Fundación Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

Caracterización anatómica e histoquímica de órganos vegetativos de *Urera caracasana* (Urticaceae)

Anatomical and histochemical characterization of vegetative organs of *Urera caracasana* (Urticaceae)

Avila Hael, Graciela N.[1*]; María de los A. Álvarez[1]; María I. Mercado[1]; Patricia L. Albornoz[2]

[1] Instituto de Morfología Vegetal, Dirección Botánica, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251, T4000JFE, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.
[2] Investigadora autónoma. T4107 Yerba Buena. Tucumán. Argentina.
* Autor corresponsal: <gnavila@lillo.org.ar>

Resumen

Urera caracasana (Jacq.) Gaudich. ex Griseb. (Urticaceae), conocida como "ortiga blanca", es una especie nativa de las Yungas del noroeste argentino con reconocidos usos alimenticios, textiles y medicinales; sin embargo, su anatomía e histoquímica permanecen escasamente estudiadas. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la anatomía e histoquímica de sus órganos vegetativos para identificar caracteres diagnósticos de valor taxonómico y farmacognóstico, así como localizar metabolitos potencialmente relacionados con sus usos tradicionales. Se analizaron hojas, tallos y raíces de cinco individuos, recolectados en Tucumán (Argentina), mediante diafanización, cortes a mano alzada y con micrótomo, tinciones histológicas y pruebas histoquímicas observadas con microscopía óptica, de luz polarizada y de fluorescencia. La lámina foliar es dorsiventral e hipostomática, con estomas anomocíticos y anisocíticos, abundantes tricomas simples, glandulares y urticantes, además de cistolitos. El tallo presenta crecimiento secundario temprano colénquima subepidérmico y elementos esclerenquimáticos asociados al xilema, mientras que la raíz desarrolla peridermis y crecimiento secundario. Se registraron laticíferos e idioblastos con drusas de oxalato de calcio en todos los órganos. Los ensayos histoquímicos revelaron mucílagos, polisacáridos neutros, compuestos fenólicos, taninos condensa-

➤ Ref. bibliográfica: Avila Hael, G. N.; Álvarez, M. de los A.; Mercado, M. I.; Albornoz, P. L. 2026. Caracterización anatómica e histoquímica de órganos vegetativos de *Urera caracasana* (Urticaceae). *Lilloa 63* (2): 693-720. doi: https://doi.org/10.30550/j.lil/2493
➤ Recibido: 31 de julio 2026 – Aceptado: 20 de octubre 2026 – Publicado: 19 de noviembre 2026.
➤ URL de la revista: http://lilloa.lillo.org.ar
➤ Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

dos, flavonoides, triterpenos y esteroides, distribuidos principalmente en laticíferos, tricomas y tejidos parenquimáticos. Estos resultados amplían el conocimiento anatómico e histoquímico de *U. caracasana*, aportan caracteres útiles para su identificación taxonómica y farmacognóstica, y constituyen una base para futuros estudios fitoquímicos, evolutivos y de aprovechamiento de esta especie.

Palabras clave: Anatomía; histoquímica; *Urera*; Urticaceae; tricomas.

Abstract

Urera caracasana (Jacq.) Gaudich. ex Griseb. (Urticaceae), commonly known as "white nettle", is native to the Yungas of northwestern Argentina and has recognized food, textile, and medicinal uses; however, its anatomy and histochemistry remain poorly studied. This study characterized the anatomy and histochemistry of its vegetative organs to identify diagnostic traits of taxonomic and pharmacognostic value and to localize metabolites potentially associated with traditional uses. Leaves, stems, and roots from five individuals collected in Tucumán, Argentina, were examined using leaf clearing, freehand and microtome sectioning, histological staining, and histochemical tests evaluated by bright-field, polarized-light, and fluorescence microscopy. The leaf blade is dorsiventral and hypostomatic, with anomocytic and anisocytic stomata, abundant simple, glandular, and stinging trichomes, and numerous cystoliths. The stem exhibits early secondary growth, subepidermal collenchyma, and sclerenchymatous reinforcements associated with the xylem, whereas the root develops periderm and incipient secondary growth. Laticifers and calcium oxalate druses were recorded in all vegetative organs. Histochemical analyses revealed mucilages, neutral polysaccharides, phenolic compounds, condensed tannins, flavonoids, triterpenes, and steroids, mainly localized in laticifers, trichomes, and parenchymatous tissues. These findings broaden the anatomical and histochemical knowledge of *U. caracasana*, provide diagnostic characters of taxonomic and pharmacognostic significance, and establish a basis for future phytochemical, evolutionary, and applied research on this species.

Keywords: Anatomy; histochemistry; *Urera*; Urticaceae; trichomes.

INTRODUCCIÓN

Urera Gaudich. s.l. (Urticaceae, tribu Urticeae) es un género pantropical que comprende aproximadamente 35 especies de árboles, arbustos y enredaderas (Wells *et al*., 2021). Estudios filogenéticos recientes basados en evidencia molecular y morfológica demostraron que *Urera sensu lato* constituye un grupo polifilético dentro de Urticeae, redefiniendo *Urera sensu stricto* a linajes neotropicales (Wells *et al*., 2021) caracterizados por la presencia de tricomas urticantes, látex acuoso, inflorescencias en dicasios y frutos carnosos coloridos asociados al perianto acrescente (Solereder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950, 1979; Nultsch, 1995). Monro y Rodríguez (2009) señalaron además que caracteres como la pubescencia, la morfología foliar, los cistolitos y la distribución de tricomas urticantes poseen relevancia diagnóstica dentro del género.

