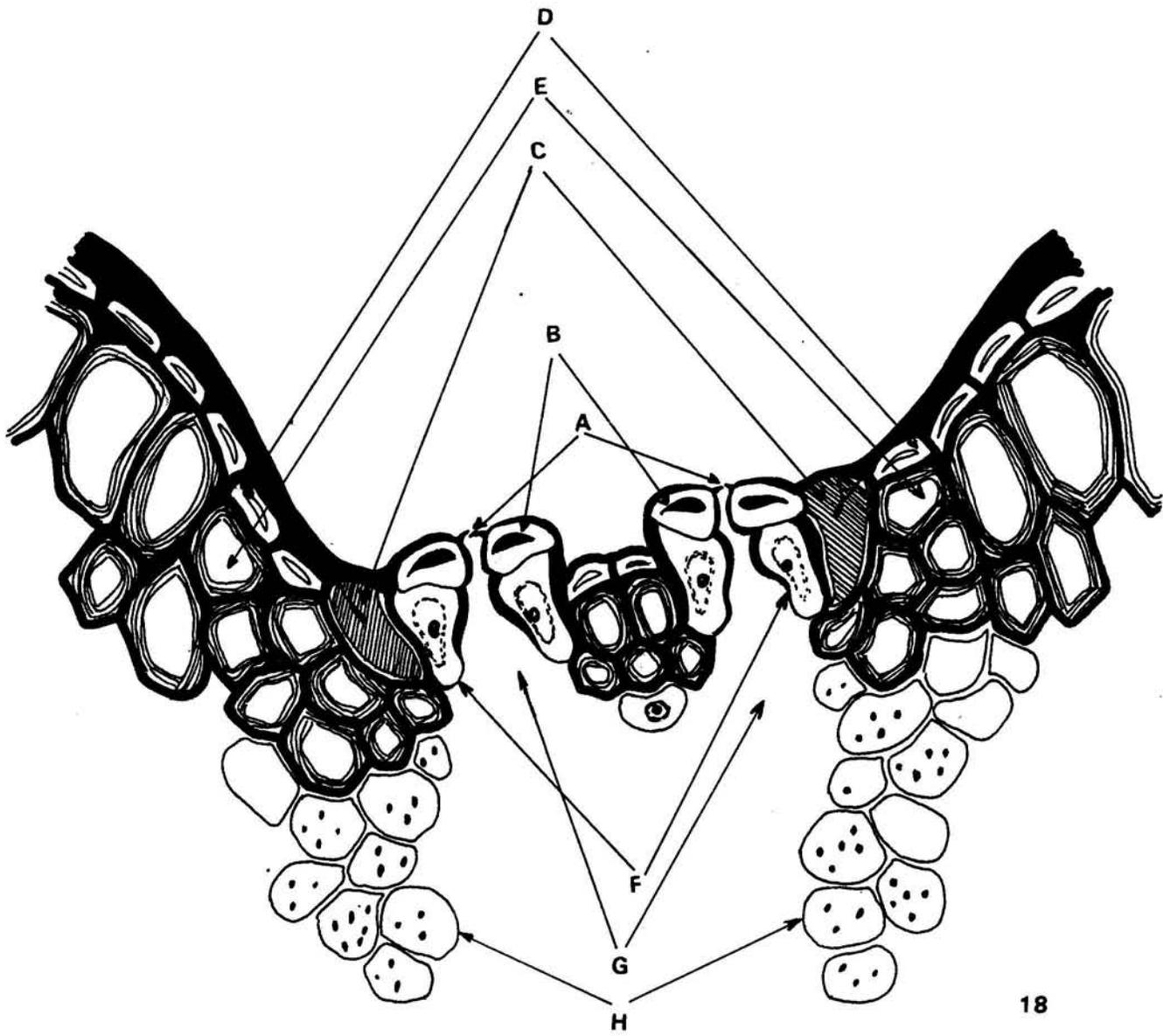


Figura 19 Esquema de una escama de H. glomerata en
sección transversal

- A. Células hipodérmicas
- B. Células de la epidermis
- C. Células de la base
- D. Células del tallo
- E. Células de la cúpula
- F. Células parenquimatosas
- G. Cutícula

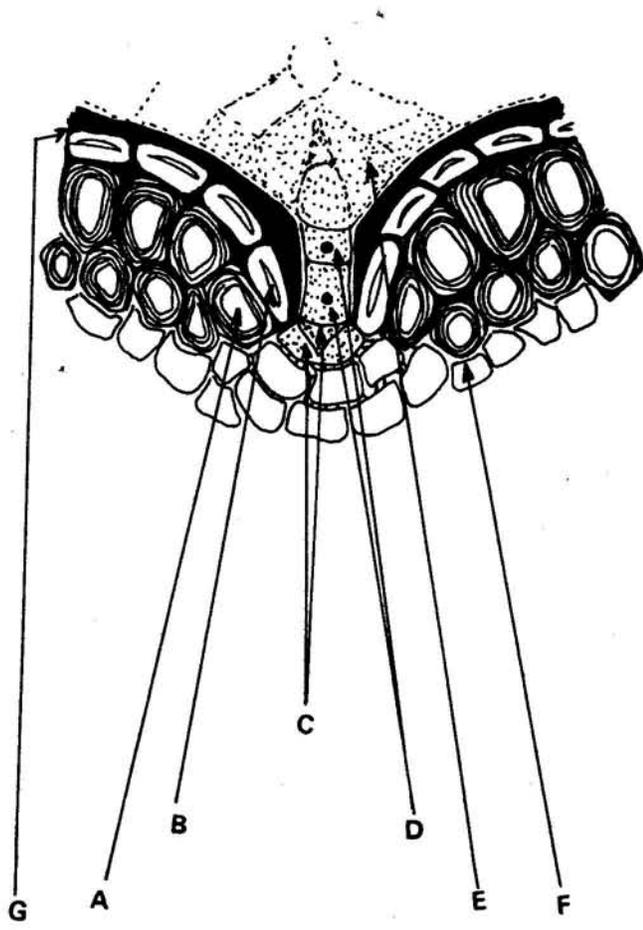


Figura 20

Haz mayor de H. glomerata
(450 X).

- A. Vaina esclerótica
- B. Metaxilema
- C. Parénquima xilemático
- D. Clorénquima
- E. Floema
- F. Parénquima floemático
- G. Protoxilema

