

## Anatomía foliar de la subtribu Conceveibinae (Euphorbiaceae)

José Murillo-A.

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia;  
jmurillo@ciencias.ciencias.unal.edu.co

Recibido 03-XII-2000. Corregido 25-IV-2001. Aceptado 26-IX-2001.

**Abstract:** A comparative study of the leaf anatomy of the subtribe Conceveibinae was carried out. Leaves show a similar structural arrangement in all species, however, there are small variations among the taxa that allow definitions of species or groups. It is not possible to recognize infrageneric divisions or to maintain some genera as different from *Conceveiba*. The analysis included the study of 11 characters of taxonomic importance of the leaf: the form, the size and the apex of the papillae of the lower side of the blade, the number of layers of the palisade parenchyma, the presence or absence of the midrib pith, the number of vascular bundles of petiole as well as the central cylinder and the medulla, and the presence or absence of the sclerenchyma in the different levels of the petiole. The results are evaluated from a taxonomical point of view. With leaf anatomy characters only, it is possible to separate the genus *Conceveiba* in the subtribe.

**Key words:** Leaf anatomy, leaf, petiole, Conceveibinae, *Conceveiba*, Euphorbiaceae.

La anatomía de las Euphorbiaceae ha sido estudiada en varios géneros por Metcalfe y Chalk (1950). Los estudios indican que la familia es muy variada y no hay caracteres anatómicos homogéneos. Recientemente otros autores han trabajado en la anatomía de la madera (Mennega 1994), de la lámina (Raju y Rao 1977) y del pecíolo de algunos géneros (Dehay 1935 citado por Metcalfe y Chalk 1950, Miller y Webster 1962, Sehgal y Paliwal 1974, Roth 1981, Dehgan 1982, Rollet *et al.* 1990).

En Euphorbiaceae la anatomía foliar ha sido importante como herramienta de gran valor taxonómico para establecer relaciones y diferencias en secciones, subgéneros o géneros como en *Euphorbia* L. (Sehgal y Paliwal 1974), en *Jatropha* (Dehgan 1982) y en *Mallotus* (Hussin *et al.* 1996). De los caracteres anatómicos de la hoja, la anatomía del pecíolo es muy útil. Es así como Miller y Webster (1962) con la ayuda de los caracteres de la estela peciolar definieron mejor a *Cnidoscopus* y *Jatropha* de las tribus Manihoteae y Jatropheae, respectivamente.

La lámina foliar para Euphorbiaceae ha sido descrita por Raju y Rao (1977) como bifacial o circular, con una epidermis que puede ser esclerótica, silificada, mucilaginoso o papiloso. El indumento está formado por pelos de formas muy distintas; éstos algunas veces son glandulares o urticantes. La localización y tipo de estomas es variada, pero son más frecuentes los estomas paracíticos. Los haces vasculares generalmente son colaterales. El floema presenta muchas veces fibras aisladas o en grupos. Los elementos secretores y los cristales son comunes.

La subtribu Conceveibinae hace parte de la tribu Alchornea y de la subfamilia Acalyphoideae (Webster 1975, 1994). En la subtribu se han realizado pocos trabajos anatómicos, sin embargo, Roth (1981) estudió la corteza de *Conceveiba guianensis*, que se caracteriza por la mezcla de fibras y esclereidas, además, por la presencia de drusas en las células de los radios. Las drusas ocupan por completo el lumen celular, carácter presente en muy pocos géneros de la familia. Mennega (1994) también estudió

la anatomía de la madera e hizo una comparación de algunas especies de *Conceveiba* y de *Alchornea* con las especies africanas que se habían incluido dentro de *Conceveiba* (Thomas 1990, Breteler 1994). En cuanto a la hoja, Roth (1990) describió la anatomía foliar de *C. pleiostemona* D. Smith.

Las especies que integran la subtribu *Conceveibinae* son dioicas y se han considerado en los géneros *Conceveiba*, *Conceveibastrum*, *Gavarretia*, *Polyandra* y *Veconcibea* (Aublet 1775, Baillon 1860, 1874, Bentham y Hooker 1880, Pax y Hoffmann 1914, Leal 1951, Jablonski 1967, Webster 1994). Estos se han separado por caracteres florales, sin que para algunos de ellos no se tenga material de uno de los dos sexos. Sin embargo, Jablonski (1967), Murillo (1996, 1999, 2000) y Müller (1865) consideran que la variación morfológica no es suficiente para definir algunos de estos táxones. La investigación que se presenta tiene como objetivo estudiar los caracteres anatómicos de la hoja de las especies de *Conceveibinae* y evaluar su utilidad taxonómica para aclarar las relaciones entre los táxones que integran la subtribu.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudió la anatomía de la lámina foliar y del pecíolo de todas las especies de la subtribu *Conceveibinae*, excepto para *Conceveiba maynasensis*, de la cual no se dispuso de material. Las muestras se obtuvieron de material recolectado en el campo y preservado en etanol al 70% o de especímenes de herbario previamente embebidos en agua a temperatura ambiente. Se realizaron cortes transversales a mano alzada de hojas adultas en buen estado. Para el pecíolo se hicieron a nivel de la base (proximal), la parte media y el ápice (distal). Para la lámina foliar, los cortes se efectuaron en la parte media de la vena principal. Los cortes fueron teñidos con tiónina y montados sobre portaobjetos con una solución de gelatina-glicerina, posteriormente se describieron siguiendo a Metcalfe y Chalk (1988) y se tomaron mi-

crofotografías en un microscopio Leitz Dialux 22EB. La superficie laminar fue analizada con un estereomicroscopio y un microscopio electrónico de barrido Stereoscan 240.