Para Argentina, se citan seis especies: *U. altissima* Lillo, *U. aurantiaca* Wedd., *U. baccifera* (L.) Gaudich., *U. capitata* Wedd., *U. caracasana* (Jacq.) Gaudich. ex Griseb y *U. simplex* Wedden (Anton y Zuloaga, 2026; POWO, 2026).

Urera caracasana (Fig. 1A-B), conocida popularmente como "ortiga blanca" u "ortiga brava", crece en las selvas de Yungas entre los 600-900 m snm (Digilio y Legname, 1966; Anton y Zuloaga, 2026). Se trata de una especie pionera arbustiva o arbórea, dioica, de 4-6 m de altura, con tallos estriados, ramas pubescentes y hojas alternas, oval-lanceoladas, provistas de abundantes tricomas urticantes. Sus inflorescencias son axilares, dicotómicas y urticantes, en plantas femeninas presentan un marcado carácter acrescente, volviéndose carnosas y "amuñonadas" al madurar los frutos, que corresponden a aquenios de brillo seríceo (Sorarú, 1972). Dentro de la clasificación propuesta por Wells *et al*. (2021), *U. caracasana* pertenece al subclado C del subgénero *Capitata* nom. nov., el cual reúne a 19 especies que comparten la ausencia de espinas urticantes de más de 3 mm de longitud, un margen de la hoja ligeramente dentado, semientero o entero, inflorescencias cimosas ramificadas dicotómicamente y aquenios lenticulares menores a 2 mm de longitud.

Numerosas especies de Urticaceae se emplean tradicionalmente para el tratamiento de enfermedades inflamatorias como artritis, fiebre, hemorragias, erisipela y sífilis (Monro y Rodríguez, 2009; Marrassini *et al*., 2018, 2020; Riedel *et al*., 2015). En especies sudamericanas de *Urera*, los antecedentes fitoquímicos y farmacológicos se concentran principalmente en *U.baccifera* y *U. aurantiaca*. En raíces y hojas de *U. baccifera* se informaron compuestos fenólicos, flavonoides, flavonoles, alcaloides y taninos condensados, junto con actividad antioxidante moderada (Gindri *et al*., 2014). En *U. aurantiaca* se cuantificaron polifenoles, flavonoides y taninos asociados con actividad antioxidante y antiinflamatoria, y se identificó apigenina-7-glucurónido como uno de sus principales constituyentes bioactivos (Marrassini *et al*., 2018, 2020). En el caso particular de *U. caracasana,* sus



Fig. 1. *Urera caracasana.* A) Aspecto general. B) Detalle de rama fructífera.
Fig. 1. *Urera caracasana.* A) General appearance. B) Detail of a fruiting branch.

brotes, hojas, fibras y semillas son aprovechados con fines alimenticios, textiles y medicinales (Anton y Zuloaga, 2026). Registros etnobotánicos documentan el uso de sus raíces como antihemorrágicas, vermífugas y para afecciones gastrointestinales, mientras que las hojas se emplean en infusión o emplasto como febrífugas, antiinflamatorias y para aliviar dolores musculares (Steggerda, 1944; DeFilipps *et al*., 2004; Vickers y Plowman, 1984). Asimismo, la especie cumple un rol pionero en selvas tropicales y subtropicales y sus frutos participan en la dieta de aves y murciélagos frugívoros (Orozco-Segovia *et al*., 1987; Sánchez *et al*., 2012).

Los antecedentes anatómicos foliares del género se concentran en *U. altissima* y *U. baccifera* (Lillo, 1919; Dutra *et al*., 2006; Avila Hael y Albornoz, 2013; Ortiz *et al*., 2014; Pedersoli *et al.*, 2022). En contraste, para *U. caracasana* predominan contribuciones taxonómicas, etnobotánicas y ecofisiológicas, sin que se disponga de una caracterización anatómica e histoquímica integral de sus órganos vegetativos (Solereder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950, 1979; Orozco-Segovia *et al*., 1987; Monro y Rodríguez, 2009; Wells *et al*., 2021). Por ello, el objetivo del presente trabajo fue caracterizar la anatomía e histoquímica de los órganos vegetativos de *U. caracasana* a fin de identificar caracteres diagnósticos de valor taxonómico y farmacognóstico, y localizar metabolitos potencialmente relacionados con sus usos tradicionales, como base para futuros estudios fitoquímicos y de actividad biológica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de muestreo y material de referencia

Se recolectaron al azar cinco ejemplares femeninos de una población de *U. caracasana* en la localidad de San Pablo (Lules), provincia de Tucumán, Argentina. Parte del material (rama florífera) se ingresó al herbario LIL, y otra parte se conservó para análisis anatómicos.

Urera caracasana ARGENTINA. Prov. Tucumán, Dpto. Lules, Loc. San Pablo, 26°51'58,42"S 65°20'46,19"O, 630 m snm, 7-III-2025, *Avila Hael S/N* (LIL).

Anatomía

Se tomaron muestras foliares correspondientes al 4to y 5to par de hojas desde el ápice, cuidando que se tratase de hojas completamente expandidas en buenas condiciones fitosanitarias; tallos a nivel del 4to y 5to entrenudo a partir del ápice y raíces de entre 1-4 mm de diámetro.

Una parte del material se procesó en fresco para estudios histoquímicos y otra parte se conservó en FAA (formaldehído: ácido acético glacial: alcohol etílico 80%, 1:1:8 v/v/v) (D'Ambrogio de Argüeso, 1986).

Para el estudio de la arquitectura foliar, epidermis y tipos de estomas, se realizó la técnica de diafanización de Dizeo de Strittmatter (1973) y se utilizó la terminología de Dilcher (1974) y Ellis *et al*. (2009). En la región media de la lámina se cuantificó: densidad de estomas (número de estomas/mm^2), longitud y ancho de las células oclusivas (μm), densidad de tricomas (número de tricomas/mm^2) y densidad de cistolitos (número de cistolitos/mm^2), considerando un número de 10 campos ópticos y cinco repeticiones por individuo (n=50).

