



Valor taxonómico de caracteres anatómicos foliares en el complejo *Sciodaphyllum herzogii* (Araliaceae) de los andes de Bolivia

Taxonomic value of leaf anatomical character in the *Sciodaphyllum herzogii* complex (Araliaceae) from the Bolivian Andes

ANA W. QUEVEDO JUSTINIANO^{1*}, MERCY Y. LOPEZ, MERUVIA¹, PORTER P. LOWRY II², GREGORY M. PLUNKETT³ & J. MOISES MENDOZA F.⁴

¹ Laboratorio de Botánica, Carrera de Biología, Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, km 9 carretera al Norte, El Vallecito. Santa Cruz, Bolivia.

² Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd, St. Louis, Missouri 63110. St. Louis, US.

³ Cullman Program for Molecular Systematics, New York Botanical Garden, Bronx, 10458-5126. New York, US.

⁴ Herbario del Oriente Boliviano (USZ), Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado/ UAGRM, Av. Irala 565. Casilla 2489. Santa Cruz, Bolivia.

* E-mail: anaquevedo@uagrm.edu.bo

Recibido 25 VI 06 2024. Aprobado 31 V 2025.

RESUMEN

De las 13 especies de *Sciodaphyllum* (Araliaceae) reconocidas en Bolivia, *S. herzogii* aún se encuentra en revisión taxonómica porque, si bien la mayoría de los caracteres vegetativos y florales de los especímenes disponible son similares, se ha identificado un grupo de muestras con hojas glabras que difieren del típico *S. herzogii* que son “densamente pubescentes”, surgiendo la duda si se trata de una especie altamente variable o de dos especies estrechamente relacionadas. El objetivo de este estudio es caracterizar la anatomía foliar del complejo *S. herzogii*, a fin de determinar caracteres que permitan sustentar una definición taxonómica sólida. Se recolectaron hojas maduras de diferentes poblaciones, incluyendo representantes de ambas formas, glabra y pubescente y se realizaron láminas histológicas en corte paradérmico y transversal, siguiendo técnicas histológicas convencionales. Los resultados muestran que los especímenes estudiados exhiben semejanzas en la organización anatómica de la lámina foliar, peciolo y peciolo; Pero que existen diferencias en la presencia/ausencia de tricomas; estrias epicuticulares adaxiales, número de capas hipodérmicas y, en forma del transcurso de la nervadura central, en el margen, peciolo y peciolo. Además de la presencia de haces vasculares accesorios rodeados por esclerenquima, en la zona cortical del peciolo en el material que representa la forma glabra. Si bien, los especímenes examinados del complejo de *S. herzogii* comparten un conjunto común de caracteres anatómicos, estos presentan diferencias significativas que permiten distinguirlos como dos taxones independientes.

Palabras clave: Caracteres anatómicos, glabra, pubescente, taxones.

ABSTRACT

Of the 13 species of *Sciodaphyllum* (Araliaceae) recognized in Bolivia, *S. herzogii* still is currently under taxonomic review because, while most of the vegetative and floral characters of the available specimens are similar, one group of samples was identified with glabrous leaves that differ from the those of typical *S. herzogii*, which are “densely pubescent”, raising the question of whether they comprise a single, highly variable species or two closely related taxa. The objective of this study is to characterize the leaf anatomical characters in the *S. herzogii* complex in order to determinate characters that support a solid taxonomic definition. Mature leaves were collected from different populations, including representatives of both the glabrous and pubescent forms, and histological slides were made of paradérmic and transverse sections, following standard histological techniques. The results indicate that the specimens studied exhibit a similarity in the anatomical organization of the leaf blade, petiole, and petiolule, but that differences occur in the presence/absence of trichomes, and in the adaxial epicuticular striae, the number of

hypodermal layers, and the shape of the transection of the central midrib, in the margin petiolule and petiole as well as the presence of accessory vascular bundles surrounded by sclerenchyma in the cortical area of the petiole in material representing the glabrous form. While the specimens examined of the *S. herzogii* complex share a common set of anatomical characters, they present significant differences that could support their recognition as two distinct taxa.

Key words: Anatomical characters, glabrous, pubescent, taxa.

INTRODUCCIÓN

Sciodaphyllum P. Browne (Araliaceae Juss.) es un género formalmente descrito y reconocido por Browne (1756: 190), pero, debido a la combinación de caracteres comunes como hojas compuestas, estipulas liguladas, pedicelos inarticulados bajo el ovario y ausencia de buenas colecciones botánicas, fue sinonimizado junto con otros géneros en el taxón *Schefflera* J.R. Forst. & G. Forst. (Frodin, 1975; Lowry, 1989; Frodin & Govaerts, 2003). Actualmente, con base en estudios filogenéticos, morfológicos y biogeográficos, *Sciodaphyllum* ha sido reconocido nuevamente como un género independiente (Plunkett et al., 2020); y sus binomios debidamente transferidos, adjudicándosele 131 especies (Lowry et al., 2020), distribuidas desde Nicaragua hasta Bolivia.

En Bolivia, actualmente se registran para *Sciodaphyllum* 13 especies nativas (obs. pers. M. Mendoza), de las cuales ocho son endémicas, todas restringidas a la zona andina de los departamentos de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz. Sin embargo, debido a inadecuadas colecciones de especímenes en este género, existen algunas especies de dudosa circunscripción taxonómica, siendo una de ellas *Sciodaphyllum herzogii* (Harms) Lowry, G.M. Plunkett & M. Mora, en la que los caracteres vegetativos y florales son básicamente similares en las diferentes colectas botánicas a lo largo y ancho de su rango de distribución natural, aunque se han encontrado poblaciones con hojas glabras, bastante diferentes al conocido *S. herzogii* “con hojas densamente pilosas” visibles a simple vista (Figura 1), surgiendo la duda si es una especie altamente variable o dos estrechamente relacionadas.

Además de lo mencionado, estas poblaciones también difieren en su distribución natural y preferencias ecológicas. *Sciodaphyllum herzogii* “pilosa” registra una amplia distribución, extendiéndose por toda la faja de los Andes bolivianos, desde la parte central del departamento de Cochabamba hasta muy al norte del departamento de La Paz; encontrándose en los bosques yungueño montano húmedo, yungueño altoandino y siempre verde del subandino; mientras que las poblaciones de *S. herzogii* “glabra” están restringidas a una reducida área concéntrica muy al sureste de Cochabamba (más al sureste de los límites sur de las poblaciones pilosas); desarrollándose en el bosque yungueño montano superior pluvial, en un valle muy profundo rodeado de cerros muy altos.

Por consiguiente, ésta y otras especies están siendo sometidas a un exhaustivo tratamiento taxonómico, lo que hace necesario el uso de ciencias auxiliares para aclarar los problemas de identificación de los taxones. Al respecto, la anatomía vegetal, representa una herramienta importante para sustentar los estudios taxonómicos, principalmente las características referidas a la lámina foliar y el pecíolo (Solereder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; 1979; 1983; Metcalfe, 1987; Cutler & Gregory, 1998). Para *Sciodaphyllum*, existe pocas referencias anatómicas disponibles; ej. Metcalfe & Chalk (1950), mencionan la existencia de tricomas con ramificaciones cortas en la epidermis foliar, además de una hipodermis bajo la superficie superior. Por otro lado, Mourad (2013) describe el pecíolo a *Sciodaphyllum pulchrum* Wall., destacando que presenta como característica especial un sistema vascular en forma de anillo abierto con haces vasculares invertidos medulares.

En este sentido, el objetivo del presente trabajo es caracterizar la anatomía foliar del complejo *S. herzogii*, a fin de determinar caracteres que permitan sustentar una sólida definición taxonómica

MATERIALES Y MÉTODOS

El material vegetal fue recolectado en los departamentos de La Paz y Cochabamba (Figura 2), depositándose las muestras botánicas testigos (especímenes) en Herbarios nacionales (LPB, USZ) e internacionales (MO, NY, P, entre otros) (Tabla 1). Se colectaron ramas y hojas del tercero al quinto nudo, y se conservaron en solución alcohólica al 70 %. Para la preparación de láminas histológicas de las hojas palmaticompuestas, se trabajó con el foliolo central, usando de tres a cinco hojas, provenientes de dos a tres individuos tanto de *S. herzogii* “pilosa” como de *S. herzogii* “glabra” (Tabla 1). Con este material, se realizaron cortes a mano alzada en sentido paradermal y transversal de la región mediana del foliolo, peciolulo y pecíolo. Los cortes fueron clarificados con hipoclorito de sodio al 10 %, enjuagados con agua destilada, coloreados con

azul alcían - safranina (Tolivia & Tolivia, 1987) y finalmente montados entre porta y cubreobjetos con gelatina glicerina (Stevens, 1916).