**Especímenes examinados:** *C. guianensis* J. Murillo 83 (COL), *C. hostmannii* G. Leter, BBS 60 (U), *C. krukoffii* B.A. Krukoff 6242, (MO), *C. latifolia* J. Murillo 26 (COL), *C. martiana* J. Murillo 72, *C. parvifolia* R. Bernal 580 (COL), *C. pleiostemona* J. Murillo 1600 (COL), *C. prealta* B. Krukoff 6602 (U), *C. pariana* B. Holst 3407 (U), *C. rhytidocarpa* A.P. Stevenson 298 (COL), *C. santanderensis* D. Cárdenas 2581 (COL), *C. terminalis* J. Murillo 258 (COL), *C. tristigmata* J. Murillo 755 (COL).

#### RESULTADOS

##### Pecíolo:

El pecíolo de las especies de *Conceveibinae* es de tipo "O" (Hare 1942). La composición y distribución de los tejidos del haz vascular es similar al hallado en la vena media, con la diferencia de que en el pecíolo se encuentran haces medulares bicollaterales y los tejidos corticales y vasculares son continuos en la parte media. La anatomía de la parte proximal y distal del pecíolo es estructuralmente similar y se diferencia claramente de la parte media en donde el xilema y el floema están dispuestos en un anillo continuo, mientras que en los extremos el sistema vascular se divide en haces. El esclerénquima es discontinuo o a veces ausente en alguno de los dos extremos, mientras que en la parte media es continuo (Fig. 1).

*Parte media:* Los tejidos corticales están formados por una hipodermis, varias capas de colénquima, tres a cinco capas de parénquima y uno a tres estratos celulares de esclerénquima que forman un anillo continuo alrededor del haz vascular. Los tejidos vasculares están dispuestos en una estela del tipo sifonostela anfifloica, con varios haces medulares bicollaterales. El xilema es un anillo continuo que en su parte interior limita con varios grupos de floema. En el parénquima medular hay incluidos

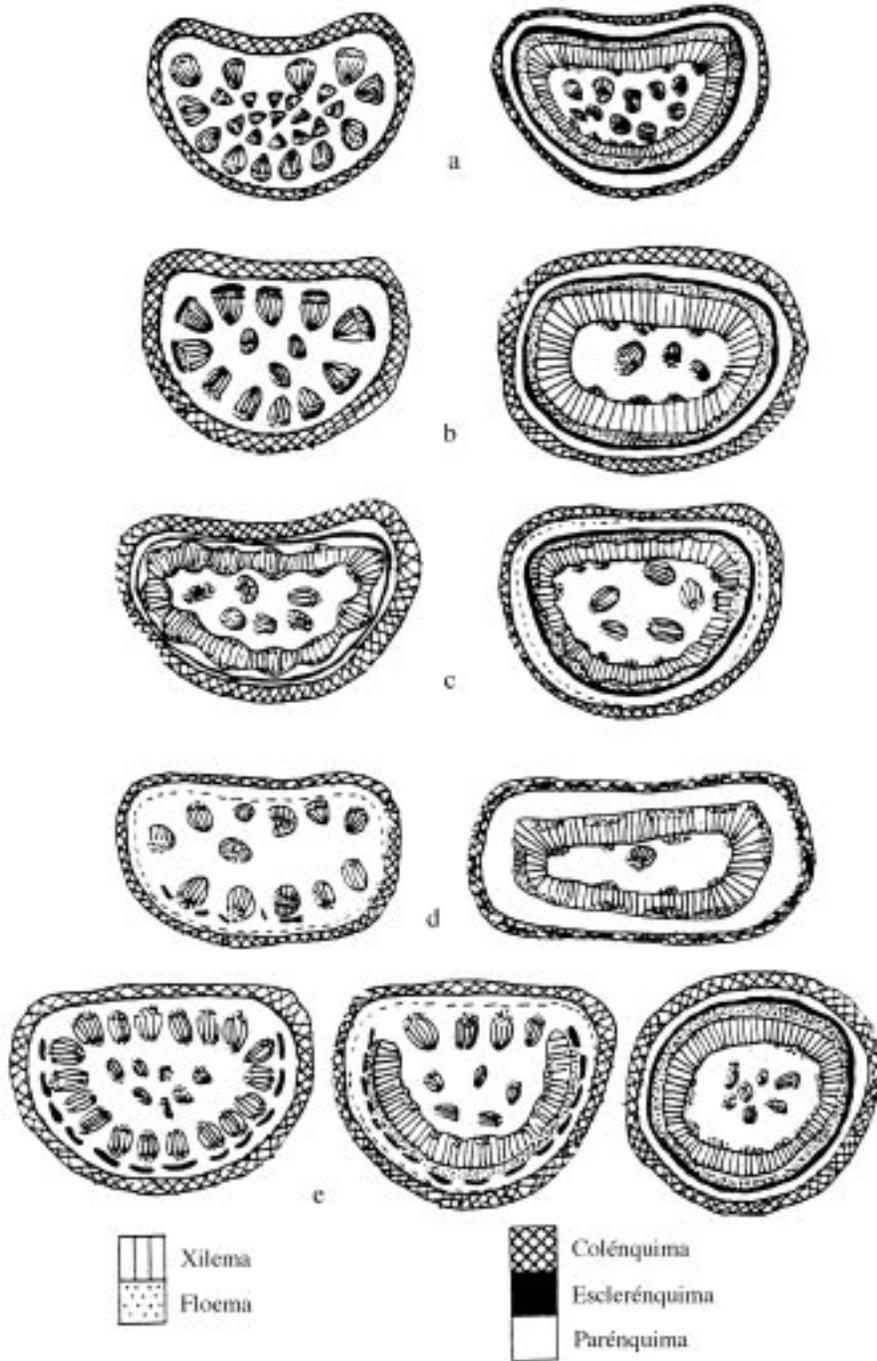


Fig. 1. Anatomía de la parte distal (margen izquierdo) y media (margen derecho) del pecíolo de *Conceveiba*. a. *C. guianensis*, b. *C. parvifolia*, c. *C. pleiostemona*, d. *C. prealta*, e. *C. tristigmata*.