Segmentos de lámina foliar, pecíolo, tallo y raíz, tanto de material fresco como de material previamente fijado, se seccionaron transversalmente y longitudinalmente a mano alzada y con micrótomo rotativo Minot a 20 μm de espesor según la técnica propuesta por Mercado y Ponessa (2021). Los cortes obtenidos se decoloraron en una solución de hipoclorito de sodio al 50%, se lavaron con agua destilada, se colorearon con tinción doble sucesiva, azul Astra-safranina y finalmente se montaron en agua:glicerina (1:1) (Zarlavsky, 2014). Del mismo modo, segmentos de tallo y raíz, de material fijado en FAA, se deshidrataron, incluyeron en parafina (Zarlavsky, 2014) y seccionaron a 20 μm de espesor con micrótomo rotativo Minot (Thermo Scientific™ HM 325, Walldorf, Alemania). Las secciones obtenidas posteriormente se desparafinaron, colorearon con tinción doble sucesiva de safranina-fast green y se montaron de forma definitiva (Zarlavsky, 2014), en medio sintético de montaje histológico DPX (Sigma).

Histoquímica

Sobre secciones transversales de lámina foliar, tallo ,y raíz y, y tricomas aislados de la lámina, se aplicaron técnicas histoquímicas: Reactivo de Lugol (yodo y yoduro de potasio), para la identificación de almidón; Sudán IV para sustancias lipofílicas; azul brillante de Cresilo al 1% para mucílagos; reactivo de vainillina/HCl para taninos condensados; cloruro férrico al 5% para compuestos fenólicos; reactivo de Schiff-ácido periódico (PAS), para polisacáridos neutros; reactivo de Dragendorff para alcaloides; fucsina ácida y ácido pícrico para proteínas y reacción de Lieberman-Bouchard para triterpenos y esteroides (Ruzin, 1999; Cosa *et al*., 2014; Ventrella *et al*., 2013; Zarlavsky, 2014). Finalmente, para la identificación de flavonoides y ácidos hidroxicinámicos, las secciones se incubaron con el reactivo de Neu's (2-aminoetil-difenilborinato), al 1% en etanol absoluto. Estos compuestos se detectaron mediante su fluorescencia diferencial (Merck, 1980; Wagner y Bladt, 1996; Mondolot-Cosson *et al*., 1997). En todos los casos se utilizaron muestras frescas sin tinción como control.

Microscopía

Las observaciones se realizaron en un microscopio óptico de luz compuesta polarizada (Karl Zeiss, Axiolab, Oberkochen, Alemania), con una cámara fotográfica incorporada (Zeiss, Axiocam ERc 5s, Oberkochen, Alemania) y en un microscopio de fluorescencia (Nikon, Optiphot, Tokio, Japón), con filtro de luz UV UV-1A: filtro de excitación de 365 nm, filtro de barrera de 400 nm. Las escalas fueron calculadas con el software AxioVision Rel. 4.8.

Estadística

Las medidas de resumen de los parámetros cuantificados fueron calculadas utilizando el programa INFOSTAT (Di Rienzo *et al*., 2020).

RESULTADOS

Arquitectura foliar

Urera caracasana presenta hojas mesófilas de aproximadamente 17 $mm^{2,}$ alternas, simples, de textura rugosa papirácea. Lámina lobada, predominantemente asimétrica, ovada-lanceolada con ápice acuminado y base redondeada (Fig. 2A). Margen crenado-serrado (Fig. 2A, C). Venación craspedódroma a semicraspedódroma (Fig. 2A). La vena de primer orden presenta recorrido recto (Fig. 2A, B). Las venas de segundo orden son ligeramente decurrentes, subopuestas con ángulos de divergencia agudos, de recorrido recto proximalmente a curvado distalmente, con espaciado regular (Fig. 2A, B).

