

# Estudio comparativo de la anatomía foliar y el indumento de especies pelosas de *Henriettea* (*Henrietteae*, *Melastomataceae*) en las Antillas

## Comparative study of the foliar anatomy and indumentum of hairy species of *Henriettea* (*Henrietteae*, *Melastomataceae*) in the Antilles

Wilder Carmenate-Reyes<sup>1\*</sup> & Lorge Acosta-Broche<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales de Holguín (CISAT), Calle 18 s.n., e/ 1ra y Maceo, Reparto El Llano, Holguín, Cuba. CP. 80100. <sup>2</sup>Universidad de Camagüey. Carretera Circunvalación Norte, e/ Avenida 26 de julio y camino viejo de Nuevitas, Camagüey, Cuba. CP. 74650. \*Autor para correspondencia (email: [wilder@cisat.cu](mailto:wilder@cisat.cu)).

### RESUMEN

Los estudios de la anatomía foliar y el indumento en *Henriettea* son escasos y poco exhaustivos, por lo que no se conoce el valor de estos caracteres en la taxonomía del género. En este trabajo se presentan la caracterización y análisis comparativo de ambos, en seis de las siete especies pelosas de *Henriettea* que habitan las Antillas. La lámina foliar en general fue muy homogénea, las seis especies presentaron cristales megastiloides propios del género y la tribu *Henrietteae*, y su disposición en el mesofilo tuvo valor diagnóstico en la identificación de los taxones estudiados. Los caracteres del indumento fueron los más importantes desde el punto de vista taxonómico, pues cada especie tuvo un arreglo particular en cuanto al tipo y la distribución de los tricomas. Entre estos predominaron los eglandulares elongados de base ensanchada con proyecciones papilares basales y laterales, así como los glandulares cortos pedunculados.

**Palabras clave:** hipodermis, megastiloides, taxonomía, tricomas

### ABSTRACT

Studies of foliar anatomy and indumentum in *Henriettea* are scarce and not very comprehensive, the taxonomical value of these characters of the genus is unknown. This work presents the characterization and comparative analysis of the foliar anatomy and indumentum of six of the seven hairy species of *Henriettea* occurring in the Antilles. The leaf blade in general was very homogeneous, the six species presented megastylolid crystals typical of the genus and the *Henrietteae* tribe, their arrangement in the mesophyll had diagnostic value for the identification. The indumentum features were the most important ones from the taxonomic point of view since each species had a particular arrangement in terms of the type and distribution of the trichomes. The elongated non-glandular trichomes with a wide base and with basal and lateral papillary projections, and the glandular short-stalked were predominant.

**Keywords:** hypodermis, megastylolids, taxonomy, trichomes

**Citación:** Carmenate-Reyes, W. & Acosta-Broche, L. 2022. Estudio comparativo de la anatomía foliar y el indumento de especies pelosas de *Henriettea* (*Henrietteae*, *Melastomataceae*) en las Antillas. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 43: 143-154.

**Recibido:** 2 de octubre de 2021. **Aceptado:** 16 de diciembre de 2021. **Publicado en línea:** 14 de diciembre de 2022. **Editor encargado:** Ana Gabriela López-García.

### INTRODUCCIÓN

*Melastomataceae* Juss. está considerada como la séptima familia más diversa en las Antillas, con más de 439 especies (Acevedo-Rodríguez & Strong 2012). La mayoría presenta fruto en baya y pertenece a la gran tribu *Miconieae* DC. (Michelangeli & al. 2019). Sin embargo, a raíz de los estudios moleculares más recientes se probó que *Miconieae* es monofilética, solo si se separa de los géneros caulifloros *Henriettea* DC. (incluidos *Henriettella* Naud. y *Llewellynia* Pittier), *Bellucia* Neck. ex Raf. (incluidos *Loreya* DC. y *Myriasporea* DC.) y *Kirkbridea* Wurdack, que conforman actualmente la tribu *Henrietteae* Penneys, Michelang., Judd & Almeda (Michelangeli & al. 2004, Judd & al. 2008, Penneys & al. 2010).

*Henrietteae* se distribuye desde el sur de México, a través de Centroamérica, Bolivia, Brasil, el norte de Sudamérica, hasta las Antillas Menores y Mayores (Penneys & al. 2010). El más diverso de sus géneros es *Henriettea* con aproximadamente 70 especies, de las cuales 23 habitan en las Antillas, la

mayor parte en Cuba (11) y La Española (8), y 19 son endémicas de la región (Carmenate-Reyes & Michelangeli 2021). Todas las especies antillanas poseen indumento en sus ramas, hojas e hipantios, el cual puede estar compuesto por escamas peltadas ferrugíneas o tricomas elongados. Esto permite reconocer dos grupos de especies: escamosas y pelosas, respectivamente (Carmenate-Reyes & al. 2017). El último grupo reúne a siete especies, tres de ellas endémicas: *H. membranifolia* (Cogn.) Alain de Puerto Rico, mientras que *H. lateriflora* (Vahl) R.A. Howard & E.A. Kellogg y *H. triflora* (Vahl) Alain lo son de las Antillas Menores (Michelangeli & Bécquer 2012, Carmenate-Reyes & Michelangeli 2021).

A pesar de existir estudios de la anatomía foliar en *Melastomataceae*, como los clásicos de Palézieux (1899) y Gottschal (1900), y que se cuenta con las compilaciones de Solereder (1908) y Metcalfe & Chalk (1950), en general, las contribuciones han sido escasas y han incluido pocos taxones. Mentink & Baas (1992) realizaron el muestreo más amplio a

nivel de familia que incluyó 148 géneros; sin embargo, en la mayoría de los casos solo se estudió una especie por cada uno, lo cual, a opinión de los propios autores, fue insuficiente para una descripción detallada. Estudios más recientes de la anatomía foliar de algunos géneros neotropicales se han centrado en *Miconia* Ruiz & Pavón (Ely & al. 2005a, 2005b, Judd 2007, Judd & Ionta 2013), *Pleiochiton* A. Gray (Reginato & al. 2009) y *Conostegia* D. Don (Kriebel & al. 2015). En *Henriettea* los estudios anatómicos han sido escasos, la contribución más extensa es la de Gottschal (1900), en la que se incluyeron 11 especies, mientras que en los trabajos de Baas (1981) y Mentink & Baas (1992) solo se trataron dos de estas. Judd & al. (2008) añadieron algunos caracteres anatómicos en la descripción de *H. uniflora* Judd, Skean, Penneys & Michelang., al igual que Carmenate-Reyes & al. (2017) para *H. multigemma* Carmenate & Michelang. y *H. sierrae* Carmenate & Bécquer.

Las características del indumento han sido ampliamente utilizadas en la taxonomía de *Melastomataceae* (Metcalf & Chalk 1950, Milanez & Machado 2011, Haron & al. 2015). Es de destacar la contribución de Wurdack (1986), que a pesar de analizar solo el 11 % de las especies neotropicales de la familia, su atlas de tricomas es la obra más completa que se ha publicado hasta el momento. En dicho trabajo, solo se estudiaron los tricomas de nueve especies de *Henriettea*, cuatro de las cuales son antillanas: *H. fascicularis* (Sw.) M. Gómez, *H. ramiflora* (Sw.) DC., *H. squamata* (Alain) Alain y *H. squamulosa* (Cogn.) Judd.

Recientemente no se han estudiado la anatomía foliar ni el indumento en la mayoría de las especies de *Henriettea*, de forma tal que permitan identificar los caracteres más importantes en su reconocimiento y los más útiles para la reconstrucción filogenética del género. En tal sentido, en el presente trabajo se caracteriza y compara la anatomía foliar y el indumento de las especies pelosas de *Henriettea* presentes en las Antillas, como base para señalar la importancia de estos caracteres en el análisis taxonómico a nivel genérico.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron fragmentos de hojas de uno a tres ejemplares de herbario de seis de las siete especies pelosas de *Henriettea* presentes en las Antillas, depositados en los herbarios HAJB y NY (Anexo 1). No se incluyó *H. membranifolia* (Cogn.) Alain, debido a que esta se conoce solo de la recolección tipo y el material de remoción no estuvo disponible.