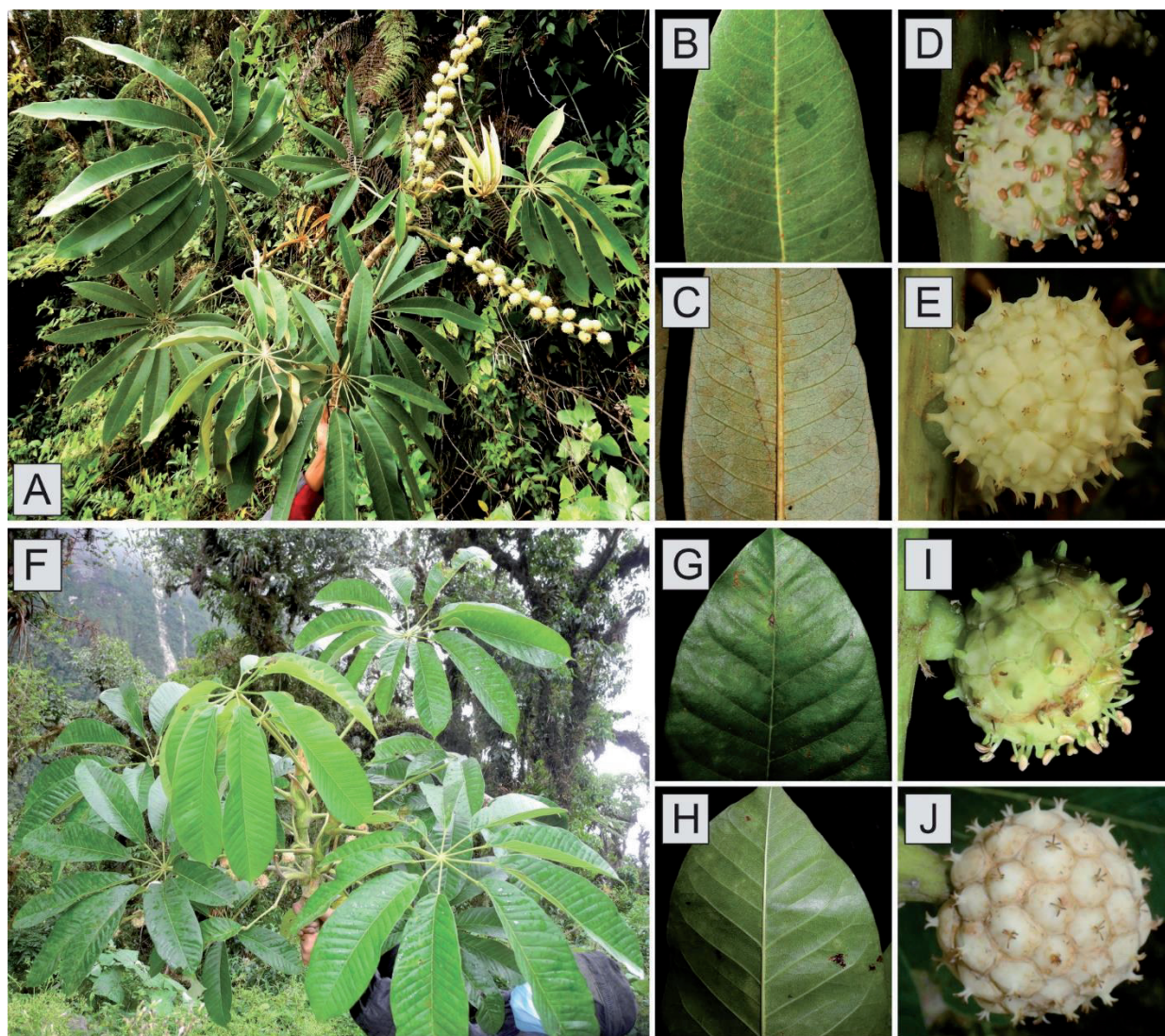


FIGURA 1. Comparación morfológica de *Sciodaphyllum herzogii* “pilosa” y “glabra”. **A)** Rama fértil de *S. herzogii* “pilosa”. **B)** Detalle del haz de la lámina foliar. **C)** Detalle del envés pubescente de la lámina foliar. **D)** Inflorescencia en estadio masculino. **E)** infrutescencia básicamente madura. **F)** Rama fértil de *S. herzogii* “glabra”. **G)** Detalle de haz de la lámina foliar. **H)** Detalle del envés glabro de la lámina foliar. **I)** Inflorescencia en estadio masculino. **J)** infrutescencia básicamente madura. Fotos: A–E de Mendoza 5615; F–J de Mendoza 5654.

También se aplicaron pruebas histoquímicas con sudán III (Johansen, 1940) para compuestos lipídicos, lugol (Roth, 1964) en la detección de almidón, sulfato ferroso (D’Ambrogio de Argüeso, 1986) para compuestos fenólicos y luz polarizada para oxalato de calcio (Zarlavsky, 2014). Las observaciones y fotografías se efectuaron con microscopio óptico Olympus BX 53 equipado con módulo fotográfico digital DP21-SAL. El procesamiento se ejecutó en el Laboratorio de Botánica, de la Carrera de Biología de la Universidad Autónoma Gabriel René Moreno (UAGRM).

RESULTADOS

A continuación, se describen los caracteres anatómicos de la lámina foliar, peciolulo y pecíolo, en vista frontal y corte transversal.

Lámina foliar:

A. Epidermis: La lámina foliolar de *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra” en vista frontal presenta células epidérmicas poligonales, con paredes anticlinales rectas en la cara adaxial y ligeramente sinuosas en la

abaxial, ambas engrosadas y con puntuaciones notorias (Fig. 3A, B, D y J, K, M, N). Las hojas de las dos poblaciones estudiadas son hipostomáticas, con estomas principalmente paracíticos (Fig. 3D, E y M-O).

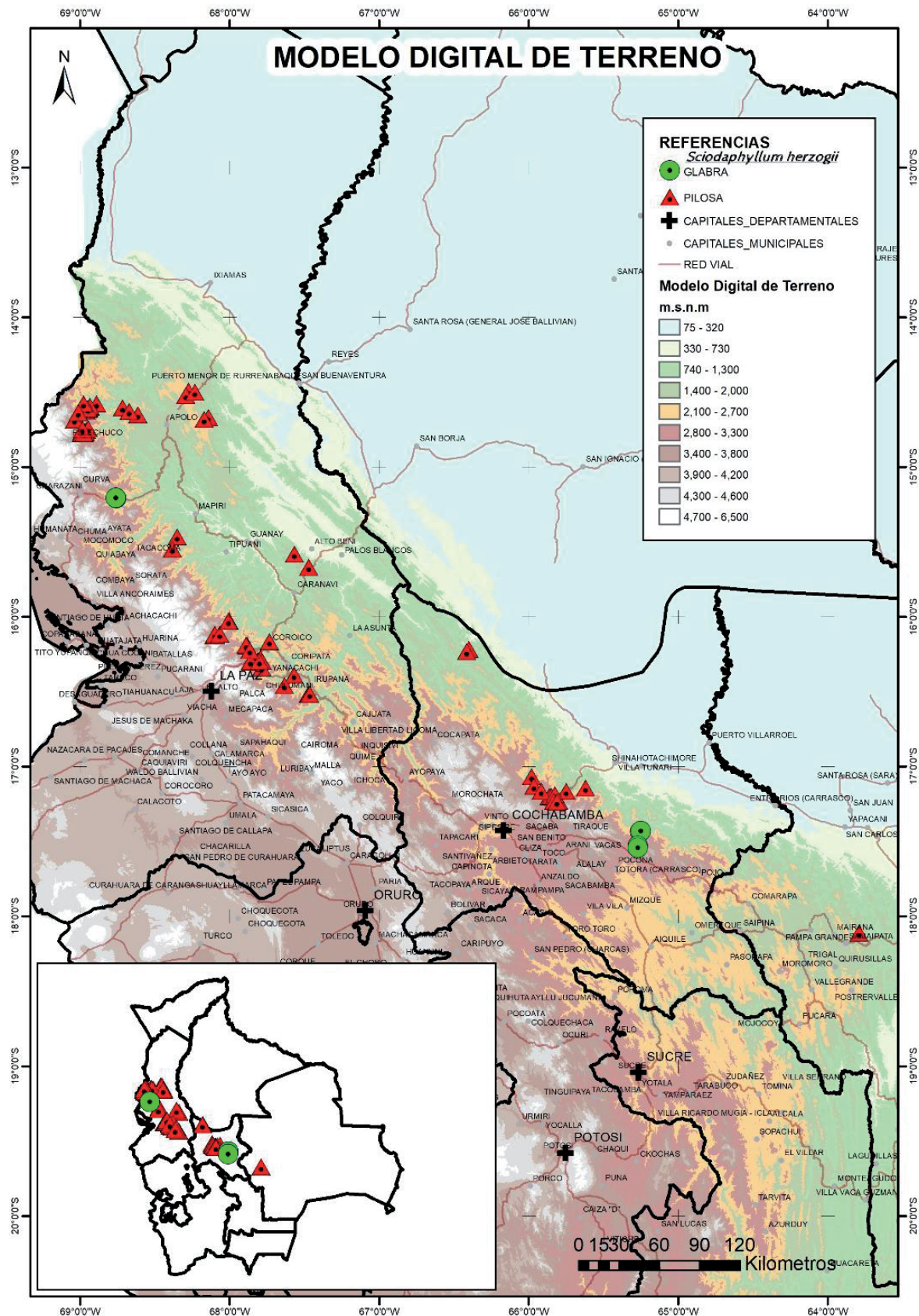


Tabla 1: Material estudiado y procedencia de *Sciodaphyllum herzogii* “pilosa” y “glabra”

TAXA	COLECCIÓN	PROCEDENCIA	FECHA
<i>Sciodaphyllum herzogii</i> (Harms) Lowry, GM Plunkett y MM Mora	M. Mendoza 5502	Prov. Sud Yungas, Dpto. La Paz	10/12/2020
<i>Sciodaphyllum herzogii</i> (Harms) Lowry, GM Plunkett y MM Mora	M. Mendoza 5615	Prov. Nor Yungas, Dpto. La Paz	23/01/2021
<i>Sciodaphyllum herzogii</i> (Harms) Lowry, GM Plunkett y MM Mora	M. Mendoza 5650	Prov. Carrasco, Dpto. Cochabamba	10/03/2021
<i>Sciodaphyllum herzogii</i> (Harms) Lowry, GM Plunkett y MM Mora	M. Mendoza 5654	Prov. Carrasco, Dpto. Cochabamba	11/03/2021
<i>Sciodaphyllum herzogii</i> (Harms) Lowry, GM Plunkett y MM Mora	M. Mendoza 5665	Prov. Murillo, Dpto. La Paz	14/03/2021

Solamente *S. herzogii* “pilosa”, presenta tricomas protectores ramificados, pedunculados, con brazos superpuestos, de base aplanada y ancha, ubicados sobre todo en la cara abaxial, observándose únicamente cicatrices en la adaxial (Fig. 3A, D, F y G). Ceras epicuticulares con forma de estrías cortas se notan específicamente en la epidermis adaxial *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 3C); mientras que la epidermis abaxial de ambas poblaciones muestra estrías alargadas que contornean a las estomas (Fig. 3E y N, O).

