

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 63 (2008)

Heft: 1

Artikel: Caracteres foliaires del género Alchornea Sw. (Euphorbiaceae) en Mesoamérica

Autor: Elias, Mónica / Martínez, Martha / Espinosa-Matias, Silvia

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879218>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 05.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Caracteres foliares del género *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) en Mesoamérica

Mónica Elias, Martha Martínez & Silvia Espinosa-Matias

Abstract

ELIAS, M. M. MARTÍNEZ & S. ESPINOSA-MATIAS (2008). Foliar characters of the genus *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) in Mesoamérica. *Candollea* 63: 39-55. In Spanish, English and French abstracts.

The surface and leaf margin of ten species of the genus *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) from Central America were studied using scanning electron microscopy and photonic microscopy. Epicuticular waxes, paracytic stomata and the types of trichomes observed on the leaf are described. This paper concludes on the usefulness of these characters in distinguishing among species of *Alchornea*.

Key-words

EUPHORBIACEAE – *Alchornea* – Mesoamerica – Anatomy – Leaf – Trichomes – Epicuticular waxes – Paracytic Stomata – Scanning electron microscopy – Photonic microscopy

Résumé

ELIAS, M. M. MARTÍNEZ & S. ESPINOSA-MATIAS (2008). Caractères foliaires du genre *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) en Amérique Centrale. *Candollea* 63: 39-55. En espagnol, résumés anglais et français.

Les surface et marge foliaires de dix espèces du genre *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) d'Amérique Centrale ont été étudiées en utilisant le microscope électronique à balayage et le microscope photonique. Les couches épidermiques de cire, les stomates paracytiques et les types de trichomes observés sur les feuilles sont décrits. L'article conclut sur l'utilité de ces caractères pour servir à la détermination des espèces d'*Alchornea*.

Direcciones de los autores: ME, MM: G. Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399. Del. Coyoacán. 04510 México. D. F. Email (ME): behirameg@hotmail.com

SEM: Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Del. Coyoacán. 04510 México. D. F. Propuesto el 20 noviembre 2006. Aceptado el 2 enero 2008.

Introducción

El género *Alchornea* Sw. (*Euphorbiaceae*) es un taxón pantropical con aproximadamente 60 especies a nivel mundial (PAX & HOFFMANN, 1931; RADCLIFFE-SMITH, 2001), está incluido en las *Euphorbiaceae* s.s. (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP II, 2003; WURDACK & al., 2005). Aunque estas especies habitan principalmente en lugares húmedos, se pueden encontrar en otros ambientes, lo cual habla de la plasticidad fenotípica de este género, definida como la habilidad para expresar diferentes fenotipos en respuesta al ambiente donde se desarrollen (FORDYCE, 2006; PRICE, 2006) y que en este grupo se manifiesta principalmente en el tamaño de los individuos, de las hojas y en la densidad de los tricomas y ceras (RÔÇAS & al., 1997, 2001; SECCO, 1997), tal variación morfológica ha llevado a una sobredescripción de especies y variedades. En este trabajo se examina con detalle la superficie y el margen foliar de las especies mesoamericanas del género *Alchornea* con el propósito de obtener caracteres micromorfológicos útiles para distinguirlas.

La superficie foliar presenta diferentes estructuras, tales como la cutícula, tricomas, estomas y órganos secretores. La cutícula está compuesta por dos capas de materiales lipídicos que cubren la epidermis de las plantas (MAUSETH, 1988). La superficie externa de la cutícula puede tener diferente engrosamiento y arreglo, denominado ornamentación cuticular (WILKINSON, 1979). En la familia *Euphorbiaceae* se han encontrado varios taxa que presentan ornamentación en la cutícula. Este carácter no ha recibido suficiente atención por parte de los taxónomos, aunque se le considera útil para separar tribus y subtribus (KULSHRESHTHA & AHMAD, 1992). Por otra parte, ocasionalmente se encuentran depósitos de cera al exterior de la cutícula, los cuales reciben el nombre de ceras epicuticulares (WILKINSON, 1979; BAKER, 1982; KUNST & SAMUELS, 2003). En algunas plantas las ceras epicuticulares se depositan como una capa fina, amorfa, en placas o en cristales de diferentes tamaños y formas, generalmente como túbulos, lamelas, barras, filamentos o gránulos (BAKER, 1982; BARTHOLOTT & al., 1998). Aunque la presencia y morfología de las mismas está controlada genéticamente, la cantidad, así como su distribución es modificada por las condiciones ambientales (BARTHOLOTT & al., 1998; OLIVEIRA & al., 2003; KOCH & al., 2006). Funcionan como una superficie hidrofóbica e impermeable, impidiendo la pérdida de agua por transpiración excesiva (RAO & al., 1996; OLIVEIRA & al., 2003), en climas húmedos mejoran el escurrimiento del agua, evitando la acción de patógenos, reducen el daño a los pigmentos fotosintéticos y bloquean la entrada de productos químicos y contaminantes (SHEPHERD & al., 1999; ALCERITO & al., 2002; MONQUERO & al., 2004).

Los tricomas son considerados una herramienta morfológica y descriptiva, tanto de aspectos fisiológicos como ecológicos. Se les ha adjudicado un papel contra la desecación, ya que su densidad crea una capa aislante hacia la irradiación solar

(WERKER, 2000; LEVIZOU & al., 2005). Ocasionalmente algunos secretan metabolitos secundarios que evitan la herbivoría (LEVIN, 1973; JOHNSON, 1975; MAUSETH, 1988; STYRSKY & al., 2006). Por otro lado, el tipo de tricoma permite identificar y caracterizar géneros, especies y ocasionalmente familias. Varios autores han discutido su importancia taxonómica, ya que el tamaño y su densidad están en función de las condiciones ambientales o del estado de madurez de la planta (ROE, 1971; INAMDAR & GANGADHARA, 1977; THEOBALD & al., 1979; VALENCIA & DELGADO, 2003; MARTÍNEZ & ESPINOSA, 2005).

Los estomas están formados por un ostiolo rodeado por dos células oclusivas de forma arriñonada, las cuales pueden estar acompañadas o no por otras células epidérmicas estructural y fisiológicamente distintas, que reciben el nombre de células subsidiarias (ESAU, 1977). La distribución de los estomas en la superficie foliar varía. Si sólo están en el haz, las hojas se conocen como epistomáticas. Si únicamente existen en el envés, son hipostomáticas y si se presentan en ambas caras son anfistomáticas (FLORES-VINDAS, 1999). La transpiración y la intensidad del intercambio gaseoso están en razón directa al número y abertura de los estomas (MEINZER, 1993; MANSFIELD, 1998). Según RUBINO & al. (1989) la disminución de la cantidad de estomas por mm² incrementa la resistencia estomática de la planta, de esta manera evita un exceso en la transpiración. Sin embargo, tanto la densidad como el índice estomático son tan variables que están fuertemente influenciados por diversas condiciones estresantes, como son las sequías y las altas concentraciones salinas (RUBINO & al., 1989; BETHKE & DREW, 1992; SALAS & al., 2001).

Por otra parte, algunas plantas desarrollan estructuras secretoras externas, constituidas por grupos de células altamente especializadas, cuya función es la descarga de sustancias al exterior (FAHN, 1990). Dependiendo de su morfo-anatomía, posición y la naturaleza del fluido liberado, reciben diferentes nombres, ya sea nectarios, glándulas de sal, coléteres, tricomas glandulares o glándulas (ESAU, 1977). Ecológicamente se han ligado a funciones vitales para las angiospermas, pues mantienen una relación mutualista entre insectos, favoreciendo la polinización (ELÍAS, 1983), o bien reducen el impacto de los herbívoros, por los metabolitos secundarios secretados (MCKEY, 1984; BELIN-DEPOUX, 1993). Además se han empleado para separar taxa de acuerdo a su coloración, presencia-ausencia, morfología, densidad y posición en la planta (WILKINSON, 1979; MCVAUGH, 1987; Cruz-Durán, *com. pers.*).

Materiales y métodos

Se realizó una revisión del material mesoamericano de las colecciones depositadas en los herbarios Field Museum of Natural History (F), Herbario de la Facultad de Ciencias,

UNAM (FCME), Herbario Nacional de México, UNAM (MEXU) y Missouri Botanical Garden (MO) seleccionando los ejemplares bajo los siguientes criterios: presencia de hojas maduras, mejor preservación, que mostraran toda la variación observada en cada especie, buscando que los resultados fueran representativos. ELIAS (2006) reconoce 10 especies de *Alchornea* en Mesoamérica, las cuales se distribuyen generalmente en bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio o manglares. Algunas especies como *A. latifolia* son de amplia distribución mientras que otras tienen distribución restringida, tal es el caso de *A. chiapasana*. En general se trata de especies leñosas que representan principalmente a la sección *Eualchornea* Müll. Arg.

Microscopía electrónica de barrido

De cada especie de *Alchornea* se tomaron hojas maduras, cortando tres muestras de $0,5 \times 0,5$ cm aproximadamente, para explorar el haz, el envés y el margen (Apéndice 1). Cada segmento se colocó en un portamuestras de aluminio sobre cinta conductiva de carbón de doble cara y se cubrió con oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk II. Finalmente se examinaron y fotografiaron con un microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5310LV.