Se utilizaron porciones de la región media de los pecíolos y del tercio medio de la lámina que incluyeran la vena media. Estas muestras se hidrataron en agua a 45-50°C durante 2-24 h, generalmente al vacío, y luego se fijaron en alcohol al 70 %. A continuación, se deshidrataron mediante una serie de alcohol-tolueno en un procesador automático de tejidos *Leica TP-1020* y se infiltraron e incluyeron en *Paraplast X-tra* (Fisher Healthcare, Houston, Texas, USA). Las muestras se seccionaron a 7-15 µm con un micrótopo rotatorio *AO Spencer 820* (GMI Inc. Minnesota, USA), las secciones se

tiñeron con safranina de Johansen (Johansen 1940) y *Astra Blue* al 0,5 % en 2 % de ácido tartárico en agua destilada (Maácz & Vágás 1961, Kraus & al. 1998). Se prepararon montajes permanentes con *Permount* (Fisher Scientific, Pittsburgh, Pennsylvania, USA). Los fragmentos epidérmicos se obtuvieron mediante maceración química con hipoclorito de sodio al 5,5 % (Johansen 1940). Se tomaron microfotografías con una cámara digital *Nikon DXM1200C* acoplada a un microscopio *Zeiss Axioplan*. Las dimensiones de las células, tejidos y cristales fueron medidas y registradas a partir de las microfotografías con el uso del programa *ImageJ* (Schneider & al. 2012). Se seleccionaron 20 unidades aleatoriamente en al menos cinco campos fotografiados, para un total de 100 unidades medidas en cada especie.

La forma de las células epidérmicas, hipodérmicas y parenquimáticas fueron descritas según los términos propuestos por Koch & al. (2009). Para identificar los tipos de estomas se siguió la clasificación de Dilcher (1974). En la descripción de los cristales se tomaron en consideración los criterios de Mentink & Baas (1992). En la caracterización de los haces vasculares y su forma se utilizó la terminología propuesta por Metcalfe & Chalk (1950), mientras que para la clasificación de los tricomas se siguieron los criterios de Payne (1978) y Wurdack (1986).

## RESULTADOS

### Descripción general de la lámina foliar

La epidermis adaxial en sección paradermal presentó células poligonales mayormente irregulares, a veces isodiamétricas, de paredes anticlinales rectas (Figura 1A). En la superficie abaxial las células epidérmicas fueron mayormente irregulares, con paredes anticlinales onduladas en forma de U y una amplitud de ondulación variable (Figura 1B).

En sección transversal, las láminas exhibieron una epidermis monoestratificada (Tabla I) y una cutícula delgada (< 10 µm) (Tabla II), sin ornamentaciones en ambas superficies foliares (Figura 1C). La epidermis adaxial presentó células cuadrangulares y rectangulares con paredes periclinales externas aplanadas; mientras que en la abaxial las células fueron rectangulares con paredes periclinales externas de aplanadas a convexas, y llegaron a formar papilas en la mayoría de las especies, localizadas fundamentalmente a nivel de la vena media. En *Henriettea ramiflora*, se presentaron intrusiones cuticulares entre las paredes anticlinales de las células de la epidermis adaxial, y las papilas abaxiales más desarrolladas entre las observadas (Figura 1D-E). Todas las láminas fueron hipostomáticas, los estomas resultaron anomocíticos (Tabla I) y distribuidos en las zonas intercostales sin una orientación específica.

El mesofilo fue bifacial (Tabla I). En todas las especies se presentó una hipodermis adaxial de 1-2 estratos (Figura 1F-I, Tabla I). Las células hipodérmicas fueron cuadrangulares, rectangulares alargadas o irregulares, con paredes anticlinales engrosadas, por lo general sin cloroplastos. El parénquima en empalizada estuvo conformado por 2-4 estratos (Tabla I)

**TABLA I**

**Caracteres anatómicos cualitativos de la lámina foliar de las especies pelosas en *Henriettea* de las Antillas**

“+”: presente, “-”: ausente, Hi: hipodermis, Me: mesofilo, Co: colénquima, Hv: haces vasculares, Se: subepidérmico en el pecíolo y la vena media, Lo: longitudinal, Ve: vertical, Ob: oblicuo

**TABLE I**

**Qualitative anatomical characters of the leaf blade of the hairy species of *Henriettea* in the Antilles**

“+”: present, “-”: absent, Hi: hypodermis, Me: mesophyll, Co: collenchyma, Hv: vascular bundles, Se: subepidermal in the petiole and midvein, Lo: longitudinal, Ve: vertical, Ob: oblique

Caracteres	<i>H. fascicularis</i>	<i>H. lateriflora</i>	<i>H. patrisiana</i>	<i>H. ramiflora</i>	<i>H. sessilifolia</i>	<i>H. triflora</i>
Cutícula	Delgada y lisa	Delgada y lisa	Delgada y lisa	Delgada y lisa	Delgada y lisa	Delgada y lisa
Epidermis	1-estrato	1-estrato	1-estrato	1-estrato	1-estrato	1-estrato
Papilas abaxiales	+	+	+	+	+	+
Tipo estomático	anomocítico	anomocítico	anomocítico	anomocítico	anomocítico	anomocítico
Mesofilo	bifacial	bifacial	bifacial	bifacial	bifacial	bifacial
Hipodermis	1-estrato	2-estratos	1-2 estratos	1-2 estratos	2-estratos	2-estratos
Parénquima en empalizada	1-5 estrato	3-estrato	4-5 estratos	2-estratos	4-estratos	2-3 estratos
Parénquima esponjoso	5-6 estratos	6-estratos	3 estratos	3-estratos	3-estratos	6-estratos
Cristales megastiloides	+	+	+	+	+	+
Localización de los cristales megastiloides	Me, Co, Hv	Me, Co, Hv, Se	Me, Co, Hv	Hi, Me, Co, Hv, Se	Me, Co, Hv	Hi, Me, Co, Hv, Se
Orientación de los cristales megastiloides en el mesofilo	Lo	Ve, Ob	Lo	Lo, Ve, Ob	Lo	Lo, Ve, Ob
Haces vasculares	bicolaterales	bicolaterales	bicolaterales	bicolaterales	bicolaterales	bicolaterales
Fibras esclerenquimáticas	-	-	-	-	-	-

**TABLA II**

**Caracteres anatómicos cuantitativos de la lámina foliar (grosor) y los cristales megastiloides (largo × ancho) de las especies pelosas de *Henriettea* en las Antillas**

**TABLE II**

**Quantitative anatomical characters of the leaf blade (thickness) and megastyloid crystals (length × width) of the hairy species of *Henriettea* in the Antilles**