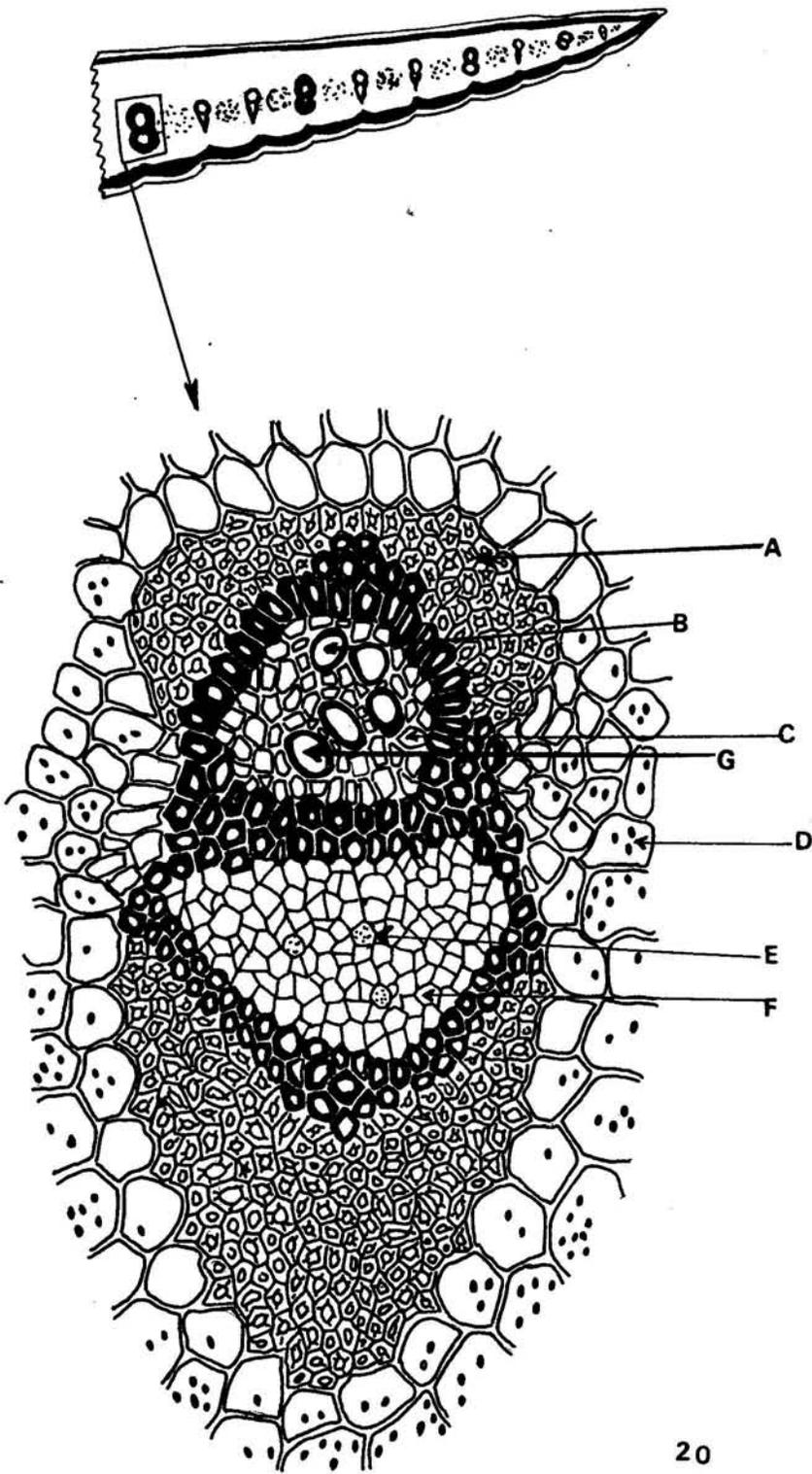


Figura 21 Fotografía de los haces vasculares de

H. glomerata (450 X).

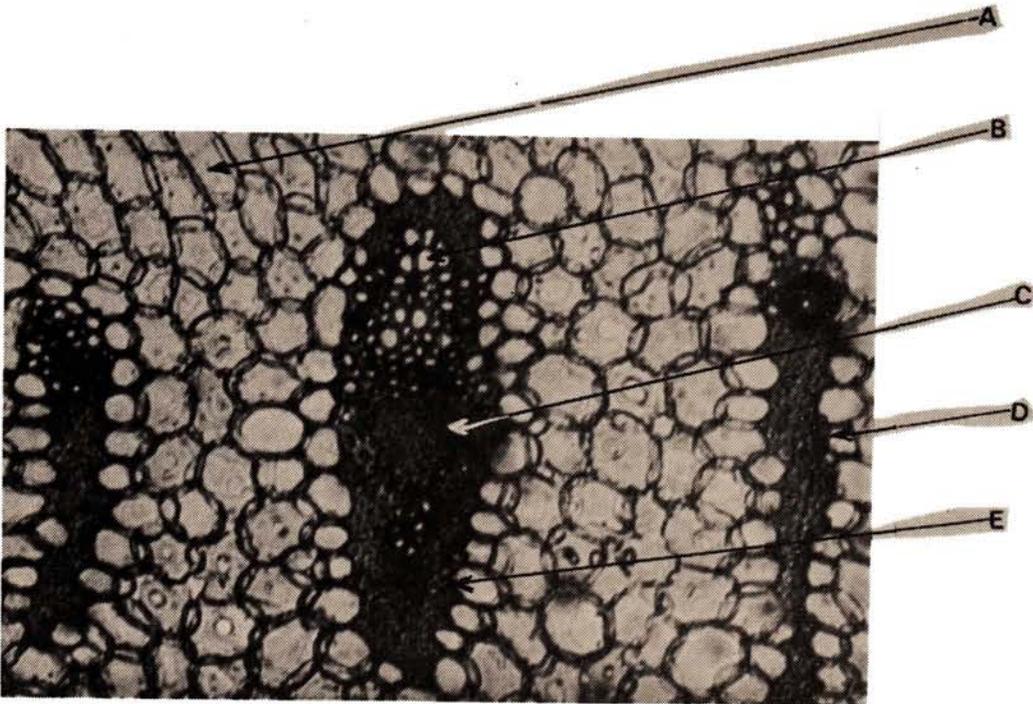
- A. Parénquima acuífero (water-storage tissue)
- B. Xilema
- C. Floema
- D. Vaina esclerenquimatosa
- E. Parénquima estrellado (no muy visible en este corte)
- F. Haz menor
- G. Parénquima clorofílico o clorénquima

Figura 22 Haces vasculares de H. glomerata (450X)

- A. Parénquima acuífero
- B. Xilema
- C. Floema
- D. Haz menor
- E. Vaina fibrosa



21



22

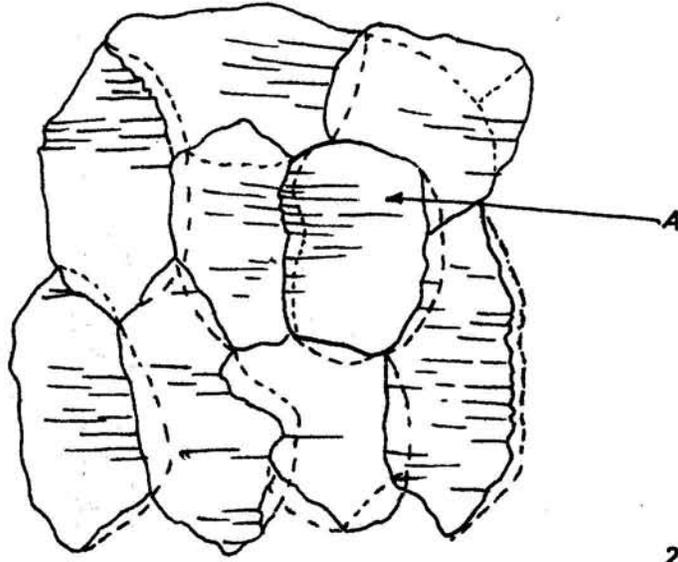
Figura 23 Parénquima acuífero de H. glomerata (450 X).

A. Células del parénquima acuífero muestran
do la sinuosidad de sus paredes

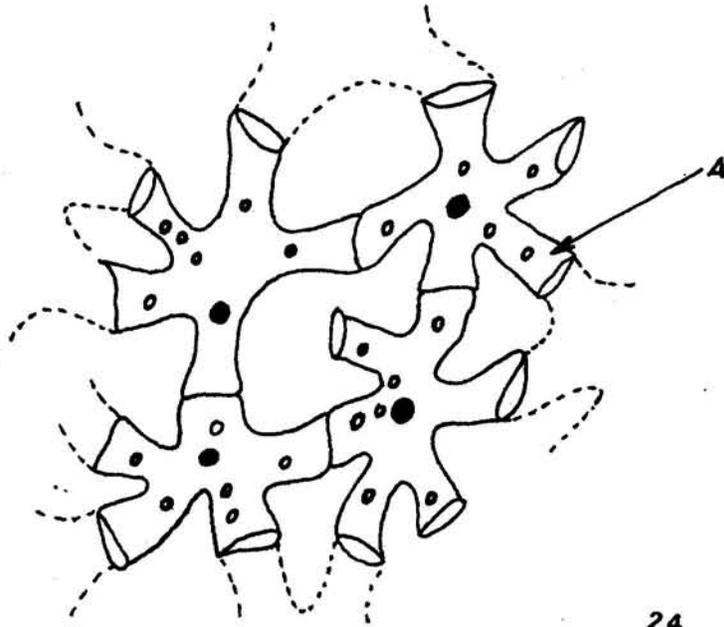
Figura 24 Parénquima estrellado (aerénquima) de

H. glomerata (450 X).

A. Células del aerénquima



23



24

Figura 25

Corte transversal de hoja de H. glomerata

(100 X).

- A. Cutícula
- B. Epidermis adaxial
- C. Hipodermis adaxial
- D. Parénquima acuífero
- E. Haces vasculares
- F. Cutícula
- G. Epidermis abaxial
- H. Hipodermis abaxial
- I. Clorénquima
- J. Aerénquima