Microscopía fotónica

Para determinar la densidad estomática y de tricomas se revisaron tres ejemplares herborizados de cada especie de *Alchornea* (Apéndice 1). Se realizó un molde de una hoja con Exactoden® (pasta para impresiones de precisión). La pasta se preparó siguiendo las instrucciones del fabricante. A dicho molde se le colocó barniz de uñas comercial transparente, para obtener el positivo de la epidermis. Posteriormente este positivo fue montado en seco sobre un portaobjetos y examinado con la ayuda de un microscopio fotónico Zeiss. Se muestrearon al azar 10 campos a $40\times$ y uno a $10\times$ en cada réplica, dando un total de 300 observaciones, el área en mm^2 del campo microscópico se determinó con ayuda del micrómetro del ocular.

Los caracteres foliares se describieron de acuerdo a la terminología de los siguientes autores: WILKINSON (1979) y KULSHRESHTHA & AHMAD (1992) para la ornamentación cuticular, BARTHOLOTT & al. (1998) para las ceras epicuticulares, ROE (1971), PAYNE (1978) y THEOBALD & al. (1979) para los tipos de tricomas, ESAU (1977) para el tipo de estoma y MORENO (1984) para las glándulas epidérmicas.

Resultados

Ornamentación cuticular

La epidermis foliar de *Alchornea* presenta cuatro tipos generales de ornamentación cuticular: estriado, reticulado, filigrana y arrugado. En el haz se aprecian los subtipos estriado

fino-ondulado en *A. megalophylla* (fig. 1A), arrugado en *A. chiapasana*, *A. grandiflora*, *A. integrifolia*, *A. latifolia* y *A. triplinervia*, reticulado en *A. glandulosa* (fig. 1B) y filigrana fino en *A. guatemalensis* (tabla 1).

En el envés se encontraron los subtipos estriado fino-verrugoso en las especies *A. costaricensis*, *A. integrifolia* y *A. megalophylla* (fig. 1C), estriado fino-ondulado en *A. guatemalensis* y *A. latifolia*, las estrías largas y paralelas se apreciaron en *A. grandis*, filigrana fino en *A. triplinervia*, filigrana denso en *A. glandulosa* y *A. grandiflora* (fig. 1D), finalmente el tipo arrugado con las estrías finas y esparcidas dando un aspecto casi liso se apreció en la especie *A. chiapasana* (tabla 2).

Ceras epicuticulares

Las ceras se encontraron principalmente en el haz, siendo cuatro tipos de cristaloides: el tipo filamentosos de aspecto fino, largos, planos, lisos, con ápice agudo, de $34\text{--}41\text{--}(80)$ μm de longitud en *A. guatemalensis* (fig. 2A) y con ápice revoluto de $7,5\text{--}16$ μm de longitud, en *A. glandulosa* (fig. 2B). El tipo granuloso con los cristales redondos que miden $0,4\text{--}0,7$ μm de longitud presentes en *A. chiapasana* (fig. 2C). El tipo laminar con láminas planas y lisas de $0,8\text{--}10$ μm de longitud, se aprecian en *A. integrifolia*, (fig. 2D), finalmente el tipo placas imbricadas en *A. grandis* (fig. 2E, tabla 1).

Tricomas

Los tricomas presentes en las hojas del género *Alchornea* son no glandulares. En el haz se observaron tricomas simples y estrellados (tabla 1). Los primeros son unicelulares con la superficie papilosa, el ápice agudo u obtuso, miden de $39,1\text{--}50$ μm de longitud, se observaron en *A. costaricensis* (fig. 3A). Los tricomas estrellados son de tipo rotado, presentan ornamentación en su superficie dando un aspecto papiloso, se diferencian en cada especie por el número de radios así como la unión de estos. En *A. costaricensis* tienen $10\text{--}12$ radios, miden 128×135 μm (fig. 3B). En *A. glandulosa* muestran 12 radios, de $134,7 \times 128,3$ μm , mientras que en *A. grandis* poseen 14 radios, de 129×152 μm (fig. 3C). Los radios están connados en pares, menos de la mitad de su longitud en *A. costaricensis* y *A. grandis*, mientras que en *A. glandulosa* están libres. En el envés se observaron tricomas simples, estrellados y 2 armados (tabla 2). Los primeros pueden ser unicelulares o bicelulares. Los unicelulares tienen forma acicular con la superficie lisa, la punta en forma de gancho, de $8,6$ μm de longitud observados en *A. guatemalensis* (fig. 4A). Los bicelulares son atenuados, con el ápice acuminado, la superficie papilosa y miden 58 μm de longitud, se encuentran en *A. grandis* (fig. 4B). Los tricomas estrellados son definidos como estructuras con más de cinco radios que forman un fascículo, cuando los radios están en un solo plano, los tricomas reciben el nombre de rotados, cuando se encuentran sobrepuestos en varios planos, se llaman multiangulados, si tienen un radio central erecto son

Tabla 1. – Caracteres micromorfológicos que se pueden observar en el haz foliar de *Alchornea* Sw.

Especie	Tricomas		Haz			
	Simples	Estrellados	Glándulas epidérmicas	Ceras epicuticulares	Estomas	Ornamentación cuticular
<i>Alchornea chiapasana</i>	Ausentes	Ausentes	Esferoideal	Granuloso	Ausentes	Arrugado
<i>A. costaricensis</i>	Unicelulares, sobre la vena media	Rotado, 10-12 radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud	Ausentes	Ausentes	Ausentes	No observado
<i>A. glandulosa</i>	Ausentes	Rotado, 12 radios, libres	Esferoide	Filamentoso	Ausentes	Reticulado, fino-abierto
<i>A. grandiflora</i>	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Arrugado con estrías finas y esparcidas
<i>A. grandis</i>	Ausentes	Rotado, 14 radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud	Ausentes	Placas imbricadas	Ausentes	Estriado, fino-ondulado
<i>A. guatemalensis</i>	Ausentes	Ausentes	Esféricas	Filamentoso	Ausentes	Filigrana, fino
<i>A. integrifolia</i>	Ausentes	Ausentes	Esferoide	Laminar	Presentes	Arrugado
<i>A. latifolia</i>	Ausentes	Ausentes	Esferoide	Ausentes	Ausentes	Arrugado
<i>A. megalophylla</i>	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Estriado, fino-ondulado
<i>A. triplinervia</i>	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Arrugado

conocidos como porrectos (THEOBALD & al., 1979). En *Alchornea* los tricomas multiangulados se presentan en la vena media de las hojas y en los domacios, en *A. grandis* presentan de cinco a ocho radios, libres, con la superficie papilosa, recurvados en el ápice, miden 333 μm de longitud (fig. 4C), en *A. glandulosa* presentan siete a nueve radios, libres, con la superficie papilosa, miden 187 μm de longitud (fig. 4D). Los rotados presentan diferencias en cuanto al número de radios y connación de los mismos. Se encontraron tricomas rotados con siete radios, libres, con la superficie papilosa, de 86,6-103,3 \times 62,2-96,6 μm , observados en *A. costaricensis* y *A. glandulosa* (fig. 4E). Tricomas con ocho radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud, con la superficie papilosa, de 86,6-123 \times 86-145 μm , están en *A. glandulosa*, *A. grandiflora*, *A. integrifolia* y *A. latifolia*. Tricomas con ocho radios, connados en pares a la mitad o mas de la mitad de su longitud, con la superficie papilosa, de 71-87 \times 63,3-75 μm , se observaron en *A. guatemalensis*, *A. triplinervia* y *A. megalophylla* en esta última la superficie del tricoma es lisa (fig. 4F). Tricomas con nueve radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud, con la superficie papilosa, de 114 \times 125 μm en *A. grandis* y *A. integrifolia* (tabla 2). Tricomas rotados con 11 radios, papilosos, connados en pares

menos de la mitad de su longitud, de 100 \times 85 μm en *A. chiapasana*. Los tricomas porrectos se encontraron en *A. triplinervia*, presentan 12 radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud y la superficie papilosa, de 96 \times 93 μm (fig. 4G). Los tricomas 2-armado en forma de V o estrellados bifidos, desigual armados, con el ápice agudo, la superficie papilosa a rugosa, miden 388 μm de longitud, se encontraron en los domacios de *A. integrifolia* (fig. 4H, tabla 2).

Estomas

De acuerdo con las observaciones al microscopio fotónico, las especies de *Alchornea* presentan estomas de tipo paracítico, los cuales tienen dos células subsidiarias paralelas al eje del estoma. Todas las especies son hipostomáticas, excepto *A. integrifolia* que es anfiestomática. En cuanto a la ornamentación de los estomas, se observó la presencia de ceras filamentosas en *A. latifolia* (fig. 5A), además la superficie de las células subsidiarias es estriada en todas las especies pero difieren en la cantidad y grosor de las estrías (fig. 5B-E; tabla 2). La densidad estomática depende de la especie, sin embargo el valor varía desde 76 hasta 220 estomas por milímetro cuadrado (tabla 2).

Tabla 2. – Caracteres micromorfológicos que se pueden observar en el envés de las hojas de *Alchornea*.