Fig. 1. Anatomy of the distal part (left margin) and medial (right margin) of the petiole of *Conceveiba*. a. *C. guianensis*, b. *C. parvifolia*, c. *C. pleiostemona*, d. *C. prealta*, e. *C. tristigmata*.

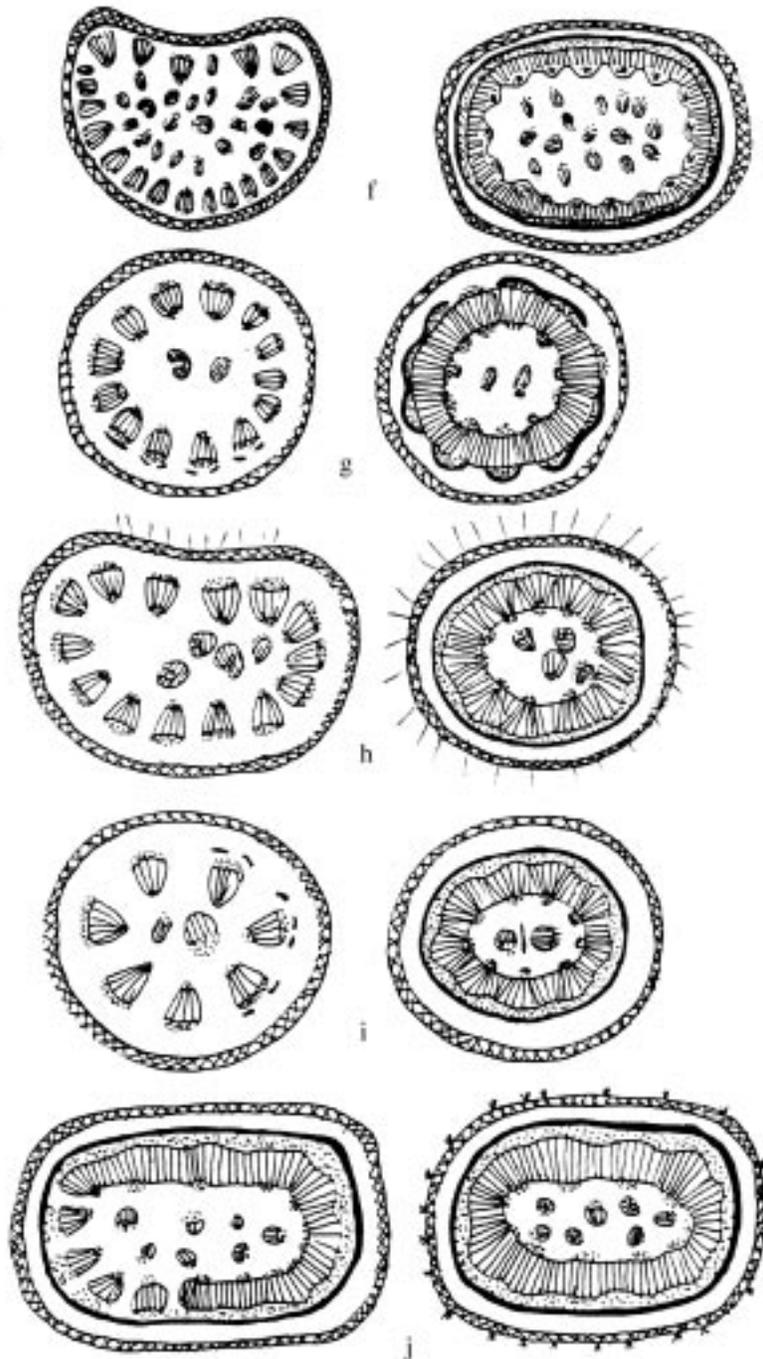


Fig. 1. Continuación. Anatomía de la parte distal (margen izquierdo) y media (margen derecho) del pecíolo de *Conceveiba*. f. *C. martiana*, g. *C. terminalis*, h. *C. ptariana*, i. *C. santanderensis*, j. *C. hostmannii*.

Fig. 1. Continuation. Anatomy of the distal part (left margin) and medial (right margin) of the petiole of *Conceveiba*. f. *C. martiana*, g. *C. terminalis*, h. *C. ptariana*, i. *C. santanderensis*, j. *C. hostmannii*.

hasta 16 haces (Fig. 1). Las especies con el mayor número de haces son *C. krukoffii* y *C. martiana* con 12 y 16 respectivamente, mientras que en *C. prealta* hay uno o están ausentes (Fig. 1d).

**Parte proximal y distal:** En general, en la parte proximal y distal del pecíolo el anillo central se divide en haces vasculares bicolaterales, el número de haces varía de 20 a 21 en *C. tristigmata* (Fig. 1e) y *C. martiana* (Fig. 1f) respectivamente, a siete en *C. rhytidocarpa* y en *C. santanderensis* (Fig. 1i). El anillo es continuo en la parte proximal en *C. hostmannii*, *C. latifolia* y a todo lo largo del pecíolo de *C. pleiostemona* (Fig. 1c). A veces, algunos haces se unen formando un arco en la parte proximal en *C. tristigmata* (Fig. 1e). La mayor cantidad de haces medulares se presenta en *C. martiana* (19), *C. tristigmata* (17) y *C. guianensis* (14 - 16) (Fig. 1a, e, f), en *C. prealta*, sólo hay uno o son ausentes (Fig. 1d), como ocurre en la parte media del pecíolo. El esclerénquima por lo general se presenta como un anillo discontinuo alrededor del haz vascular, aunque está ausente en *C. guianensis*, *C. krukoffii*, *C. martiana* y en *C. ptariana* (Fig. 1a, f, h) y algunas veces en *C. parvifolia* y en *C. rhytidocarpa*. Es continuo a lo largo del pecíolo de *C. hostmannii* (Fig. 1j).