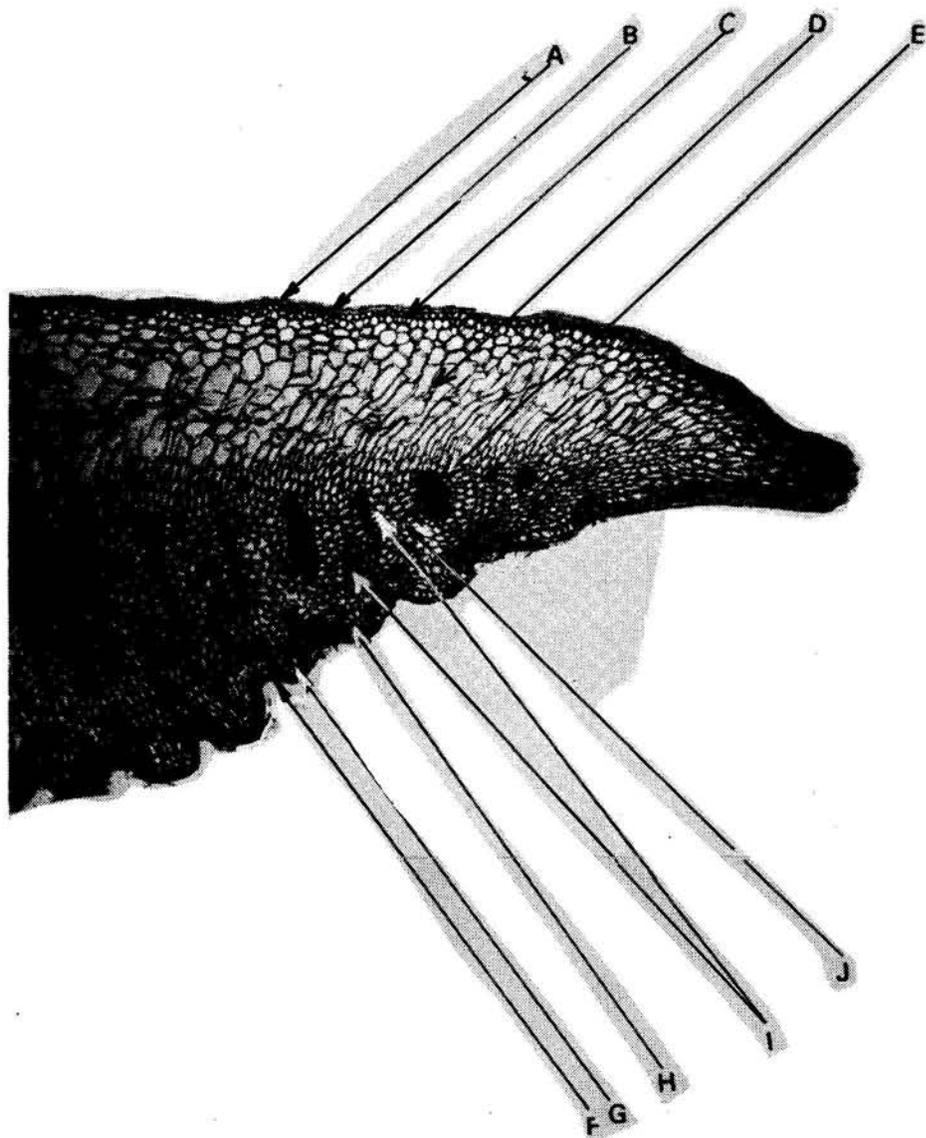


Figura 26

Hoja de A. mexicana

A. Haz de la hoja

B. Aguijones.

C. Envés de la hoja mostrando las costillas y zonas intercostales de la parte superior

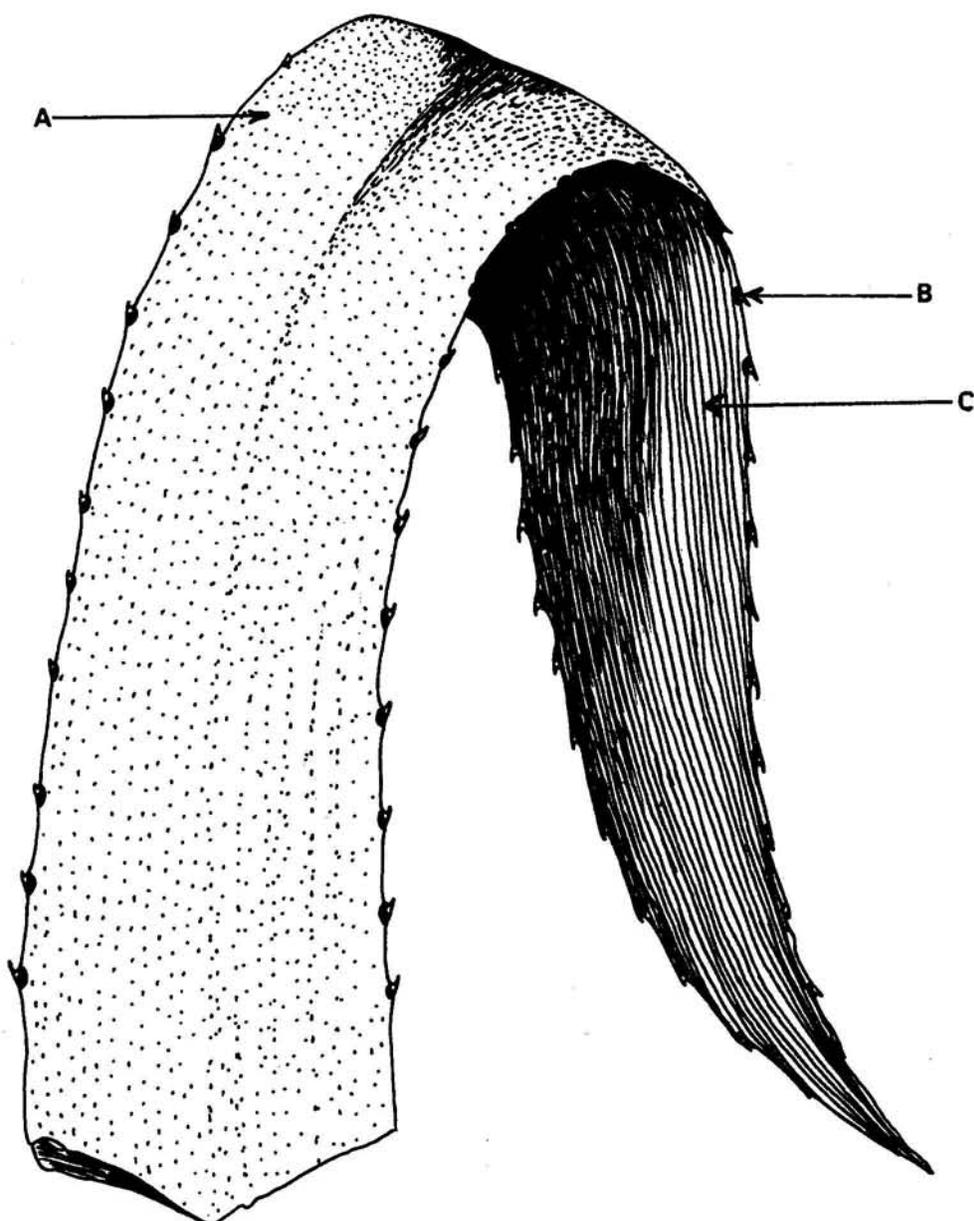


Figura 27

Epidermis adaxial de A. mexicana

- A. Células de las capas periféricas del tricoma que se observa colocado sobre células epidérmicas corrientes
- B. Células de la capa subperiférica del tricoma
- C. Célula de la capa central del tricoma
- D. Célula de la capa pericentral
- E. Célula epidérmica
- F. Núcleos de las células epidérmicas
- G. Paredes de las células epidérmicas
- H. Esclereidas de la capa hipodérmica que no se desprendieron; obsérvense claramente sus extremos ramificados

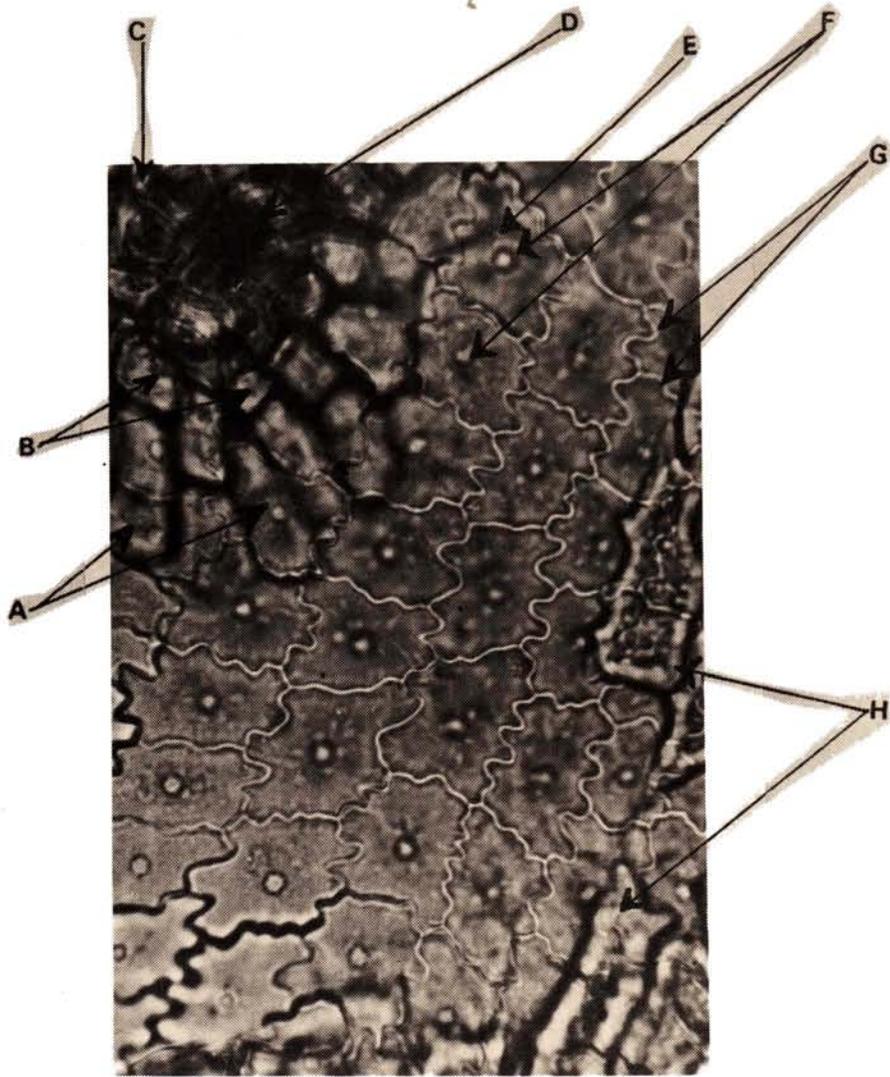


Figura 28

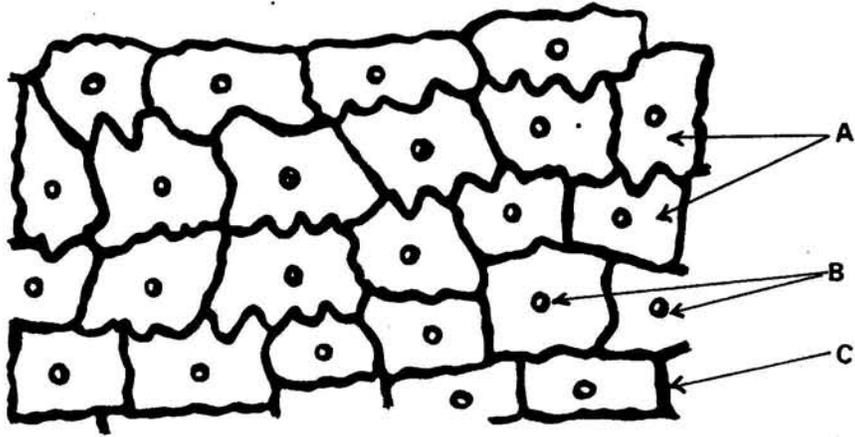
Células epidérmicas de la superficie abaxial
de A. mexicana (450 X).