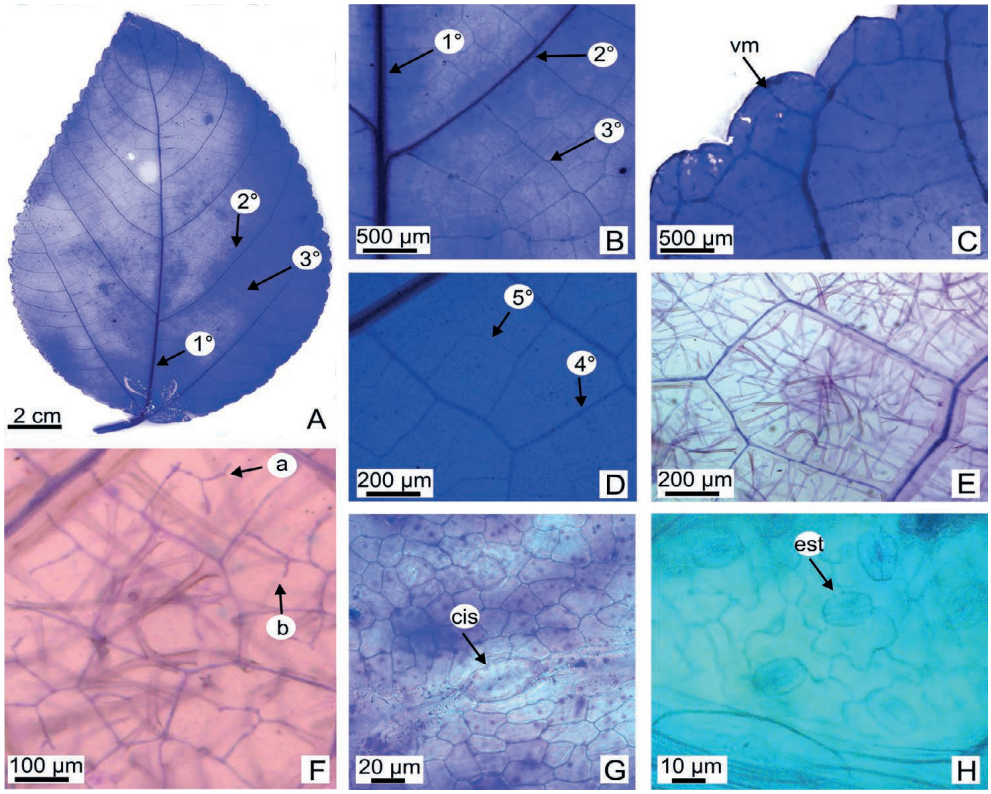


Fig. 2. Arquitectura foliar de *Urera caracasana.* A) Aspecto general de la lámina. B) Detalles de la venación secundaria y terciaria. C) Margen foliar y venación marginal. D) Detalle de venación de cuarto y quinto orden. E) Areolas. F) Detalle de vénulas. G) Epidermis adaxial. H) Epidermis abaxial.

Abreviaturas: 1°, 2°, 3°,4° y 5° venación de primer, segundo, tercer, cuarto y quinto orden, respectivamente. a, vénula ramificada; b, vénula simple; cis, cistolito; est, estoma; vm, venación marginal.

Fig. 2. Leaf architecture of *Urera caracasana*. A) General appearance of the leaf blade. B) Details of secondary and tertiary venation. C) Leaf margin and marginal venation. D) Detail of fourth- and fifth-order venation. E) Areoles. F) Detail of veinlets. G) Adaxial epidermis. H) Abaxial epidermis.

Abbreviations: 1°, 2°, 3°, 4°, and 5° = first-, second-, third-, fourth-, and fifth-order venation, respectively. a, branched veinlet; b, simple veinlet; cis, cystolith; est, stoma; vm, marginal venation.

La venación de tercer orden corresponde a un modelo percurrente recto (Fig. 2B). Las venas de cuarto orden son percurrentes opuestas a subopuestas, mientras que las de quinto orden muestran ramificación libre (Fig. 2D). La venación marginal es incompleta (Fig. 2C). Las areolas se encuentran formadas por venas de cuarto y quinto orden, son bien desarrolladas, de forma poligonal (Fig. 2D, E); pueden presentar vénulas simples o ramificadas (Fig. 2F).

Anatomía de la lámina

En vista superficial, la hoja es pubescente e hipostomática. La epidermis adaxial se encuentra formada por células poligonales de paredes anticlinales rectas a levemente curvadas y litocistos de contorno oval, conteniendo cistolitos de carbonato de calcio de forma elipsoidal a oval (Fig. 2G). Estos idioblastos muestran mayores dimensiones (33,31 ± 5,35 μm de ancho y 52,22 ± 16,56 μm de largo) que las células epidérmicas adyacentes y se encuentran presentes en una densidad de 120,58 ± 24,55 litocistos/mm^2. La epidermis abaxial se compone de células poligonales de paredes anticlinales sinuosas a curvadas (de menores dimensiones en relación a las de la superficie adaxial) y estomas anomocíticos y anisocíticos, con células oclusivas de 16,98 ± 0,99 μm de largo y 12,25 ± 1,23 μm de ancho, presentes en una densidad de 515,54 ± 49,11 estomas/mm^2 (Fig. 2H).

El indumento se encuentra conformado por tricomas no glandulares simples (TS) y glandulares (TG). Los TS son unicelulares de 286,67 ± 67,69 μm de largo y 15,26 ± 1,62 μm de ancho, con cutícula gruesa, ornamentada o lisa, se encuentran dispersos sobre la lámina de la epidermis adaxial; y sobre el nervio medio y lámina de la epidermis abaxial, en una densidad de 125,74 ± 12,18 TS/mm^2 (Fig. 3A). Los TG son de dos tipos: 1) capitados (TGC), de pie unicelular o bicelular, de 20,84 ± 5,36 μm de longitud, y cabeza glandular redondeada, de 429,71 ± 57,16 μm de diámetro, formada por dos a cuatro células rodeadas por una cutícula lisa ligeramente expandida y contenido ámbar; se distribuyen sobre la lámina abaxial y el nervio medio en una densidad de 6,34 ± 1,57 TG/mm^2 (Fig. 3B-D); y 2) urticantes (TU), unicelulares de 1035,43 ± 178 μm de longitud, caracterizados por poseer cutícula lisa, base bulbosa y paredes gruesas que disminuyen de espesor desde la base hacia el ápice, donde culmina en una cabeza globosa (11,64 ± 3,15 μm de diámetro) levemente curvada. Se encuentran predominantemente en la epidermis abaxial sobre la lámina y las nervaduras de todos los órdenes (Fig. 3E-F).

En la sección transversal, la lámina presenta mesófilo dorsiventral y epidermis unistratas (22,49 ± 6,47 μm y 7,14 ± 0,99 μm de espesor para la epidermis adaxial y abaxial, respectivamente), con cutículas lisas y gruesas (5,19 ± 1,44 μm y 2,23 ± 0,89 μm de espesor, respectivamente). En la epidermis adaxial, las células epidérmicas típicas se interrumpen regularmente por litocistos con cistolitos. Por su parte, los estomas se disponen exclusivamente sobre la epidermis abaxial al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas (Fig. 3G). El mesófilo está constituido por parénquima en empalizada bistrato (63,15 ± 18,31 μm de longitud); siendo el primer estrato de células más largas (39,80 ± 11,06 μm de longitud) en relación al segundo (23,35 ± 7,53 μm de longitud). A continuación, se dispone de uno a dos estratos de parénquima esponjoso compacto (26,27 ± 2,67 μm de espesor), ocasionalmente interrumpido por idioblastos que contienen cristales de oxalato de calcio en forma de drusas (Fig. 3G).