**Cristales:** En general las drusas están distribuidas moderada a abundantemente en todos los tejidos, no obstante, son escasas en *C. pleiostemona* y a veces en *C. martiana*, *C. ptariana* y en *C. santanderensis*. Los idioblastos son escasos en *C. hostmannii* y en *C. krukoffii*, mientras que son moderados a abundantes en *C. guianensis* y en *C. parvifolia*. En las otras especies no se observaron.

#### Lámina foliar:

**Cutícula:** En general, la cutícula de las células epidérmicas es más gruesa por la haz que por el envés. En el lado adaxial varía entre 5 y 20  $\mu\text{m}$ , mientras que en el lado abaxial va desde 5 hasta 15  $\mu\text{m}$ . *C. santanderensis* presenta la cutícula más gruesa, en tanto que la más delgada se encuentra en *C. prealta*, *C. krukoffii* y en *C. martiana*.

**Depósitos epicuticulares:** Los depósitos epicuticulares de cera no son frecuentes en la parte abaxial de la lámina, sin embargo, en *C. krukoffii* y en *C. terminalis* se observaron algunos depósitos filamentosos largos (Fig. 2a).

**Células epidérmicas:** La longitud de las células epidérmicas varía entre 15 y 55  $\mu\text{m}$ . Las más cortas están en *C. prealta* (15 - 20  $\mu\text{m}$ ), en tanto que las más largas se presentan en *C. guianensis*, *C. ptariana* y en *C. santanderensis* (35 - 55  $\mu\text{m}$ ). En general, hay una tendencia de las células del lado adaxial a ser más largas; sin embargo, en *C. hostmannii* y en *C. prealta* son más cortas, mientras que en *C. terminalis*, *C. tristigmata* y a veces en *C. guianensis* y en *C. martiana* son del mismo tamaño en ambas superficies.

En la mayoría de las especies, la epidermis de las células de guarda de los estomas se presenta a manera de estrías perpendiculares (Fig. 2b), en *C. terminalis* (Fig. 2a) las estrías se observan levemente y en *C. krukoffii* la epidermis es completamente lisa.

**Papilas:** Las papilas se presentan en las hojas adultas de la mayoría de las especies, excepto en *C. krukoffii*, *C. parvifolia*, *C. prealta* y en *C. rhytidocarpa*. Estas se encuentran principalmente en las plantas que crecen en el interior del bosque y se presentan en la cara abaxial. Se forman como una proyección de la pared externa de las células epidérmicas (Fig. 2b, c). Las papilas se distribuyen sobre toda la superficie dejando espacios laminares, en algunos casos como en *C. maynasensis*, *C. ptariana*, *C. tristigmata* y a veces, en *C. martiana* están tan unidas unas a otras que no se observa el tejido laminar. La longitud de cada papila varía entre 30  $\mu\text{m}$  en *C. santanderensis* y 130  $\mu\text{m}$  en *C. tristigmata*. Tienen forma columnar (Fig. 2c) y sólo en *C. latifolia*, *C. hostmannii* y en *C. santanderensis* tienen forma de domo. Ambos tipos de papilas son estriadas (Fig. 2b). En general, el ápice de las papilas es redondeado, pero en *C. tristigmata* (Fig. 2c) y a veces en *C. latifolia* es lobulado.

**Estomas:** Las especies de *Conceveibinae* son hipostomáticas. Las células de guarda están a la misma altura que las otras células epidérmicas

