

ANATOMIA FLORAL DE *Macleania rupestris* (H.B.K.) A.C. SMITH¹ (Uva Camarona)

NUBIA B. DE LOZANO² MARTHA L. DE VALENCIA²

RESUMEN

Este trabajo presenta los estudios morfológicos de la flor y de la sinflorescencia de *Macleania rupestris*; igualmente describe la estructura interna de las piezas florales y su vascularización. En cuanto a la polinización se caracterizan las estructuras morfológicas involucradas y se completa el conocimiento sobre sus mecanismos.

Palabras Claves: Uva camarona, anatomía floral, polinización, vascularización.

ABSTRACT

This paper deals with morphological studies on *Macleania rupestris* flower and sinflorescence; likewise, the internal structure of flowers pieces and its vascularization are described. Concerning polinization, morphological structures involved and same observations over its mechanism are also illustrated.

INTRODUCCION

Este trabajo es un aporte al conocimiento biológico básico de *Macleania rupestris*

(H.B.K.) A.C. Smith, especie que crece en suelos ácidos y bien drenados de nuestras páramos y tierras altas.

La mayor floración de esta especie se produce en épocas secas del año y la mayor fructificación en las épocas de lluvias, Mora (1984) y Gámez et al (1989). Sin embargo en algunos individuos, el ciclo de floración-fructificación se sucede a lo largo del año, no ceñido estrictamente al régimen bimodal, pero con una menor producción de flores y frutos.

Valencia y Carrillo (1991) proporcionan información sobre distribución, fenología, usos, aspectos bromatológicos y aprovechamiento industrial, e igualmente, estudian la anatomía del fruto y de la semilla.

MATERIALES Y METODOS

Los capullos y las flores en antesis utilizadas para esta investigación fueron colectadas en los alrededores del embalse de La Regadera; Páramo de Cruz Verde y alrededores de la Hacienda hato Grande; localidades situadas cerca a Bogotá y comprendidas entre 2600-3000 m. s. n. m., caracterizadas como subpáramo.

Parte del material colectado se fijó en FAA, luego se preservó en alcohol al 70% y parte se trabajó en fresco. Se elaboraron cortes longitudinales y transversales seriados, a mano alzada y en micrótomos de congelación; conservados en gelatina glicerínada. Igualmente se montaron

¹Trabajo realizado dentro del proyecto "Aspectos biológicos de tres especies de la familia Ericaceae, de importancia económica potencial, con especial referencia a Floración y Fructificación".

²Profesora, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. A.A. 23227, Bogotá.

micropreparados permanentes empleándose las metodologías propuestas por Johansen (1940) y Roth (1964).

De igual manera se realizaron las pruebas usuales para almidón, azúcares, grasas, lignina y taninos en los órganos florales estudiados.

RESULTADOS Y DISCUSION

Sinflorescencia

Las flores de *Macleania rupestris* se forman en ejes secundarios y no se desarrolla flor terminal, es decir presenta inflorescencia politélica en el sentido de Troll 1950, citado por Mora O. (1987).

En los módulos estudiados las sinflorescencias pueden tener posición apical ó presentarse el fenómeno de proliferación.

En las sinflorescencias apicales ocurren dos casos: el primero muestra la conformación típica de la sinflorescencia politélica, ya que se forma florescencia principal (Figura 1a.). En el segundo caso, no está

presente la florescencia principal, la yema terminal permanece latente y no se desarrolla. (Figura 1b). En los dos tipos, los paracladios tienden a curvarse hacia abajo, los entrenudos son cortos, las flores forman un ángulo de hasta 90° con relación al eje y generalmente se sitúan hacia el mismo lado, formando un conjunto fácilmente accesible para los colibríes polinizadores.

Cuando ocurre proliferación, el meristema apical forma una serie de paracladios, hasta 9, totalmente fértiles que surgen de las axilas de nomófilos de tamaño algo reducido y recobra luego el caracter vegetativo, produciendo hojas de tamaño normal (Figura 2). Sistemas, como el descrito, corresponden a antocaulos, según Mora O. (1987).

Algunas veces, los internodios de los paracladios, de los antocaulos son más largos que los de sinflorescencias apicales (Figura 3). En general, puede decirse que se presentan, con mayor frecuencia, sinflorescencias terminales que carecen de elementos vegetativos, a las cuales

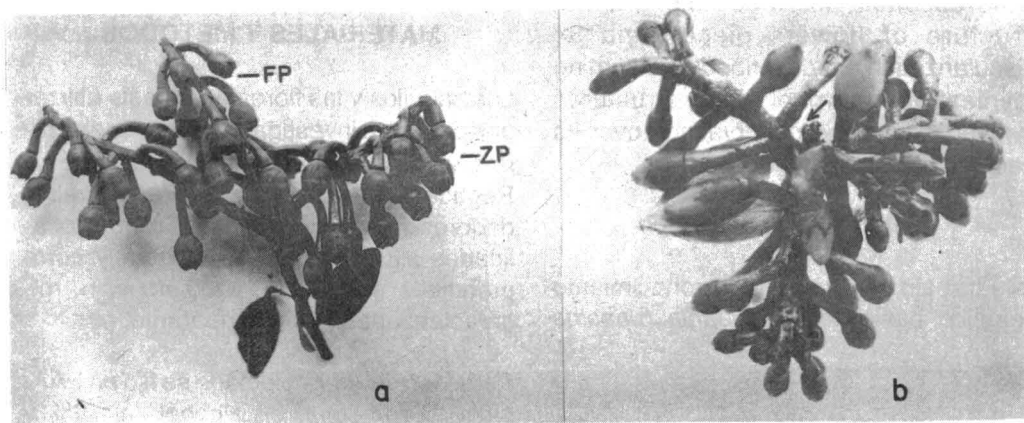


Figura 1. Sinflorescencia. a) se observa la conformación típica de la florescencia politélica con la florescencia principal (FP) y la zona paracládica (ZP). b) La yema terminal del eje principal no se desarrolla (indicado por la flecha).

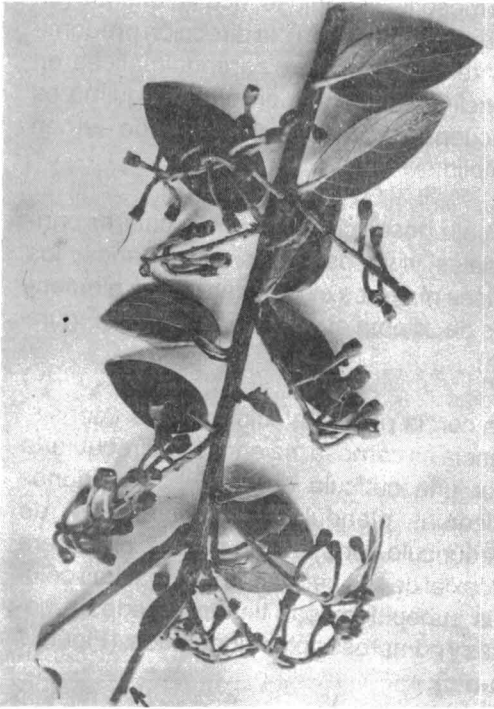


Figura 2. Proliferación: Se forman hojas normales y el meristemo terminal reasume la condición vegetativa (indicado por la flecha) y la inflorescencia pierde su posición apical.

Mora O. (1.c.) denomina antoblastos (Figura 1a - b).

MORFOLOGIA FLORAL

Perianto constituido por un cáliz cilíndrico, corto, glabro, lobulos del cáliz con pequeñas glandulas en la base. Corola dilatada en la base, cilindrica - urceolada, glabrescente, 10 estambres insertos en la base de la corola en dos series. Polen en tétrada. Ovario ínfero, con cinco carpelos, hipanto carnoso; placentación axilar con numerosos primordios seminales anátropos.