Caracteres	<i>H. fascicularis</i>	<i>H. lateriflora</i>	<i>H. patrisiana</i>	<i>H. ramiflora</i>	<i>H. sessilifolia</i>	<i>H. triflora</i>
Cutícula adaxial (µm)	2,5	3,5	2,9	4,4	2,9	3,9
Epidermis adaxial (µm)	12,7	11,0	8,0	11,6	13,0	14,0
Hipodermis (µm)	25,0	40,8	44,0	45,3	49,1	46,8
Parénquima en empalizada (µm)	208,5	76,6	142,9	106,2	160,7	73,2
Parénquima esponjoso (µm)	123,4	109,6	97,4	60,0	79,2	143,4
Epidermis abaxial (µm)	10,9	7,1	5,2	6,2	9,8	13,7
Cutícula abaxial (µm)	2,3	2,7	2,7	2,8	2,9	3,9
Total de la lámina (µm)	385,3	251,3	303,1	236,5	317,6	298,9
Dimensiones de los cristales megastiloides (µm)	118,9 (-125,0) × 27,6 (-30,5)	371,7 (-408,2) × 38,2 (-50,3)	198,3 (-207,4) × 42,6 (-45,5)	283,8 (-319,2) × 42,2 (-49,7)	136,6 (-142,7) × 35,0 (-39,7)	384,9 (-505,2) × 43,6 (-48,7)

compactos de células rectangulares de paredes rectas y curvas, mientras que el parénquima esponjoso por 3-6 estratos (Tabla I) de células irregulares, alargadas y con espacios intercelulares estrechos. El parénquima en empalizada fue de mayor grosor que el parénquima esponjosos en casi todas las especies con excepción de *H. lateriflora* y *H. triflora* (Tabla II). El mesofilo resultó atravesado por grandes cristales columnares (megastiloides) (Figura 1J-Ñ, Tabla I) dispuestos longitudinal, vertical u oblicuamente con respecto a la lámina. Los cristales verticales pudieron llegar de una superficie a la otra de la lámina, incluso romper la epidermis y la cutícula. En este caso, la superficie foliar tuvo una apariencia angulosa en vista transversal y de rugosa a sulcada en vista paradermal, especialmente en *Henriettea lateriflora* (Figura 1M) y *H. triflora* (Figura 1N). Los cristales megastiloides se localizaron además en el colénquima y alrededor de los haces vasculares de la vena media y el pecíolo, ocasionalmente se presentaron en la hipodermis de *H. ramiflora* y *H. triflora* (Tabla I). También se dispusieron en la región adyacente a la epidermis de la vena media y el pecíolo en las especies *H. lateriflora*, *H. ramiflora* (Figura 1Ñ, Tabla I) y *H. triflora*.

El contorno del pecíolo y la vena media fue de circular a semicircular, ligeramente acanalado hacia la parte adaxial (Figura 2A). La vena media estuvo proyectada abaxialmente, en ocasiones fue muy prominente, con la inserción a la lámina sumamente angosta (Figura 2B). El tejido vascular resultó formado por haces bicolaterales arqueados (Tabla I) que, por lo general, formaron un anillo discontinuo. En el pecíolo, el patrón vascular fue simple abierto (Figura 2A), mientras que en la vena media se presentó complejo abierto (Figura 2B). Los haces vasculares estuvieron rodeados directamente por el colénquima laminar o una capa diferenciada de parénquima (Figura 2C, D).

### Descripción general del indumento

Las hojas de las seis especies presentaron tricomas y en todos los casos existió más de un tipo en la superficie abaxial, excepto en *Henriettea lateriflora*. La distribución y densidad del indumento fue variable y se diferenció no solo entre las especies, sino entre tipos de tricomas, e incluso entre las superficies de una misma lámina (Tabla III). Se diferenciaron dos tipos de tricomas generales: eglandulares y glandulares. Los primeros son elongados multiseriados, que pueden tener o no proyecciones basales y papilas laterales (Figura 3A-F). Mientras que los glandulares pueden tener un cuerpo uni- o biseriado corto que sostiene una cabeza glandular bien diferenciada, (Figura 3G-K) o pueden ser multiseriados con proyecciones variables y un ápice capitado más o menos desarrollado (Figura 3L-N).

Los tricomas eglandulares fueron muy variables, se pudo reconocer varios subtipos en dependencia de las características de la base, la presencia de prolongaciones basales y papilas laterales (Tabla III). En la superficie adaxial, estos presentaron paredes lisas y base ensanchada (Figura 3A-B). Comúnmente, se distribuyeron en las zonas costales y el margen de la lámina, excepto en *Henriettea fascicularis*

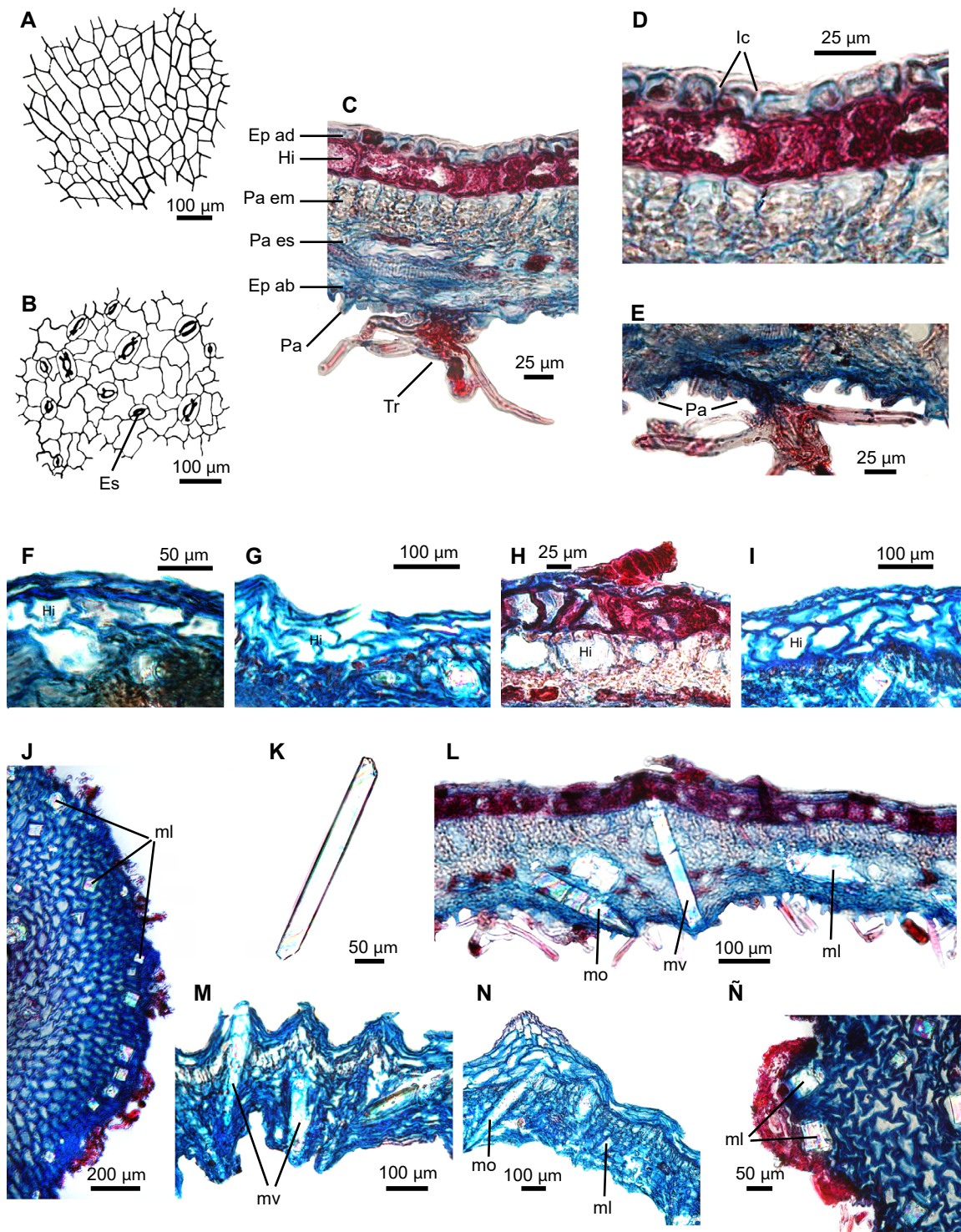
y *H. triflora*, en las que cubren toda la epidermis. En la superficie abaxial se observaron los tricomas elongados de base subestrellada, que suelen tener proyecciones basales radiales, multiangulares y papilas laterales (Figura 3C-E). Estos se distribuyeron en las zonas costales, especialmente en las venas de mayor orden de *H. ramiflora* y *H. sessilifolia*, mientras que en *H. patrisiana* se encontraron además en las zonas intercostales. En las láminas de *H. triflora*, se presentaron tricomas elongados de paredes lisas con la base ensanchada y una constricción en el contacto con la epidermis costal (Figura 3F).