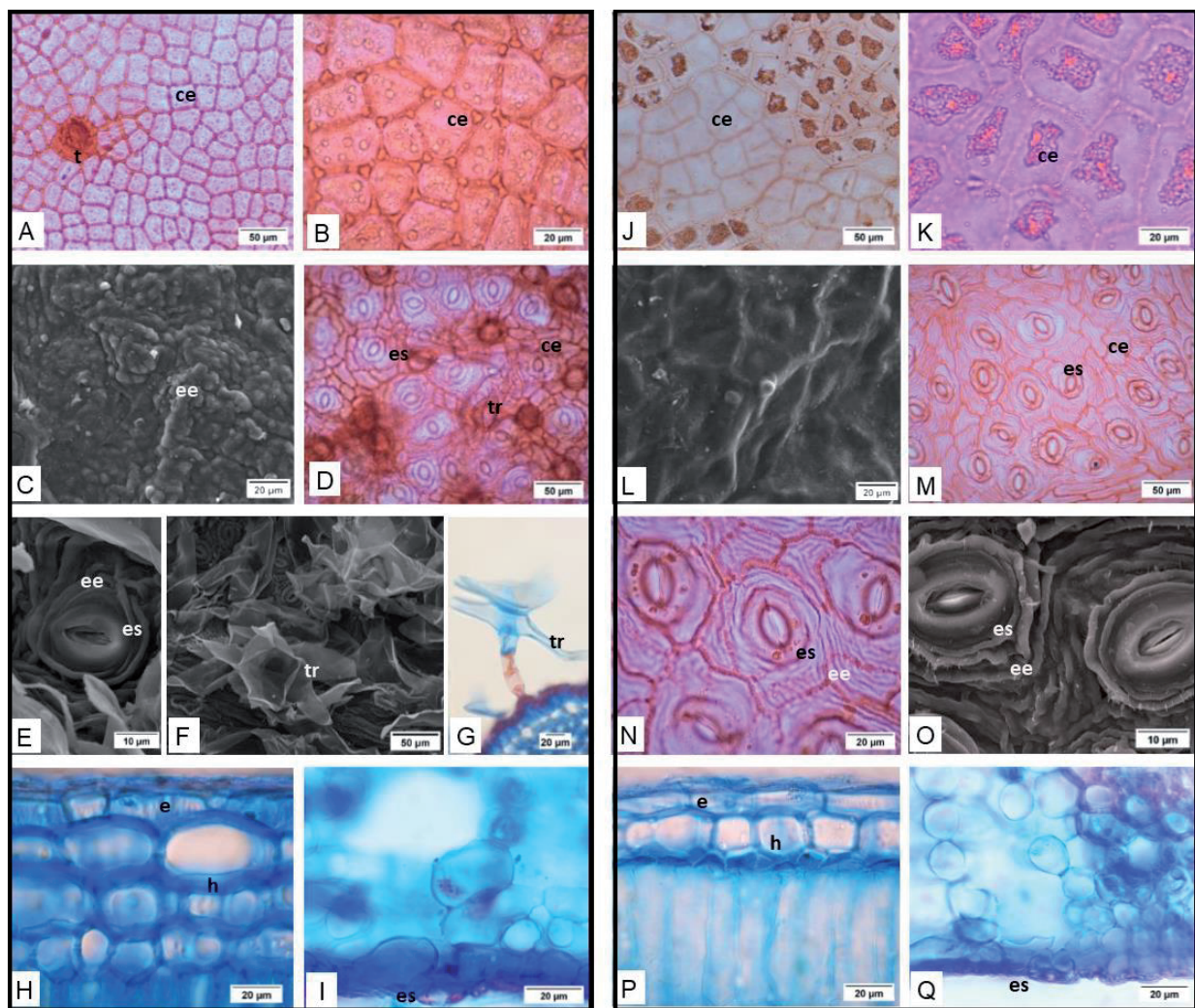


FIGURA 3. *Sciodaphyllum herzogii*. A–I. “pilosa”; J–Q. “glabra”. A y B. Epidermis adaxial en vista frontal: **A)** Vista general. **B)** Células epidérmicas con paredes anticlinales rectas. **C)** Ceras epicuticulares cortas, vistas con MEB. D–G. Epidermis abaxial en vista frontal: **D)** Vista general. **E)** Estomas paracíticos y estrías epicuticulares alargadas. **F y G)** Tricomas ramificados pedunculados. **H)** Epidermis adaxial e hipodermis en corte transversal. **I)** Epidermis abaxial en corte transversal, mostrando un estoma. J–L. Epidermis adaxial en vista frontal: **J)** Vista general. **K)** Células epidérmicas con paredes anticlinales rectas. **L)** Superficie sin ceras, vista con MEB. M–O. Epidermis abaxial en vista frontal: **M)** Vista general. **N y O)** Estomas paracíticos y estrías epicuticulares alargadas, la última vista con MEB. **P)** Epidermis adaxial e hipodermis en corte transversal. **Q)** Epidermis abaxial en corte transversal, mostrando un estoma. ce= células epidérmicas, e= epidermis, es= estomas, ee= estrías epicuticulares, h= hipodermis, tr= tricoma ramificado.

En corte transversal, la epidermis adaxial exhibe células rectangulares, algo menores en *S. herzogii* “pilosa”. En posición subepidérmica se tiene una hipodermis formada por dos a tres capas en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 3H) y de una a dos en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 3P); en ambas poblaciones, la última capa es discontinua. A su vez, la epidermis abaxial es uniestratificada, con células de aspecto cuadrangular y células estomáticas ubicadas al mismo nivel de las demás células epidérmicas, con crestas ligeramente sobresalientes en las dos poblaciones (Fig. 3I y Q).

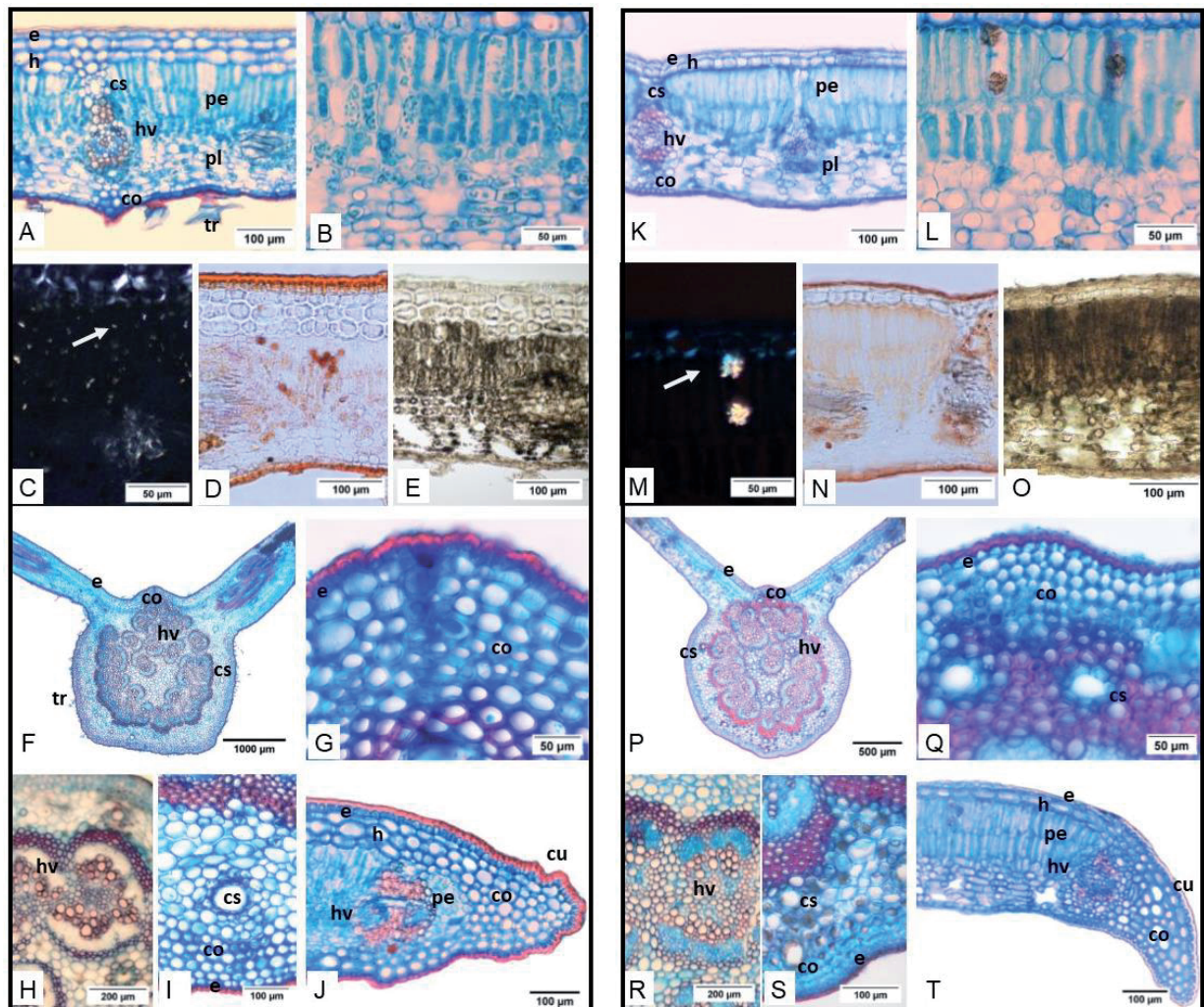


FIGURA 4. *Sciodaphyllum herzogii*. A–J. “pilosa”; K–T. *Sciodaphyllum herzogii* “glabra”. A–E. Región internervural en corte transversal: A) Vista general. B) Mesófilo dorsiventral. C) Cristales en el mesófilo, vistos con luz polarizada, señalados con flecha. D) Gotas de aceite en el mesófilo, teñidas con sudán III. E) Compuestos fenólicos en la epidermis y mesófilo, teñidos con sulfato ferroso. F–I. Nervadura central en corte transversal: F) Vista general. G) Epidermis adaxial y colénquima. H) Haces vasculares externos. I) Epidermis abaxial, colénquima y canales secretores. J) Borde en corte transversal. K–O. Región internervural en corte transversal: K) Vista general. L) Mesófilo dorsiventral. M) Cristales en el mesófilo, vistos con luz polarizada, señalados con flecha. N) Gotas de aceite en el mesófilo, teñidas con sudán III. O) Compuestos fenólicos en la epidermis y mesófilo, teñidos con sulfato ferroso. P–S. Nervadura central en corte transversal: P) Vista general. Q) Epidermis adaxial y colénquima. R) Haces vasculares externos. S) Epidermis abaxial, colénquima y canales secretores. T) Borde en corte transversal. co= colénquima, cs= canal secretor, cu= cutícula, e=epidermis, h= hipodermis, hv=haz vascular, pe=parénquima clorofiliano en empalizada, pl=parénquima clorofiliano lagunoso, tr=tricoma ramificado pedunculado.