Los estadios tipo del desarrollo de la flor, utilizados en el presente trabajo, se observan en la Figura 4. En a-b-c, se destaca

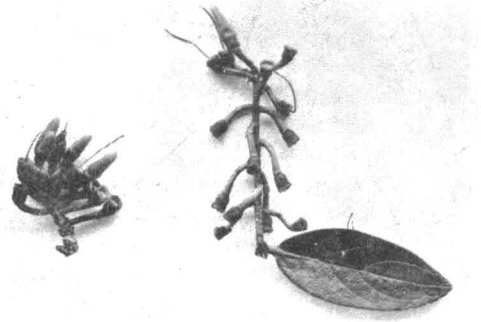


Figura 3. Proliferación: En la inflorescencia apical los entrenudos son cortos (izquierda), mientras que la inflorescencia proliferada tiene los entrenudos más largos (derecha).

como cambia la relación cáliz-corola durante el desarrollo floral y el desarrollo del estilo hasta quedar excerto. Es notorio el grosor de los pedicelos florales y su curvamiento.

Anatomía del Perianto.

El cáliz de *Macleania rupestris* no tiene apariencia foliosa ni presenta coloración verde. Anatómicamente se caracteriza por tener una epidermis externa con estomas y cutícula gruesa; en la base de sus lóbulos y en el pedicelo floral se localizan glándulas caducas de forma globosa, cuyas células poseen un citoplasma muy denso; la prueba de azúcares reductores (Felling A-B) dió debilmente positiva (Figura 5a-b-c).

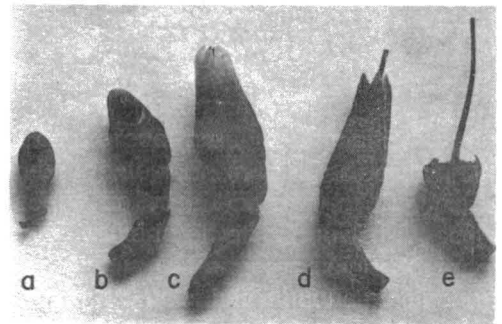


Figura 4. Estadios de desarrollo de la flor, a) botón, b) capullo, c) flor en preantesis, d) flor en antesis, e) flor en postantesis, sin corola. (Aprox.x4).

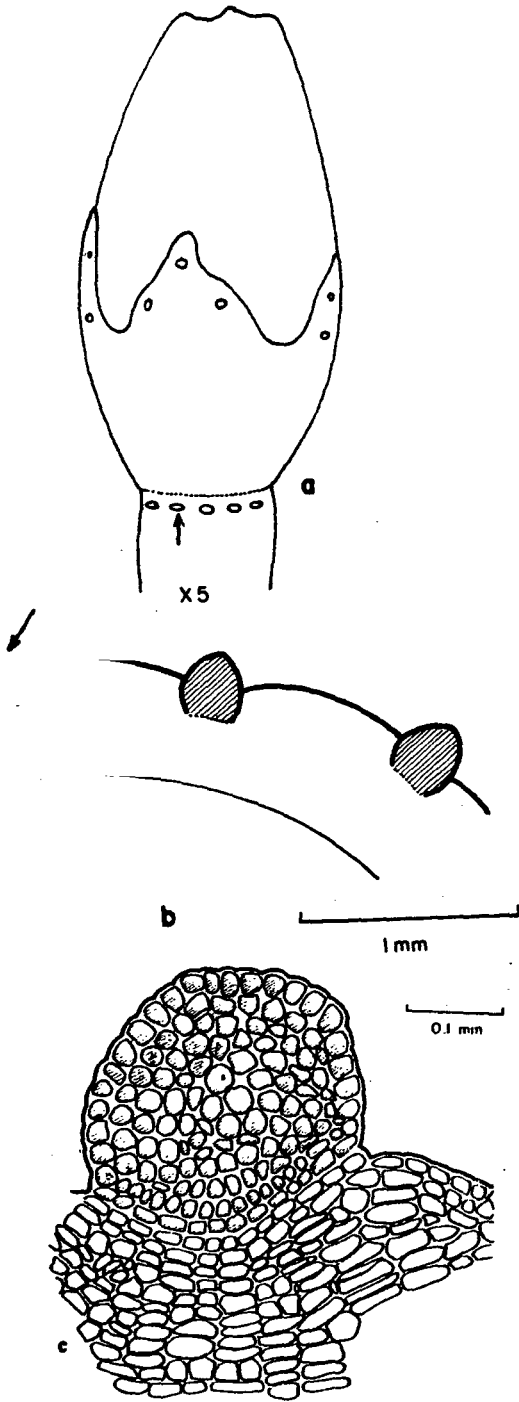


Figura 5.a) Posición de las glándulas caducas en cáliz y pedúnculo floral. b) Forma y disposición en el pedúnculo. c) Detalle anatómico.

Un mesófilo esponjoso, rico en taninos (en paredes y citoplasma); la dirección predominante de las células parenquimáticas en periclinal; dispersas en el parénquima se encuentran braquiesclereidas de lumen amplio.

El cáliz posee cinco haces vasculares principales y varios haces secundarios, los haces mayores evidencian pocos elementos de xilema en posición adaxial. (Figura 6a).

La corola presenta color rojo y su consistencia es carnososa, se encuentra recubierta por una cutícula gruesa y con algunos tricomas glandulosos lageniformes, de pedúnculo corto; posee papilas en la cara adaxial de sus pequeños lobulos. Las células subepidérmicas tienen paredes gruesas y numerosos plasmodesmos. (Figura 7 a-b-c).

El mesófilo muestra dos zonas teniendo en cuenta la orientación de sus células, (Figura 6b) posee drusas, pero no se forman esclereidas, es rico en antocianinas, principalmente hacia la cara abaxial.

Los haces vasculares principales son cinco con el xilema hacia el lado adaxial, sin esclerénquima y con células tánicas periféricas.

ANATOMIA DE LOS ESTAMBRES

Eames (1974) señala que en las Melastomatáceas y en las Ericales hay una verdadera adnación entre la antera y el filamento, pues la antera se fusiona con la parte apical del filamento, de manera que morfológicamente, su base está en posición apical. Lo anterior es también aseverado por Cronquist (1981).

Las Figuras 8a, b, c ilustran la conformación morfológica de los estambres. En los diagramas 1-8, se muestra principalmente