Especie	Envés							
	Simplex	Tricomas	Glándulas epidérmicas	Estomas	Ornamentación en cuticular	Glándulas los dientes del margen	Promedio Estomas	Promedio Tricomas
<i>Alchornea chiapasana</i>	Ausentes	Rotado, 11 radios, connados menos de la mitad de su longitud	Ausentes	Presentes, estriados	Arrugado con estrías finas y esparcidas	Elíptica	220	2
<i>A. costaricensis</i>	Ausentes	Rotado, 7 radios, libres	Ausentes	Presentes, estriados	Estriado, fino- verrugoso	Elíptica	90	2
<i>A. glandulosa</i>	Ausentes	Rotado 8 radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud; rotado, 7 radios, libres en la vena media; multiangulados 7-9 radios, libres	Ausentes	Presentes, estriados	Filigrana, denso	Elíptica	93	3
<i>A. grandiflora</i>	Ausentes	Rotado, 8 radios, connados menos de la mitad de su longitud	Cónicas	Presentes, estriados	Filigrana, denso	Elíptica	124	2
<i>A. grandis</i>	Bicelulares	Rotado, 9 radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud; multiangulado, 5-8 radios, libres	Cilíndricas	Presentes, estriados	Estrías largas y paralelas	Oblata	149	8
<i>A. guatemalensis</i>	Unicelulares, Aciculares	Rotado, 8 radios, connados más de la mitad de su longitud	Globulares	Presentes, estriados	Estriado, fino-ondulado	Deltada	109	2
<i>A. integrifolia</i>	Ausentes	Rotados 9 radios, connados en pares menos de la mitad de su longitud, en la vena media; rotado, 8 radios connados menos de la mitad de su longitud; 2-armado en forma de V, en domacio	Esféricas	Presentes, estriados	Estriado, fino- verrugoso	Deltada	98	1
<i>A. latifolia</i>	Ausentes	Rotado, 8 radios, connados menos de la mitad de su longitud	Ausentes	Presentes, estriados con ceras filamentosas	Estriado fino-ondulado	Elíptica	76	2
<i>A. megalophylla</i>	Ausentes	Rotado, 8 radios, connados a la mitad de su longitud	Ausentes	Presentes, estriados	Estriado, fino- verrugoso	No observada	98	2
<i>A. triplinervia</i>	Ausentes	Rotado, 8 radios, connados más de la mitad de su longitud; porrectos, 12 radios, connados menos de la mitad de su longitud	Ausentes	Presentes, estriados	Filigrana, fino	No observada	86	1

Glándulas epidérmicas

Las glándulas epidérmicas se encuentran distribuidas en los dientes del margen, en la base o embebidas en la superficie de la hoja. La forma de la mancha glandular de los dientes muestran gran variación, pueden ser elípticas, como en *A. chiapasana*, *A. costaricensis*, *A. glandulosa*, *A. grandiflora* y *A. latifolia* (fig. 6A-B), deltadas presentes en *A. guatemalensis* y *A. integrifolia* (fig. 6C), oblatas halladas en *A. grandis* (fig. 6D; tabla 2). Las glándulas de la base de la hoja son de tipo botuliforme. En el haz se observaron glándulas embebidas de tipo esférico a esférico, en *A. guatemalensis*, *A. integrifolia*, *A. glandulosa*, *A. latifolia* y *A. chiapasana* (fig. 7A-B). En el envés se encontraron glándulas cilíndricas *A. grandis* (fig. 7C), globulares en *A. guatemalensis*, esféricas en *A. integrifolia*, mientras que en *A. grandiflora* se observaron glándulas cónicas (fig. 7D; tablas 1-2).

Discusión y conclusiones

Los estudios morfo-anatómicos en la subfamilia *Acalyphoideae* y en el género *Alchornea* son escasos (WEBSTER, 1994a, 1994b; SECCO, 1997). El estudio morfológico de la superficie foliar del género *Alchornea* al microscopio electrónico de barrido, evidenció estructuras no descritas con anterioridad, como la presencia de tricomas simples en la sección *Eualchornea* a la que pertenecen las especies mesoamericanas de esta investigación, a diferencia de esto, PAX & HOFFMANN (1931) definieron a esta sección por presentar indumento de tricomas estrellados, separándola de las otras secciones que tienen tricomas simples, además existen otras discordancias en la delimitación de las secciones, ya que las características de cada una de éstas no son exclusivas y en algunos casos resultan confusas, lo que hace necesario profundizar y estudiar con detalle otras fuentes de caracteres tales como los florales, palinológicos, anatómicos, moleculares, etc., del género *Alchornea* en un trabajo filogenético para proponer una clasificación infragenérica. El tipo de indumento se ha considerado un carácter que puede ayudar en la definición de las especies (MÜLLER, 1866; ROE, 1971; THEOBALD & al., 1979). En el género *Alchornea* la persistencia de los tricomas no es constante, algunas especies en etapas juveniles presentan estructuras tomentosas o densamente pubescentes, que al madurar pierden los tricomas (ELIAS, 2006). Tal variación ha conducido a una sobredescripción de especies y variedades. En la presente investigación se observó que los tricomas de las hojas del género *Alchornea* son diferentes en cuanto al tipo, tamaño, número de radios y unión de los mismos, así como su distribución en ambas caras de la lámina foliar. El tipo estrellado-rotado fue el más frecuente en el envés de la hoja. Los resultados muestran que los distintos tipos de tricomas no son excluyentes entre sí y una especie puede presentar varios tipos al mismo tiempo, como

en el caso de *A. grandis* que es la especie con mayor variedad de éstos y de caracteres micromorfológicos. En *Alchornea* los tricomas están dispuestos principalmente en las venas y no sobre toda la lámina foliar. No sólo los tricomas son útiles para delimitar a las especies, también la ornamentación cuticular, las ceras epicuticulares y las glándulas embebidas en la epidermis permiten distinguir a los taxa mesoamericanos de *Alchornea*. Los estomas de *Alchornea* son de tipo paracítico, lo que coincide con lo observado en los taxa leñosos de la familia *Euphorbiaceae* (WEBSTER, 1994a). Con respecto a la posición de los estomas en la hoja, sólo *A. integrifolia* es anfiestomática, sin embargo RÔÇAS & al. (1997) mencionan que las hojas de *A. triplinervia* son anfiestomáticas, lo que no se corroboró, ya que en los ejemplares revisados, las hojas son hipoestomáticas. La densidad estomática observada corresponde con algunas cifras citadas para plantas tropicales. Se ha visto que en bosque tropical perennifolio la densidad varía de 200 a 500 estomas (WILLMER & FRICKER, 1996), en este trabajo, los campos cercanos a las venas presentan cifras menores.

Según WILKINSON (1979), el tamaño de los estomas está correlacionado con la densidad de éstos, de tal forma que, los estomas de hasta 15 µm de longitud presentan altas densidades, y generalmente se encuentran en plantas que crecen en condiciones de gran humedad atmosférica y tienen cutícula delgada. En *Alchornea* el tamaño de los estomas va de 15-23 µm, lo que permite una tasa de evapo-transpiración baja, evitando pérdidas de agua (WILKINSON, 1979). Las características encontradas en los estomas de *Alchornea* se relacionan con los lugares donde habitan las especies mesoamericanas, ya que prefieren el bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical perennifolio para establecerse (ELIAS, 2006).

Las especies de *Alchornea* probablemente desarrollan ceras epicuticulares como protección, para evitar pérdidas de agua, aunque su función puede relacionarse también con impedir la presencia y desarrollo de patógenos, en especial hongos, al mejorar el escurrimiento de agua (ALCERITO & al., 2002; OLIVEIRA & al., 2003). Por otra parte, las diferencias en los patrones o tipos de ceras encontrados en *Alchornea* permiten caracterizar a los taxa. Tales diferencias se dan bioquímicamente, pues de acuerdo al componente del que están hechas, cristalizan de diferente forma, lo que habla de una diversidad alta de metabolitos secundarios en este taxón (BARTHLOTT & al., 1998; CHACHALIS & al., 2001).

Los patrones de ornamentación cuticular observados en *Alchornea*, corresponden a dos de los reportados por KULSHRESHTHA & AHMAD (1992) para la subtribu *Acalyphaeae*, estriado y arrugado, sin embargo estos autores sólo estudiaron a la especie *Alchornea cordifolia*. De acuerdo con los resultados obtenidos en esta investigación, se apoya el hecho de que los subtipos de ornamentación cuticular permiten delimitar a las especies.

La presencia de glándulas epidérmicas embebidas o proyectándose sobre la lámina foliar probablemente está relacionada con la producción y secreción de metabolitos secundarios. Respecto a los tipos de glándulas encontrados, posiblemente cuando las glándulas terminan de secretar su contenido adquieren una apariencia de escudo. Por otra parte, las glándulas de los dientes del margen y de la base de la hoja posiblemente funcionen como nectarios extraflorales evitando la herbivoría o favoreciendo la presencia de algunos insectos.

La plasticidad fenotípica que presentan las especies de *Alchornea* está relacionada con las características del hábitat donde crecen, si se desarrollan en pastizales o en zonas perturbadas en donde estén sometidas a estrés hídrico, los caracteres que se modifican son el tamaño de los individuos, que crecen como arbustos o árboles pequeños, de 1-3 m de altura, las dimensiones de las hojas disminuye, la densidad de los tricomas y las ceras puede aumentar. En lugares más húmedos los individuos miden de 5-15 m de altura y la densidad de los tricomas disminuye. Esta capacidad de adaptación a diferentes condiciones ambientales, en los tipos de vegetación donde se desarrollan, se refleja en la distribución de las especies, pues las que tienen mayor plasticidad fenotípica son las que presentan amplia distribución como *A. triplinervia* y *A. latifolia*.

En especies relacionadas como *A. costaricensis* y *A. glandulosa*, donde ambas pueden presentar hojas elíptico-lanceoladas, cartáceas, de 9 × 3 cm, los caracteres micromorfológicos son útiles para diferenciar a los ejemplares sin estructuras florales, pues la primera especie presenta en el haz tricomas simples en la vena media, tricomas estrellado-rotados, con 10-12 radios, connados menos de la mitad de su longitud, mientras la segunda tiene tricomas estrellado-rotados, con 12 radios libres, además de ceras filamentosas y glándulas epidérmicas esféricas, que la primera no presenta. Algo similar ocurre en *A. latifolia* y *A. grandiflora*, *A. guatemalensis* y *A. integrifolia* y *A. triplinervia* y *A. guatemalensis*.