Los tricomas glandulares corto-pedunculados se observaron en todas las especies en ambas superficies foliares, aunque fueron más comunes en la superficie abaxial y en las zonas costales. Tuvieron por lo general un cuerpo o pedúnculo corto, uniseriado, de dos a cuatro células de paredes delgadas y un ápice globular de paredes engrosadas, que podía extenderse o deformarse, mayormente conformado por una o dos células (Figura 3G-K). En *Henriettea patrisiana*, el pedúnculo fue a veces biseriado y la cabeza globular conformada por dos a cuatro células. Por otro lado, los tricomas glandulares multiseriados elongados fueron también muy variables y se restringieron a la superficie abaxial (Figura 3L-N). En *H. fascicularis* se presentaron dos variantes, en la zona costal los de base ensanchada con papilas laterales, en estos el ápice uniseriado terminaba en una célula globular poco desarrollada (Figura 3L). Mientras que en la zona intercostal se presentaron los tricomas glandulares multiseriados elongados con numerosas proyecciones laterales como espinas (Figura 3M). Por su parte, en *H. ramiflora* se presentaron los tricomas glandulares dendríticos con brazos cilíndricos alargados, donde el eje multiseriado del tricoma proyectaba un ápice uniseriado con una cabeza alargada o deformada (Figura 3N). Estos se observaron en diferentes grados de desarrollo, por lo que no siempre fue factible distinguirlos de los glandulares corto-pedunculados de cabeza alargada.

### DISCUSIÓN

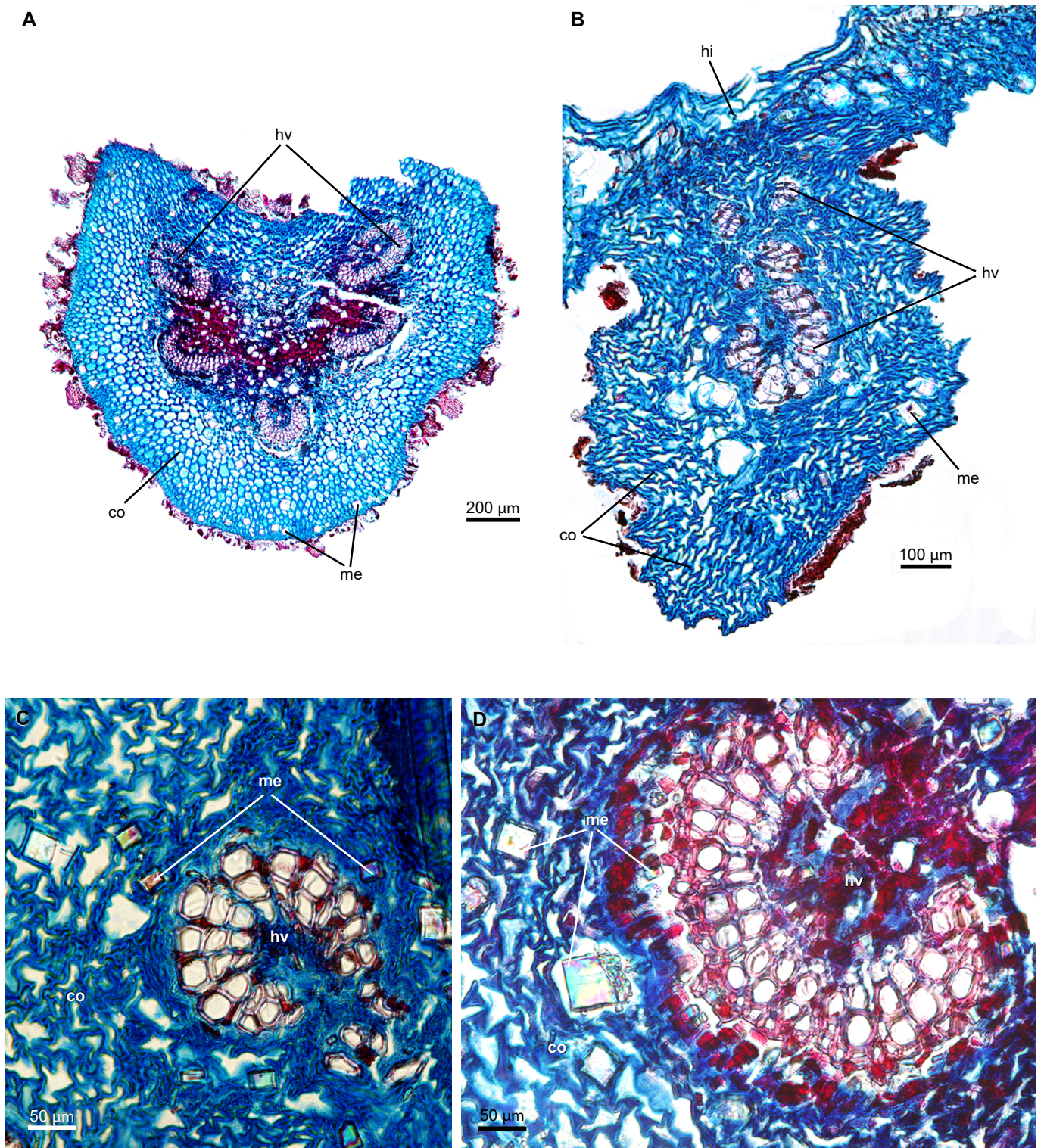
El arreglo estructural de la lámina de las seis especies estudiadas fue similar: ambas epidermis fueron monoestratificadas con cutícula delgada, las láminas hipostomáticas, el mesofilo bifacial, la hipodermis adaxial, los haces vasculares fueron bicolaterales y los cristales de oxalato de calcio estuvieron dispersos en el mesofilo, la vena media y el pecíolo. Este patrón anatómico no difiere del descrito para la familia *Melastomataceae* (Metcalfe & Chalk 1950, Contin 1969, Costa 1977, Baumgratz & Ferreira 1980, Keating 1984, Souza & Marquete 2000, Reis & al. 2005, Reginato & al. 2009) y, en general, coincide con las características resumidas para la tribu *Henrietteae* por Penneys & al. (2010). El complejo estomático anomocítico observado es el más generalizado en *Henriettea* (Baas 1981). No se observaron los estomas tetracíticos mencionados para *H. fascicularis* por Mentink & Baas (1992).

La ausencia de fibras esclerenquimáticas concuerda con lo referido para la mayoría de las especies pelosas de *Henriettea* estudiadas por Gotschall (1900) y Mentink & Baas



**Fig. 1.** Anatomía foliar de especies pelosas de *Henriettea* en las Antillas. **A-B.** Esquema general de la epidermis adaxial (A) y abaxial (B) en vista paradérmica. **C.** Sección transversal de la lámina. **D-E.** Detalle de la epidermis adaxial (D) y abaxial (E). **F-I.** Hipodermis. *Henriettea fascicularis* (F), *H. lateriflora* (G, K, M), *H. ramiflora* (C-E, H, J, L, Ñ), *H. triflora* (I, N). Ep ad: epidermis adaxial, Ep ab: epidermis abaxial, Ic: intrusiones cuticulares, Es: estomas, Hi: hipodermis, Pa em: parénquima en empalizada, Pa es: parénquima esponjoso, Pa: papilas, Tr: tricoma, ml: megastiloides longitudinales, mv: megastiloides verticales, mo: megastiloides oblicuos.

**Fig. 1.** Foliar anatomy of hairy species of *Henriettea* in the Antilles. **A-B.** General scheme of the adaxial (A) and abaxial (B) epidermis in paradermal view. **C.** Cross-section of the sheet. **D-E.** Detail of the adaxial (D) and abaxial (E) epidermis. **F-I.** Hypodermis. *Henriettea fascicularis* (F), *H. lateriflora* (G, K, M), *H. ramiflora* (C-E, H, J, L, Ñ), *H. triflora* (I, N). Ep ad: adaxial epidermis, Ep ab: abaxial epidermis, Ic: cuticular intrusions, Es: stomata, Hi: hypodermis, Pa em: palisade parenchyma, Pa es: spongy parenchyma, Pa: papillae, Tr: trichome, ml: longitudinal megastiloids, mv: vertical megastiloids, mo: oblique megastiloids.