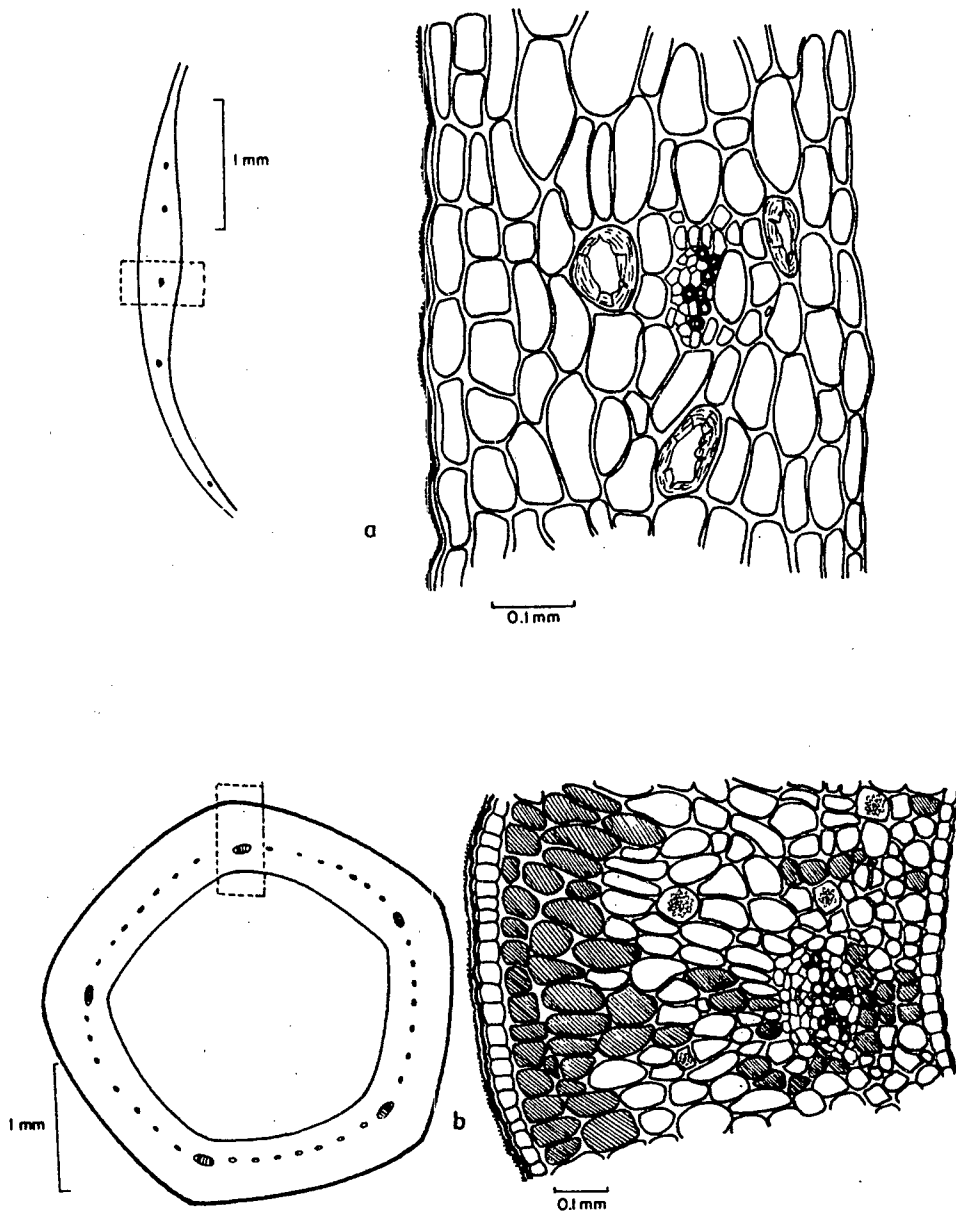


Figura 6. a- Anatomía del cáliz a nivel de un haz conductor principal. b- anatomía de la corola a nivel de un haz conductor principal

la relación antera filamento en diferentes niveles.

Nivel 1: Muestra la porción proximal de dos sacos polínicos y el filamento separado.

Nivel 2: Muestra ya cuatro sacos polínicos y la aproximación del filamento.

Los niveles 3 y 4 detallan la progresiva unión del filamento con la antera.

El nivel 5 muestra la transición hacia el túbulo y la pérdida del tabique de separación de los sacos polínicos.

Los niveles 6 y 7 muestran los túbulos y el

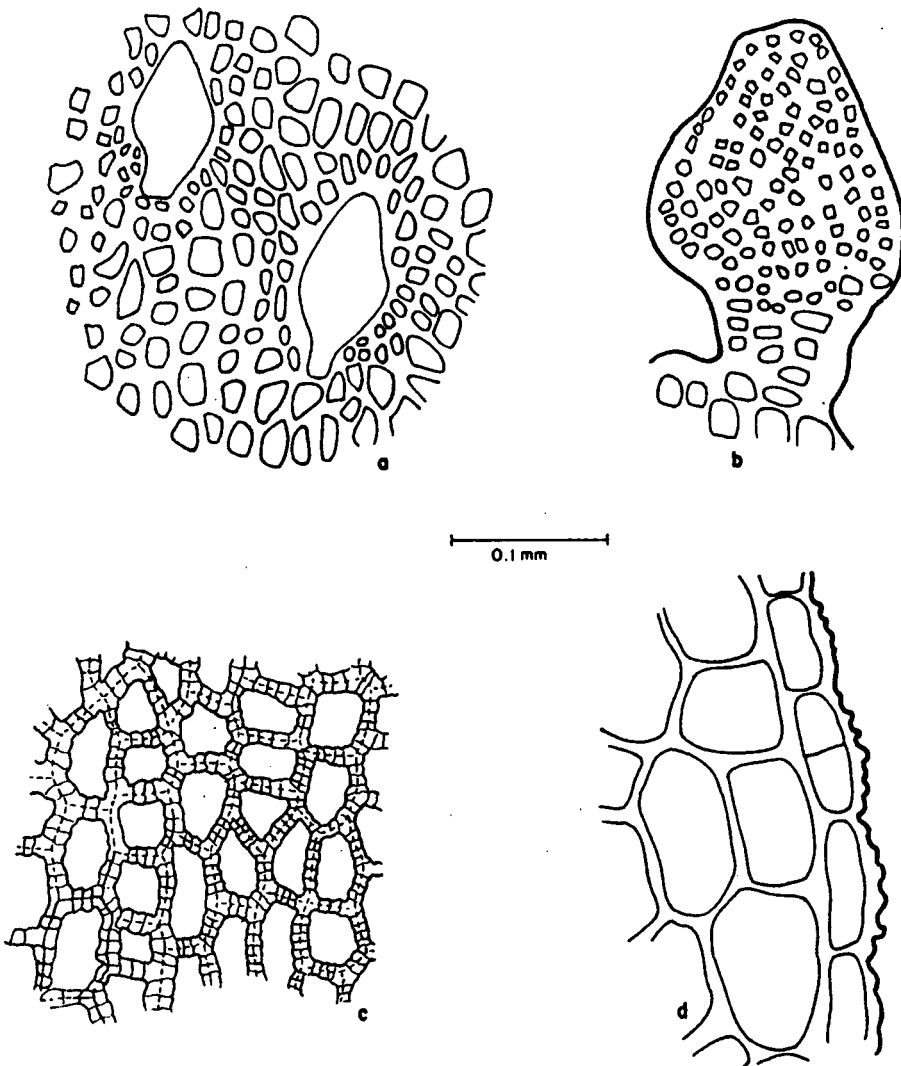


Figura 7.a- Epidermis abaxial de la corola- b. detalle de los tricomas glandulares lageniformes. c- estrato subepidérmico. d-c. tr. de epidermis y subepidermis de la corola. (c. tr. corte transversal).

nivel 8 los poros.

El filamento, por su lado dorsal, es plano y por el lado ventral convexo, con pequeñas ondulaciones y en su parte dorsal se localiza un haz conductor anficribal. El parénquima que lo conforma es rico en taninos, de tal manera que, para observar claramente el haz, es necesario aclarar el

tejido; algunas células llevan antocianinas.

La epidermis es uniestratificada, posee en la cara plana, las paredes anticlinales más alargadas y está recubierta por una cutícula lisa (Figura 9a).