Agradecimientos

Agradecemos a los curadores de los herbarios por el préstamo del material para llevar a cabo esta investigación, al Biol. José Antonio Hernández Gómez del Laboratorio de Microcine, de la Facultad de Ciencias, UNAM, por la captura en imagen digital de las fotografías del microscopio electrónico de barrido, al Dr. Sigfrido Sierra Galván por permitir el uso de las instalaciones y microscopios de la sección de Micología del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM, a la Dra. Aurora Zlotnik Espinosa por la revisión del manuscrito y a los revisores por sus valiosas observaciones.

Referencias

- ALCERITO, T., F. E. BARBO, G. NEGRI, D. Y. A. C. SANTOS, C. I. MEDA, M. C. M. YOUNG, D. CHÁVEZ & C. T. T. BLATT (2002). Foliar epicuticular wax of Arrabidaea brachypoda: flavonoids and antifungal activity. *Biochem. Syst. & Ecol.* 30: 677-683.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP II (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
- BAKER, E. A. (1982). Chemistry and morphology of plant epicuticular waxes. In: CUTLER, D. F., K. L. ALVIN & C. E. PRICE (ed.), *The Plant Cuticle*: 139-166. Academic Press.
- BARTHLOTT, W., C. NEINHUIS, D. CUTLER, F. DITSCH, I. MEUSEL, I. THEISEN & H. WILHELMI (1998). Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linn. Soc.* 126: 237-260.
- BELIN-DEPOUX, M. (1993). Importance des nectaires extra-floraux dans les interactions plantes-fourmis. *Acta Bot. Gallica* 140: 183-205.
- BETHKE, P. C. & M. C. DREW (1992). Stomatal and nonstomatal components to inhibition of photosynthesis in leaves of *Capsicum annuum* during progressive exposure to NaCl salinity. *Pl. Physiol.* 99: 219-226.
- CHACHALIS, D., K. N. REDDY & C. D. ELMORE (2001). Characterization of leaf surface, wax composition, and control of redvine and trumpet creeper with glyphosate. *Weed Sci.* 49: 156-163.
- ELIAS, T. S. (1983). Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: BENTLEY, B. & T. S. ELIAS (ed.), *The biology of nectaries*: 174-203. Columbia University.
- ELIAS, M. G. (2006). *El género Alchornea (Euphorbiaceae) en Mesoamérica*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- ESAU, K. (1977). *Anatomy of seed plants*. John Wiley and Sons. Inc.
- FAHN, A. (1990). *Plant anatomy*. Pergamon, Oxford.
- FLORES-VINDAS, E. (1999). *La planta: Estructura y función*. Vol 1. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- FORDYCE, J. A. (2006). The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *J. Exp. Biol.* 209: 2377-2383.
- INAMDAR, J. A. & M. GANGADHARA (1977). Studies on the trichomes of some Euphorbiaceae. *Feddes Repert.* 88: 103-111.
- JOHNSON, H. B. (1975). Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.
- KOCH, K., K. H. DIETER, L. SCHREIBER, W. BARTHLOTT & C. NEINHUIS (2006). Influences of air humidity during the cultivation of plants on wax chemical composition, morphology and leaf surface wettability. *Environm. Exp. Bot.* 56: 1-9.
- KULSHRESHTHA, K. & K. J. AHMAD (1992). Cuticular ornamentations in some genera of Euphorbiaceae. *Feddes Repert.* 103: 317-326.
- KUNST, L. & A. L. SAMUELS (2003). Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Progr. Lipid Res.* 42: 51-80.
- LEVIN, D. A. (1973). The role of trichomes in plant defense. *Quart. Rev. Biol.* 48: 3-15.

- LEVIZOU, E., P. DRILIAS, G. K. PSARAS & Y. MANETAS (2005). Non-destructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytol.* 165: 463-472.
- MANSFIELD, T. A. (1998). Stomata and plant water relations: does air pollution create problems? *Environ. Pollut., A* 101: 1-11.
- MARTÍNEZ, M. G. & S. M. ESPINOSA (2005). Tricomas foliares de *Croton sección Barhamia* (Euphorbiaceae). *Acta Bot. Mex.* 72: 39-51.
- MAUSETH, J. D. (1988). *Plant anatomy*. Benjamin Cummings.
- MCKEY, D. (1984). Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.
- MCVAUGH, R. (1987). Leguminosae. *Fl. Novo-Galiciana* 5. University of Michigan Press.
- MEINZER, F. C. (1993). Stomatal control of transpiration. *Trends Ecol. Evol.* 8: 289-294.
- MONQUERO, P. A., P. J. CHRISTOFFOLETI, J. A. MATAS & A. HEREDIA (2004). Caracterização da superfície foliar e das ceras epicuticulares em *Commelina benghalensis*, *Ipomoea grandifolia* e *Amaranthus hybridus*. *Pl. Daninha* 22: 203-210.
- MORENO, N. P. (1984). *Glosario botánico ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, México.
- MÜLLER, A. J. (1866). Euphorbiaceae. In: CANDOLLE, A., DE (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 15: 899-913. Paris.
- OLIVEIRA, A. F. M., S. T. MEIRELLES & A. SALATINO (2003). Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. *Anais Acad. Brasil. Ci.* 75: 431-439.
- PAYNE, W. W. (1978). A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30: 239-255.
- PAX, F. & K. HOFFMANN (1931). Euphorbiaceae. In: ENGLER, A. & K. PRANTL (ed.), *Die Naturlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 19c: 11-233. Berlin.
- PRICE, T. D. (2006). Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of color patterns. *J. Exp. Biol.* 209: 2368-2376.
- RADCLIFFE-SMITH, A. (2001). *Genera Euphorbiacearum*. Royal Botanic Gardens Kew.
- RAO, B. B., D. M. OOSTERHUIS, J. M. BRAD & K. K. SOO (1996). Effect of water stress on the epicuticular wax composition and ultrastructure of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf, bract, and boll. *Environm. & Exp. Bot.* 36: 61-69.
- RÔÇAS, G., C. F. BARROS & F. R. SCARANO (1997). Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimens in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees (Berlin)* 11: 469-473.
- RÔÇAS, G., F. R. SCARANO & C. F. BARROS (2001). Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Bot. J. Linn. Soc.* 136: 231-238.
- ROE, K. E. (1971). Terminology of hairs in the genus *Solanum*. *Taxon* 20: 501-508.
- RUBINO, P., E. TARANTINO & F. REGA (1989). Relationship between soil water status and stomatal resistance of tomatoes. *Irrig. Dren.* 36: 95-98.
- SALAS, J., M. SANABRIA & R. PIRE (2001). Variación en el índice y densidad estomática en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sometidas a tratamientos salinos. *Bioagro* 13: 99-104.
- SECCO, R. S. (1997). *Revisão taxonômica das espécies neotropicais da tribo Alchorneae (Hurusawa) Hutchinson (Euphorbiaceae)*. Tesis de doctorado. Universidad de São Paulo.
- SHEPHERD, T., G. W. ROBERTSON, D. W. GRIFFITHS, A. NICK & E. BIRCH (1999). Epicuticular wax composition in relation to aphid infestation and resistance in red raspberry (*Rubus idaeus* L.). *Phytochemistry* 52: 1239-1254.
- STYRSKY, J. D., I. KAPLAN & D. E. MICKY (2006). Plant trichomes indirectly enhance tritrophic interactions involving a generalist predator, the red imported fire ant. *Biol. Control* 36: 375-384.
- THEOBALD, W. L., J. L. KRAHULIK & R. C. ROLLINGS (1979). Trichome description and classification. In: METCALFE, C. R. & L. CHALK (ed.), *Anatomy of the Dicotyledons* 1: 40-53. Clarendon Press.
- VALENCIA, S. A. & A. S. DELGADO (2003). Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección Lobatae (Fagaceae). *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot.* 74: 5-15.
- WEBSTER, G. L. (1994a). Classification of the Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 3-32.
- WEBSTER, G. L. (1994b). Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 33-144.
- WERKER, E. (2000). Trichome diversity and development. *Advances Bot. Res.* 31: 1-35.
- WILKINSON, H. P. (1979). The plant surface. In: METCALFE, C. R. & L. CHALK (ed.), *Anatomy of the Dicotyledons* 1: 97-165. Clarendon Press.
- WILLMER, C. M. & M. FRICKER (1996). *Stomata*. Chapman and Hall.
- WURDACK, K. J., P. HOFFMANN & M. W. CHASE (2005). Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid RBCL and TRNL-F DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 92: 1397-1420.