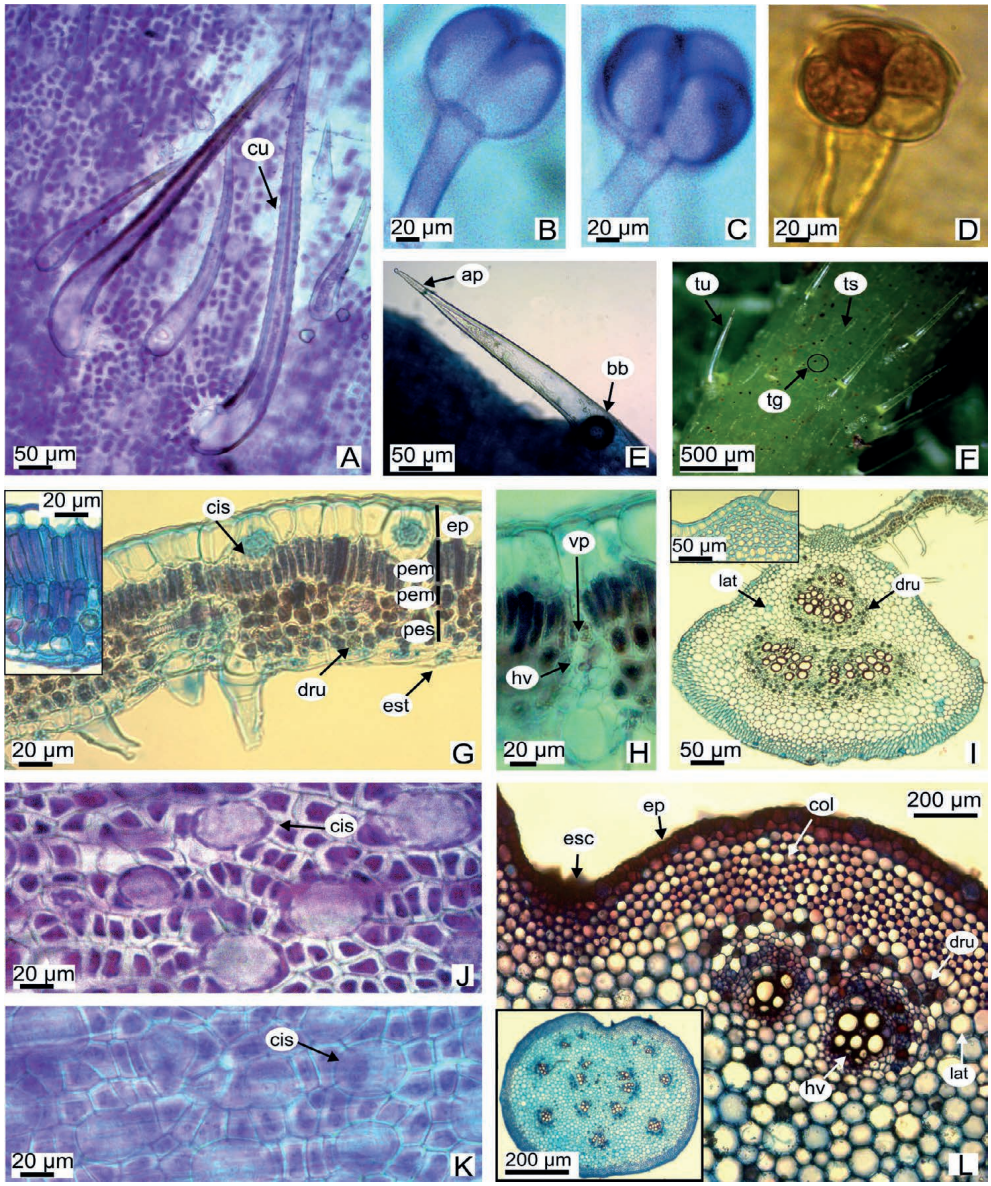


Fig. 3. *Urera caracasana*. Anatomía foliar. A) Tricomas simples en vista superficial de lámina. B-D) Tricomas glandulares capitados con cabezas bi, tri y tetracelulares. E) Tricoma urticante. F) Distintos tipos de tricomas en el nervio medio. G) Corte transversal de lámina, detalle de parénquima en empalizada bistratificado en imagen inserta. H) Haz vascular colateral de nervaduras menores con vaina parenquimática. I) Corte transversal del nervio medio, detalle de colénquima en imagen inserta. J) Epidermis adaxial del pecíolo. K) Epidermis abaxial del pecíolo. M) Corte transversal de pecíolo en imagen inserta y detalle de haces vasculares invertidos.

Abreviaturas: ap, ápice; bb, base bulbosa; cis, cistolito; col, colénquima; cu , cutícula; dru, drusas; ep, epidermis; esc, escotadura; est, estoma; hv, haz vascular; lat, laticífero; pem, parénquima en empalizada; pes, parénquima esponjoso; tg, tricoma glandular; tu, tricoma urticante; vp, vaina parenquimática.

Fig. 3. *Urera caracasana*. Leaf anatomy. A) Simple trichomes in surface view of the leaf blade. B–D) Capitate glandular trichomes with two-, three-, and four-celled heads. E) Stinging trichome. F) Various types of trichomes on the midrib. G) Cross-section of a leaf lamina; detail of a two-layered palisade parenchyma shown in the inset. H) Collateral vascular bundle of minor veins with a parenchymatous sheath. I) Cross-section of the midrib; detail of collenchyma shown in the inset. J) Adaxial epidermis of the petiole. K)

Abaxial epidermis of the petiole. M) Cross-section of the petiole (main image) with a detail of inverted vascular bundles (inset).