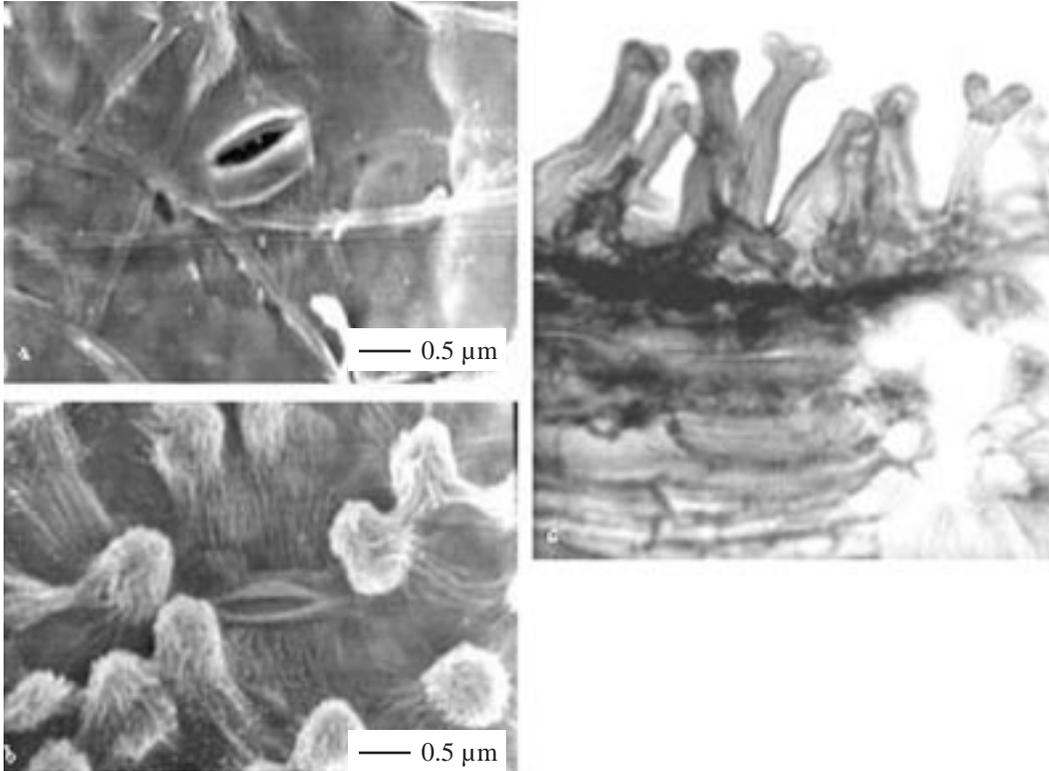


Fig. 2. Superficie abaxial de la lámina de *Conceveiba*. a. Depósitos epicuticulares filamentosos del envés de la lámina de *C. terminalis*, b. Epidermis abaxial de *C. santanderensis*, c. Corte transversal de la lámina de *C. tristigmata* 560 x.

Fig. 2. Abaxial surface of the lamina of *Conceveiba*. a. Epicuticular, filamentous deposits of the lower surface of the lamina of *C. terminalis*, b. Abaxial epidermis of *C. santanderensis*, c. Transversal cut of the lamina of *C. tristigmata* 560 x.

y en la mayoría de los táxones están rodeadas por papilas, con excepción de *C. parvifolia*, *C. prealta* y *C. rhytidocarpa*. En general, las cámaras subestomáticas son pequeñas y no superan  $\frac{1}{4}$  del ancho de la lámina foliar. El tipo de estomas sólo se observó claramente en *C. martiana*, *C. parvifolia* y en *C. terminalis* debido principalmente a la abundancia de papilas. Los estomas en *C. martiana* y *C. parvifolia* son paracíticos y en *C. terminalis* anomocíticos.

#### Mesófilo:

La lámina foliar de todas las especies de *Conceveibinae* es bifacial. En el lado adaxial se encuentra el clorénquima en empalizada y en el resto de la lámina el clorénquima esponjoso; no se presenta hipodermis. Para la mayoría de las especies el clorénquima en empaliza-

da es uniestratificado, pero en *C. ptariana* y en *C. terminalis* es biestratificado y solamente en *C. pleiostemona* hay tres estratos celulares. Las células de este parénquima son rectangulares y tienen una longitud que va desde 40  $\mu\text{m}$  en *C. krukoffii* hasta 300  $\mu\text{m}$  en *C. ptariana*. En especies con dos o más estratos las células externas son más largas que las internas.

En la mayoría de los táxones el parénquima de empalizada puede alcanzar la mitad del grosor de la lámina, mientras que en *C. guianensis*, *C. krukoffii*, *C. prealta*, *C. rhytidocarpa* y en *C. terminalis* es más corto.

El número de capas celulares del clorénquima esponjoso varía de tres en *C. martiana* a nueve en *C. terminalis*. En general, las células son poligonales a redondeadas con pequeños espacios intercelulares, excepto en *C. prealta*,

*C. santanderensis*, *C. terminalis* y *C. tristigmata* que tienen células ramificadas con amplios espacios intercelulares.

**Haces conductores:** Los haces conductores del mesófilo son colaterales y están rodeados por una vaina de esclerénquima que transcurre como una columna hasta la epidermis adaxial. Algunas veces en *C. terminalis* se observó un estrato de este tejido entre la epidermis adaxial y el clorénquima en empalizada; al parecer, es una continuación del esclerénquima de los haces vasculares.

**Cristales:** Las drusas se localizan generalmente en el clorénquima en empalizada y en el esponjoso; en *C. martiana* también pueden estar presentes en la epidermis adaxial. La densidad es variable, pero generalmente son escasas. En cada célula hay una drusa y ocupa casi todo el lumen celular. No se observaron cristales en *C. parvifolia* y *C. terminalis*.

#### Vena media:

La vena media tiene forma de "U" a semicircular en la cara abaxial, mientras que en el lado adaxial es convexa (Fig. 3). El grosor va desde 1150  $\mu\text{m}$  en *C. parvifolia* hasta 7500  $\mu\text{m}$  en *C. martiana*. En general, la vena media es glabrescente. Los tejidos corticales están formados por hipodermis, colénquima y parénquima. Generalmente, una a cinco capas de hipodermis se presentan en el lado adaxial de la vena media de *C. guianensis*, *C. latifolia*, *C. prealta*, *C. rhytidocarpa* y *C. ptariana*, en tanto que en el lado abaxial hay una a dos capas en *C. hostmannii* y *C. parvifolia*. El colénquima presenta de dos a nueve capas de células en dos arcos; en el lado abaxial el número de capas disminuye desde el centro del arco hacia los lados y deja de observarse antes de llegar a la lámina (Fig. 3). No se observó el arco adaxial de colénquima en *C. krukoffii*, *C. parvifolia*, *C. prealta*, *C. ptariana*, *C. santanderensis* y en *C. tristigmata* (Fig. 3d, e, f, g, h).

El haz vascular es medulado y está dividido en dos bandas, una abaxial y otra adaxial, que de acuerdo con los tipos de estelas corresponde a una sifonostela anfifloica. El haz se encuentra rodeado por una vaina de esclerén-

quima de dos a cuatro células, que también se divide generalmente en dos. El arco abaxial de esclerénquima es discontinuo en *C. guianensis*, *C. latifolia*, *C. prealta* y en *C. tristigmata* (Fig. 3c, e, h, k), en tanto que en *C. ptariana* hay un anillo continuo (Fig. 3g).