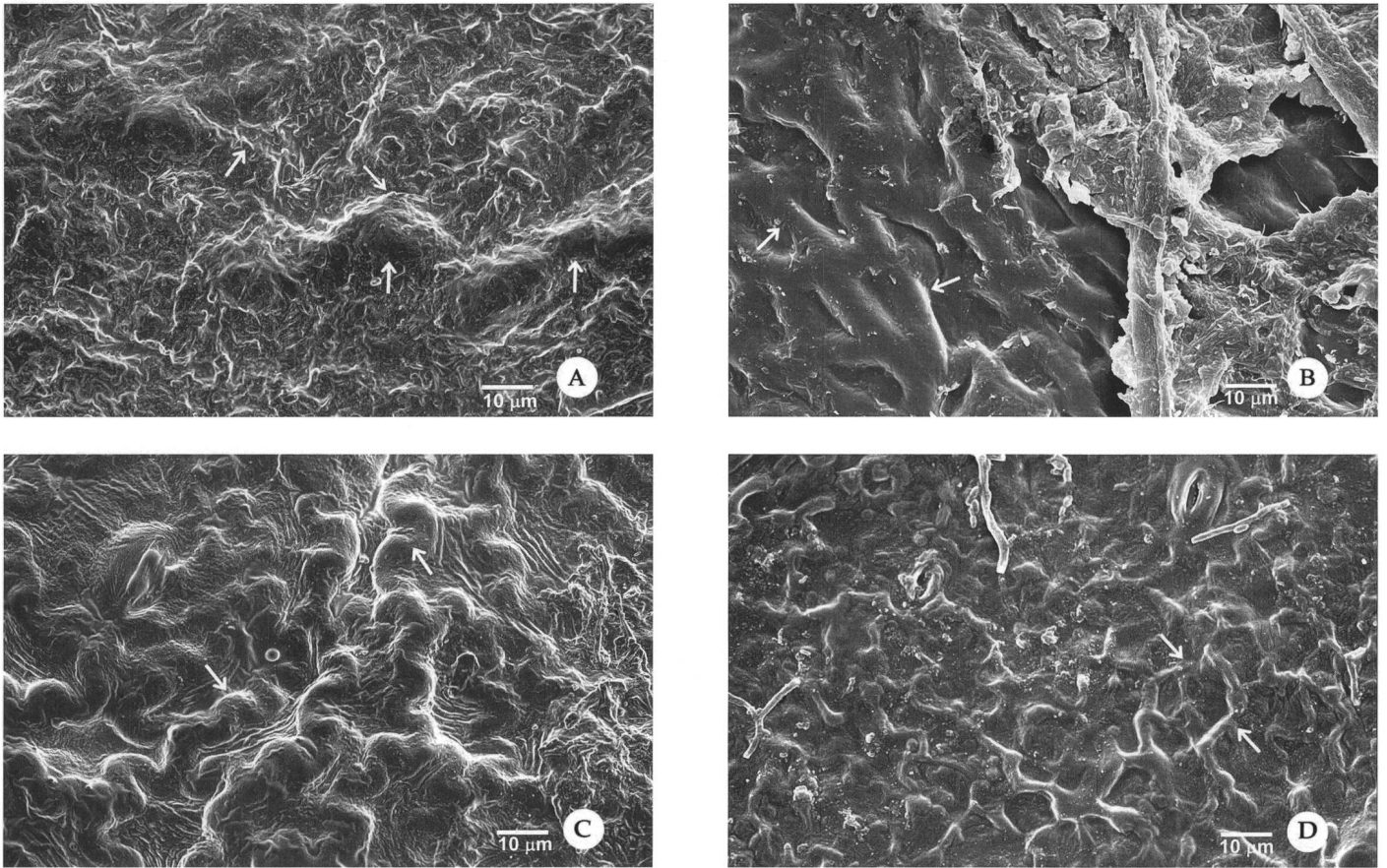


Fig. 1. – Patrones de ornamentación cuticular de *Alchornea*. **A.** Subtipo estriado fino-ondulado (haz de *A. megalophylla*); **B.** Subtipo reticulado fino-abierto (haz de *A. glandulosa*); **C.** Subtipo estriado fino- verrugoso (envés de *A. integrifolia*); **D.** Subtipo filigrana denso (envés de *A. glandulosa*).

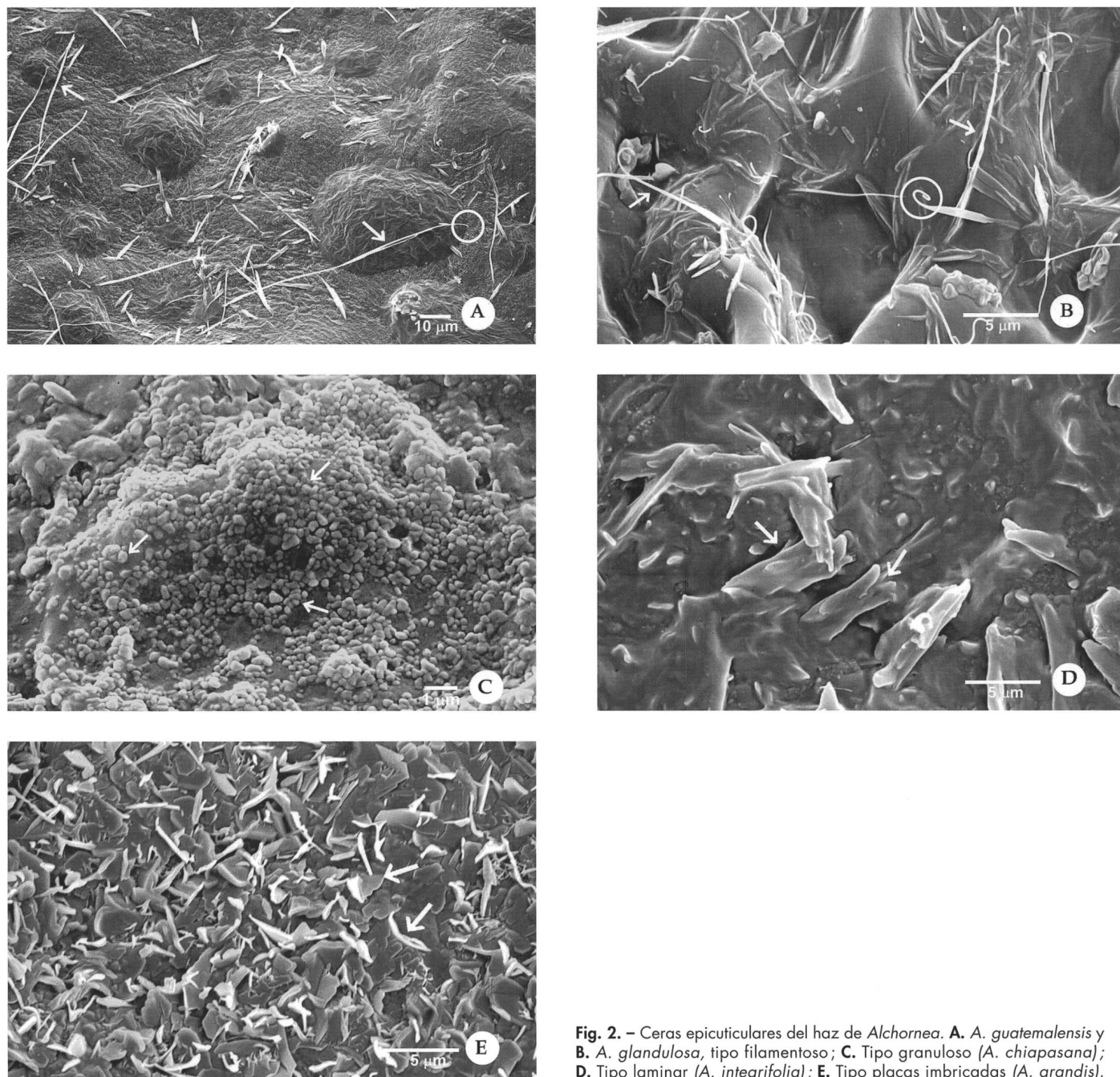


Fig. 2. – Ceras epicuticulares del haz de *Alchornea*. **A.** *A. guatemalensis* y **B.** *A. glandulosa*, tipo filamentoso; **C.** Tipo granuloso (*A. chiapasana*); **D.** Tipo laminar (*A. integrifolia*); **E.** Tipo placas imbricadas (*A. grandis*).