**Fig. 2.** Sección transversal del pecíolo y la vena media de la hoja de especies pelosas del género *Henriettea* en las Antillas. **A.** Patrón vascular simple abierto del pecíolo. **B.** Patrón vascular complejo abierto de la vena media. **C-D.** Detalle de los haces vasculares del pecíolo (C) y la vena media (D). *Henriettea ramiflora* (A, D), *H. lateriflora* (B, C). co: colénquima, hi: hipodermis, hv: haz vascular, me: megastiloides.

**Fig. 2.** Cross-section of petiole and leaf midrib of hairy species of the genus *Henriettea* in the Antilles. **A.** Open simple vascular pattern of the petiole. **B.** Open complex vascular pattern of the midvein. **C-D.** Detail of the vascular bundles of the petiole (C) and the midvein (D). *Henriettea ramiflora* (A, D), *H. lateriflora* (B, C). co: collenchyma, hi: hypodermis, hv: vascular bundle, me: megastyloids.

(1992). Por el contrario, para especies escamosas como *H. macfadyenii* (Triana) Alain, *H. multigemina*, *H. squamulosa*, *H. sierrae* y *H. uniflora*, se ha registrado la presencia de fibras en el colénquima del peciolo, la vena media: formando un anillo perivascular (Gottschall 1900, Judd & al. 2008, Carmenate-Reyes & al. 2017). Estas estructuras han sido registradas en *Bellucia* y otros géneros de tribus afines (*Astronieae* (Decne.) Triana y *Miconieae*), aunque muy poco frecuentes alrededor de los haces vasculares (Mentink & Baas 1992, Reis & al. 2005). Los cristales de oxalato de calcio han sido referidos para más de 250 familias de plantas, pero con un valor taxonómico limitado (Koch & al. 2009). Sin embargo, la presencia de cristales megastiloides en todas las especies confirmó su valor diagnóstico para el género y como sinapomorfía de la tribu *Henrietteae* (Penneys & al. 2010). Estos cristales, junto con la presencia de estomas anomocíticos, se consideran caracteres plesiomórficos, y se han utilizado para explicar la diversificación temprana de *Henriettea* dentro de *Melastomatoideae* Ser. ex DC. (Baas 1981).

La posición de los megastiloides en el mesófilo permitió reconocer grupos de especies y, en combinación con caracteres macromorfológicos, pudo aportar información útil a nivel taxonómico. Por ejemplo, *H. lateriflora* y *H. triflora* tuvieron cristales dispuestos verticalmente y estos fueron tan grandes que sobrepasaron los límites de la lámina, lo cual pudo observarse a simple vista. Judd & al. (2008) refirieron que los megastiloides se disponen horizontalmente, dentro o por debajo del parénquima en empalizada en la mayoría de las especies del género. En contraposición, en nuestro estudio

tres de las seis especies presentaron cristales verticales y oblicuos, además de los longitudinales (“horizontales” según Judd & al. 2008), por lo que parece ser un fenómeno más común de lo referido. El criterio de Welle & Mennega (1977) refuerza nuestra afirmación, al concluir que hay una tendencia a que los megastiloides en *Henriettea* se dispongan perpendiculares a la superficie de la hoja.

La función de los cristales en las hojas ha sido controversial, se ha mencionado su papel en la reducción de la herbivoría y en la acumulación de agua (Ely & al. 2005a, 2005b), pero en referencia a las drusas, tipo más extendido en *Melastomataceae* (Costa 1977, Baumgratz & Ferreira 1980, Baas 1981, Baumgratz & Ferreira 1984, Mentink & Baas 1992, Souza & Marquete 2000). En dos especies (*Henriettea ramiflora* y *H. triflora*), se localizaron megastiloides en la hipodermis, lo que probablemente garantiza un mayor aprovechamiento de la luz que incide en la superficie adaxial. Esta función ha sido atribuida también a las drusas subepidérmicas presentes en otras melastomáceas de hábitats húmedos (Souza & Marquete 2000). Su rol en el soporte mecánico de la hoja pareciera ser más atinado si se considera la ausencia de fibras de esclerénquima, que por lo general cumplen la función de sostén (Esau 1977). Esta hipótesis se basó, además, en la alta concentración de cristales que rodearon al floema en los haces vasculares de las especies estudiadas. Aunque se encontró el hecho de que en las especies de *Henriettea* que presentan fibras, también es frecuente la concentración de estos cristales (Judd & al. 2008, Carmenate-Reyes & al. 2017).

TABLA III

**Tipos de tricomas y su distribución en la lámina foliare de las especies pelosas de *Henriettea* en las Antillas**

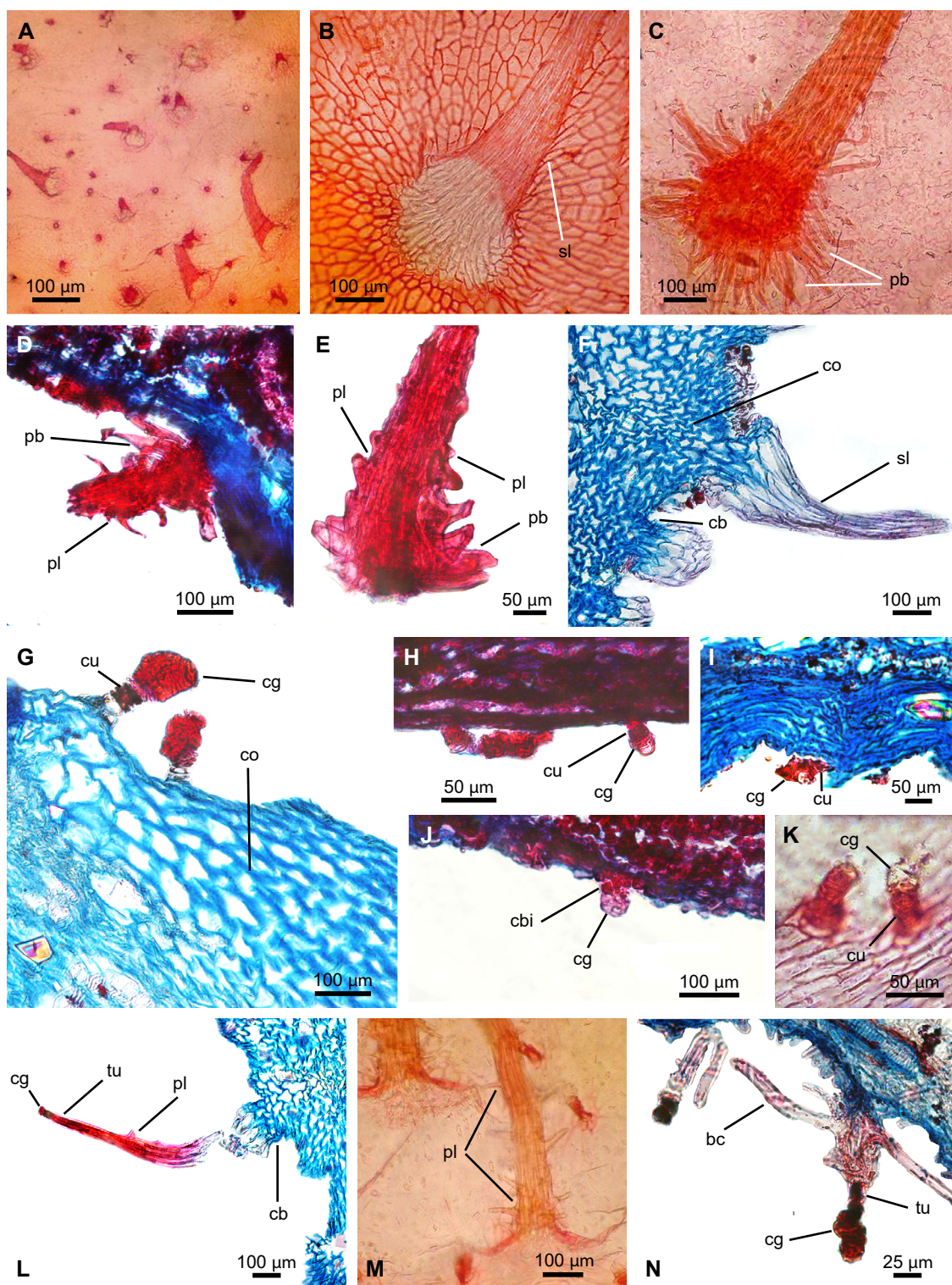
Distribución de los tricomas: 1: superficie adaxial, 2: superficie abaxial, 3: zona costal, 4: zona intercostal; “+”: presente, “-”: ausente