Para describir la anatomía de la antera se

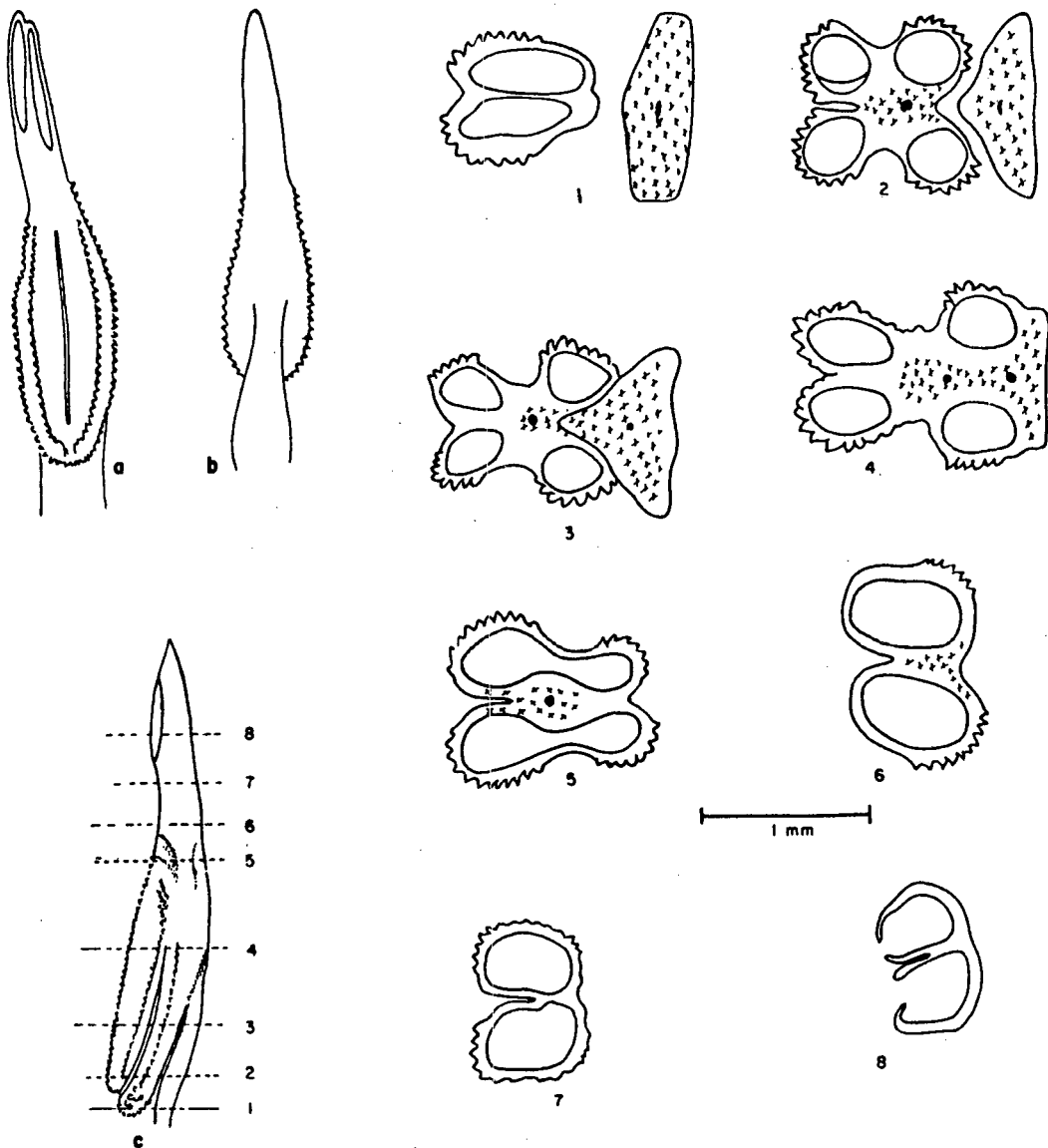


Figura 8. Estambres. a-vista frontal. b-vista posterior. c-vista lateral, con los niveles escogidos y diagramados en 1-2-3-4-5-6-7-8.

parte del nivel 4 señalado anteriormente. En este nivel se observa la fusión completa del filamento y se evidencian los haces vasculares del filamento y del conectivo; el parénquima circundante es muy rico en taninos. La epidermis de los sacos polínicos es papilosa y está recubierta por una cutícula gruesa, posee un estrato interno de células alargadas periclinalmente y no se forma estrato fibroso (Figura 9b). En la

zona terminal de la antera, las paredes son más débiles y se rompen formando los poros (Figuras 8c y 9c).

Un estambre de 1 mm ya muestra bien diferenciada la antera, el filamento y el comienzo de la formación de los túbulos; el crecimiento de la antera es mayor que el de los túbulos, los cuales terminan su desarrollo cuando la flor está próxima a la antesis.

POLINIZACION

La disposición de las flores es en ángulo recto y algo péndulas, la forma de la corola cilíndrica-ureolada, con solo una pequeña abertura de las porciones apicales de los pétalos, la posición de la antera y la presencia de un disco nectarífero profundo, no ofrecen facilidades para una polinización

por insectos y su diseño corresponde al de las flores ornitófilas. Brand (1992), para esta especie, reporta la polinización por colibríes. Igualmente, señala como responsables a otro tipo de ave (Paseriformes) de las perforaciones observadas en la corola, para obtener néctar.

Snow y Snow (1980) señala que, en la

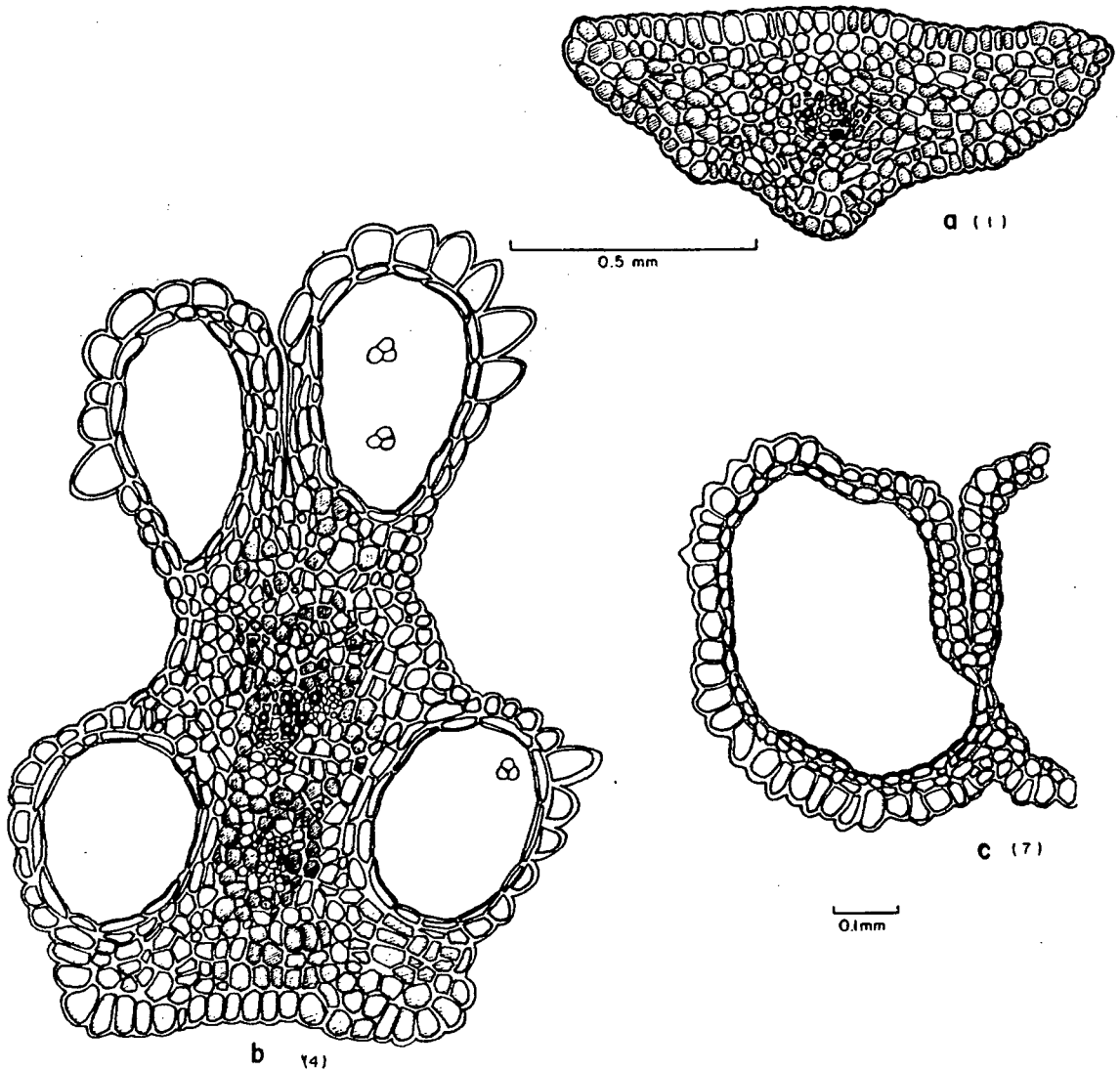


Figura 9. a- Detalle anatómico del filamento del estambre. b- detalle anatómico de la antera (nivel 4, fig. 8) c- detalle anatómico parcial de la antera (nivel 7 fig. 8)

familia Ericaceas, se presentan ejemplos de distintos grados de especialización para la ornitofilia.