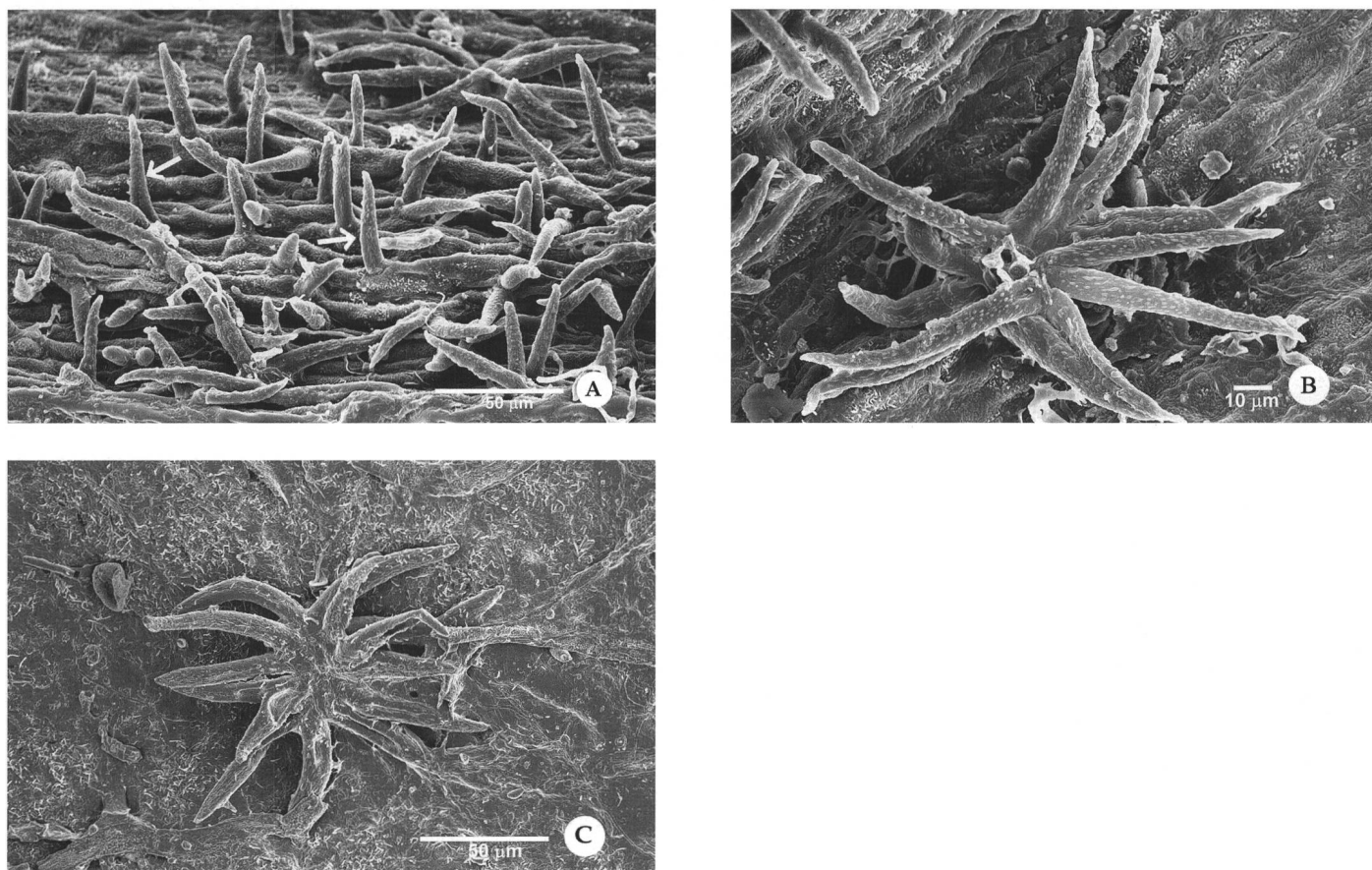
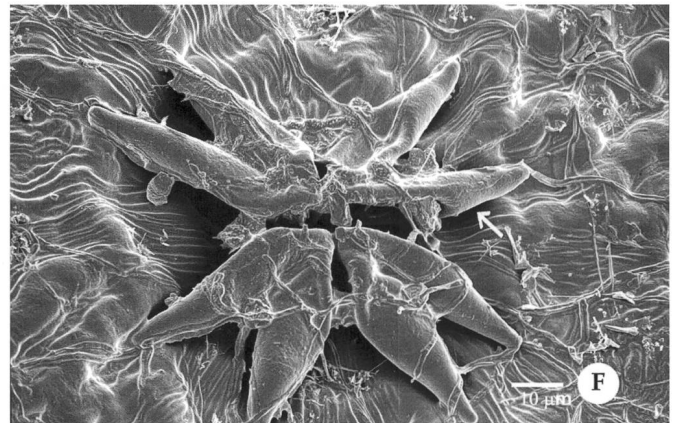
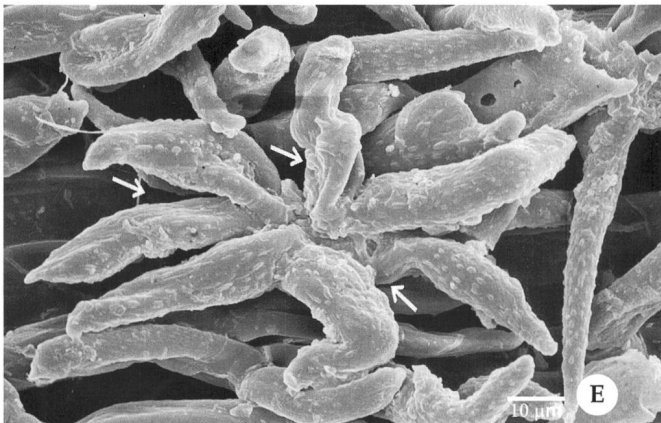
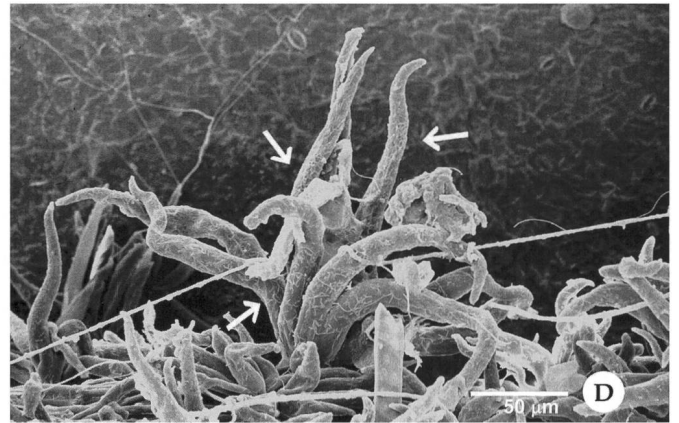
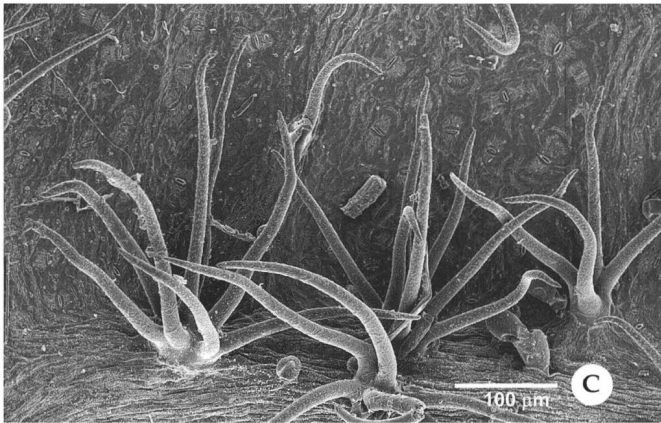
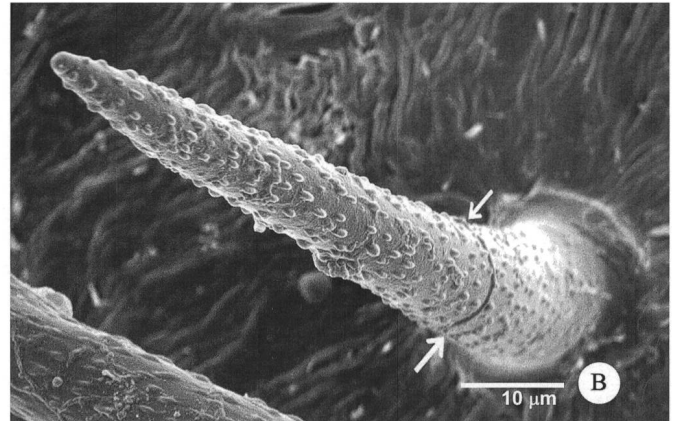
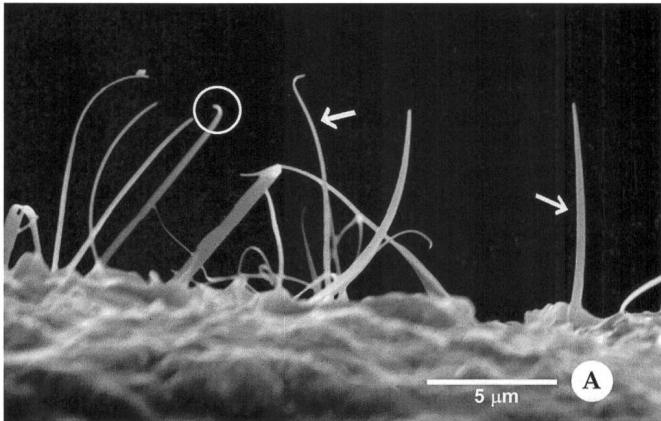


Fig. 3. – Tipos de tricomas del haz de *Alchornea*. **A.** Tricomas simples unicelulares (*A. costaricensis*); **B.** Tricoma estrellado-rotado con 10-12 radios (*A. costaricensis*); **C.** Tricoma estrellado-rotado con 14 radios (*A. grandis*).



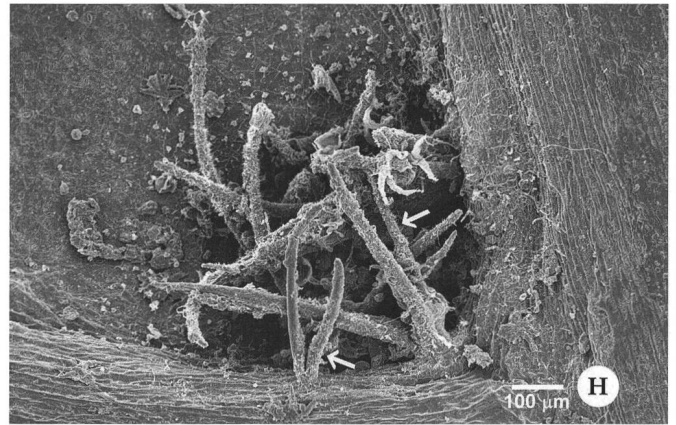
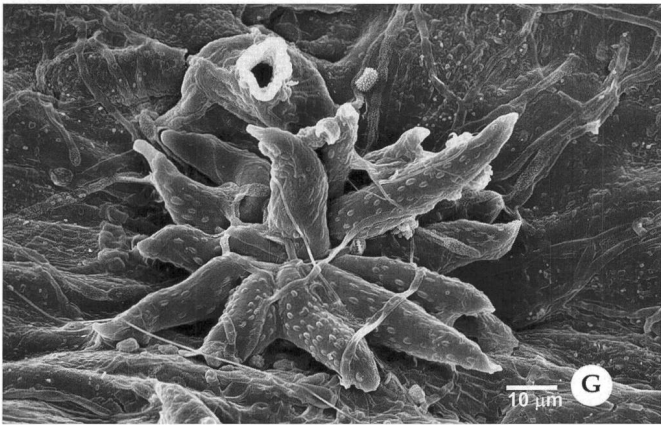


Fig. 4. – Tipos de tricomas del envés de *Alchornea*. **A.** Tricoma unicelular-acicular (*A. guatemalensis*); **B.** Tricoma bicelular (*A. grandis*, las flechas señalan el septo de las células); **C.** Tipo estrellado-multiangulado (*A. grandis*); **D.** Tipo estrellado-multiangulado (*A. glandulosa*); **E.** Tipo estrellado-rotado con 7 radios libres (*A. glandulosa*); **F.** Tipo estrellado-rotado con los radios connados hasta la mitad (*A. megallophylla*); **G.** Tipo estrellado-porrecto (*A. triplinervia*); **H.** Tricomas estrellados bifidos presentes en los domacios (*A. integrifolia*).