TABLE III

**Types of trichomes and their distribution in the leaf blade of the hairy species of *Henriettea* in the Antilles**

Distribution of the trichomes: 1: adaxial surface, 2: abaxial surface, 3: costal area, 4: intercostal area; “+”: present, “-”: absent

Tipo de tricoma	<i>H. fascicularis</i>				<i>H. lateriflora</i>				<i>H. patrisiana</i>				<i>H. ramiflora</i>				<i>H. sessilifolia</i>				<i>H. triflora</i>			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
<b>Eglandulares</b>																								
Elongados de paredes lisas y base ensanchada	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+
Elongados de paredes lisas con la base ensanchada y constricción epidérmica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Elongados de base subestrellada	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<b>Glandulares</b>																								
Corto-pedunculados	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Multiseriados elongados de base ensanchada y papilas laterales	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Multiseriados elongados con numerosas proyecciones laterales como espinas	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dendríticos con brazos cilíndricos alargados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-



**Fig. 3.** Tricomas foliares de especies pelosas del género *Henriettea* en las Antillas: eglandulares (A-I), glandulares corto-pedunculados (G-K) y glandulares multiseriados elongados (L-N). **A.** *H. fascicularis*. **B.** *H. ramiflora*. **C-D.** *H. patrisiana*. **E.** *H. sessilifolia*. **F.** *H. triflora*. **G.** *H. fascicularis*. **H.** *H. sessilifolia*. **I.** *H. lateriflora*. **J-K.** *H. patrisiana*. **L-M.** *H. fascicularis*. **N.** *H. ramiflora*. bc: brazos cilíndricos, cb: constricción basal, cbi: cuerpo biseriado, cg: cabeza glandular, co: colénquima, cu: cuerpo uniseriado, pb: proyección basal, pl: papilas laterales, sl: superficie lisa, tu: terminación uniseriada.

**Fig. 3.** Foliar trichomes of hairy species of the genus *Henriettea* in the Antilles: non-glandular (A-I), short-stalked glandular (G-K), and elongated multiseriate glandular (L-N) **A.** *H. fascicularis*. **B.** *H. ramiflora*. **C-D.** *H. patrisiana*. **E.** *H. sessilifolia*. **F.** *H. triflora*. **G.** *H. fascicularis*. **H.** *H. sessilifolia*. **I.** *H. lateriflora*. **J-K.** *H. patrisiana*. **L-M.** *H. fascicularis*. **N.** *H. ramiflora*. bc: cylindrical arms, cb: basal constriction, cbi: biseriate body, cg: glandular head, co: collenchyma, cu: uniseriate body, pb: basal projection, pl: lateral papillae, sl: smooth surface, tu: uniseriate termination.

El resto de los caracteres anatómicos de la lámina fueron muy homogéneos y por tanto su uso taxonómico fue limitado. Por el contrario, ha sido en el indumento donde se han encontrado las características que ofrecen una mayor utilidad para el reconocimiento de taxones infragenéricos dentro de la familia *Melastomataceae* (Metcalf & Chalk 1950, Wurdack 1986, Renner 1989). En su atlas de tricomas de la familia, Wurdack (1986) registró alrededor de 12 tipos de tricomas diferentes para el género *Henriettea*, y encontró gran diversidad entre los pluricelulares, multiseriados elongados, además de los tricomas glandulares corto-pedunculados y las escamas lepidotas. En dicha obra, solo se hizo referencia a los tricomas de dos de las seis especies estudiadas aquí: *H. fascicularis* y *H. ramiflora*. En general, coincidieron con los observados en nuestro estudio, aunque no se mencionaron para *H. ramiflora* los glandulares corto-pedunculados ni los glandulares dendríticos de brazos cilíndricos alargados. Tampoco localizaron, en ninguna de las dos especies, los tricomas elongados de paredes lisas en la superficie adaxial, ni se mencionaron las constricciones en la base de los tricomas de *H. fascicularis*, probablemente debido a la zona de la lámina estudiada y a que la técnica utilizada no precisaba detalles en el orden anatómico.

Gottschall (1900) estudió de manera detallada los tricomas de 11 especies de *Henriettea* e incluyó en ocho de ellas a los elongados con terminaciones glandulares y complejas ramificaciones basales y laterales, que a su criterio representaban estadios maduros de los glandulares corto-pedunculados. A pesar de que esta afirmación no pudo ser comprobada en nuestro trabajo, la presencia de una alta diversidad de tricomas complejos, glandulares o no, en diferentes grados de desarrollo fue una regularidad en las seis especies estudiadas. Gottschall (1900) también detectó en la superficie abaxial de cinco especies los tricomas con brazos alargados basales y terminación glandular bien desarrollada, observados aquí para *H. ramiflora*. Además, registró en la mayoría de las especies a los de base subestrellada, lo que concuerda con nuestros resultados. Estos últimos han sido destacados como un carácter unificador del género y de los que probablemente han derivado los tricomas lepidotos de las especies escamosas del género *Henriettea* (Judd 1986, 1989, Judd & al. 2008, Penneys & al. 2010, Carmenate-Reyes & al. 2017).

La detección de varios tipos y subtipos de tricomas en una misma especie, distribuidos diferenciadamente entre ambas superficies foliares, concordó con lo referido para la familia *Melastomataceae* (Wurdack 1986, Mentink & Baas 1992). Las características asociadas a los tricomas (Tabla III) fueron las más útiles para la identificación de las especies estudiadas, lo cual se refleja en la siguiente clave dicotómica.

**Clave para la identificación de especies pelosas de *Henriettea* en las Antillas**

1. Presencia de dos tipos de tricomas glandulares: corto-pedunculados y multiseriados elongados ..... 2

- 1' Presencia de solo un tipo de tricomas glandulares: corto-pedunculados ..... 3
2. Tricomas glandulares multiseriados elongados de base ensanchada con papilas laterales, distribuidos en las zonas costales; y tricomas glandulares multiseriados elongados con numerosas proyecciones laterales como espinas, distribuidos en las zonas intercostales ..... *H. fascicularis*
- 2'. Tricomas glandulares dendríticos con brazos cilíndricos alargados en zonas costales e intercostales ..... *H. ramiflora*
3. Tricomas eglandulares elongados de paredes lisas con la base ensanchada y constricción epidérmica, en las zonas costales de la superficie abaxial ..... *H. triflora*
- 3'. Tricomas eglandulares elongados de paredes lisas con la base ensanchada y constricción epidérmica ausentes .... 4
4. Tricomas eglandulares elongados de base subestrellada ausentes ..... *H. lateriflora*
- 4'. Tricomas eglandulares elongados de base subestrellada presentes ..... 5
5. Tricomas eglandulares elongados de base subestrellada distribuidos en zonas costales e intercostales ..... *H. patrisiana*
- 5'. Tricomas eglandulares elongados de base subestrellada solo en zonas costales ..... *H. sessilifolia*

La ausencia de tricomas elongados en *Henriettea lateriflora* ha sido cuestionable, pues se ha referido para la especie un indumento setoso sobre las venas en hojas jóvenes, caedizo con la edad (Howard 1989). La no observación de los mismos pudo estar influenciada por la utilización de muestras de hojas maduras, aunque no fueron observadas modificaciones celulares o las marcas que en general quedan en la epidermis cuando se desprenden (Dilcher 1974). A pesar de esto, el registro de los tricomas glandulares presentes en la epidermis abaxial de esta especie es inédito y la combinación con otros caracteres, como los megastiloides verticales, es suficiente para su diagnóstico.