ANATOMIA DEL ESTILO - ESTIGMA

En *Macleania rupestris*, el estilo es recto, con un pequeño abultamiento en la base y remata en 5 pequeños lóbulos connados lateralmente, que forman el estigma.

El estilo está recorrido en toda su longitud por un canal tapizado por el tejido de transmisión, compuesto por células glandulares, delgadas y con citoplasma denso; la epidermis interna posee células levemente más altas que anchas y cuticuladas.

El canal estilar se comunica con los lóculos por medio de cinco canalículos (cómpitos) tapizados por células semejantes a las que recubren el canal (Figura 10a).

Como es el resultado de la fusión de 5 carpelos, el canal estilar presenta en la sección transversal, cinco brazos y cinco evaginaciones, que a su luz, le dan forma estrellada.

En las flores en preantesis, la forma del canal se mantiene constante desde la base hasta el estigma, donde se ensancha y se encuentra taponado por una masa de células (Figura 10b); en las flores en antesis, la masa de células protuye hacia afuera, cu-

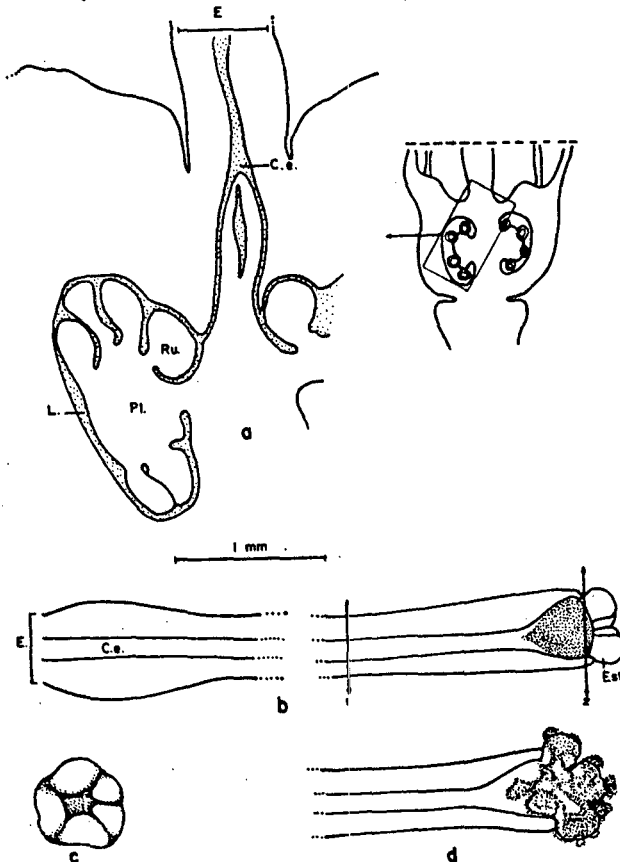


Figura 10. a- Sección longitudinal media del ovario que muestra la conexión canal estilar-lóculo. b- Corte medial del estilo-estigma de flor en preantesis c- Vista frontal del estigma. d- Corte medial del estigma de una flor en antesis. L- lóculo; Pl. placenta; Ru. rudimento; E. estilo; Ce. canal estilar; Est. Estigma.

briendo la superficie del estigma, en ella se observan granos de polen atrapados (Figura 10d). Después de la fecundación, cuando se cae la corola, el tapón estigmático desaparece.

Se llevaron a cabo pruebas histoquímicas para determinar las sustancias presentes en el citoplasma y en las paredes de las células del tapón, estigmático y se determinó la presencia de polisacáridos.

El estilo a nivel medio (Figura 10 nivel 1) muestra una epidermis externa uniestratificada de paredes gruesas, con antocianinas y cutícula muy gruesa y rugosa.

La pared del estilo está conformada por células diferenciadas por tamaño en dos zonas. La externa está constituida por células grandes, de paredes gruesas, la mayoría con antocianinas, algunas con taninos y otras incoloras. La presencia de cinco haces vasculares principales marca el límite entre las dos zonas mencionadas. Los haces vasculares están constituidos por pocos elementos y tienen el xilema hacia adentro y el floema hacia afuera.

La zona más intensa, o tejido de transmisión, posee células pequeñas, la mayoría isodiamétricas, con citoplasma denso, algunas con taninos o antocianinas. La epidermis interna es uniestratificada, con células un poco más largas que anchas, citoplasma denso, paredes gruesas y cutícula delgada (Figura 11a).

Estigma: Está taponado por una masa de células de color claro, que ocupan la zona central. (Figura 10b nivel 2). La epidermis es igual a la descrita para el estilo, así como las células parenquimáticas de la pared, aunque esta zona es más delgada.

Las células de la zona central poseen lumen estrecho e irregular y citoplasma denso,

tienen la pared gruesa, transparente, con muchas punteaduras y de aspecto viscoso; en vista longitudinal son dos veces más largas que anchas y se separan fácilmente (con la manipulación normal al preparar las secciones). Este tejido se descompone y sólo quedan restos en los lóbulos del estigma, cuando se observan estilos de flores ya fecundadas. (Figura 11b).

ANATOMIA DEL OVARIO

El ovario es ínfero, esta conformado por la unión de cinco carpelos e íntimamente unido con el hipanto, el cual está constituido por la unión de las bases de los demás verticilos florales, es decir, hay adnación de apéndices florales al ovario propiamente dicho, pero el receptáculo no interviene en la formación del hipanto.

Las secciones transversales y longitudinales evidencian la presencia de dos zonas: la externa corresponde al hipanto y se caracteriza por la existencia de antocianinas y en menor cantidad taninos y se prolonga hasta el segundo anillo de haces conductores. La zona carpelar está en posición central y en ella predominan cloroplastos y taninos, no existen antocianinas (Figura 12a).

Si analizamos la anatomía del ovario (en sentido amplio) a nivel medio, vemos que se encuentra constituido por la epidermis externa uniestratificada, cuticularizada, de células pequeñas alargadas periclinalmente, con taninos; vistas de frente, las células son poligonales, con paredes gruesas y plasmodios abundantes. En la epidermis, se observa que se suceden divisiones según el patrón ventana en el sentido de Roth (1977).

Los estomas son de tipo paracítico y algo elevados; su densidad es mayor en el ápice y en la base del ovario. (Figura 13).