Dentro del haz vascular el floema aparece en pequeños grupos. El parénquima medular generalmente está presente y es abundante, pero en *C. martiana*, *C. prealta*, *C. ptariana* y en *C. parvifolia* es escaso o está ausente (Fig. 3a, e, g, l).

**Cristales:** En la vena media las drusas son escasas. En *C. martiana*, *C. guianensis* y en *C. hostmannii* la intensidad es moderada, mientras que en *C. terminalis* y en *C. ptariana* no se observaron.

## DISCUSIÓN

La anatomía de la hoja de *Concevebiniae* estructuralmente es similar en todos los miembros de la subtribu. Estos se caracterizan por tener la lámina foliar bifacial e hipostomática, exhibiendo una clara diferenciación entre el clorénquima en empalizada y el esponjoso, los cuales varían en el número de capas. Los haces vasculares del mesófilo transcurren hacia la epidermis adaxial. El tipo de lámina foliar de las especies de la subtribu es similar al descrito para la mayoría de los táxones de la familia Euphorbiaceae (Metcalf y Chalk 1950). Dentro de los caracteres que tienen utilidad taxonómica se encuentran la forma, el tamaño y el ápice de las papilas del envés de la lámina, la presencia o ausencia del parénquima medular de la vena media, el número de haces vasculares del pecíolo tanto del cilindro central como de la médula y la presencia o ausencia del esclerénquima en los diferentes niveles del pecíolo.

La combinación de los caracteres anatómicos es importante taxonómicamente, pues permiten definir táxones o grupos de especies, no obstante, no es posible separar los géneros (Baillon 1860, 1874, Pax y Hoffmann 1914, Leal 1951) ni las secciones previamente establecidos (Müller 1865, 1874). Las especies



Fig. 3. Anatomía de la vena media de la lámina de *Conceveiba*. a. *C. martiana*, b. *C. terminalis*, c. *C. guianensis*, d. *C. krukoffii*, e. *C. prealta*, f. *C. santanderensis*, g. *C. ptariana*, h. *C. tristigmata*, i. *C. pleiostemona*, j. *C. hostmannii*, k. *C. latifolia*, l. *C. parvifolia*, m. *C. rhytidocarpa*.

Fig. 3. Anatomy of the medial vein of the lamina of *Conceveiba*. a. *C. martiana*, b. *C. terminalis*, c. *C. guianensis*, d. *C. krukoffii*, e. *C. prealta*, f. *C. santanderensis*, g. *C. ptariana*, h. *C. tristigmata*, i. *C. pleiostemona*, j. *C. hostmannii*, k. *C. latifolia*, l. *C. parvifolia*, m. *C. rhytidocarpa*.

africanas que han sido incluidas dentro de *Conceveiba* (Thomas 1990, Breteler 1994,) no presentan haces vasculares transcurrentes, característicos del patrón general observado en las restantes especies consideradas dentro de la subtribu. Además, difieren en el número y tamaño de los vasos y la anchura de las fibras de la madera (Mennega 1994). Por otro lado, se encontraron glóbulos de sílica en las células de los radios de *Aubletiana macrostachys* (= *C. macrostachys*) a diferencia de las especies de *Alchornea*, *Conceveiba* y *Aubletiana leptostachys* (= *C. leptostachys*) en las que hay cristales (Roth 1981, Mennega 1994). No obstante, las características anatómicas de las especies de África concuerdan con las registradas para la tribu Alchorneae (Mennega 1994). Estos hallazgos apoyan la exclusión de las especies africanas de la subtribu Conceveibinae y su inclusión en la subtribu Alchorneinae bajo el género *Aubletiana* (Murillo 2000).

En cuanto a los estomas, son paracíticos en dos de las tres especies examinadas (*C. martiana* y *C. parvifolia*) y aunque pueden presentarse estomas anomocíticos en *C. terminalis*, en general en Euphorbiaceae predomina el estoma paracítico (Raju y Rao 1977).

La superficie foliar por el envés presenta pocas ornamentaciones, sólo se encontraron estrías alrededor de las células de guarda de los estomas. No hay un acuerdo con respecto a la función de estas estructuras, al parecer pueden acelerar el drenaje de agua y permitir la captura de la luz, que se incrementa por una superficie con protrusiones irregulares particularmente en plantas que crecen bajo luz difusa. No obstante, Rollet *et al.* (1990) mencionan que una superficie con ornamentación facilita la colonización de hongos, algas y musgos, entre otros, e impide un buen drenaje disminuyendo el óptimo fotosintético, puesto que la película de agua que permanece sobre la lámina cambia la incidencia de la luz y por lo tanto su absorción.

La importancia taxonómica de las papilas no es clara; para algunos autores su presencia permite diferenciar táxones, mientras que para otros no son importantes porque en una misma especie pueden estar presentes o ausentes. Es-

to último sucede en algunas especies de *Conceveiba*, es el caso de *C. guianensis*, *C. pleiostemona* y *C. terminalis*, mientras que en *C. krukoffii*, *C. parvifolia* y *C. rhytidocarpa* están ausentes. Las papilas también se han registrado en algunas especies de *Alchornea*, *Amanoa*, *Breynia*, *Croton*, *Euphorbia* y *Glochidion* y en la epidermis adaxial de *Euphorbia*, *Macaranga*, *Mallotus* y *Ricinus* (Metcalf y Chalk 1950).

Las papilas han sido descritas como estructuras características de las plantas de sombra del bosque tropical húmedo (Rollet *et al.* 1990), sin embargo, también se observaron en individuos de *C. pleiostemona* que crecen en sitios abiertos. Por otro lado, parece que su formación esta relacionada en parte con el desarrollo de la hoja, por cuanto en hojas jóvenes de *C. martiana* y *C. tristigmata* no se apreciaron. Sin embargo, Rollet *et al.* (1990) encontraron papilas en las plantas juveniles de varias familias, mientras que en estado adulto están ausentes o se convierten en pelos.