Abbreviations: ap, apex; bb, bulbous base; cis, cystolith; col, collenchyma; cu, cuticle; dru, druses; ep, epidermis; esc, notch; est, stoma; hv, vascular bundle; lat, laticifer; pem, palisade parenchyma; pes, spongy parenchyma; tg, glandular trichome; tu, stinging trichome; vp, parenchymatous sheath.

Los haces vasculares correspondientes a los nervios de segundo, tercer, cuarto y quinto orden son colaterales, con vaina parenquimática (Fig. 3H). A nivel del nervio medio, hacia ambas superficies se observan 1-9 estratos de colénquima sub-epidérmico laminar a angular, e inmersos en el parénquima fundamental se evidencian dos a cinco haces colaterales, enfrentados con uno a dos haces adaxiales invertidos (Fig. 3I). Entorno a los haces vasculares y en el parénquima floemático se observan abundantes idioblastos cristalíferos conteniendo oxalato de calcio en forma de drusa y laticíferos (Fig. 3I).

Anatomía de pecíolo

En vista superficial, el pecíolo presenta TS y TG (TGC y TU), idénticos a los descritos para la lámina, epidermis adaxial y abaxial con células poliédricas típicamente cuadrangulares a rectangulares, de paredes anticlinales rectas a curvadas, interrumpidas regularmente por litocistos (Fig. 3J,K). En sección transversal, presenta contorno subcircular con una escotadura adaxial (Fig. 3L), epidermis unistrata con cutícula lisa, tricomas, estomas y cistolitos y 3-9 estratos subepidérmicos de colénquima laminar a angular. El sistema vascular se encuentra formado por haces vasculares colaterales dispuestos en dos series, la externa de 10-11 haces y la interna de 6-9 haces (Fig. 3L). Dispersos en el parénquima fundamental y floemático se observan laticíferos e idioblastos cristalíferos en forma de drusas (Fig. 3L).

Anatomía de tallo

La epidermis del tallo presenta células poliédricas cuadrangulares a rectangulares, de paredes anticlinales rectas a curvas, cutícula lisa, estomas anomocíticos distribuidos regularmente, TS, TGC y litocistos similares a los descritos para la lámina foliar (Fig. 4A).

En sección transversal, a nivel del 4to y 5to entrenudo, exhibe contorno circular con crecimiento secundario en diferentes estadios. En la figura 4B se observa epidermis uniestrata con cutícula delgada, internamente 2 a 3 capas de colénquima y de 7 a 9 estratos de parénquima, floema y xilema continuos por la continuidad del cambium y una médula parenquimática (Fig. 4B). Posteriormente, la peridermis en formación se encuentra por debajo de la epidermis; aumentan los estratos de colénquima y disminuyen los del parénquima cortical.