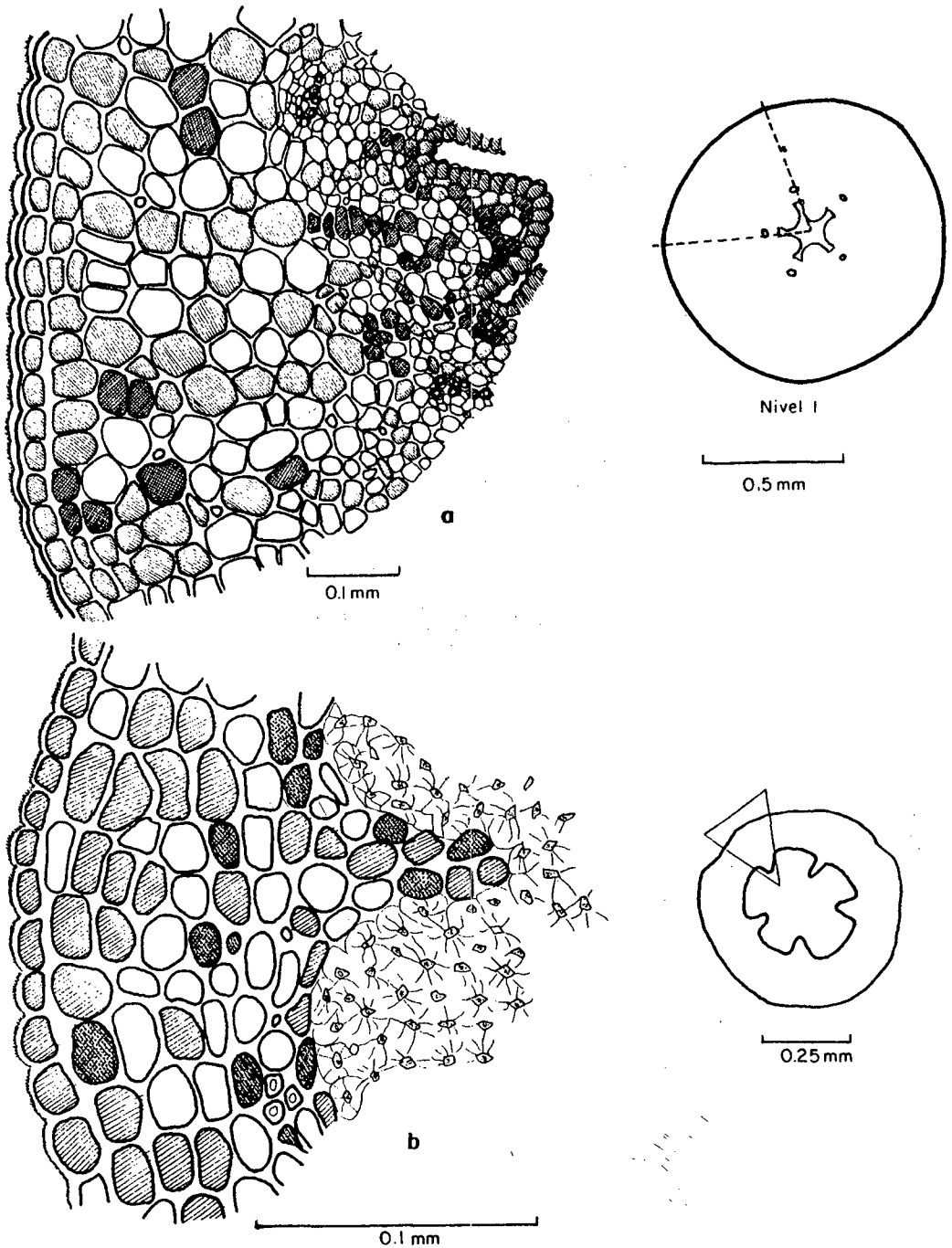


Figura 11. a. Anatomía del estilo, a nivel medio. b. Anatomía del estigma

Las 2-4 capas celulares subyacentes a la epidermis externa poseen antocianinas y algunos taninos y en general, las paredes de las células son engrosadas. Las 11-12

capas siguientes son parenquimáticas, presentan mayor tamaño y son redondeadas; entremezcladas con el parénquima se encuentran una cantidad apreciable de

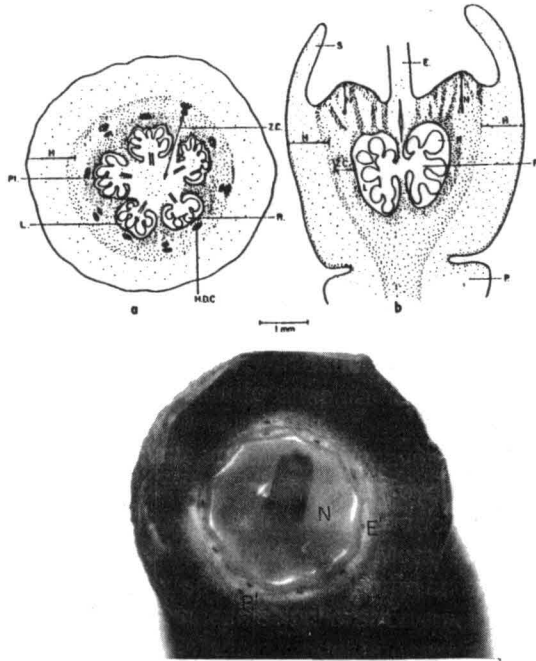


Figura 12. a) Corte transversal medio del ovario. b) Corte longitudinal medio del ovario. c) Vista frontal del disco nectarífero. (L-Lóculo; R-rudimento seminal; PL-placenta; H-hipanto; Zc-zona carpelar; H.D.C. haz dorsal del carpelo; S-sépalos; E-estilo; P-pedúnculo; E'-restos de los estambres; P' de los pétalos; N-nectario. Los puntos indican la cantidad de taninos).

braquiesclereidas de lumen amplio, solas o en grupos de 2-4 células y algunas drusas (Figura 14b). La epidermis interna es uniestratificada, sus células están alargadas periclinalmente, con taninos y

recubiertas por una cutícula delgada. (Figura 14c).

Los septos están formados por 7-8 capas de parénquima, que llevan drusas, más las dos epidermis correspondientes.

La concentración de taninos se extiende hasta los septos, placentas y eje.

Esta especie posee placentación axilar, los primordios seminales son pequeños, numerosos, anátropos, tenuinucelados y unitégmicos.

VASCULARIZACION

La pared del ovario está formada por la adnación de los verticilos florales externos con el ginoecio y el receptáculo no forma parte del hipanto (Figura 16a), de acuerdo con lo afirmado por Eames (1974) para otras Ericáceas.

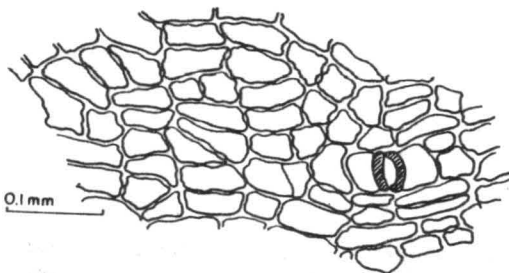


Figura 13. Vista frontal de un estoma en parte media del ovario de flor en anthesis.

La Figura 16b muestra la vascularización en los niveles 1-7. Al pedicelo (P_o) llegan cinco haces conductores colaterales y unidos formando un anillo, en donde se pueden apreciar cinco polos de protoxilema endarco (nivel 1); los haces se extienden en dirección acropetal interesando el receptáculo (R) y, luego cada uno se divide, generando los haces carpelares dorsales (CD) y los haces carpelares ventrales (CV). El nivel 2 muestra el resultado de esta división y la dirección del curso de dichos haces, que comienzan a dirigirse hacia afuera o hacia adentro respectivamente.