- A. Células epidérmicas
- B. Núcleos de las células
- C. Paredes celulares

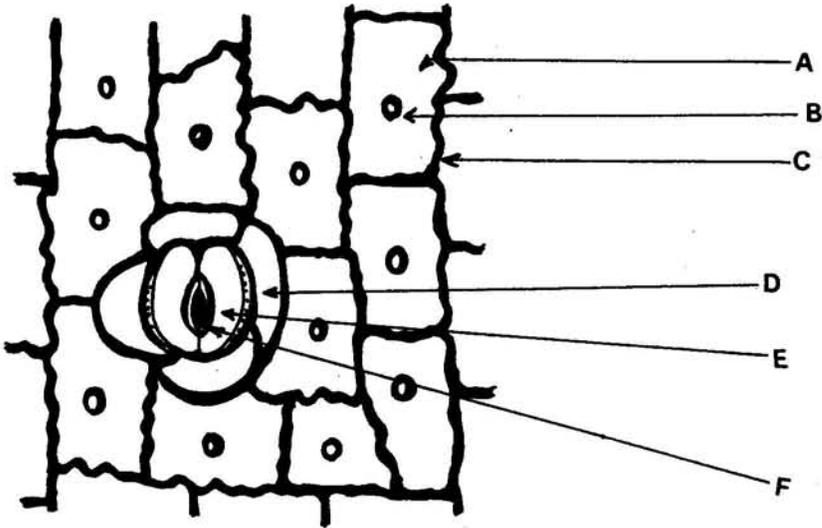
Figura 29

Esquema del estoma en la superficie abaxial.
Vista superficial (450 X).

- A. Célula epidérmica
- B. Núcleo
- C. Pared celular
- D. Célula epidérmica vecina modificada
- E. Célula guardiana u oclusiva
- F. Estoma o poro



28



29

Figura 30

Tricomas absorbentes de la superficie adaxial
inferior de la hoja de A. mexicana

(150 X).

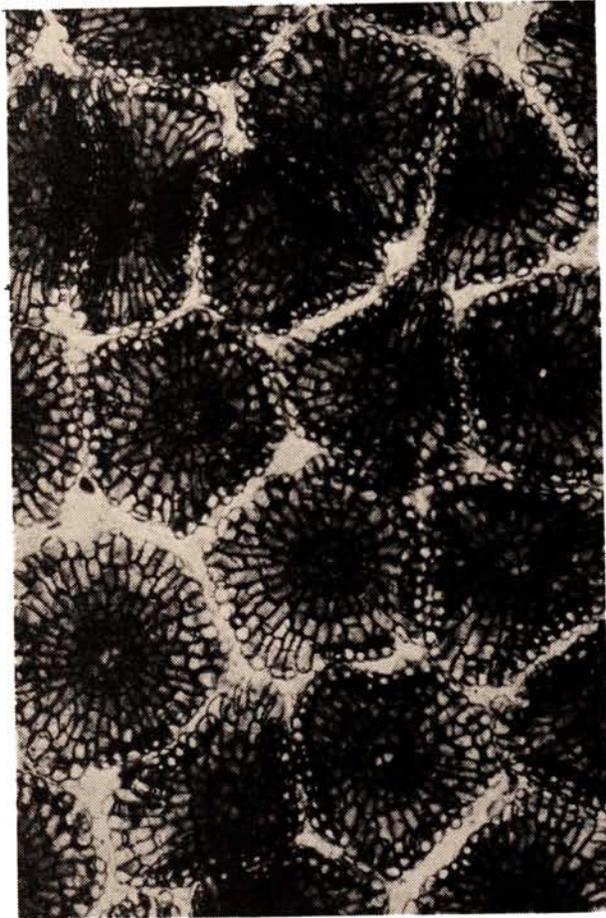


Figura 31 Epidermis abaxial inferior de A. mexicana,
mostrando la distribución de escamas y es-
tomas

A. Escama peltada

B. Estoma descubierto

C. Células epidérmicas no muy claras por-
que las esclereidas de la hipodermis no
se desprendieron y aparecen entremezcla-
das

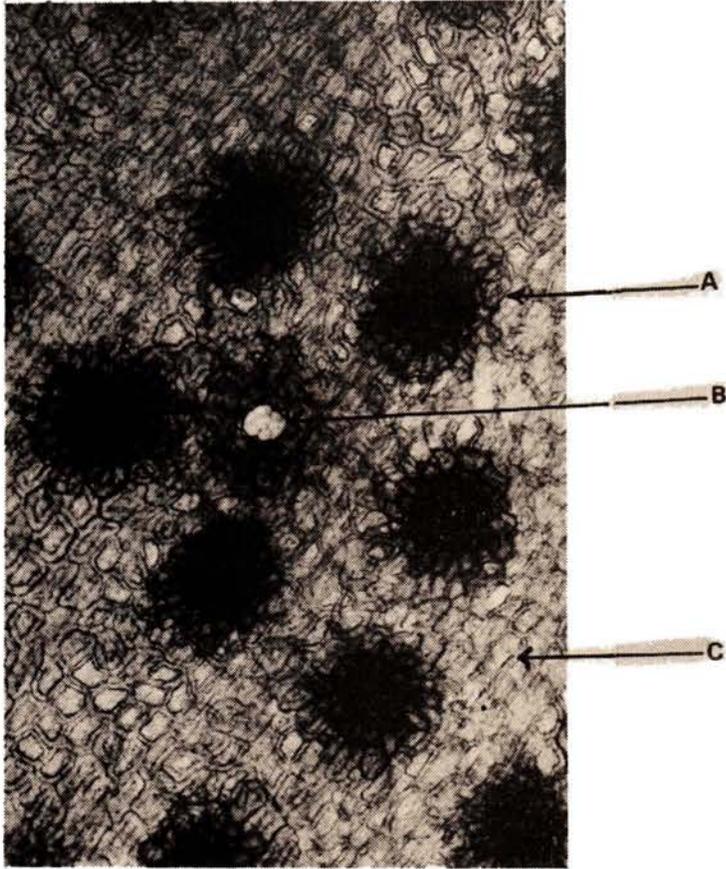


Figura 32

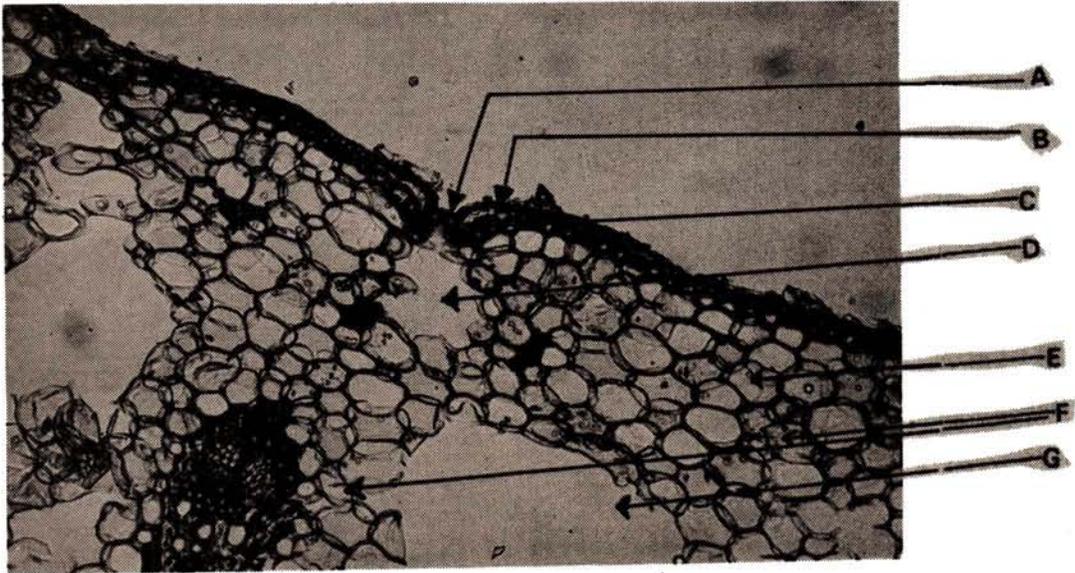
Corte transversal de hoja de A. mexicana
(450 X).