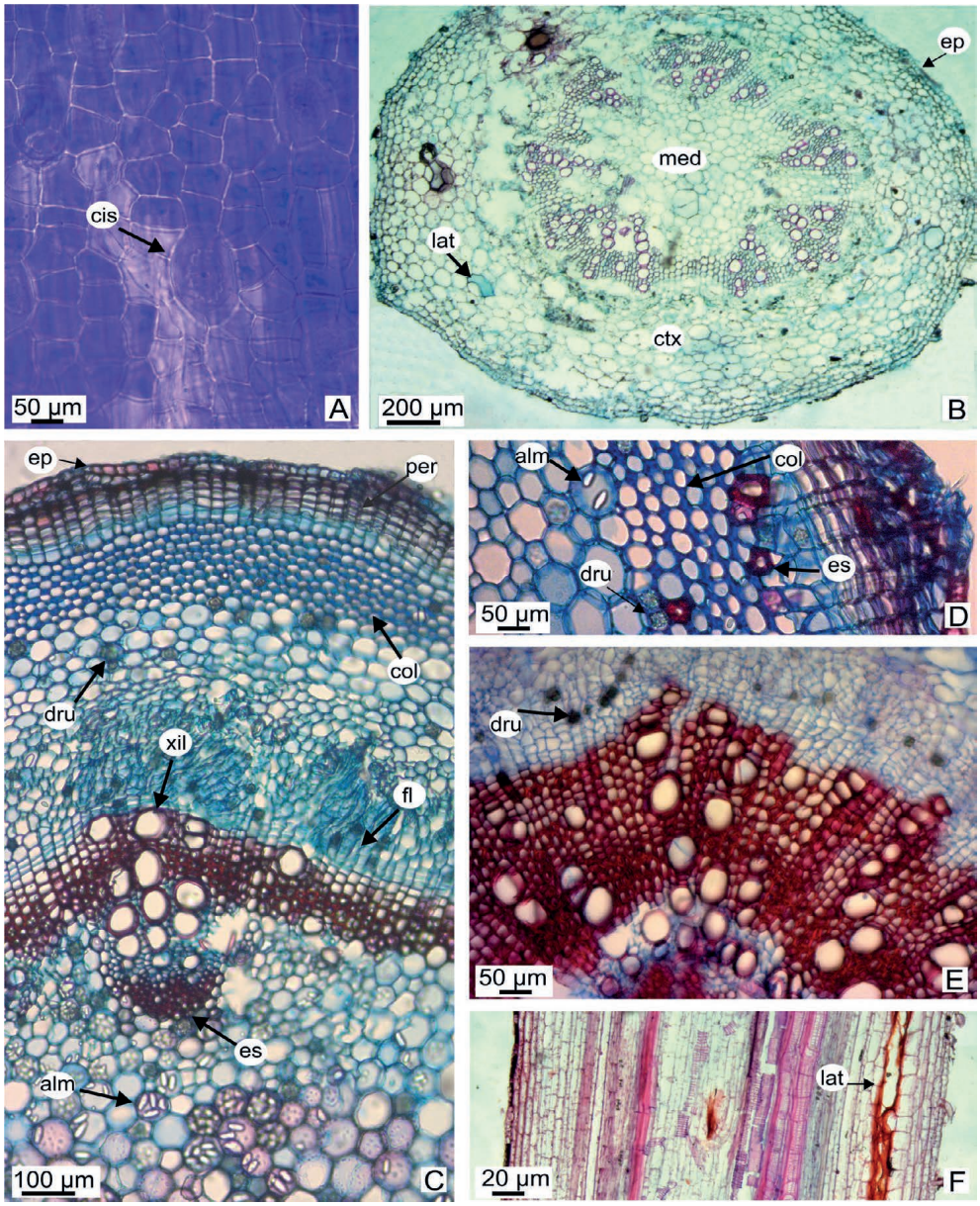


Fig. 4. *Urera caracasana*. Anatomía de tallo. A) Vista paradermal de la epidermis. B) Corte transversal, crecimiento secundario temprano. C) Corte transversal, crecimiento secundario con inicio de formación de peridermis. D) Peridermis desarrollada con lenticela y células esclerificadas aisladas en el colénquima subepidérmico. E) Estadio más avanzado del crecimiento secundario, detalle de xilema. F) Laticífero en corte longitudinal.

Abreviaturas: al, almidón; cis, cistolito; col, colénquima; ctx, córtex parenquimático; dru, drusas; ep, epidermis; es, esclerénquima; fl, floema; lat, laticífero; me, médula parenquimática; per, peridermis; xil, xilema.

Fig. 4. *Urera caracasana*. Stem anatomy. A) Paradermal view of the epidermis. B) Cross-section, early secondary growth. C) Cross-section, secondary growth with the onset of periderm formation. D) Developed periderm with a lenticel and isolated sclereified cells within the subepidermal collenchyma. E) More advanced stage of secondary growth, detail of the xylem. F) Laticifer in longitudinal section.

Abbreviations: al, starch; cis, cystolith; col, collenchyma; ctx, parenchymatous cortex; dru, druses; ep, epidermis; es, sclerenchyma; fl, phloem; lat, laticifer; me, parenchymatous pith; per, periderm; xil, xylem.

Acompañando el tejido xilemático primario, se encuentran elementos esclerenquimáticos a modo de casquetes (Fig. 4C).

En un estadio más avanzado, la peridermis se observa desarrollada, con suber, felógeno, felodermis y lenticelas (Fig. 4D). Inmediatamente por debajo de la peridermis se presentan de 2 a 8 estratos de colénquima laminar en el que se observan células esclerificadas aisladas (Fig. 4D). Granos de almidón simples con hilo excéntrico se evidencian en el parénquima de la corteza, del floema y la médula (Fig. 4C, D). Laticíferos e idioblastos con drusas se observaron en el parénquima cortical y floemático (Fig. B, C, D, F). En la sección longitudinal, los laticíferos son unicelulares no ramificados (Fig. 4F).

Anatomía de raíz

En cuanto a la estructura del sistema radicular, en sección transversal, se evidenciaron raíces con crecimiento primario y secundario en diferentes estadios de desarrollo.

Las raíces con crecimiento primario presentan rizodermis unistrata, 2-4 estratos de parénquima cortical, endodermis unistrata con banda de Caspary, periciclo uniseriado y estela que varía desde una organización diarca a tetrarca (Fig. 5A-C). Durante el desarrollo del crecimiento secundario, la epidermis es reemplazada por la peridermis y el floema y xilema continuos por la presencia del cámbium. A la altura de los puntos protoxilemáticos se destacan dos radios parenquimáticos que se ensanchan hacia el xilema secundario (Fig. 5D). En el córtex y el floema, se aprecian abundantes idioblastos cristalíferos, elementos esclerenquimáticos aislados y granos de almidón (Fig. 5E).