B. Mesófilo y haces vasculares: El mesófilo es dorsiventral, constituido generalmente por dos estratos de parénquima clorofiliano en empalizada, llegando hasta tres en *S. herzogii* “pilosa”; mientras que el parénquima lagunoso exhibe siete capas en *S. herzogii* “glabra” y ocho en *S. herzogii* “pilosa”. Haces vasculares colaterales pequeños, medianos y grandes se hallan rodeados por una vaina parenquimática, y sólo en los medianos y grandes estas vainas tienen casquetes esclerenquimáticos, conectados a extensiones colenquimáticas dirigidos hacia ambas epidermis; en *S. herzogii* “glabra” los haces vasculares menores muestran extensiones parenquimáticas únicamente hacia la epidermis adaxial. Canales secretores se hallan sobre el xilema y bajo el floema de los haces vasculares medianos y grandes de ambas poblaciones (Fig. 4A, B, K y L). Cristales

romboédricos diminutos se encuentran en las células del parénquima clorofiliano de *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 4C), y drusas en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 4M). Ambas poblaciones muestran escasas gotas lipídicas en el parénquima clorofiliano del mesófilo (Fig. 4D y N), así como abundantes compuestos fenólicos tanto en la epidermis como en mesófilo (Fig. 4E y O).

C. Nervadura central: En corte transversal, ambas poblaciones de *S. herzogii* tienen la nervadura central en forma biconvexa, más pronunciada abaxialmente, pero algo truncada en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 4F y P). La epidermis adaxial y abaxial, exhiben células con paredes periclinales externas convexas con cutícula altamente engrosada y las periclinales internas rectas. Tricomas similares a los del mesófilo, son observados sólo en *S. herzogii* “pilosa”. En la región cortical, tanto en posición subepidérmica adaxial como abaxial, se encuentran unas cuatro capas de colénquima angular (Fig. 4G y Q), seguido de parénquima incoloro, no habiendo continuidad del parénquima clorofiliano en empalizada (Fig. 4F y P). El sistema vascular principal en ambas poblaciones posee forma de arco abierto adaxialmente, el mismo que acompaña la forma de la nervadura; los haces vasculares son colaterales presentándose en dos series, la externa con haces vasculares continuos de disposición normal y la interna con haces invertidos, generalmente uno frente al otro. También, en la región adaxial, se observa un conjunto de aproximadamente cuatro grupos de haces vasculares, que demuestran las mismas características de los antes mencionados. A su vez, en la región medular, se evidencia un sistema vascular accesorio, formado por haces vasculares colaterales e invertidos, exhibiendo *S. herzogii* “pilosa” mayor número (cuatro) que *S. herzogii* “glabra” (uno) (Fig. 4F, H y P, R). Todos los haces vasculares tienen esclerénquima perifloemático, siendo más abundante en los externos (Fig. 4H y R). Canales secretores se distribuyen en el colénquima y parénquima cortical, así como en el parénquima medular y en el floema de los haces vasculares (Fig. 4F-I y P-S)

D. Borde/margen: La forma del borde de la lámina es recto, con el ápice redondeado en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 4J) y curvado abaxialmente con el ápice agudo en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 4T). En ambas poblaciones, la epidermis de esta región es uniestratificada, con cutícula bastante engrosada, observándose flanges o cuñas cuticulares y paredes periclinales externas papilosas. En posición subepidérmica, se presentan varias capas de colénquima y un parénquima clorofiliano en empalizada envuelve parcialmente al haz vascular que está próximo al borde, principalmente en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 4J y T).

Peciolulo:

El peciolulo de las dos poblaciones en estudio, tiene contorno cóncavo – convexo, es decir, acanalado adaxialmente, de forma oblonga – ovada en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 5A) y circular – elíptico en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 5H). Asimismo, en ambas poblaciones, el corte transversal del peciolulo muestra una epidermis uniestratificada, con cutícula bastante engrosada que forma flanges cuticulares y células epidérmicas con paredes periclinales externas convexas (Fig. 5B y I). En la zona cortical, bajo la epidermis, se observan de seis a ocho capas de colénquima angular escasamente interrumpidos por parénquima clorofiliano en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 5B) y de cuatro a seis de colénquima angular continuo en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 5I); internamente a este tejido, se aprecian de cuatro a seis capas de células parenquimáticas aclorofiladas. El sistema vascular exhibe forma de U, siguiendo el contorno del peciolulo; los haces vasculares son colaterales presentándose en dos series, la externa con haces vasculares continuos de disposición normal y la interna con haces invertidos, generalmente uno frente al otro. También, se evidencia en la región medular, un sistema vascular accesorio, formado por cinco haces vasculares con aspecto anficribal e invertidos, distribuidos irregularmente en *S. herzogii* “pilosa” y en línea recta en *S. herzogii* “glabra” (5A y H). Todos los haces vasculares tienen esclerénquima perifloemático, siendo más abundante en los externos (Fig. 5A–D y H–K). Cristales prismáticos son visibles en el parénquima de *S. herzogii* “pilosa” (5E) y drusas en *S. herzogii* “glabra” (5L). En ambas poblaciones, canales secretores se distribuyen en el colénquima y parénquima cortical, así como en el parénquima medular y en el floema de los haces vasculares (Fig. 5B y I). Algunas gotas de aceites son visibles en el parénquima cortical y canales secretores (Fig. 5F y M). Compuestos fenólicos se evidencian principalmente en la epidermis, el parénquima cortical y los canales secretores (Fig. 5G y N).

Pecíolo:

El pecíolo tiene un contorno ancho - elíptico en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 6A) y circular - oblongo en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 6H). Ambas poblaciones, en corte transversal, muestran una epidermis uniestratificada, con cutícula bastante engrosada, flanges cuticulares y células epidérmicas papilosas. En la zona cortical, bajo la epidermis, se observan 10 capas de colénquima angular en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 6B) y de cinco a seis en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 6I), en ambos, interrumpido por parénquima clorofiliano; internamente al colénquima, se aprecian de cuatro a seis capas de células parenquimáticas aclorofiladas; además, se pueden encontrar en esta zona algunas células esclerenquimáticas aisladas, y sólo en *S. herzogii* “pilosa” paquetes de esclerénquima

o haces vasculares anficribales accesorios rodeados por una vaina esclerenquimática (Fig. 6B). El sistema vascular principal en ambas poblaciones se distribuye en forma de anillo, siguiendo el contorno del peciolo; los haces vasculares son colaterales presentándose en dos series, la externa con haces vasculares continuos de disposición normal y la interna con haces invertidos, generalmente uno frente al otro. En la región medular, en posición central, se observa un sistema vascular accesorio, distribuido irregularmente, conformado por 13 haces vasculares con aspecto anficribal e invertidos en *S. herzogii* “pilosa” (Fig. 6A, C y D) y 17 en *S. herzogii* “glabra” (Fig. 6H, J y K). Todos los haces vasculares tienen esclerenquima perifloemático, siendo más abundante en los externos (Fig. 6A, C, D y H, J, K). Drusas son notorias en el parénquima de *S. herzogii* “pilosa” (6E) y *S. herzogii* “glabra” (6L). Canales secretores se hallan en el colénquima y parénquima cortical, así como en el parénquima medular y en el floema de los haces vasculares (Fig. 6B, F, G, y I, M, N). Algunas gotas de aceites son visibles en el parénquima cortical y canales secretores (Fig. 6F y M). Compuestos fenólicos se evidencian en la epidermis, el parénquima cortical y los canales secretores (Fig. 6G y N).