- A. Estoma
- B. Cutícula y epidermis
- C. Hipodermis
- D. Cripta estomática
- E. Parénquima acuífero
- F. Clorénquima
- G. Aerénquima; en este caso el tejido ha desaparecido formando un canal o espacio intercelular grande

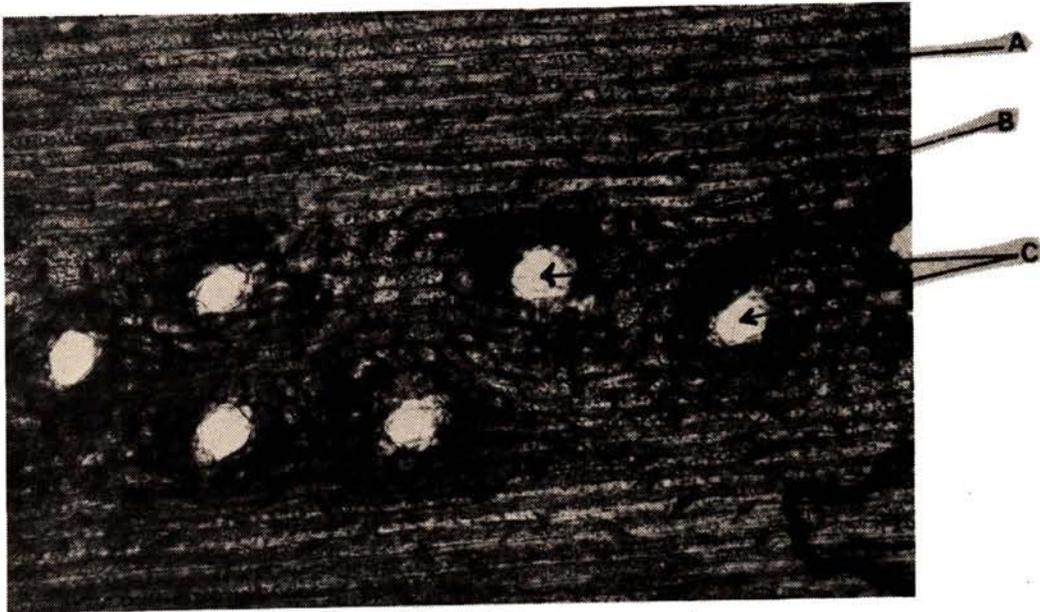
Figura 33

Distribución de los estomas en la subepidermis (hipodermis), de A. mexicana

- A. Esclereidas largas de la zona alta o costilla
- B. Esclereidas cortas de la zona intercostal
- C. Estomas



32



33

Figura 34

Estoma de A. mexicana (450 X)

- A. Poro o abertura del estoma
- B. Células guardianas
- C. Epidermis y cutícula
- D. Hipodermis
- E. Células parenquimáticas
- F. Banda fibrosa
- G. Célula subsidiaria
- H. Lóbulo de la célula subestomática modificada
- I. Célula subestomática lobulada

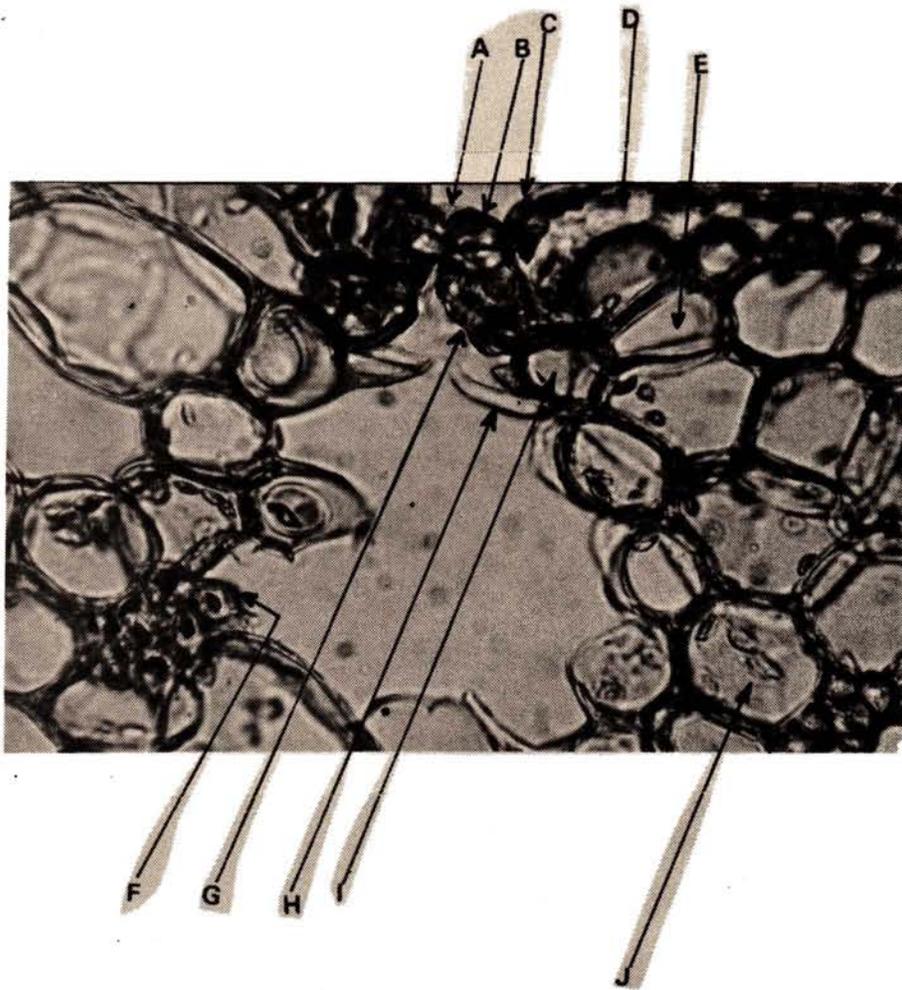


Figura 35

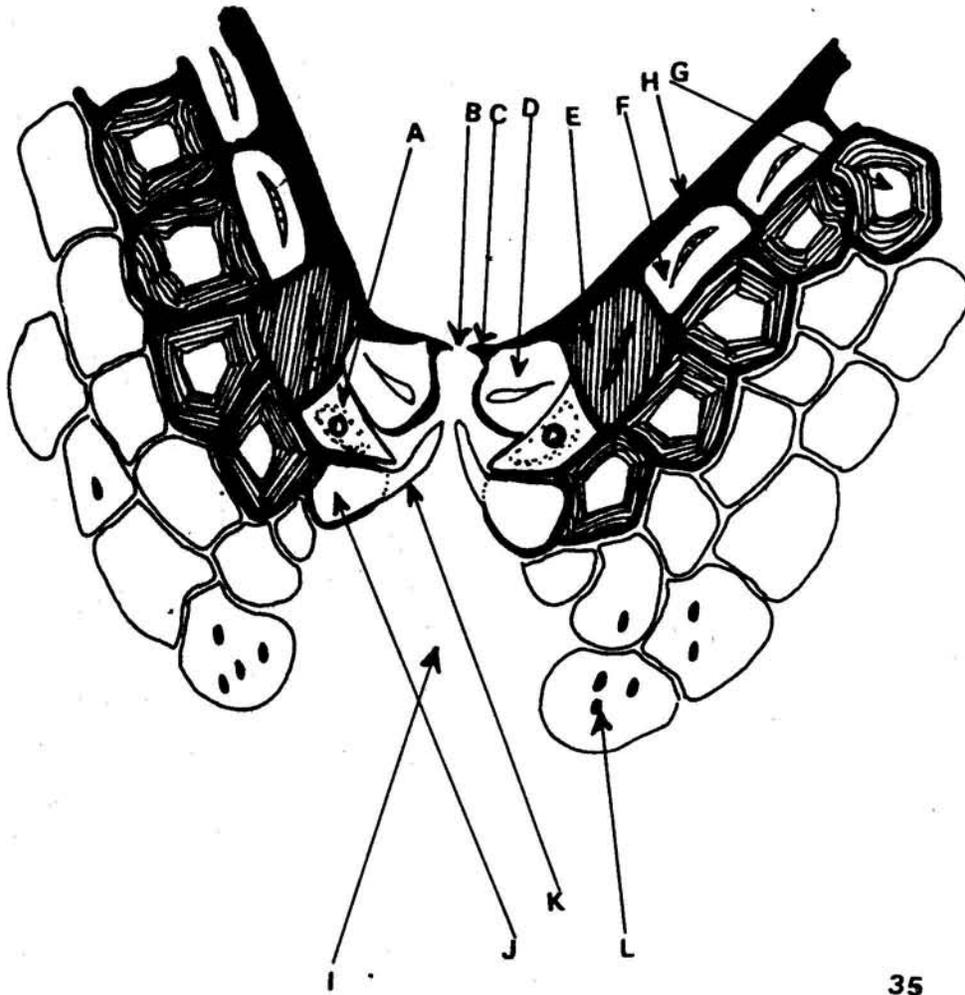
Esquema del estoma de *A. mexicana* visto en corte transversal (450X)

- A. Célula subsidiaria
- B. Abertura a poro
- C. Pestaña o borde externo
- D. Célula oclusiva o guardiana
- E. Célula epidérmica vecina
- F. Célula epidérmica corriente
- G. Esclereida hipodérmica
- H. Cutícula
- I. Cámara estomática
- J. Célula subestomatal modificada
- K. Lóbulo
- L. Células parenquimáticas con cloroplastos

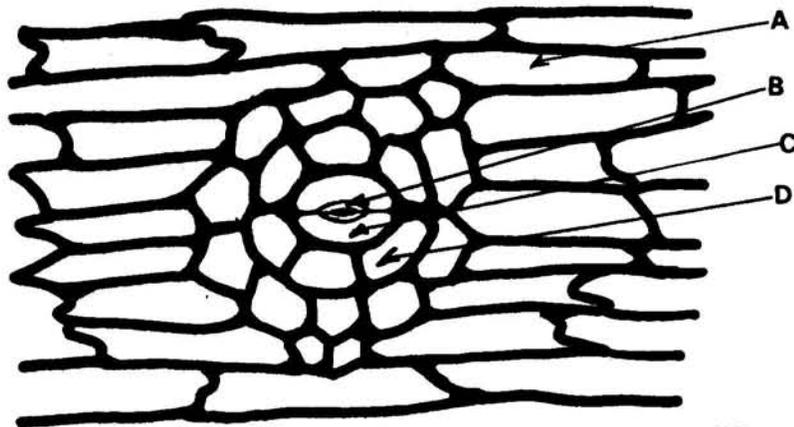
Figura 36

Esquema de la posición del estoma en la subepidermis o hipodermis (*A. mexicana*; 450 X.