En cuanto a la función de los tricomas no glandulares, ha sido frecuente que se asocie con la protección contra la excesiva transpiración o contra el daño por radiación UV (Werker 2000, González 2013). Sin embargo, las especies estudiadas en general habitan en ambientes húmedos, por lo que el rol más probable de estos tricomas es la protección contra los depredadores artrópodos (Wurdack 1986). Esto, además, se evidenció en los escasos daños ocasionados por insectos en los especímenes de herbario. Los tricomas glandulares, por su parte, son muy comunes en la familia (Winkler 1965, Mentink & Baas 1992) y su papel ha sido relacionado con la protección mecánica y química (Wurdack 1986). Aunque en este estudio no parecieron jugar un rol secretor, pues no se detectó ninguna sustancia impregnada sobre ellos o sobre la lámina que así lo evidenciara. En estos casos, hay referencias de Ely & al. (2005a) sobre su papel en la absorción de agua en algunas melastomatáceas, pero esta hipótesis tampoco ha sido confirmada para *Henriettea*. Es necesario ampliar el estudio anatómico a una mayor cantidad de especies

del género para comprender el alcance de los caracteres definidos aquí como probables sinapomorfías y compararlos apropiadamente con el resto de las especies, en particular con las especies escamosas del género *Henriettea* que tienen su origen en las Antillas (Judd & al. 2008).

## CONCLUSIONES

Los caracteres de la anatomía de la lámina más informativos para la taxonomía del grupo estudiado son la distribución y posición de los megastiloides en el mesofilo. La detección de estos últimos en todas las especies confirma su valor diagnóstico para el género y la tribu *Henrietteae*. La ausencia de fibras esclerenquimáticas es también un rasgo común. Los tricomas y su distribución en las superficies foliares son los caracteres de mayor utilidad en la delimitación de las especies.

## AGRADECIMIENTOS

Al soporte de la National Geographic Society y de Fabian A. Michelangeli del Instituto de Sistemática Botánica del NYBG para la estancia de investigación y el acceso al laboratorio de botánica estructural de esa institución. A Eddy Martínez por compartir su experiencia y enseñarnos la mayor parte de las técnicas anatómicas utilizadas. A Pedro A. González y Eldis Bécquer por la exhaustiva revisión del manuscrito, al igual que a los árbitros anónimos y editores de la Revista del Jardín Botánico Nacional por sus valiosas recomendaciones.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

W. Carmenate-Reyes, concibió la idea de la investigación, realizó el trabajo de laboratorio, compiló y analizó los datos y redactó la primera versión del manuscrito. L. Acosta-Broche, contribuyó con información sobre las especies cubanas, en la discusión de los caracteres anatómicos y en la revisión del manuscrito.

## CUMPLIMIENTO DE LAS NORMAS ÉTICAS

**Conflicto de intereses:** Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

**Aprobación de ética:** Todos los autores han llevado a cabo el trabajo de campo y la generación de datos de forma ética, incluida la obtención de permisos adecuados.

**Consentimiento para la publicación:** Todos los autores han dado su consentimiento para publicar este trabajo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo-Rodríguez, P. & Strong, M.T. 2012. Catalogue of Seed Plants of the West Indies. Smith. Contr. Bot. 98. <https://doi.org/10.5479/si.0081024X.98.1>
- Baas, P. 1981. A note on stomatal types and crystals in the leaves of *Melastomataceae*. *Blumea* 27(2): 475-479.
- Baumgratz, J.F.A. & Ferreira, G.L. 1980. Estudo da nervação e epiderme foliar das *Melastomataceae* do município do Rio de Janeiro. Género *Miconia* Ruiz et Pavon. *Sêçao Miconia. Rodriguésia* 32: 61-169. <https://doi.org/10.1590/2175-78601980325411>
- Baumgratz, J.F.A. & Ferreira, G.L. 1984. Nervação e epiderme foliar das *Melastomataceae* do estado Rio de Janeiro. Género *Miconia*. Sêçao *Tamonea* (Aubl.) Cogniaux. *Rodriguésia* 36(58): 84-94. <https://doi.org/10.1590/2175-78601984365813>
- Carmenate-Reyes, W., Michelangeli, F.A. & Bécquer, E.R. 2017. Two new species of *Henriettea* (*Melastomataceae*, *Henrietteae*) for the flora of the Greater Antilles. *Brittonia* 69: 359-369. <http://dx.doi.org/10.1007/s12228-017-9466-4>

Carmenate-Reyes, W. & Michelangeli, F.A. 2021. A checklist of *Henriettea* (*Melastomataceae*, *Henrietteae*) in the Antilles, with taxonomic notes and lectotypifications. *Brittonia*. <https://doi.org/10.1007/s12228-021-09678-5>

Contín, L.F. 1969. Contribuição ao estudo anatomico da *Tibouchina hatschbachii* Wurdack. *Bolet. Univ. Paraná, Bot.* 23: 1-11. <https://doi.org/10.5380/abpr.v1i0.948>

Costa, G.R. 1977. *Miconia theaezans* (Bonpl.) Logn. (*Melastomataceae*) consideraciones anatómicas. *Rodriguésia* 19(43): 7-89.

Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Bot. Review* 40(1): 157. <https://doi.org/10.1007/BF02860067>

Ely, F., Torres, F. & Gaviria J. 2005a. Morfología y anatomía de *Monochaetum meridense* (*Melastomataceae*). *Acta Bot. Venez.* 28(2): 197-212.

Ely, F., Torres, F. & Gaviria, J. 2005b. Relación entre la morfoanatomía foliar de tres especies de *Miconia* (*Melastomataceae*) con su hábitat y distribución altitudinal en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 28(2): 275-299.

Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. 2<sup>nd</sup> edition, John Wiley & Sons. New York, EUA. <https://doi.org/10.2307/2418500>

González, A.M. 2013. Indumento, nectarios extraflorales y anatomía foliar en Bignoniáceas de la Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48(2): 221-245. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n2.6207>

Gottschall, M. 1900. Anatomisch systematische Untersuchung des Blattes der Melastomataceen aus der Tribus *Miconieae*. *Mém. Herb. Boiss.* 19: 1-176.

Haron, N., Nordiyana, A. & Veeramohan, R. 2015. The Taxonomic Significance of Leaf Micromorphology in the Genus *Melastoma* L. (*Melastomataceae*). *Sains Malaysiana* 44: 643-650. <https://doi.org/10.17576/jsm-2015-4405-01>

Howard, R.A. 1989. Flora of the Lesser Antilles; Dicotyledons (Part II), Vol. 5, Arnold Arboretum, Harvard University, Jamaica Plains, MA, EUA.

Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill. New York, EUA.