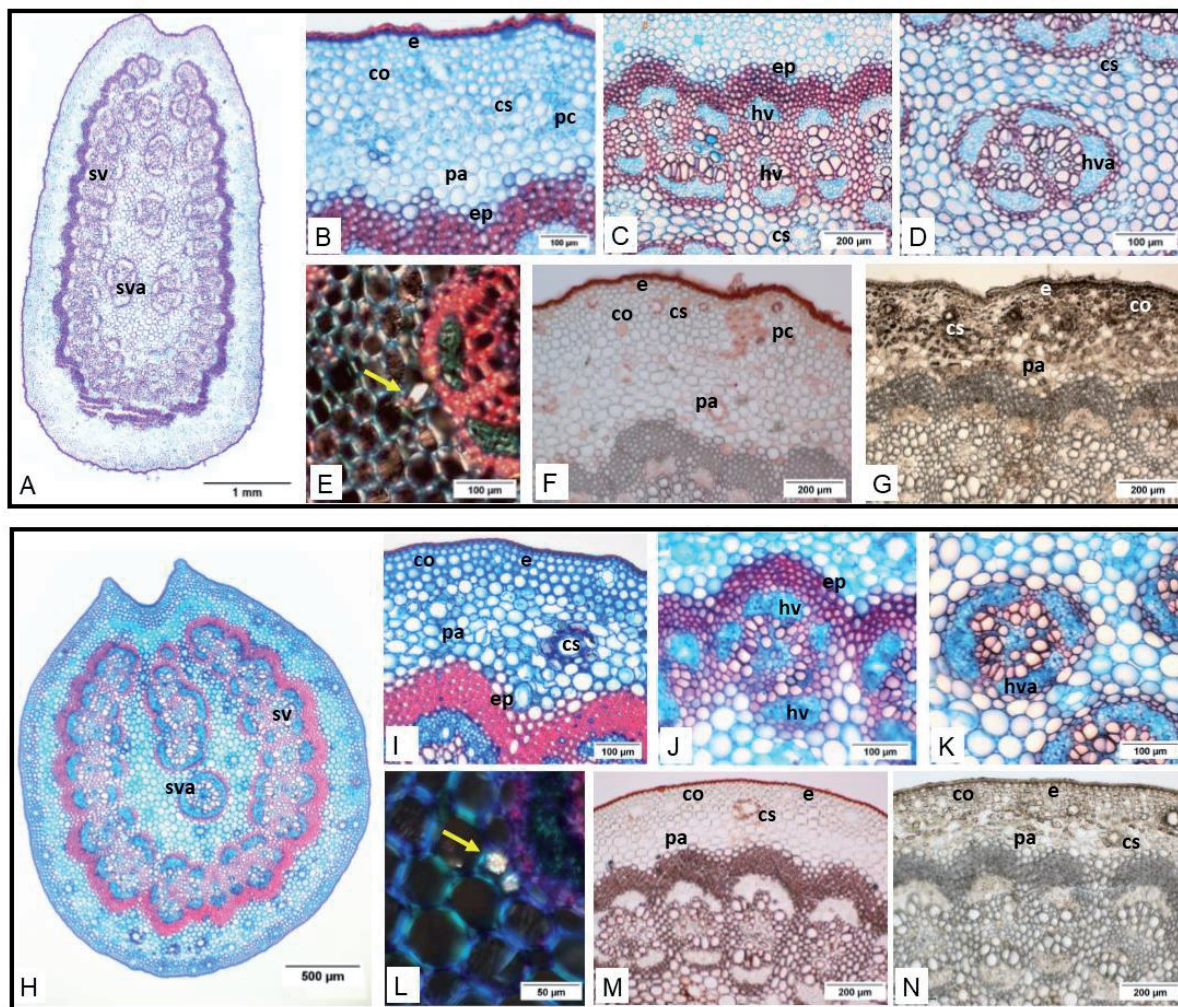


FIGURA 5. Peciolo de *Sciodaphyllum herzogii* en corte transversal. A–G. “pilosa”; H–N. “glabra”. A) Vista general. B) Epidermis, colénquima y parénquima cortical, canales secretores y esclerenquima perifloemático. C) Haces vasculares colaterales externos e internos del sistema vascular en U. D) Haces vasculares accesorios invertidos medulares. E) Cristales vistos con luz polarizada, señalados con flecha. F) Aceites teñidos con sudán III. G) Compuestos fenólicos teñidos con sulfato ferroso. H) Vista general. I) Epidermis, colénquima y parénquima cortical, canales secretores y esclerenquima perifloemático. J) Haces vasculares colaterales externos e internos del sistema vascular en U. K) Haces vasculares accesorios invertidos medulares. L) Cristales vistos con luz polarizada, señalados con flecha. M) Aceites teñidos con sudán III. N) Compuestos fenólicos teñidos con sulfato ferroso. co= colénquima, cs= canal secretor, e= epidermis, ep= esclerenquima perifloemático, hv= haz vascular, hva= haz vascular accesorio medular, pa= parénquima aclorofilado, pc= parénquima clorofiliano, sv= sistema vascular, sva= sistema vascular accesorio.

DISCUSIÓN

Estudios en anatomía foliar de *Sciodaphyllum* son escasos, pudiéndose mencionar los trabajos de Metcalfe & Chalk (1950) y Mourad (2013); este último hace referencia al sistema vascular de *Sciodaphyllum pulchrum*,

aunque actualmente se sabe que la descripción corresponde en realidad a *Heptapleurum calyptratum* (Hook. f. & Thomson) Y.F. Deng. Sin embargo, se tienen algunos estudios anatómicos concernientes a la familia Araliaceae, los cuales están siendo utilizados en tratamientos taxonómicos, como los de Petenatti *et al.* (1998), Ackerfield (2001), Ostroumova & Oskolki (2010), De Villiers *et al.* (2010), Mourad (2013) y Wahba *et al.* (2022), entre otros.

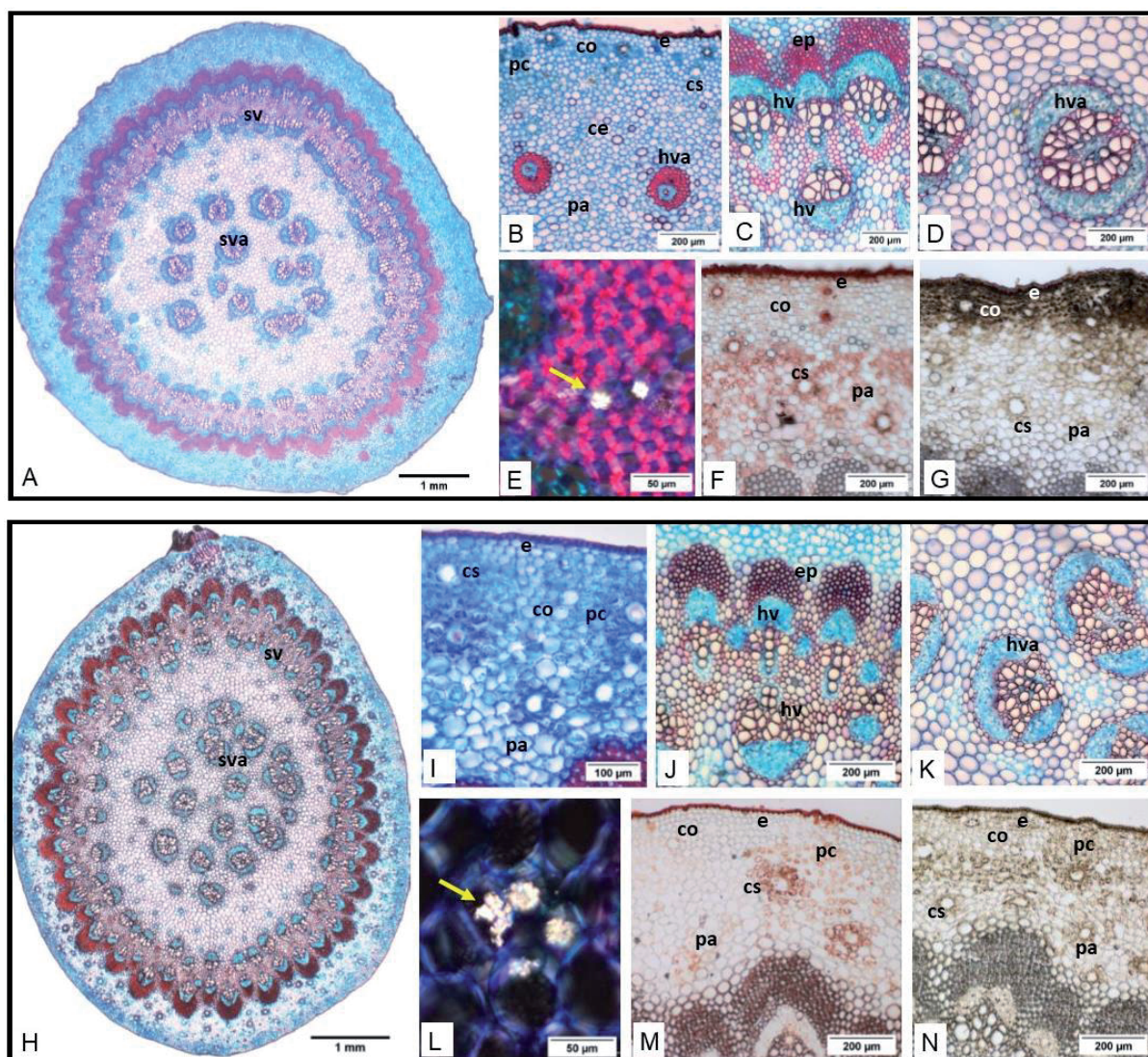


FIGURA 6. Pecíolo de *Sciodaphyllum herzogii* en corte transversal. A–G. “pilosa”; H–N. “glabra”. A) Vista general. B) Epidermis, colénquima y parénquima cortical, canales secretores y haz vascular anficribal accesorio. C) Haces vasculares colaterales externos e internos del sistema vascular en anillo. D) Haces vasculares accesorios invertidos medulares. E) Cristales vistos con luz polarizada, señalados con flecha. F) Aceites teñidos con sudán III. G) Compuestos fenólicos teñidos con sulfato ferroso. H) Vista general. I) Epidermis, colénquima y parénquima cortical y canales secretores. J) Haces vasculares colaterales externos e internos del sistema vascular en anillo. K) Haces vasculares accesorios invertidos medulares. L) Cristales vistos con luz polarizada, señalados con flecha. M) Aceites teñidos con sudán III. N) Compuestos fenólicos teñidos con sulfato ferroso. ce= célula esclerenquimática, co= colénquima, cs= canal secretor, e=epidermis, ep= esclerenquima perifloemática, hv= haz vascular, hva= haz vascular accesorio, pa= parénquima aclorofilado, pc= parénquima clorofiliano, sv= sistema vascular, sva=sistema vascular accesorio.

Epidermis: La epidermis es un tejido que presenta varios caracteres de valor taxonómico, como: presencia y tipo de ceras epicuticulares, tipo de estomas según la disposición de las células subsidiarias (Wilkinson, 1979), tipo y ubicación de tricomas, (Metcalfe & Chalk, 1950; Cutler, 1987, De Villiers *et al.*, 2010, Pinto-Silva *et al.*, 2023), y la existencia y número de capas hipodérmicas (Lorca *et al.*, 1995, De Villiers *et al.*, 2010).

En cuanto a la morfología y bioquímica de la cera, Wilkinson (1979) menciona que es un carácter diagnóstico adicional para la identificación taxonómica. Rojas *et al.* (2008) y Bieras (2006), registraron la presencia de ceras estriadas sobre la superficie de *Tetrapanax papyrifer* (Hook.) C. Koch y *Schefflera vinosa*

(Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi respectivamente, lo que coincide con las encontradas en *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra”.

Referente a los estomas, Viguier (1906) cita que tanto su tipo como distribución, no tienen valor taxonómico; sin embargo, Wilkinson (1979) y Cutler (1987) indican que el número de células subsidiarias puede usarse con estos fines. Al respecto, para la familia Araliaceae, se han reportado estomas paracíticos en muchos géneros de Araliaceae (Metcalf & Chalk, 1950; Metcalfe & Chalk, 1979; Ostroumova & Oskolski, 2010). Este tipo de estoma predominante en las Araliaceae, ha sido encontrado en las dos poblaciones de *S. herzogii* estudiadas. Con relación a la posición de los estomas, Metcalfe & Chalk (1950) refieren que en Araliaceae son hipoestomáticas, similar a lo encontrado por Khrolenko & Burundukova (2013) para algunas especies de *Kalopanax* Miq., *Aralia* L., *Eleutherococcus* Maxim., *Oplopanax* (Torr. & A. Gray) Miq. y *Panax* L., los que a su vez coinciden con las dos poblaciones de *Sciodaphyllum* estudiadas.