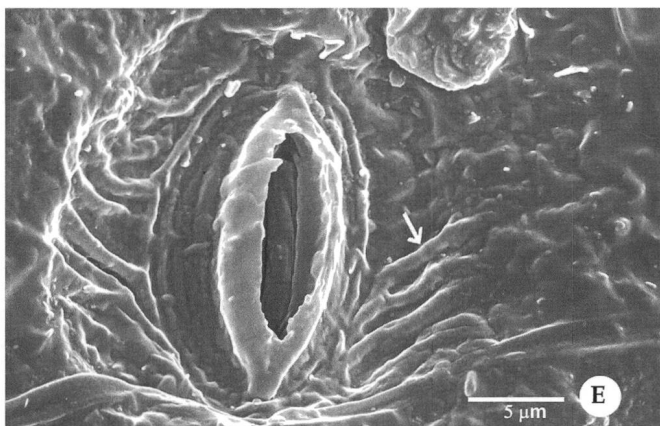
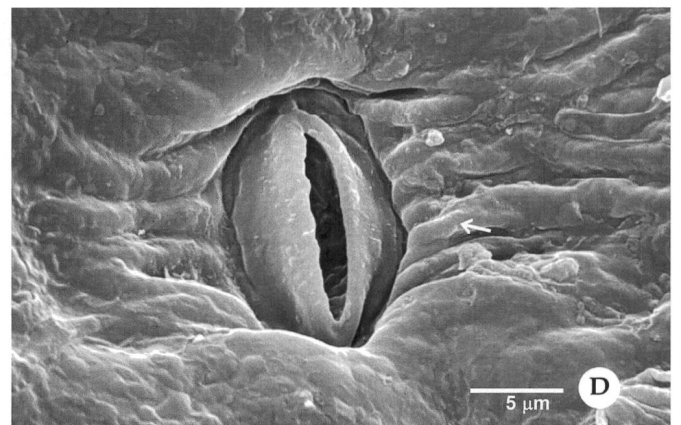
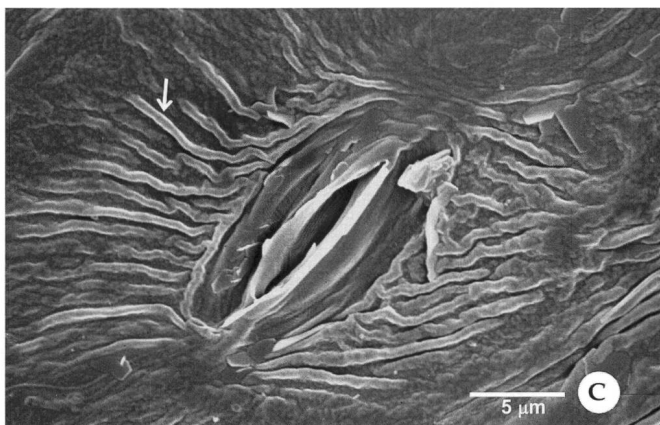
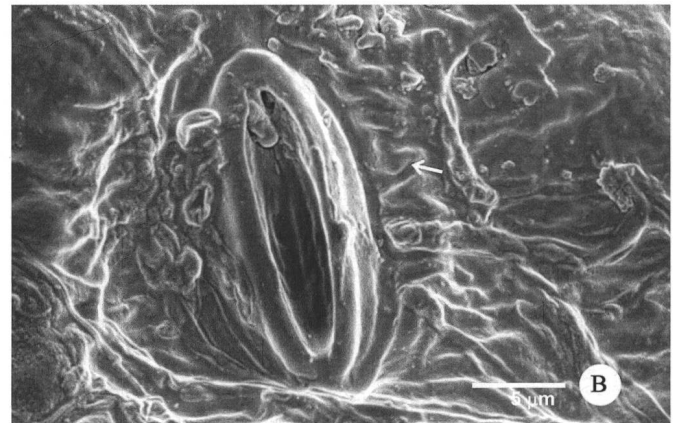
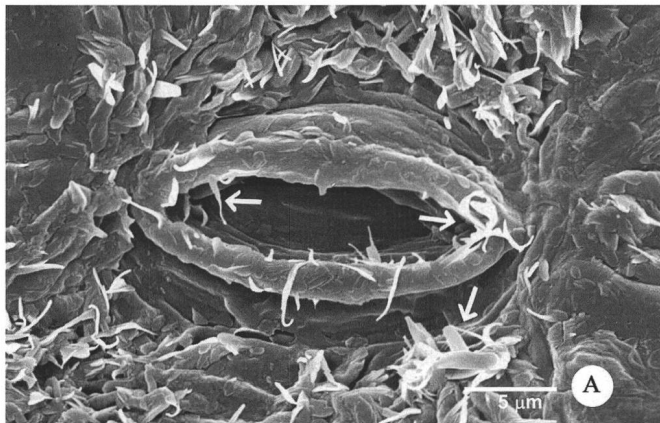


Fig. 5. – Ornamentación de los estomas de *Alchornea*. **A.** Estoma con ceras tipo filamentos (*A. latifolia*); **B.** Estoma con estrias tenues (*A. megalophylla*); **C.** *A. grandis*, **D.** *A. guatemalensis* y **E.** *A. integrifolia*, se observan estomas con estrias prominentes.

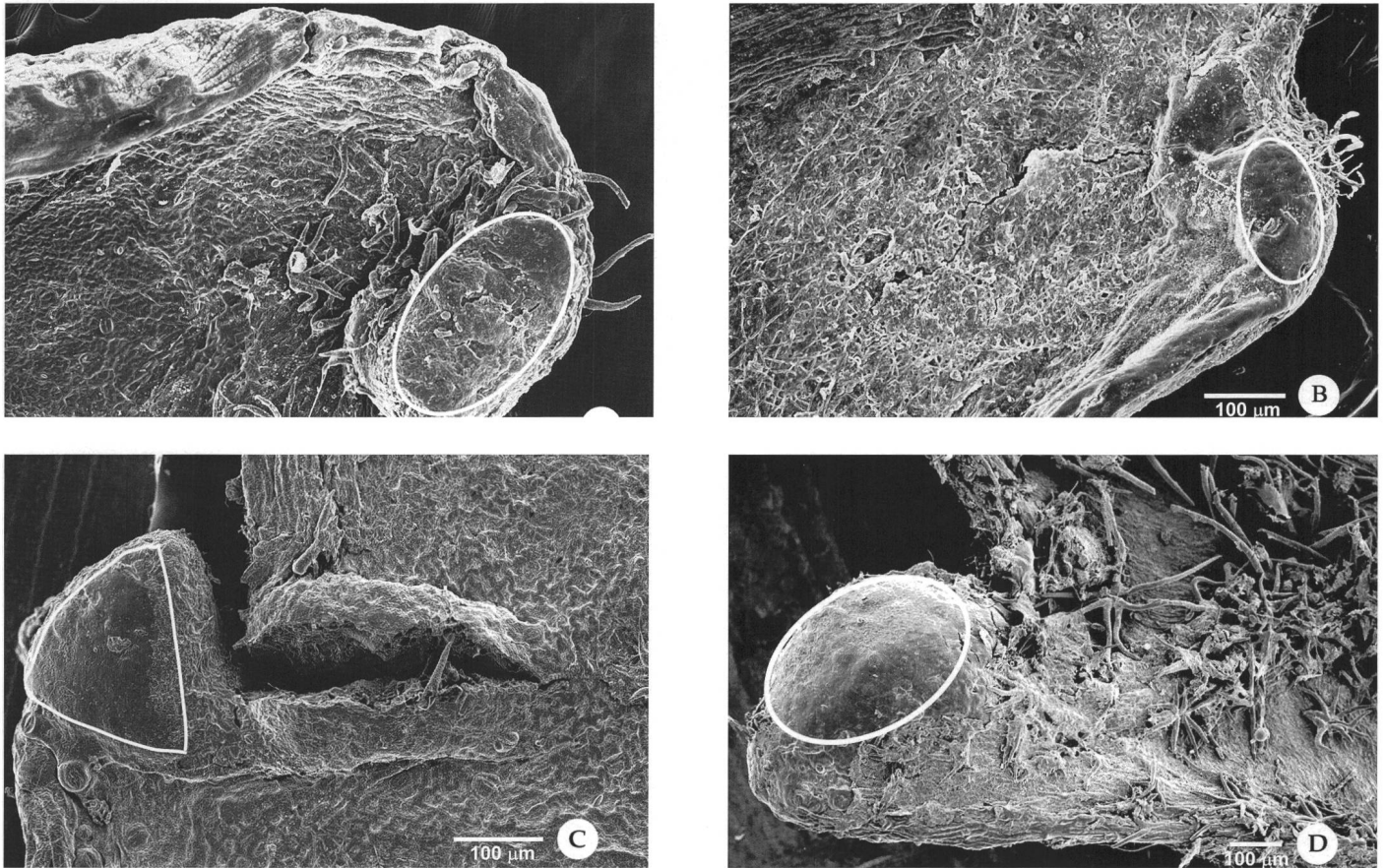


Fig. 6. – Tipos de glándulas en los dientes del margen foliar de *Alchornea*. **A.** *Alchornea latifolia* y **B.** *A. chiapasana* se observan glándulas elípticas; **C.** *A. integrifolia*, se aprecia el tipo deltoide; **D.** Tipo oblata (*A. grandis*).