Judd, W.S. 1986. Taxonomic placement of *Calycogonium squamulosum* (*Melastomataceae*, *Miconieae*). *Brittonia* 38: 238-242. <https://doi.org/10.2307/2807347>

Judd, W.S. 1989. Taxonomic studies in the *Miconieae* (*Melastomataceae*). III. Cladistic analysis of axillary-flowered taxa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 476-495. <https://doi.org/10.2307/2399496>

Judd, W.S. 2007. Revision of *Miconia* sect. *Chaenopleura* (*Miconieae*, *Melastomataceae*) in the Greater Antilles. *Syst. Bot. Monogr.* 81: 1-235. <https://doi.org/10.2307/25027962>

Judd, W.S. & Ionta, G.M. 2013. Taxonomic studies in the *Miconieae* (*Melastomataceae*). X. Revision of the species of the *Miconia crotonifolia* complex. *Brittonia* 65: 66-95. <https://doi.org/10.1007/s12228-012-9264-y>

Judd, W.S., Skee, J., Penneys, D. & Michelangeli, F. 2008. A new species of *Henriettea* (*Melastomataceae*) from the Sierra de Baoruco, the Dominican Republic. *Brittonia* 60: 217-227. <https://doi.org/10.1007/s12228-008-9021-4>

Keating, R.C. 1984. Leaf histology and its contribution to relationships in the *Myrtales*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71: 801-823. <https://doi.org/10.2307/2399163>

- Koch, K., Bhushan, B. & Barthlott, W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science* 54: 137-178. <https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- Kraus, J.E., De Souza, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant material. *Biotech. Histochem.* 73: 235-243. <https://doi.org/10.3109/10520299809141117>
- Kriebel, R., Michelangeli, F.A. & Kelly, L.M. 2015. Discovery of unusual anatomical and continuous characters in the evolutionary history of *Conostegia* (Miconieae: Melastomataceae). *Mol. Phyl. Evol.* 82: 289-313. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.021>
- Maáčz, G.J. & Vágás, E. 1961. A new method for staining cellulose and lignified cell walls. *Microscopie* 16: 40-43.
- Mentink, H. & Baas, P. 1992. Leaf anatomy of the *Melastomataceae*, *Memecylaceae* and *Crypteroniaceae*. *Blumea* 37(1): 189-225.
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1950. Anatomy of dicotyledons, 2 vols. Oxford University Press. Oxford, U.K.
- Michelangeli, F.A. & Bécquer-Granados, E.R. 2012. *Melastomataceae*. Pp. 531-562. En: Acevedo-Rodriguez, P. & Strong, M. T. (Eds). Catalogue of seed plants of the West Indies. *Smith. Contr. Bot.* 98. <https://doi.org/10.5479/si.0081024X.98.1>
- Michelangeli, F.A., Goldenberg, R., Almeda, F., Judd, W.S., Bécquer, E.R., Ocampo, G., Ionta, G.M., Skean Jr., J.D., Majure, L.C. & Penneys, D.S. 2019. Nomenclatural novelties in *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae). *Brittonia* 71(1): 81 -121. <https://doi.org/10.1007/s12228-018-9546-0>
- Michelangeli, F.A., Penneys, D.S., Giza, J., Soltis, D., Hils, M.H. & Skean Jr., J.D. 2004. A preliminary phylogeny of the tribe *Miconieae* (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* 53: 279-290. <https://doi.org/10.2307/4135608>
- Milanez, C.R.D. & Machado, S.R. 2011. SEM studies on the leaf indumentum of six *Melastomataceae* species from Brazilian Cerrado. *Rodriguésia* 62: 203-212. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201162113>
- Palézieux, P. 1899. Anatomisch-systematische Untersuchung des Blattes der Melastomataceen mit Ausschluß der Triben Microlicieen, Tibouchineen, Miconieen. *Bull. Herb. Boissier* 7: 1-85.
- Payne, W.W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30(2): 239-255. <https://doi.org/10.2307/2806659>
- Penneys, D.S., Michelangeli, F.A., Judd, W.S. & Almeda, F. 2010. *Henrietteae*: A new Neotropical tribe of berry-fruited *Melastomataceae*. *Syst. Bot.* 35: 783-800. <https://doi.org/10.1600/036364410X539862>
- Reginato, M., Boeger, M.R.T. & Goldenberg, R. 2009. Comparative anatomy of the vegetative organs in *Pleiochiton* A. Gray (Melastomataceae), with emphasis on adaptations to epiphytism. *Flora* 204: 782-790. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.11.006>
- Reis, C., Bieras, A.C. & Sajo, M.G. 2005. Anatomia foliar de *Melastomataceae* do Cerrado do Estado de São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 28: 451-466. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000300004>
- Renner, S.S. 1989. Systematic studies in the *Melastomataceae*: *Bellucia*, *Loreya*, and *Macairea*. *Mem. New York Bot. Gard.* 50: 1-112.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9: 671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Solleder, H. 1908. Systematic Anatomy of the Dicotyledons. *Oxford: Clarendon Press* 1: 358-368.
- Souza, R.S.O.C. & Marquete, O. 2000. *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. *Rodriguésia* 51: 133-142. <https://doi.org/10.1590/2175-7860200051787905>
- Welle, B.J.H. & Mennega, A.M.W. 1977. On the presence of large styloids in the secondary xylem of the genus *Henriettea* (Melastomataceae). *IAWA Bull.* 2: 31-35.
- Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. *Adv. Bot. Res.* 3: 1-35. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31005-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31005-9)
- Winkler, S. 1965. Die *Melastomataceae* von El Salvador. *Bot. Jahrb.* 83(4): 331-369.
- Wurdack, J.J. 1986. Atlas of hairs for Neotropical *Melastomataceae*. *Smith. Contr. Bot.* 63: 1-80. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.122493>

## ANEXO

### Anexo 1. Materiales de herbario analizados en el estudio de la anatomía foliar y el indumento de especies pelosas de *Henriettea* en las Antillas

#### *Annex 1. Herbaria specimens consulted in the study of foliar anatomy and indumentum of hairy species of Henriettea in the Antilles*

***Henriettea fascicularis***: Cuba: Guantánamo: Baracoa: Quibiján, lomas al este del poblado, 15-II-1978, *J. Bisse & al. HFC 36829* (HAJB). Sancti Spíritus: Fomento: Gavilanes, Valle del Arroyo Gavilancito, 300-400 msm, 10-XI-1979, *Bisse & al. HFC 41080* (HAJB). Pinar del Río [Artemisa]: San Cristóbal: Rangel, Pinar de Rangel, 2 km al noroeste del batey de Rangel, 280-300 msm., pinares degradados, esquistos arenoso-arcillosos, 26-IV-2008, *E. R. Bécquer & al. HFC 85358* (NY-1637004).

***Henriettea lateriflora***: Guadalupe: Along road from Bains Jaunes to the Soufriere, 27-III-1982, *R. A. Howard 19796* (NY-01264347).

***Henriettea patrisiana***: Cuba: Pinar del Río: Viñales: Pinar al sur del pueblo, XI-1968, *J. Bisse & H. Lippold HFC 10893* (HAJB); Minas de Matahambre: Sumidero, zona Cejas de Francisco, Bosque en galería, 20-I-1984, *J. Bisse & al. HFC 51494* (HAJB). Isla de Pinos: Finca Santa Rosalía, Wet Woods, Shrub 3-5 m, 26-XII-1951, *Brother Alain & E. P. Killip 2054* (NY-01100727).

***Henriettea ramiflora***: Cuba: Pinar del Río: San Diego de los Baños, camino de San Diego a Seboruco, 5-XII-1976, *Álvarez A. & al. HFC 33486* (HAJB). Santi Spíritus: Santi Spíritus: Sancti Spíritus: Sancti Spíritus: Banao, valle del arroyo Agabama al norte del pueblo, XI-1975, *J. Bisse & al. HFC 28687* (HAJB); Santi Spíritus: Alturas de Banao, Reserva Ecológica, Hoyo del Naranjal, orillas del río Higuanojo cerca de la casa de Hoyo de Naranjal, 400 msm., vegetación secundaria, fersialítico, 8-IX-2004, *L. R. González-Torres & O. Valle HFC 82849* (NY-02103885).

***Henriettea sessilifolia***: Jamaica: WestMoreland, one-day cave, 1 mile west of Rat Trap. 1000-1100 ft., moist wooded limestone gully, 29-V-1961, *G. R. Proctor 22294* (NY-01264310).

***Henriettea triflora***: Granada: St. Mark, Mt. St. Chaterine, Forest in Mt. Hope region, in foothills and ridges leading to Mt. St. Chaterine (Altitude given is max. for Mt.), 4-II-2004, *W. D. Hawthorne & al. 1360* (NY-01264315).