Aunque la presencia de las papilas no es un carácter estable, por la variación ecológica y por el desarrollo, algunas veces es posible separar a *C. guianensis*, cuando presenta papilas, de *C. krukoffii* y *C. rhytidocarpa* que no las tienen. La forma, la longitud y el ápice de la papila son importantes para diferenciar *C. santanderensis* de *C. tristigmata*.

La función de las papilas no es clara. Se han relacionado como mecanismo de protección de estomas, cuando éstas los rodean crean una cámara de aire que impide la pérdida de agua por transpiración en plantas de lugares xerofíticos (Rollet *et al.* 1990). En otros casos, se han descrito como una forma de aumentar la superficie foliar y cuando tienen cutícula delgada permiten la pérdida de agua, esto se presenta en plantas de lugares muy húmedos. Para las especies de *Conceveiba* es más probable que las papilas actúen evitando la transpiración puesto que crecen en lugares abiertos o en zonas de terrenos arenosos donde el agua no es retenida por el suelo.

Las láminas de las especies de Conceveibinae tienen un mesófilo que es característico

de las plantas de lugares moderadamente húmedos (Cortés 1980), hábitat en donde se encuentran las especies de la subtribu. Los haces vasculares del mesófilo son transcurrentes, esto también ha sido registrado para *Brunellia* (Orozco com. pers.) y algunas especies de otros géneros de la familia Euphorbiaceae como *Alchornea*, *Amanoa*, *Aporosa*, *Bernardia*, *Croton*, *Discocarpus*, *Savia*, *Trewia* (Metcalfé y Chalk 1950) y *Mallotus* (Metcalfé y Chalk 1950, Husin *et al.* 1996), entre otros; mientras que en algunos táxones de *Euphorbia* (Metcalfé y Chalk 1950) y de *Mallotus* (Husin *et al.* 1996) los haces están rodeados por una vaina parenquimatosa. La presencia o ausencia del parénquima medular de la vena media es importante taxonómicamente para diferenciar a *C. martiana*, *C. prealta* y *C. ptariana* que es escaso o ausente, mientras que en las demás especies es abundante.

A diferencia de otros géneros de Euphorbiaceae, para los cuales Dehay (1935 citado por Metcalfé y Chalk 1950) describió una estructura similar a cualquier nivel del pecíolo, las especies de Conceveibinae presentan una anatomía medial diferente a la distal y proximal. En la mayoría de las especies de la subtribu, con excepción de *C. pleiostemona* y en parte *C. hostmannii*, el sistema vascular central del pecíolo cerca de la unión con el tallo y la lámina está dividido en haces vasculares, en tanto que en gran parte de su longitud se unen formando una sifonostela; en otros géneros de la familia, como en *Jatropha*, también se ha observado esta característica, pero en otros táxones como en *Cnidocolus* los haces están libres en toda la extensión del pecíolo (Miller y Webster 1962).

La distribución de los tejidos del pecíolo de las especies de la subtribu es semejante a la presente en *Mallotus* (Husin *et al.* 1996), un género con el que se había agrupado a los táxones de Conceveibinae en la tribu Mallotae (Hutchinson 1969), sin embargo, a diferencia de *Conceveiba* no se presenta colénquima y haces medulares. Estas características, junto con las presentadas en los granos de polen (Webster 1975) permiten corroborar aún más la exclusión de las especies de Conceveibinae de Mallotae.

Algunos caracteres del pecíolo permiten la separación de grupos de especies, es así como el número de haces vasculares ayuda a separar a *C. parvifolia*, *C. pleiostemona*, *C. prealta*, *C. ptariana*, *C. rhytidocarpa*, *C. santanderensis* y *C. terminalis* con menos de seis, de las restantes especies con más de siete haces. Por otro lado, el esclerénquima está ausente en la parte proximal y distal en *C. guianensis*, *C. krukoffii*, *C. martiana* y en *C. ptariana*, mientras que en las restantes especies está presente y fragmentado por lo menos en uno de los extremos y únicamente en *C. hostmannii* el esclerénquima es un anillo continuo a lo largo de todo el pecíolo.

Los pequeños grupos de floema presentes al interior del haz vascular de la vena media y del pecíolo, se han encontrado también en otros géneros cercanos a Conceveibinae como en *Mallotus* (Husin *et al.* 1996), *Aparistmium cordatum* y *Alchornea leptogyna* (Murillo obs. pers.).

Al parecer la anatomía del pecíolo es una respuesta mecánica dada por el continuo movimiento de las hojas causado por el viento y por la fuerza de soporte de la lámina, más que a un origen filogenético (Hare 1942), sin embargo, otros autores consideran que si se pueden establecer relaciones de parentesco (Dickison 1975); así por ejemplo en Ochnaceae, Decker (1967) sugiere que un pecíolo con numerosos haces vasculares, algunos de los cuales son medulares, tiene una condición más primitiva que uno con haces fusionados y ausentes en la médula. No obstante, esta apreciación al parecer es contraria a lo que sucede en Conceveibinae, por cuanto según el análisis cladístico (Murillo y Orozco en prep.) la tendencia es el aumento de los haces vasculares tanto en el anillo como en la médula.

#### AGRADECIMIENTOS

Este artículo hace parte de mi tesis de Maestría en Biología desarrollada en la Universidad Nacional de Colombia. El proyecto fue financiado por la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del

Banco de la República. A los herbarios COAH, COL, MEX, HUA, JAUM, MEDEL y U por permitir la revisión del material en sus instalaciones y a los herbarios AAU, CR, K, MO, NY, P, QCA, RB, U, UDBC y US por enviar colecciones en préstamo. A Clara Inés Orozco, directora de la tesis, por las sugerencias, revisión y colaboración durante el desarrollo del estudio y a Diego Giraldo por la revisión crítica del manuscrito.