Luego, los haces carpelares ventrales inervan las placentas (HP) y, a partir de los haces carpelares dorsales, se generan las trazas de los sépalos (S), cinco por cada sépalo y los marginales de los sépalos vecinos se funcionan. El nivel 3 ilustra el surgimiento de las trazas de los pétalos (P), que se inician a partir de la anastomosis de trazas laterales producidas por los haces de los sépalos. A cada pétalo penetra una sola traza que se ramifica en forma flabelada. Las trazas de los pétalos paulatinamente ocupan una posición alterna con las de los sépalos y después sus ramas laterales se unen para constituir las trazas del primer verticilo de estambres (nivel 4.).

Los haces carpelares dorsales (CD) prosiguen su curso hacia el ápice en donde sus pequeñas ramificaciones se pierden en los nectarios (N) para, finalmente, constituir cinco haces que discurren a todo lo largo del estilo (Es).

La zona distal del ovario lleva un pequeño disco nectarífero que, en el corte longitudinal medio, se observa como dos pequeñas elevaciones a cada lado del estilo (Figura 12b-c).

El nectario presenta epidermis glandular con células alargadas anticlinalmente, recubiertas por una cutícula gruesa y rugo-

sa y lleva estomas a través de los cuales se exuda el nectar. (Figura 15).

Las 18-20 capas internas del nectario tienen células pequeñas con citoplasma denso; en esta zona, se encuentra también, sacos taníferos y terminaciones de los tejidos conductores, siendo más abundantes las del xilema. La mayor presencia del xilema explica el contenido bajo de azúcar y la reacción débil con Felling A y B.

En general, la estructura del nectario concuerda en la descrita por Fahn (1979).

A partir de las cinco trazas de los estambres del verticilo externo (E1) se genera la inervación de los cinco estambres del verticilo interno (E2) (Nivel 5).

En el nivel 6, se aprecia la vascularización de los pétalos, en donde los haces medios han originado varios haces laterales y la vascularización de la antera después de su unión con el filamento, siendo evidentes dos haces conductores y la vascularización del estilo inervado por cinco haces cercanos al canal estilar. Finalmente, en el nivel 7 se aprecian las porciones de la corola que se separan en la anthesis, cada una de las cuales muestra un haz conductor y el estigma en posición central.

CONCLUSIONES

-La agrupación de los vástagos floríferos de *Macleania rupestris* configura una sinflorescencia politélica, apreciándose la formación de antocaulos.

-Las inflorescencias pueden, por consiguiente, tener posición terminal ó presentar el fenómeno de la proliferación.

- La presencia de antocianinas es evidente, no sólo en la flor sino también, en su pedicelo.

- Todas las superficies externas de los

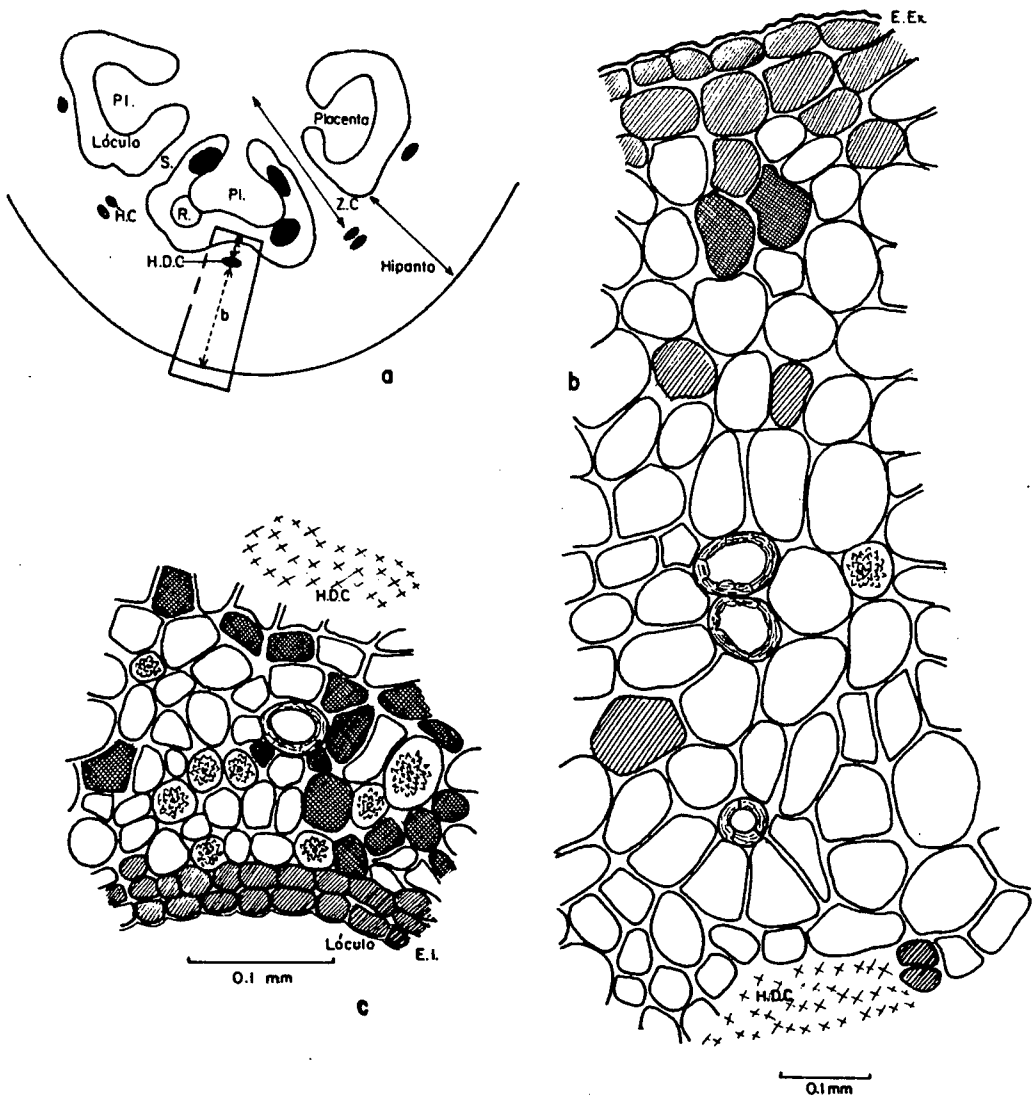


Figura 14. Anatomía Ovario. a- Ubicación de la zona estudiada. b- Detalle anatómico desde la epidermis externa hasta el haz conductor. c- Detalle anatómico desde el haz hasta la epidermis interna. H.C. haz conductor; - s. septo; R. rudimentos; zc.zona carpelar H.D.C. - haz dorsal del carpelo

verticilos florales poseen cutícula gruesa y en general, las paredes de todas las estructuras florales son engrosadas.

- En el cáliz y pedicelo, se encuentran pequeñas glándulas caducas redondeadas, las cuales contienen azúcares y cuya función no es clara.

- La corola es carnososa, con 10-12 capas celulares en el mesófilo, debido a ésto, la consistencia del dulce elaborado con ellas es buena.

- Es notable la presencia de taninos en todos los órganos de la flor distribuidos en forma variada y la corola es el órgano que posee la menor cantidad.