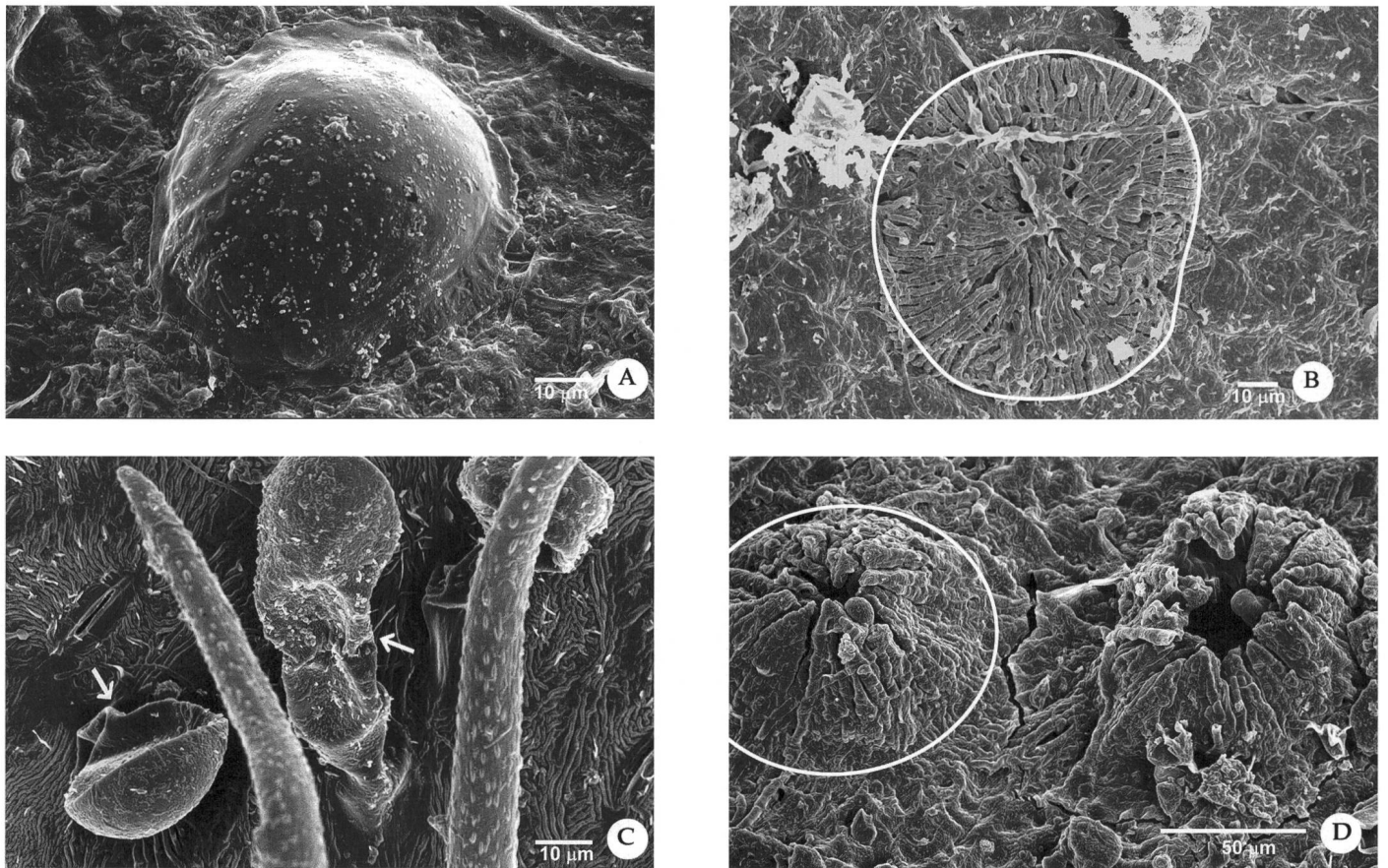


Fig. 7.— Glándulas epidérmicas de *Alchornea*. **A.** *A. chiapasana* y **B.** *A. integrifolia* se muestran glándulas del haz de tipo esférico; **C.** Glándulas cilíndricas (envés de *A. grandis*); **D.** Glándulas de tipo cónico (*A. grandiflora*).

Apéndice 1. – Lista de ejemplares examinados para las observaciones de la superficie foliar del género *Alchornea* Sw. de Mesoamérica.

Alchornea chiapasana Miranda

MÉXICO. Chiapas. Mpio Berriozábal: El Suspiro, 9 km al NO de Berriozábal, 25.III.1953, *Miranda 7724* (F). **Oaxaca. Mpio Comaltepec:** Vista Hermosa, 26,6 km al SO de Valle Nacional, 26.I.1988, *Torres & Martínez 11411* (FCME).

Alchornea costaricensis Pax & K. Hoffm.

COSTA RICA. Prov. Colón: Portobelo, 7.V.1971, *Correa & Dressler 1749* (F). **PANAMÁ. Prov. Panamá:** Barro Colorado Island, Lake shore south of dock, 17.IV.1968, *Croat 4885* (MO); Barro Colorado Island, O de Península Millar, 22.VI.1969, *Foster 1014* (F).

Alchornea glandulosa Poepp.

COSTA RICA. Prov. Alajuela: Estación Río San Lorencito, 18.X.1989, *Gómez-Laurito 11839* (F), *Gómez-Laurito 12480* (F). **Prov. Heredia:** Puesto El Ceibo, 250 m al E de Transect Trail, 25.II.1994, *Boyle & Ezeta 2777* (MO). **Prov. Puntarenas:** Las Cruces sendero al Río, 7.II.1990, *Gómez-Laurito & al. 11876* (F).

Alchornea grandiflora Müll. Arg.

HONDURAS. Dpto Francisco Morazán: La Tigra al SO de San Juancito, 11.VI.1963, *Molina & Molina 12696* (MO). **COSTA RICA. Prov. San José:** La Cangreja, 22.V.1995, *Chavarría 813* (MO). **PANAMÁ. Prov. Chiriquí:** Cerro Colorado a 31.6 km después del puente que está sobre el Río San Félix, 15.VII.1976, *Croat 37195* (F).

Alchornea grandis Benth.

COSTA RICA. Prov. Puntarenas: Río Piedras Blancas, Cerro Anguciana, 9.I.1994, *Aguilar 3001* (MO); La Parcela, 14.XII.1996, *Aguilar 4773* (MO). **PANAMÁ. Prov. Veraguas:** Isla de Coiba subida por Río Escondido, 11.III.1996, *Castroviejo & Velayos 8132* (MEXU).

Alchornea guatemalensis Lundell

COSTA RICA. Prov. Puntarenas: Reserva Monteverde, 27.V.1981, *Haber 551* (F). **Prov. San José:** 2-5 km al SE de Higuito, 5.IX.1975, *Utley & Utley 3039* (F), 2. VII. 1976, *Utley & Utley 5209* (F).

Alchornea integrifolia Pax et K. Hoffm.

GUATEMALA. Dpto Alta Verapaz: cerca de Tactic, 14.IV.1941, *Standley 92388* (F), 14.IV.1941, *Standley 92656* (F). **Dpto Baja Verapaz:** Unión Barrios, km. 159 de la carretera a Cobán, 14.VIII.1975, *Lundell & Contreras 19636* (F).

Alchornea latifolia Sw.

MÉXICO. Chiapas. Mpio. Ocosingo: Nuevo Guerrero, 7,5 km al SE, 27.II.2002, *Calónico & al. 22149* (FCME). **GUATEMALA. Dpto Izabal:** sobre Arenales, 5 km al O del Pueblo Cadenas, 16.II.1975, *Lundell & Contreras 18990* (MEXU). **EL SALVADOR. Dpto Ahuachapán:** Parque Nacional El Imposible, al E del recibidero al Cafetalón Hacienda San Benito, 28.XII.1992, *Sandoval & Sandoval 955* (MEXU).

Alchornea megalophylla Müll. Arg.

PANAMÁ. Prov. Darién: Parque Nacional del Darién, entre el Río Topalisa y el Río Pucuro, 15.X.1987, *Cuadros & al. 3859* (MEXU); Cerro Mali, 17.I.1975, *Gentri & Mori 13693* (MO); El Real, región llamada Alturas de Nique cerca de Mina Cana, 26.VIII.1987, *McPherson 11614* (MO).

Alchornea triplinervia (Spreng.) Müll. Arg.

PANAMÁ. Prov. Coclé: El Valle, al N del Cerro Gaital, 30.V.1982, *Knapp 5351* (MEXU); La Mesa, al E de la cima del Cerro Gaital, 12.VII.1987, *McPherson 11242* (F); El Valle, pasando La Mesa, 23.II.1988, *McPherson 12138* (MEXU).