- A. Esclereida hipodérmica larga
- B. Estoma
- C. Célula guardiana
- D. Célula (esclereida) hipodérmica corta



35



36

Figura 37 Esquema de la escama de A. mexicana en corte transversal (inmersión)

- A. Células de la cúpula
- B. Células del tallo
- C. Células del pie
- D. Célula epidérmica
- E. Esclereida hipodérmica
- F. Parénquima
- G. Cutícula

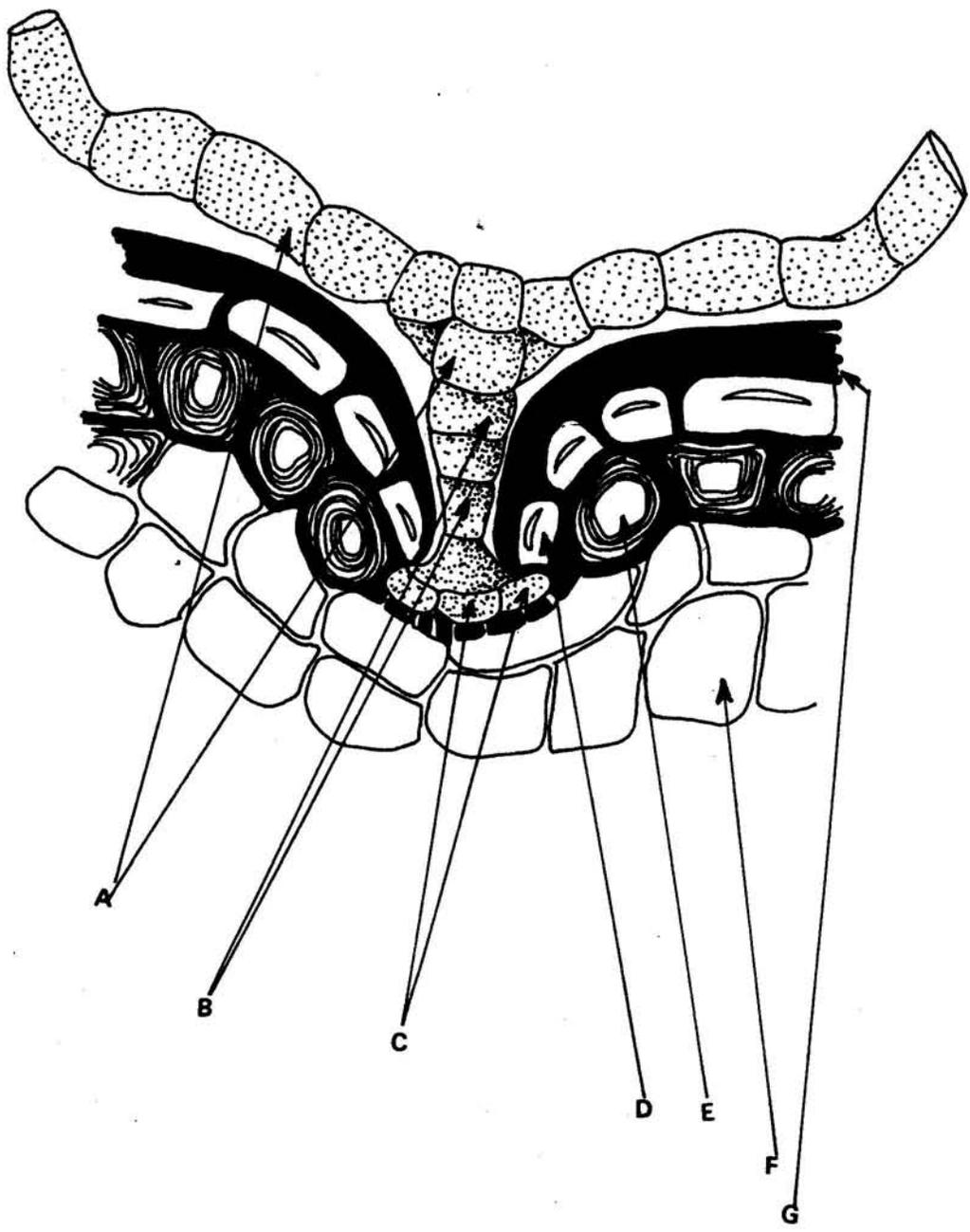


Figura 38

Fotografía del haz mayor en A. mexicana visto
en corte transversal (100 X).

- A. Cutícula y epidermis adaxial
- B. Hipodermis adaxial
- C. Parénquima acuífero
- D. Clorénquima
- E. Xilema
- F. Floema
- G. Vaina esclerótica
- H. Parénquima acuífero
- I. Banda fibrosa
- J. Clorénquima
- K. Hipodermis abaxial
- L. Cutícula y epidermis abaxial
- M. Parénquima aerífero y espacio intercelular •

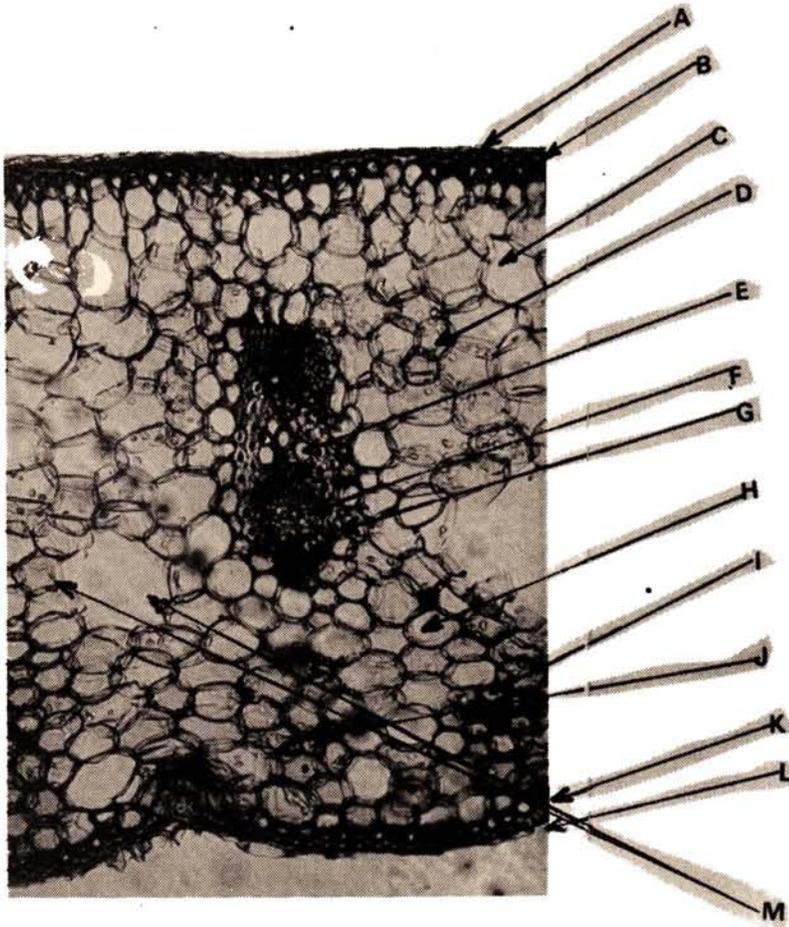
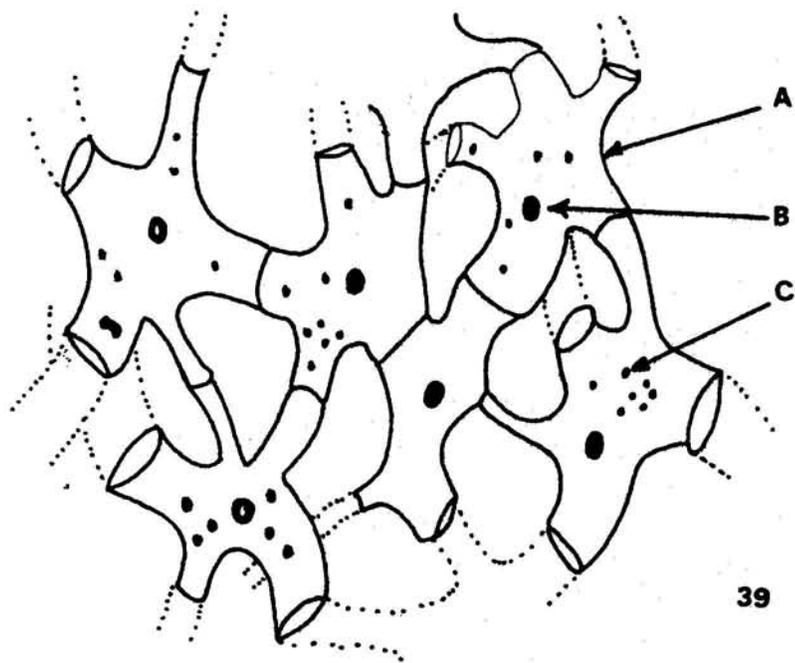


Figura 39 Tejido parenquimatoso, de células estrelladas; funciona como aerénquima (A. mexicana; 450 X.