La presencia, el tipo y la ubicación de tricomas, también es un atributo que tiene significancia taxonómica para diferenciar especies o géneros (Metcalf & Chalk, 1950; De Villiers et al., 2010; Ullah et al., 2020; Pinto-Silva et al., 2023), definido por la genética de las especies y que no cambia con el ambiente (Theobald et al., 1979; Cutler, 1987), como ha sido demostrado en estudios realizados en *Hedera* L. (Valcárcel & Vargas, 2022; Ackerfield, 2001), donde los diferentes tipos encontrados (escamosos y estrellados), son distintivos de muchos de sus taxones. Otros tipos de tricomas reportados en Araliaceae son los estrellados sin pedúnculo en *Tetrapanax papyrifer* (Rojas et al., 2008 y Wahba et al., 2022); diferentes tipos de tricomas multicelulares en varias especies de Araliaceae (Ostroumova & Oskolski, 2010); tricomas no glandulares de dos brazos en *Schefflera vinosa* (Bieras & Sajo, 2009); y tricomas articulados con tres a cuatro ramificaciones en *Oreopanax echinops* (Schltdl. & Cham.) Decne. & Planch. y *O. flaccidus* Marchal (Guerrero-Analco et al., 2024). Para *Sciodaphyllum*, Metcalfe & Chalk (1950) hacen referencia a tricomas uniseriados con dos brazos, diferentes a los encontrados en *S. herzogii* “pilosa”, que son del tipo protector ramificado, pedunculado. Considerando lo enunciado, la ausencia de tricomas en la población de *S. herzogii* “glabra” es una característica determinante para que ésta sea considerada como otra especie.

Referente a la presencia y número de capas celulares hipodérmicas, Ostroumova & Oskolski (2010) y De Villiers et al. (2010), señalan que ésta puede ser usada como una cualidad anatómica de diferenciación interespecífica, tema que de hecho merece más estudio. Metcalfe & Chalk (1950), argumentan que la hipodermis se presenta en varios géneros de Araliaceae, siendo de tipo colenquimatosa bajo ambas epidermis en *Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin (Arambarri et al. (2008), y esclerificada sólo bajo la epidermis adaxial en *Schefflera vinosa* (Bieira, 2006). De Villiers et al. (2010) indican que, la presencia de hipodermis es un carácter que permite distinguir entre especies de *Cussonia* Thunb., *Seemannaralia* R. Vig. y *Schefflera*. La hipodermis conformada por una o dos capas, es distintiva en los géneros *Oreopanax* Decne. & Planch., *Polyscias* J.R. Forst. & G. Forst, *Neopanax* Allan, *Pseudopanax* C. Koch, *Cussonia*, *Seemannaralia*, *Osmoxylon* Miq., *Myodiocarpus* Brongn. & Gris, *Delarbrea paradoxa* Vieill., *Apiopetalum* Baill. y *Fatsia* Decne. & Planch. (Ostroumova & Oskolski, 2010). En el presente estudio, únicamente bajo la epidermis adaxial, se ha confirmado la presencia de una hipodermis tanto en *S. herzogii* “pilosa” como *S. herzogii* “glabra”, aunque en número variable de capas, característico en cada una de estas poblaciones.

Mesófilo y haces vasculares: Según Cutler (1987), la conformación del parénquima clorofiliano y los haces vasculares presentes en el mesófilo, pueden resultar útiles para demostrar relaciones de parentesco en especies cercanas; sin embargo, la cantidad de capas de células parenquimáticas, no es un parámetro de diagnóstico fidedigno.

Mientras que Metcalfe & Chalk (1950), reportan que muchas Araliaceae presentan mesófilo dorsiventral, característica que ha sido registrada en *Tetrapanax papyrifer* (Petenatti, et al., 1998), *Schefflera vinosa* (Bieras & Sajo, 2009), en especies de *Cussonia*, *Seemannaralia* y *Schefflera*, estudiadas por De Villiers et al. (2010), así como en ciertas especies de *Kalopanax*, *Aralia*, *Oplopanax* (Khrolenko & Burundukova, 2013) y *Eleutherococcus* (Khrolenko & Burundukova, 2013; Zhai et al. 2017). Este tipo de mesófilo es el encontrado en ambas poblaciones de *S. herzogii*.

Aunque Cutler (1987) restó importancia al número de capas del parénquima en empalizada y lagunoso, De Villiers et al. (2010) han usado esta característica para distinguir entre especies de *Cussonia*. Las dos poblaciones de *S. herzogii* estudiadas, difieren levemente en el número de estratos del parénquima en empalizada y lagunoso, lo que podría ser usado para distinguirlas.

Con relación al sistema vascular del mesófilo, no se tienen registros de esta estructura en la familia Araliaceae, constituyéndose éste en el primer reporte respecto a esta característica, exhibiendo ambas

poblaciones de *S. herzogii* haces vasculares colaterales, rodeados por una vaina parenquimática y los haces mayores tienen casquetes de esclerénquima y extensiones colenquimáticas hacia ambas epidermis, diferenciándose *S. herzogii* “glabra” por la presencia de extensiones parenquimáticas en los haces vasculares menores. Otro rasgo distintivo importante de los haces vasculares medianos y grandes, es la presencia de canales secretores sobre el xilema y bajo el floema, los que han sido reportados por Ostroumova & Oskolki (2010), pero sólo en los haces vasculares más pequeños de ciertas Araliaceae.

Nervadura central: Es considerada una estructura con relevancia taxonómica, siendo los caracteres anatómicos más importantes su forma en transcorte (Tilney et al., 1990), presencia de colénquima subepidérmico (De Villiers et al., 2010; Wahba et al., 2022; Ostroumova & Oskolki, 2010), continuidad del parénquima clorofiliano en empalizada (De Villiers et al., 2008,) y organización del sistema vascular (Viguiet, 1906; Metcalfe & Chalk, 1950; De Villiers et al., 2008).

En lo concerniente a la forma de la nervadura central en corte transversal, estudios en otras familias han demostrado su utilidad para la diferenciación entre especies (Tilney et al., 1990), e inclusive se están usando métodos computacionales en el análisis de imágenes de secciones transversales de la nervadura central de la hoja aplicando descriptores fractales, para la identificación de especies (Da Silva et al., 2015); no obstante, las investigaciones realizadas en Araliaceae, no hacen referencia a esta característica. En el presente estudio, se ha evidenciado que ambas poblaciones de *S. herzogii* tienen la nervadura central de forma biconvexa, pero con variaciones morfológicas que permiten diferenciar a estos dos grupos de individuos

Según Wahba et al. (2022) y Ostroumova & Oskolki (2010), en la nervadura central y otras de mayor porte, es posible encontrar colénquima subepidérmico en varias especies de Araliaceae, pudiendo ser del tipo anular y combinaciones de laminar-anular y angular- laminar (Wahba et al., 2022). Las dos poblaciones de *S. herzogii*, presentan colénquima solamente angular, el cual interrumpe al parénquima clorofiliano en empalizado, lo cual ha sido reportado por De Villiers et al. (2010), en algunas especies de *Cussonia*.

Con relación al sistema vascular, Viguiet (1906) y Metcalfe & Chalk (1950), han sugerido que el número y la disposición de los haces vasculares podrían tener peso taxonómico, lo que ha sido confirmado por Noor-Syaheera et al. (2014) en especies de *Schefflera*. A su vez, mencionan la existencia de haces vasculares invertidos en la nervadura central, reportados también para otros taxones de Araliaceae, como los grupos *Polyscias*, *Pseudopanax* y el grupo Palmado de las Araliaceae Asiáticas, que proponen Ostroumova & Oskolki (2010), los cuales tienen valor sistemático para la diferenciación e identificación de géneros y especies. El sistema vascular principal de la nervadura central en las dos poblaciones de *S. herzogii* presenta haces vasculares colaterales en dos series de haces vasculares, los externos de disposición normal y los internos invertidos, y otro grupo de haces vasculares accesorios ubicados en la médula, siendo el número de estos últimos diferentes: cuatro en *S. herzogii* “pilosa” y uno *S. herzogii* “glabra”

Rodeando al floema de los haces vasculares de *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra”, se ha encontrado esclerénquima perifloemático, lo que también ha sido reportado en especies de *Schefflera* (Noor-Syaheera et al., 2014).

Borde/margen: Son pocos los trabajos que abordan las características anatómicas del borde foliar, y entre los caracteres anatómicos de relevancia descritos se encuentran el contorno en transcorte (Solihani et al., 2010; Scatena et al., 2011) y la estructura del mismo (Noblick, 2013)

Con relación a la forma del borde foliar, en *S. herzogii* “pilosa” es recto con el ápice redondeado y en *S. herzogii* “glabra” es curvado abaxialmente con el ápice agudo, características que pueden contribuir en su separación taxonómica, aunque no existan registros de este parámetro en otros estudios de Araliaceae.

Referente a los caracteres anatómicos del borde, Bieras & Sajo (2009), describen para *Schefflera vinosa* células epidérmicas con paredes periclinales externas engrosadas y lignificadas, con una cutícula gruesa, así como células esclerificadas subepidérmicas. Ambas poblaciones de *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra”, presentan bordes con epidermis uniestratificada, cutícula engrosada y paredes periclinales externas papilosas, así como colénquima subepidérmico.

Peciolulo: Investigaciones demuestran que, en el peciolulo, los atributos anatómicos como la forma en corte transversal, patrón vascular (sistema vascular principal y haces accesorios), distribución del esclerénquima, así como la presencia y forma del colénquima, pueden utilizarse como coadyuvantes para la delimitación taxonómica (Perrota et al., 2007; Tadavi, & Bhadane, 2014); sin embargo, son pocos los trabajos en Araliaceae que han considerado a profundidad esta estructura a nivel anatómico. Al respecto, De Villiers et al. (2010) indican que los peciolulos en *Cussonia*, tienen contorno redondo a ovalado, frecuentemente con la

cara adaxial aplanada, no acanalado, células epidérmicas redondeadas a ovaladas, a veces papiladas, con paredes periclinales externas engrosadas y en determinadas especies, estrías epicuticulares, estomas únicamente asociados con el colénquima subepidérmico, colénquima externo laminar e interno angular; seguido al colénquima, se tiene parénquima aclorofilado; el sistema vascular en forma de U exhibe haces vasculares en dos series, el externo colateral y el interno invertido; el esclerénquima forma una vaina completa o incompleta que envuelve a los haces vasculares. Mourad (2013), al describir el peciolulo de *Schefflera actinophylla* (Endl.) Harms, *S. arboricola* (Hayata) Merr. y *Sciodaphyllum pulchrum*, hacen referencia al transcorte de las mismas, en forma de copa con bordes ligeramente alados, presentando un sistema vascular en anillo o en forma de U, con haces vasculares externos colaterales, unidos o separados, y haces medulares invertidos.