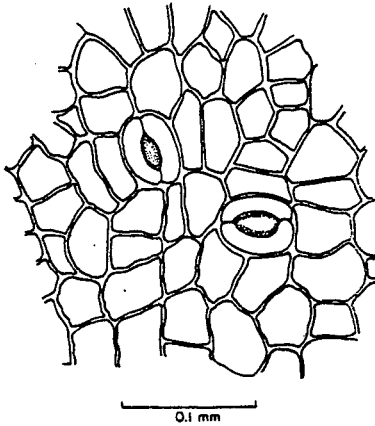


Figura 15. Vista frontal de una sección epidérmica del nectario, con los estomas a través de los cuales se exuda el néctar

- El ovario esta formado por la unión de los carpelos y el hipanto, o sea hay adnación de las bases de apéndices florales al ovario propiamente dicho.
 - La anatomía vascular muestra como se unen las trazas de las partes florales, los dos verticilos de estambres a los pétalos; las de los pétalos a los Sépalos y, más tarde todo el conjunto (hipanto) al haz carpelar dorsal. Su comportamiento se puede catalogar como intermedio entre el de *Vaccinium vacillans* y *V. pensylvanicum*, según lo establecido por Eames (1.c.).
 - El nectario de ésta especie está formado por un disco ondulado, localizado en la parte superior del ovario; la exudación del néctar se realiza a través de estomas localizados en su epidermis.
 - La presencia del néctar se evidencia ún después de la caída de la corola y progresivamente, el nectario pierde su configuración y se desprende o se seca el tejido glandular que lo conforma.
 - De acuerdo a las pruebas microquímicas realizadas, el néctar es bajo en azúcar, lo cual está relacionado con una mayor inervación del xilema en el nectario.
 - Para efectos de posibles cultivos, se recomienda localizarlos en el habitat natural, donde se opera la interacción planta-animal.
- El estigma esta taponado por una masa de células viscosas en donde se determinó la presencia de polisacáridos; en estado de anthesis la masa de células protruye hacia afuera cubriendo la superficie del estigma, donde quedan atrapados numerosos granos de polen.
 - Como es característico de las Ericáceas, esta especie tiene dehiscencia de las anteras por poros apicales y el polen se dispersa en tétrades.
 - Como lo reporta Brand (1992) esta especie es polinizada por colibries, siendo la configuración de la flor de *Macleania rupestris* apropiada para la ornitofilia.
 - Muchas flores se observan perforadas en su corola, a nivel del disco y, por lo genera corresponden a las que están situadas en una misma inflorescencia o grupos de inflorescencias cercanas; según Brand (1.c.) el causante es un ave del grupo de los Passeriformes. Las flores que han sufrido esta lesión se caen rápidamente.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro reconocimiento a la bacteriologa Bertha Coba de Gutierrez, por su gran ayuda en todo lo relacionado con el trabajo de laboratorio, al Biólogo Jorge Cogua por las fotografías y al Señor Germán López, como dibujante.

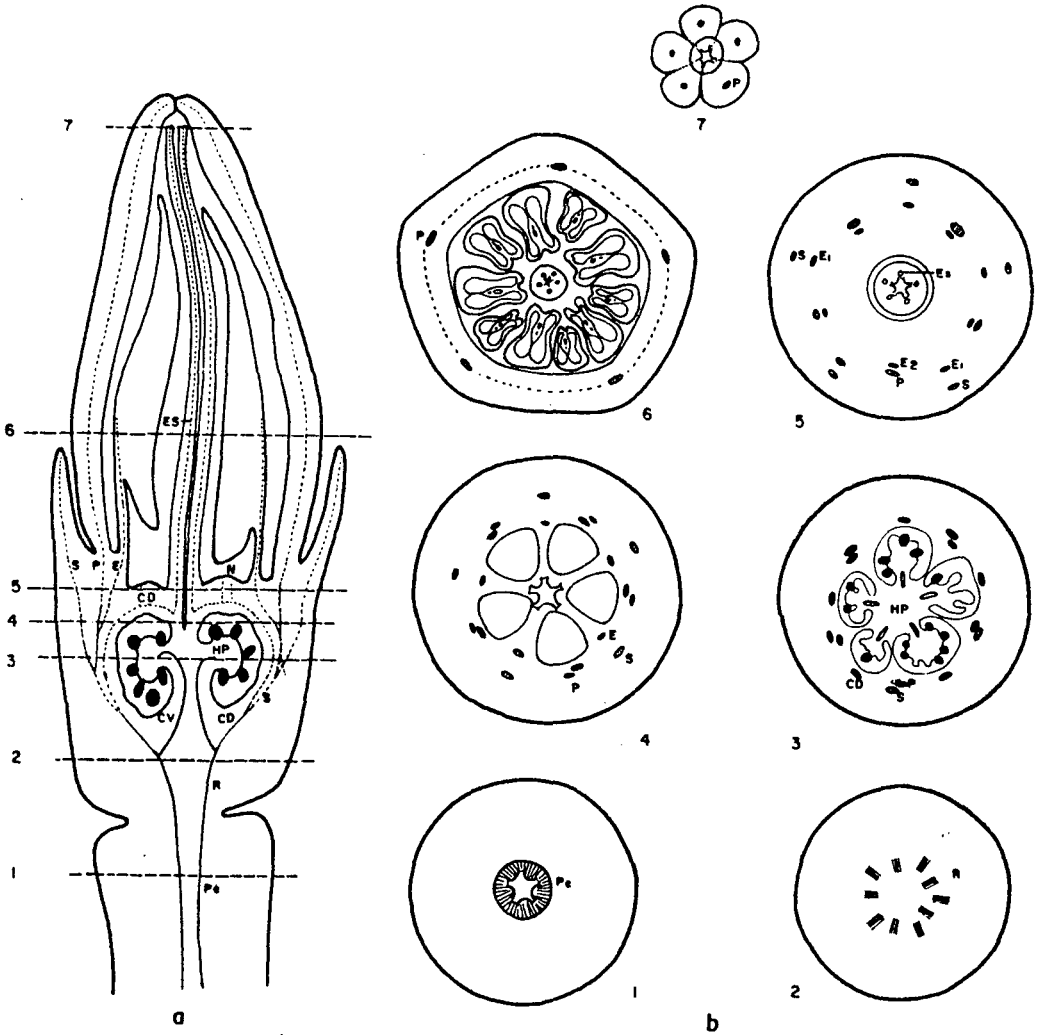


Figura 16. a- Muestra la sección medial de un capullo floral, con su respectiva vascularización y los niveles seleccionados para su estudio. b- detalle de cada uno de los niveles. R- receptáculo; CD- carpelato dorsal; C.V. - carpelato ventral S- traza de sépalos; P- Traza de pétalos. E- traza de estambres; HP- haces placentarios; Es. trazas del estilo; Pc- pedicelo; N- nectarios

LITERATURA CITADA

1. BRAND, M. Algunas interacciones entre el gremio de colibríes y las Ericáceas *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* en el páramo El Granizo, Cundinamarca, Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 1992.
2. CRONQUIST, A. An integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press. New York. 1981.
3. EAMES, A.J. Morphology of the Angiosperms. Tata McGraw-Hill Publishing Co. Bombay. 1974.
4. FAHN, A. Secretory Tissues in Plants. Academic Press, London. 1979.

5. GAMEZ, C.A., D.E. RONCANCIO y A.G. BAEZ. Estudio fenológico preliminar de 40 especies vegetales en la Finca "El Delirio" cuenca del río San Cristóbal Bogotá, D.C. Trabajo de grado. Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad Distrital "Francisco José de Caldas", Bogotá. 1989.
6. JOHANSEN, D.A. Plant Microtechnique. McGraw-Hill, New York, 1940.
7. MORA-OSEJO, L.E. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en angiospermas. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Serie Jorge Alvarez LLeras. No. 1 Editorial Kimpres. Bogotá. 1987.
8. RODRIGUEZ, J.O. y J.R. PEÑA. Flora de los Andes. Primera Edición, Impresión Escala, Bogotá. 1984.
9. ROTH, I. Fruits of Angiosperms. Gebruder Borntraeger, Berlín. 1977.
10. SNOW, D.W. & B.K. SNOW, Relationships between hummingbirds and Flowers in the Andes of Colombia. Bull. Br. Mus. Hist. 38: 105-139. 1980.
11. VALENCIA, M.L., de y N.M. de CARRILLO. Anatomía del fruto de *Macleania rupestris* (H.B.K.) A.C. Smith. (Uva Camarona). Agronomía Colombiana 8 (2): 286-305. 1991.