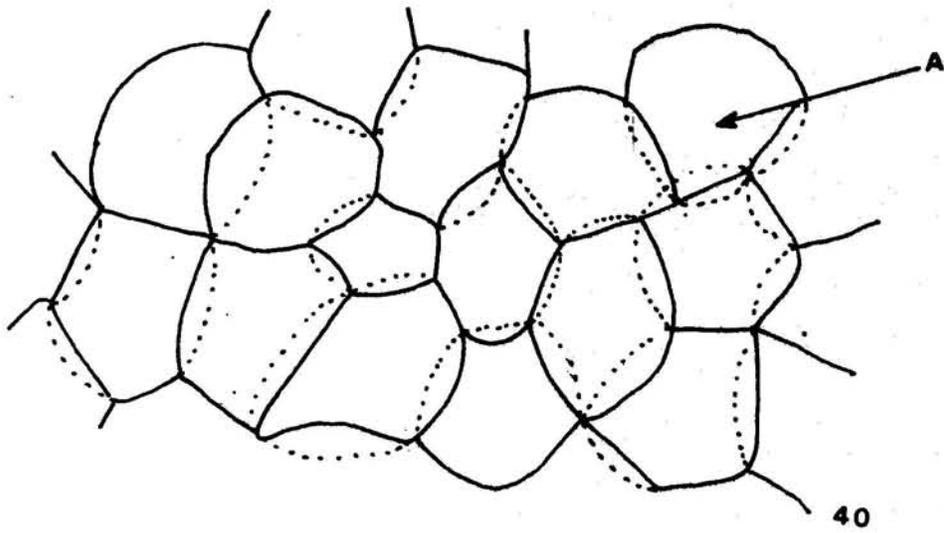
- A. Célula de parénquima estrellado
- B. Núcleos
- C. Inclusiones citoplasmáticas

Figura 40 Parénquima acuífero (colourless-tissue) de A. mexicana (450 X).

- A. Célula de parénquima



39



40

Figuras 41 y 42 Esquema comparativo de la distribución de tejidos en A. mexicana y H. glomerata, vistos en corte transversal

Figura 41

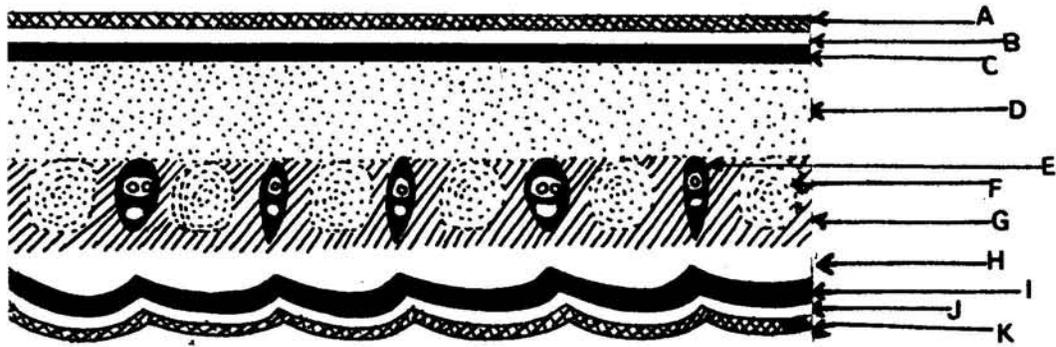
H. glomerata

- A. Cutícula adaxial
- B. Epidermis adaxial
- C. Hipodermis adaxial
- D. Parénquima acuífero
- E. Haz vascular
- F. Aerénquima
- G. Clorénquima
- H. Parénquima
- I. Hipodermis abaxial
- J. Epidermis abaxial
- K. Cutícula abaxial

Figura 42

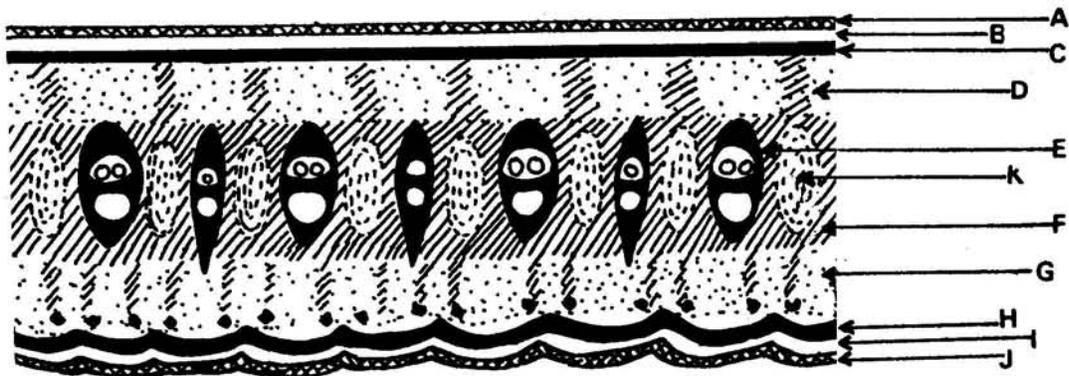
A. mexicana

- A. Cutícula adaxial
- B. Epidermis adaxial
- C. Hipodermis adaxial
- D. Parénquima acuífero
- E. Haz vascular
- F. Clorénquima costal
- G. Parénquima acuífero abaxial
- H. Hipodermis abaxial
- I. Epidermis abaxial
- J. Cutícula abaxial
- K. Aerénquima



H. GLOMERATA.

41.



A. MEXICANA.

42.