La forma del transcorte del peciolulo de *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra”, es diferente a las descritas por De Villiers et al. (2010) y Mourad (2013), siendo específico en cada una de ellas. Con relación a las características de las células epidérmicas, presencia de un colénquima interrumpido por parénquima clorofiliano (sólo en *S. herzogii* “pilosa”) y presencia de parénquima aclorofilado al interior del colénquima, se asemejan a los descritos por De Villiers et al. (2010). Referente al sistema de conducción que está conformado por haces vasculares colaterales e invertidos, concuerdan con los descritos De Villiers et al. (2010) y Mourad (2013), pero difieren entre ambas poblaciones por la disposición de los haces medulares.

Pecíolo: Muchos autores (Mourad, 2009; Gorovoy et al., 2011; Noraini et al., 2016; Abeysinghe & Scharashkin, 2019; Escobar, 2021) coinciden en que la anatomía de los pecíolos es de considerable importancia taxonómica, dado que parece ser poco influenciada por el ambiente (Metcalf & Chalk, 1957). Los diversos estudios destacan los caracteres anatómicos de utilidad taxonómica, como la forma del contorno en corte transversal, forma y número de los haces vasculares, tipo de tricomas, tipo de cristales y presencia de estructuras secretoras.

Si bien las investigaciones relacionadas con la taxonomía basadas en la anatomía del pecíolo son inexistentes en *Sciodaphyllum*, a nivel de la familia Araliaceae, se tienen los estudios de Arambarri et al. (2008), De Villiers et al. (2010) y Mourad (2013).

Respecto al contorno del pecíolo en corte transversal, en *Schefflera morototoni* es subcircular (Arambarri et al., 2008), redondo a ovalado, no acanalado o acanalado en especies de *Cussonia* (De Villiers et al., 2010) y semiredondeado en *Sciodaphyllum pulchrum* (Mourad, 2013). En el presente estudio, el pecíolo presenta un contorno ancho-elíptico en *S. herzogii* “pilosa” y circular-oblongo en *S. herzogii* “glabra”; es decir, ambas se encuadran dentro de la gama de forma redondeada y no acanaladas, antes reportados

Según De Villiers et al. (2010), el sistema de revestimiento del pecíolo está constituido por células epidérmicas uniseriadas, moderadamente papiladas en algunas especies de *Cussonia* y *Seemannaralia*; caracteres anatómicos similares fueron encontrados en ambas poblaciones estudiadas de *S. herzogii*. Así mismo, estos autores, indican que en *Cussonia*, *Schefflera* y *Seemannaralia*, el colénquima subepidérmico está conformado generalmente por 8–14 capas, siendo las externas laminares y las internas angulares, y únicamente en *Cussonia* se interrumpe con clorénquima, lo cual es considerado como una apomorfia de este género en comparación con las especies de los otros géneros estudiados. Además, los pecíolos de dos especies de *Schefflera* asiáticas estudiadas por De Villiers et al. (2010), tienen una capa de esclerénquima subcolenquimatosa. No obstante, Viguier (1906) manifiesta que esta característica no fue encontrada en 12 especies de *Schefflera* estudiadas (en su mayoría de África).

La presencia de colénquima e interrupción del mismo por parénquima clorofiliano, así como la disposición de células esclerénquimáticas entre este tejido, referidas por Villiers et al. (2010), fueron encontrados en ambas poblaciones de *S. herzogii*; no obstante, en *S. herzogii* “glabra” el colénquima se compone de menor número de capas y sólo en *S. herzogii* “pilosa”, se evidenció en la zona cortical la existencia de paquetes de esclerénquima o haces vasculares accesorios con vaina esclerénquimática

Por su parte, Metcalfe & Chalk (1950) sugieren que el número y la disposición de los haces vasculares en el pecíolo, podrían tener valor taxonómico en Araliaceae. El sistema vascular principal en el pecíolo está conformado por un anillo de haces colaterales y haces medulares accesorios invertidos en especies de *Aralia* (Metcalf & Chalk, 1950), *Schefflera actinophylla* y *S. arboricola* (Tomlinson et al., 2005) y dos anillos de haces vasculares, siendo el interno invertido en *Schefflera morototoni* (Arambarri et al., 2008) y *Sciodaphyllum pulchrum* (Mourad, 2013); mientras que De Villiers et al. (2010) sostienen que en todas las especies de *Cussonia*, *Schefflera* y *Seemannaralia* estudiados, los haces vasculares, unidos o separados, se disponen en uno o dos anillos, siendo los haces del anillo externo colaterales, rodeados por una vaina completa o incompleta de esclerénquima. A su vez, los haces vasculares medulares son invertidos solo en las especies asiáticas de

Schefflera y *Seemannaralia*. La presencia de dos anillos de haces sistema vascular principal del pecíolo, siendo el interno invertido, que fueron descritos en ambas poblaciones estudiadas de *S. herzogii*, concuerda plenamente con los resultados de Arambarri et al. (2008), Mourad (2013) y De Villiers et al. (2010). La diferencia del número de haces vasculares colaterales e invertidos en la región medular, observados entre *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra”, así como la presencia de haces vasculares anficribales accesorios corticales encontrados únicamente en *S. herzogii* “pilosa”, no han sido referidos por los autores antes mencionados en las Araliaceae estudiadas, considerándose importantes para su separación taxonómica

Estructuras secretoras y de reserva: La presencia, tipo y posición de estructuras secretoras, son características anatómicas importantes en la taxonomía de muchas familias de plantas (Solereder, 1908; Metcalfe Chalk, 1950; Metcalfe, 1983, Castro et al., 1997, Thadeo et al., 2014 y Bombo et al., 2016), así como el tipo y distribución de cristales (Metcalfe, 1983)

Metcalfe & Chalk (1950) han reportado la presencia de canales secretores en la nervadura central y pecíolos de diversos géneros de Araliaceae, encontrándose en *Cussonia* y otros relacionados a la familia Araliaceae (De Villiers et al., 2010) y diversas especies de *Schefflera* del Pacífico (Ostroumova & Oskolski, 2008). Con relación a al diámetro de los canales secretores, Solereder (1908) menciona que es importante tomarlos en cuenta para la identificación de especies. En *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra”, se han encontrado canales secretores en varias partes de la hoja: los canales más pequeños, generalmente asociados a los haces vasculares y los más grandes con el parénquima y colénquima de la lámina foliar, nervadura central, peciolulos y pecíolos.

Respecto a la presencia de cristales en Araliaceae, Ostroumova & Oskolski (2008) citan cristales de oxalato de calcio (sin mencionar las formas) en la lámina foliar del grupo *Pseudopanax*, *Neopanax colensoi* (Hook. F.) Allan. y *Pseudopanax crassifolius* (Sol. ex A. Cunn.) K. Koch, como una característica distintiva de valor taxonómico. Por su parte, Petenatti et al. (1998) y Rojas et al. (2008), encontraron drusas en *Tetrapanax papyrifer*. Wahba et al. (2022), a su vez, reportan la presencia de drusas o rafidios en algunos de los taxa de Araliaceae presentes en Egipto. En este estudio, se han observado cristales de oxalato de calcio en ambas poblaciones de *S. herzogii*, predominando las formas romboédricas en *S. herzogii* “pilosa” y drusas en *S. herzogii* “glabra”

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el estudio han demostrado que, si bien existen varios caracteres anatómicos foliares comunes entre *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra”, las diferencias encontradas muestran un valor taxonómico significativo para permitir su separación. Los caracteres anatómicos de importancia para la delimitación taxonómica son: presencia de tricomas, presencia y tipo de estrías epicuticulares, número de capas hipodérmicas; formas del transcurso de la nervadura central, borde, peciolulo y pecíolo, así como en las dos últimas estructuras la presencia de colénquima interrumpido por parénquima clorofiliano, haces vasculares anficribales accesorios rodeados por esclerenquima y paquetes esclerenquimáticos ubicados en la zona cortical del pecíolo, así como la cantidad y distribución de los haces vasculares invertidos en la zona medular. Con base a ello, se puede afirmar que *S. herzogii* “pilosa” y *S. herzogii* “glabra” son dos entidades biológicas diferentes y merecen ser reconocidas como especies independientes. Se sugiere complementar los estudios taxonómicos con evidencias moleculares, fitoquímicas, biogeográficas y otros, para apoyar la circunscripción de este género.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo financiero de la Fundación Nacional de Ciencias (National Science Foundation – NSF, en inglés) de los Estados Unidos, por la subvención de los proyectos: DEB 0943958, 1556327 y 1556139 y de la Sociedad Geográfica Nacional (National Geographic Society – NGS, en inglés); que permitieron el trabajo de campo, para la recolección de los especímenes botánicos y muestras para el presente estudio. A los revisores anónimos de la RESBBO, por sus importantes sugerencias al manuscrito, que permitieron mejorar la versión final que aquí se presenta.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abeyasinghe, P. D. & T. Scharaschkin. 2019. Taxonomic value of the petiole anatomy in the genus *Cinnamomum* (Lauraceae) found in Sri Lanka. *Ruhuna Journal of Science* 10 (1): 1–17.
- Ackerfield, J. 2001. Trichoma morphology in *Hedera* (Araliaceae). *Edinb. J. Bot.* 58 (2): 259–267.