### RESUMEN

La anatomía de la lámina foliar y el pecíolo de las hojas de las especies de la subtribu *Conceveibinae* fue revisada para establecer las variaciones y las relaciones inter e intraespecíficas. La subtribu presenta un arreglo estructural similar en todas las especies, sin embargo, se encontraron variaciones menores entre los táxones que permiten definir especies o grupos de éstas, pero no es posible reconocer divisiones infragenéricas o algún género diferente de *Conceveiba*. De los 11 caracteres analizados, los que tienen importancia taxonómica son: la forma, el tamaño y el ápice de las papilas del envés de la lámina, el número de capas del parénquima de empalizada, la presencia o ausencia del parénquima medular de la vena media, el número de haces vasculares del pecíolo tanto del cilindro central como de la médula y la presencia o ausencia del esclerénquima en los diferentes niveles del pecíolo. Los resultados son discutidos y evaluados desde un punto de vista taxonómico. Con base en la anatomía foliar no fue posible separar ningún género diferente de *Conceveiba* en la subtribu *Conceveibinae*.

### REFERENCIAS

- Aublet, M.F. 1775. *Historie des plantes de la Guiane Francoise*. Tome second. Chez Pierre-François DIDOT Jeune, Libraire de la Faculté de Médecine, Paris.
- Baillon, H. 1860. *Genera Euphorbiaceae tria nova*. *Adansonia* 1: 185.
- Baillon, H. 1874. *Historie des plantes*. Tome V. Librairie Hachette & C. Paris. 1860 p.
- Bentham, G. & J. Hooker. 1880. *Genera plantarum* 3: 239-340.
- Breteler, F. 1994. *Novitates gabonenses (17). Conceveiba leptostachys*, a new Euphorbiaceae from Gabon and Cameroun. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 63: 209-213.
- Cortés, F. 1980. *Histología vegetal básica*. H. Blume, Madrid. 125 p.
- Decker, J. 1967. Petiole vascularization of Luxemburgieae (Ochnaceae). *Amer. J. Bot.* 54: 1175-1181.
- Dehgan, B. 1982. Comparative anatomy of the petiole and infrageneric relationships in *Jatropha* (Euphorbiaceae). *Amer. J. Bot.* 69: 1283-1295.
- Dickison, W. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative anatomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 590-620.
- Hare, L. 1942. On the taxonomic value of the anatomical structure of the vegetative organs of the dicotyledons. The anatomy of the petiole and its taxonomic value. *Proc. Linn. Soc.* 155: 223-229.
- Hussin, K., B. Wahab & C. Teh. 1996. Comparative leaf anatomical studies of some *Mallotus* Lour. (Euphorbiaceae) species. *Bot. J. Linn. Soc.* 122: 137-153.
- Hutchinson, J. 1969. Tribalism in the family Euphorbiaceae. *Amer. J. Bot.* 56: 738-758.
- Jablonski, E. 1967. Euphorbiaceae. In B. Maguire (ed.). *The botany of the Guayana highland - Part VII*. *Mem. New York Bot. Gard.* 17: 80-190.
- Leal, C. 1951. Contribuição ao estudo da familia Euphorbiaceae. *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 11: 63-69.
- Mennega, A. 1994. Description of the wood structure. In F. Breteler (ed.). *Novitates gabonenses (17). Conceveiba leptostachys*, a new Euphorbiaceae from Gabon and Cameroun. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 63: 214-217.
- Metcalfe, C. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol II. Oxford Univ., Oxford. 1500 p.
- Metcalfe, C. & L. Chalk. 1988. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol I. Oxford Univ., Oxford.
- Miller, K. & G. Webster. 1962. Systematic position of *Cnidioscolus* and *Jatropha*. *Brittonia* 14: 174-180.
- Müller, J. 1865. Euphorbiaceae. *Linnaea* 34: 1-224.
- Müller, J. 1874. Euphorbiaceae. *Conceveiba*. In C.F.P. von Martius. *Fl. Bras.* 11: 370-373.
- Murillo, J. 1996. El género *Conceveiba* (Euphorbiaceae) en Colombia. *Caldasia* 18: 239-246.
- Murillo, J. 1999. Revisión sistemática de la subtribu *Conceveibinae* (Euphorbiaceae). Tesis de maestría en Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

- Murillo, J. 2000. Novedades de la tribu Alchornea (Euphorbiaceae). *Rev. Acad. Colomb. Cien.* 24: 359-370.
- Pax, F. & K. Hoffman. 1914. Euphorbiaceae-Acalypheae-Mercurialinae. *In* H.G.A. Engler. *Pflanzenr.* 147. VII. (Heft 63): 213-219.
- Raju, V. & P. Rao. 1977. Variation in the structure and development of foliar stomata in the Euphorbiaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 75: 69-97.
- Rollet, B., C. Hogermann & I. Roth. 1990. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure, part 2. Kluwer Academic, Dordrecht. 246 p.
- Roth, I. 1981. Structural patterns of tropical barks. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 609 p.
- Roth, I. 1990. Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 244 p.
- Sehgal, L. & G. Paliwal. 1974. Studies on the leaf anatomy of *Euphorbia*. II. Venation pattern. *Bot. J. Linn. Soc.* 68: 173-203.
- Thomas, D. 1990. *Conceveiba* Aublet (Euphorbiaceae) new to Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 856-858.
- Webster, G. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon.* 24: 593-601.
- Webster, G. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 33-144.