Figuras 43 y 44 Esquema de los haces vasculares de

A. mexicana (450 X).

Figura 43 Haz mayor

Figura 44 Haz menor

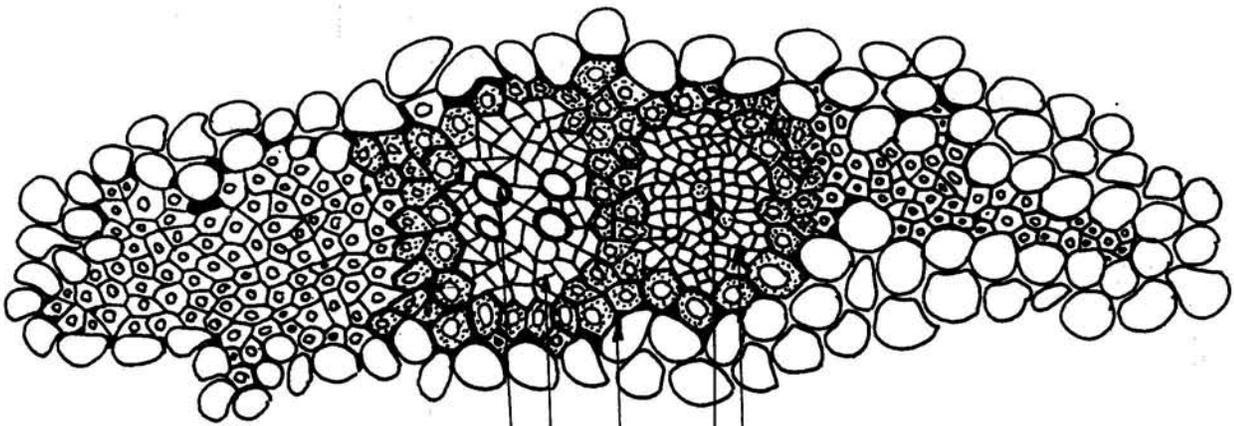
A. Xilema

B. Parénquima xilemático

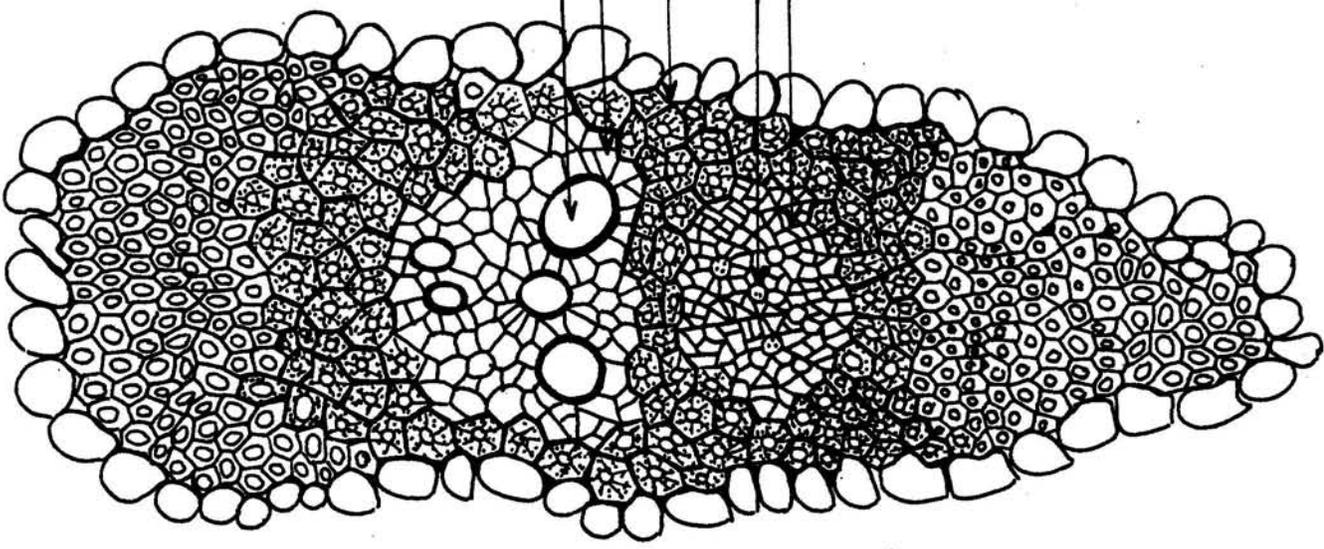
C. Vaina fibrosa

D. Floema

E. Parénquima gloemático

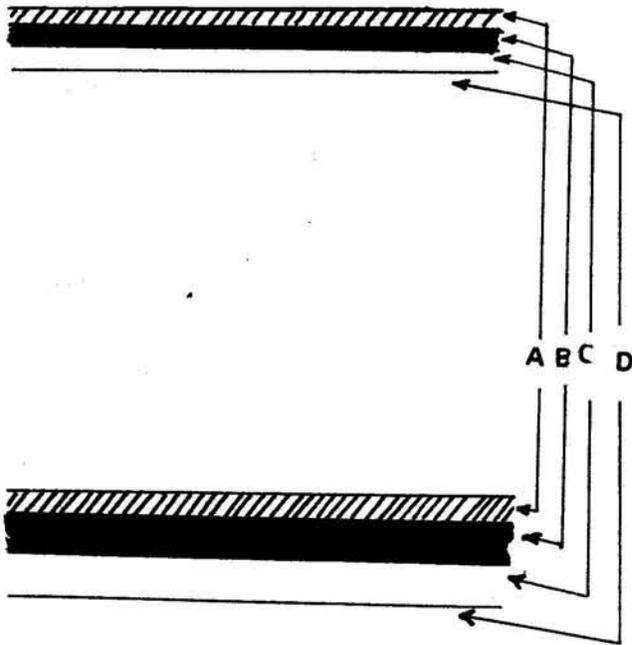


A B C D E



Figuras 45 y 46 Esquema de la cutícula de A. mexicana (45)
y H. glomerata (46)

- A. Capa epicuticular
- B. Capa cuticular
- C. Capa subcuticular cerosa
- D. Pared celular



45.
A. MEXICANA

46.
H. GLOMERATA

Apéndice N° 1

LISTA DE ESPECIMENES CONSULTADOS PARA ELABORAR
LOS MAPAS DE DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES

| Espece | Colector y Número | Localidad | Herbario |
|---------------------|--------------------------------|--|----------|
| <u>H. glomerata</u> | Wood 253307 | E.E.U.U.: de Texas, Falcon Heights. | TEX |
| <u>H. glomerata</u> | Runyon 92 | E.E.U.U.: E. de Te- xas, cerca de Napato. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Runyon 93 | E.E.U.U.: E. de Te- xas, cerca de Roma y Napato. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | McKelvey 1784 | E.E.U.U.: E. de Te- xas, en Zapata. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | McKelvey 1785 | E.E.U.U.: E. de Te- xas, Starr Co. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Cory 35825 | E.E.U.U.: E. de Te- xas, Zapata. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Clover 523 | E.E.U.U.: E. de Te- xas, entre Roma y Starr Co. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | McKelvey 744544 | E.E.U.U.: E. de Te- xas, Starr Zapata Counties. | UC |
| <u>H. glomerata</u> | ⁺ Rzedowski 7474 | México: E. San Luis Potosí, al este Cd. Valles. | MEXU |
| <u>H. glomerata</u> | ⁺ Matuda 4848 | México: E. de Chia- pas, Motozintla. | MEXU |
| <u>H. glomerata</u> | ⁺ Rzedowski 5892 | México: E. de S. L. Potosí, al oeste de Jesús M. | MEXU |
| <u>H. glomerata</u> | ⁺ Matuda 3215 | México: Valle del Bravo | MEXU |

| Espece | Colector y Número | Localidad | Herbario |
|---------------------|--------------------------------------|--|----------|
| <u>H. glomerata</u> | Rowell, Paxon y Barkley 166748 | México: E. de Gue rrero, Chilpancin go. | TEX |
| <u>H. glomerata</u> | Breedlove 14478 | México: E. de Chia pas, Municipio de la Trinitaria | MICH |
| <u>H. glomerata</u> | Bartlett 10358 | México: E. de Tamau lipas, Cerro Tres Vetas. | MICH |
| <u>H. glomerata</u> | Rzedowski 5892 | México: E. de S.L. Potosí, Sierra San Miguelito. | MICH |
| <u>H. glomerata</u> | Bartlett 10383 | México: E. de Tamau lipas, Cerro Tres Vetas. | MICH |
| <u>H. glomerata</u> | Schaffner 501 | México: E. S. L. Potosí. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Moore 1692 | México: E. de Hidal go, N. Jacala. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Parry y Palmer | México: E. de S. L. Potosí. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Moore 5093 | México: E. de Guerre ro, Petaquillas | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Palmer 609 | México: E. de S. L. Potosí | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Nelson 6615 | México: E. Tamauli pas, cerca de S. José | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Rowell 1409280 | México: E. de Guerre ro, Chilpancingo. | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Moore 5093 | México: E. de Guerre ro, Mazatlán. | UC |
| <u>H. glomerata</u> | Standley 62525 | Guatemala: Dpto. de Quiché, Sacapulas. | GH |

| Espece | Colector y Número | Localidad | Herbario |
|---------------------|----------------------------|--|----------|
| <u>H. glomerata</u> | Steyermark 50792 | Guatemala: Huehue- tenango, Cuilco | GH |
| <u>H. glomerata</u> | Ehrenberg 1001 | Guatemala: Puente de Dios | GH |
| <u>A. mexicana</u> | + Bravo 50092 | México: E. de Puebla, Ajenjibre | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Miranda 66558 | México: E. de Puebla, Necaxa | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Miranda 66557 | México: E. de Puebla, | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Bravo 125143 | México: E. de Veracruz, Zapoapán. | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | Beutelspacher 133771 | México: E. de S. L. Po- tosí, Tamazunchale. | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Bravo 12514 | México: E. de Veracruz, Zapocapán. | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | Beutelspacher 133772 | México: E. de S. L. Po- tosí, Cd. Valles. | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Miranda 70755 | México: E. de Córdoba, Ojo de Agua | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Beutelspacher 141658 | México: E. de Veracruz, Tuxtla. | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Martínez 563 | México: E. de Oaxaca, Chiltepec. | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | + Schultes y Reko 55013 | México: E. de Oaxaca, noroeste. | MEXU |
| <u>A. mexicana</u> | Bourgeau 3106 | México: E. de Veracruz, Orizaba. | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Purpus 15371 | México: E. de Veracruz, Zapacuán. | GH |

| Especie | Colector y Número | Localidad | Herbario |
|--------------------|-----------------------|--|----------|
| <u>A. mexicana</u> | Purpus 618926 | México: E. de Veracruz, cerca de Zacuapán | F |
| <u>A. mexicana</u> | Carlson 1511970 | México: E. de Chiapas, Ocozocoautla | F |
| <u>A. mexicana</u> | Purpus 464212 | México: E. de Veracruz. | UC |
| <u>A. mexicana</u> | Rzedowski 10154 | México: E. de S. L. Po- tosí, Aquismón | MICH |
| <u>A. mexicana</u> | Harrison 242441 | México: E. de Tamaulipas, Sierra de Guatemala. | |
| <u>A. mexicana</u> | King 4728 | México: E. de S. L. Po- tosí, Xilitla. | MICH |
| <u>A. mexicana</u> | Steiermark 1043331 | Guatemala: Dpto. de San Marcos, Ixpal. | F |
| <u>A. mexicana</u> | Standley 989228 | Guatemala: Dpto. de San Marcos, Volcán Tojomulco. | F |
| <u>A. mexicana</u> | Lankester 1521 | Costa Rica: Cóncevas. | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Skutch 2390 | Costa Rica: San José | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Cooper 5958 | Costa Rica: Cartago | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Tonduz 7247 | Costa Rica: Golfo Dulce. | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Greenman 5550 | Costa Rica: Cartago, Aguascalientes. | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Smith 6825 | Costa Rica: Llanuras de Sta. Clara. | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Carlson 1681066 | Costa Rica: Río Santa Clara, Limón. | F |
| <u>A. mexicana</u> | Valerio 1517 | Costa Rica: Cartago, Orosí. | F. |
| <u>A. mexicana</u> | Tonduz 10074 | Costa Rica: Santo Domingo de Osa. | CR |

| Especie | Colector y Número | Localidad | Herbario |
|--------------------|--------------------------------|----------------------------------|----------|
| <u>A. mexicana</u> | Scarce, Leo Haines 38211 | Costa Rica: Car taço, al sur. | CR |
| <u>A. mexicana</u> | Allen 2881 | Panamá: Valle de Antón. | GH |
| <u>A. mexicana</u> | Allen 2900 | Panamá: Valle de Antón. | GH |

Nota:

Los ejemplares marcados con + fueron
examinados para efectuar este trabajo.