- Arambarri, A. M., S. E. Freire, M. N. Colares, N. D. Bayón, M. C. Novoa, C. Monti & S. Stenglein. 2008. Leaf anatomy of medicinal Shrubs and trees from Misiones forest of the Paranaense Province (Argentina). Part. 2. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 43 (1-2): 31–60.
- Bieras, A.C. 2006. Morfología e Anatomía Foliar de Dicotiledóneas Arbóreo-arbustivas do Cerrado de São Paulo, Brasil. Tesis de Doctorado. Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, Brasil.
- Bieras, A.C. & M. Sajo. 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees* 23: 451–471.
- Bombo, A. B., A. L. Filartiga, & B. Appezzato-da-Glória. 2016. Solving taxonomic problems within the *Aldama* genus based on anatomical characters. *Austral. J. Bot.* 64: 501–512.
- Castro, M. D. M., H. D. F. Leitão-Filho & W. R. Monteiro. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Brazil. J. Bot.* 20: 163–174.
- Cutler, D.F. 1987. Anatomía vegetal aplicada. Ed. Longman Group. Buenos Aires, Argentina, 220 p.
- Cutler, D.F. & Gregory, M. 1998. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford University Press. Oxford, UK, 334 p.
- Da Silva, N. R., J. B. Florindo, M. C. Gómez, D. R. Rossatto, R. M. Kolb & O. M. Bruno. 2015. Plant Identification Based on Leaf Midrib Cross-Section Imagen Using Fractal Descriptors. *PLoS ONE*, 10(6): 1–14.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal. Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina, 83 p.
- De Villiers, B., P. Tilney & B.-E. Van Wyk. 2010. The taxonomic significance of leaf anatomical characters in *Cussonia* and related genera (Araliaceae). *Bot. J. of the Linn. Soc.* 164(3): 246–263.
- Escobar, K. L. V. 2021. Anatomía foliar y del pecíolo de especies del género *Cnidoscolus* Pohl. (Euphorbiaceae) en el estado de Puebla. Tesis para obtener título de Bióloga. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Méjico.
- Frodin, D. G. 1975. Studies in *Schefflera* (Araliaceae): the Cephaloschefflera complex. *J. Arnold Arbor.* 56: 427–448.
- Frodin, D. G. & R. Govaerts. 2003 (publ. 2004). World checklist and bibliography of Araliaceae. The Royal Botanic Gardens, Kew. London, UK. Disponible en <https://www.ipni.org/p/20000161-2> (acceso en: 11/12/2024).
- Gorovoy, P. G., E. E. Boltenkov, O. V. Yakovleva, & R.V. Doudkin. 2011. Taxonomic value anatomy in the genus *Megadenia* Maxim. (Cruciferae). *Dokl. Biol. Sci.* 439: 215–217.
- Guerrero - Analco, J. A., G. Angeles-Alvarez, M. Lascurain-Rangel, S. Avendaño-Reyes, A.L. Kiel-Martínez, I. Bonilla-Landa, E. Linares, R. Bye & L. Guillén. 2024. Caracterización anatómica y química de hojas de *Oreopanax* spp. (Araliaceae), el complejo alimentario mexicano de tamales xoco. *Bot. Sci.* 102(1): 83–101.
- Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. Mc. Graw-Hill. New York, US, 523 p.
- Khrolenko Y. A. & O.L. Burundukova. 2013. Ecological Features of the Leaf Structure and Plastid Apparatus of Far East Araliaceae Species. *Contemporary Problems of Ecology* 6(4): 374–380.
- Lorca, G., A. G. Amat & González. 1995. Análisis comparativo de caracteres diagnósticos para la identificación de tres especies argentinas de Myrtaceae empleadas en la medicina popular. *Acta Farm. Bonaerense* 14(2): 81–86.
- Lowry, P. P., II. 1989. A revision of Araliaceae from Vanuatu. *Bull. Mus. Natl., Hist. Nat., B. Adansonia* 4(11): 117–155.
- Lowry, P. P. II, G. M. Plunkett, M. M. Mora, A. Cano, P. Fiaschi, D. G. Frodin, R. E. Gereau, Á. Idárraga-Piedrahíta, J. Jiménez-Montoya, J. M. Mendoza F., D. A. Neill, O. Rivera-Díaz & C. Rodrigues-Vaz 2019 (publ. 2020). Studies in Neotropical Araliaceae. I. Resurrection of the genus *Sciodaphyllum* P. Browne to accommodate most New World species previously included in *Schefflera* J. R. Forst. & G. Forst. *Brittonia* 72: 1–15.
- Metcalf, CR. 1987. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. III. 2nd Edition. Clarendon Press. Oxford, England, 224 p.
- Metcalf, CR & L. Chalk. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Volume I and II. Oxford at The Clarendon Press, University Press. New York, USA, 1500 p.
- Metcalf, CR. & L. Chalk. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Volume I. Ed. Oxford University Press. New York, USA, 276 p.
- Metcalf, CR. & L. Chalk. 1983. Anatomy of the dicotyledons. Volume II: Wood Structure and Conclusion of the General Introduction. 2nd Edition. Clarendon Press. Oxford, England, 297 p.
- Mourad, M. 2013. Petiolar vascularization of simple, lobed and compound leaves in certain taxa of Araliaceae and its taxonomic implications. *Egyp. J. Exp. Biol.* 9(2): 239–248.
- Noblick, L. R. 2013. Leaflet anatomy verifies relationships within *Syagrus* (Arecaceae) and aids in identification. *PhytoKeys*, 26: 75–99.
- Noor-Syaheera, M.Y., T. Noraini & A. P. Aida-Shafreena. 2014. Systematic significance of midrib vascular bundles in some *Schefflera* Spreng (Araliaceae) species. *AIP Conf. Proc.* 614 (1): 740–744.
- Noraini. T., A.R. Ruzi, B.S. Ismail, B. Ummu Hani, S. Salwa & J. AZI Azeyanty. 2016. Petiole Vascular Bundles and its Taxonomic Value in the Tribe Dipterocarpeae (Dipterocarpaceae), *Sains Malaysiana* 45(2): 247–253.

- Ostroumova, T. & A. Oskolski. 2010. Survey of the leaf anatomy of Araliaceae and some related taxa. *Pl. Diversity Evol.* 128(3-4): 423–41.
- Perrota V.G., S.A. Stenglein y A.M. Arambarri. 2007. Leaf anatomy of *Ceiba chodatii* and *C. speciosa* (Bombacaceae). *Kurtziana* 33(2):17–25.
- Petenatti, E., M. Petenatti & L. Del Vitto. 1998. Medicamentos Herbarios en el Centro-Oeste Argentino. “Ambay”: Control de Calidad de la Droga Oficial y sus Adulterantes. *Acta Farm. Bonaerense* 17(3): 197–212.
- Pinto-Silva, N., K. Freire De Souza, O. Silva, N. Vitarelli, A. Pereira, D. Soares, R. Sodré, D. Medeiros, M.b. Caruzo, D. Carneiro-Torres, M. Silva, R. M. Meira, R. Riina, A. Feio. 2023. Trichomes in the megadiverse genus *Croton* (Euphorbiaceae): a revised classification, identification parameters and standardized terminology. *Bot. J. Linn. Soc.* 203(1): 37–49.
- Plunkett, G. M., P. P. Lowry II, P. Fiaschi, D. G. Frodin & A. N. Nicolas. 2020. Phylogenetic and geographic relationships among and within the Neotropical and Asian clades of *Schefflera* (Araliaceae). *Taxon* 68(8) 1278–1313.
- Rojas, S., N. Cudmani, S. de J. Rojo & M. I. Isla. 2008. Estudios Morfoanatómicos y Actividad Antineumocócica y Antioxidante de Hojas de *Tetrapanax papyriferum* (Hook) C. Koch. *Lat. Am. J. Pharm.* 27(1): 5–9.
- Roth, I. 1964. Microtécnica vegetal. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela, 76 p.
- Scatena, V. L., C. C. Formiga & A. Oriani. 2011. On the taxonomic value of the anatomical structure of vegetative organs and inflorescence axis of *Abolboda* species (Xyridaceae - Poales). *J. Torrey Bot. Soc.* 138(4): 381–390.
- Solereder, H. 1908. Systematic Anatomy of the Dicotyledons A Handbook for Laboratories of Pure and Applied Botany. Vol. 2, Clarendon Press. Oxford, UK, 1102 p.
- Solihani, S.N., T. Noraini, A. R. Ruzi & R. C. K. Chung. 2010. Taxonomic Value or Leaf Anatomical Characteristic of *Coelostegia* Benth. and *Ceiba pentandra* Gaertn. (Bombacaceae). *Sains Malaysiana* 39(3): 371–376.
- Stevens, W. C. 1916. Plant Anatomy, from the standpoint of the development and functions of the tissues and handbook of microtechnic. 3rd. edition. London, J. & A Churchill. Philadelphia, USA.
- Tadavi, S.C. & V.V. Bhadane, 2014. Taxonomic significance of the rachis, petiole and petiolule anatomy in some Euphorbiaceae. *Biolife*, 2(3):850–857.
- Thadeo, M., Azevedo, A.A. & Meira, R.M.S.A. 2014. Foliar anatomy of neotropical Salicaceae: potentially useful characters for taxonomy. *Plant Syst Evo.* 300: 2073–2089.
- Theobald, W., J. Krahulik & R. Rollins. 1979. Trichome description and classification. pp 40–53. En: Metcalfe & L. Chalk (eds.). Anatomy of the dicotyledons. Vol. I. 2nd ed. Clarendon Press. Oxford, UK, 276 p.
- Tilney, P., P. D. F. Kok & A. E. van Wyk. 1990. The taxonomic significance of anatomical characters of the leaf in the southern African species of *Canthium* s.l. (Rubiaceae). *S. Fr. J. Bot.* 56 (3): 363–382.
- Tolivia D. & J. Tolivia. 1987. Fasga: a new polychromatic method for simultaneous and differential staining of plant tissues. *J. Microscopy* 148: 113–117.
- Ulla, F., A. Ayaz, S. Saqib, G. Parmar, S. Bahadur & W. Zaman. 2021. Taxonomic implication of leaf epidermal anatomy of selected taxa of Scrophulariaceae from Pakistan. *Microsc. Res. Tech.* 84: 521 – 530.
- Valcárcel, V. & P. Vargas. 2022. Hacia un tratamiento taxonómico de las hiedras (*Hedera* L., Araliaceae): ibéricas: de caracteres morfológicos a moleculares. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 59(2): 363–368.
- Viguier R. 1906. Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. *Ann. Sci. Nat., Bot.* 4: 1–2.
- Wahba, M. M., A. S. Haider, M.M. Mourad, I. Mashaly & I. E. E. Habashy. 2022. Macromorphological, anatomical and molecular studies of some taxa of Araliaceae in Egypt. *Bangladesh J. Plant Taxon* 29 (2): 283–296.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf). pp. 97–162. In: Metcalfe & L. Chalk (eds.). Anatomy of the dicotyledons. Vol. I. 2nd ed. Clarendon Press. Oxford, UK.
- Zarlavsky, G. E. 2014. Histología vegetal: técnicas simples y complejas. 1a. ed. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires, Argentina, 198 p.
- Zhai, C., M. Wang, V. Raman, J. Rehman, Y. Meng, J. Zhao, B. Avula, Y-H. Wang, Z. Tian & I. Khan. 2017. *Eleutherococcus senticosus* (Araliaceae) Leaf Morpho-Anatomy, Essential Oil Composition and its Biological Activity Against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *J. Medical Entomology* 54(3): 658–669.