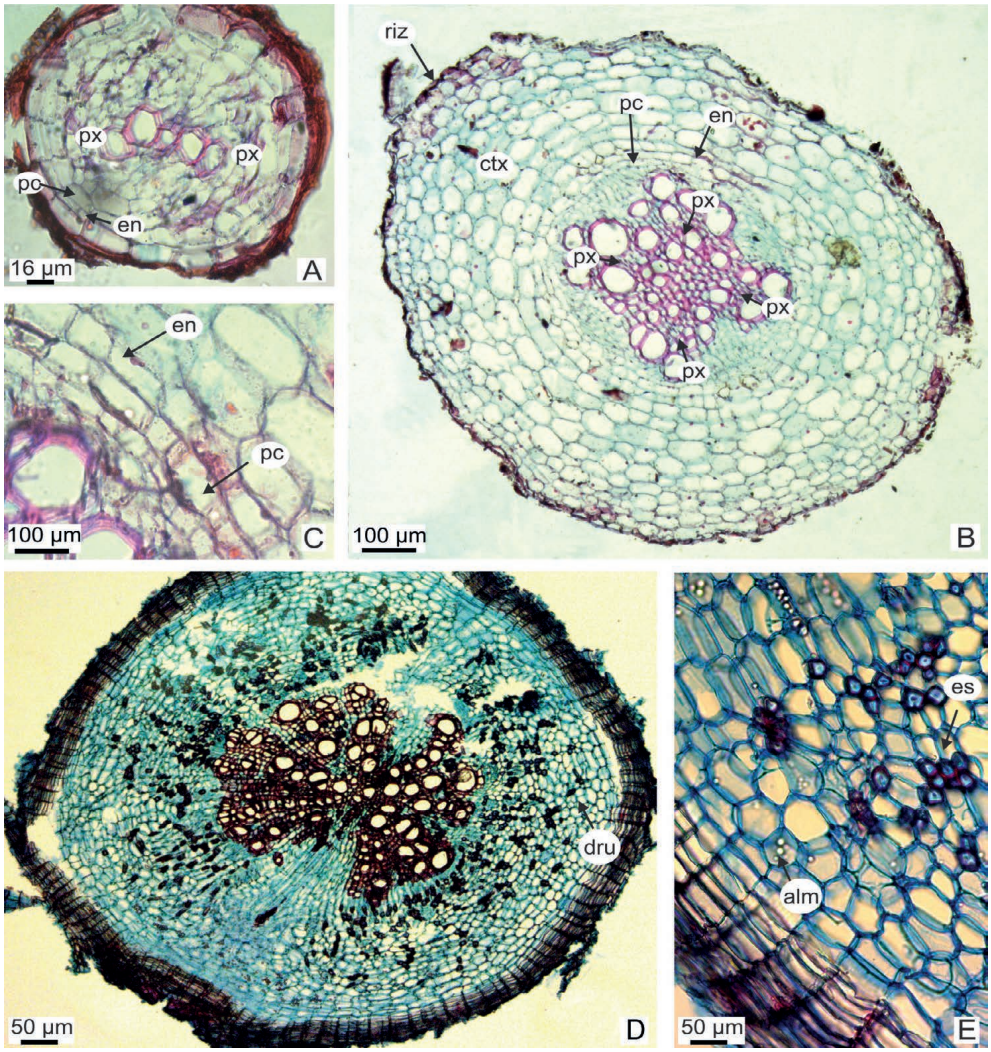


Fig. 5. *Urera caracasana.* Anatomía de raíz. A) Crecimiento primario. B) Crecimiento secundario temprano por continuidad del cambium a partir de una raíz tetrarca. C) Detalle de la endodermis y el periciclo. D) Crecimiento secundario típico. E) Detalle cortex amilífero y esclerénquima.

Abreviaturas: alm, almidón; ctx, cortex parenquimático; dr, drusas; en, endodermis; es, esclerénquima; pc, periciclo; px, protoxilema; riz, rizodermis.

Fig. 5. *Urera caracasana*. Root anatomy. A) Primary growth. B) Early secondary growth resulting from the continuity of the cambium, originating from a tetrarch root. C) Detail of the endodermis and pericycle. D) Typical secondary growth. E) Detail of the starch-containing cortex and sclerenchyma.

Abbreviations: alm, starch; ctx, parenchymatous cortex; dr, druses; en, endodermis; es, sclerenchyma; pc, pericycle; px, protoxylem; riz, rhizodermis.

Histoquímica

Los resultados histoquímicos observados en lámina foliar, tallo, raíz y tricomas se sintetizan en la Tabla 1.

La figura 6A-C ilustra secciones de material fresco (cortes transversales de hoja y raíz, y corte longitudinal de tallos a nivel de laticífero) empleadas como control para la interpretación de los diferentes ensayos histoquímicos realizados.

Se detecta la presencia de fenoles en el mesófilo de la hoja (Fig. 6D), laticíferos del tallo (Fig. 6E) y parénquima cortical de la raíz (Fig. 6F). Se identifican lípidos como constituyentes de las cutículas, mesófilo y nervio medio de la lámina foliar (Fig. 6G), como gotas lipídicas en tejidos parenquimáticos de tallo y raíz (Fig. 6H, I), y contenidos en los laticíferos del tallo (Fig. 6H). Los mucílagos se localizan principalmente en el mesófilo de las hojas y en los laticíferos de los tallos (Fig. 6J-L).

La presencia de polisacáridos neutros se detecta en el mesofilo de las hojas y laticíferos del tallo (Fig. 6M-Ñ). Proteínas se evidencian en el mesófilo y nervio medio foliar, en laticíferos y médula del tallo (Fig. 6O-S).

En hojas se detectan también esteroides en el mesófilo (Fig. 6T) y alcaloides en el mesófilo y nervio medio (Fig. 6U).

La microscopía de fluorescencia con reactivo Neu's revela la presencia de ácidos fenólicos mediante fluorescencia azul a azul-verdosa en la cutícula de la epidermis del nervio medio de la hoja y del tallo (Fig. 7A, D-E), peridermis de tallos y raíces (Fig. 7F, G), células aisladas y laticíferos del floema de tallos (Fig. 7D-F) y paredes secundarias del xilema de hoja, tallo y raíz (Fig. 7A, D-E, G). En el TU se observa fluorescencia azul-verdosa secundaria restringida a la pared celular (Fig. 7C). En tanto que, en los laticíferos de tallos, cutícula y TGC de las hojas se observa fluorescencia amarillenta, lo que indica la presencia de flavonoides, principalmente en las células de la cabeza secretora (Fig. 7B).

En TU y TGC el material fresco exhibe contenidos refringentes y ámbar respectivamente (Fig. 8A-C). Se identifica la presencia de taninos condensados en la base de TU y en las células que conforman la cabeza de los TGC (Fig. 8D-E); lípidos en la cutícula y en el contenido de la ampolla de TU y en el pie y cabeza de los TGC (Fig. 8F-G). Polisacáridos neutros se observan en el cuerpo y ampolla de TU (Fig. 8H-J) y en la cabeza de los TGC (Fig. 8K). Finalmente, se evidencia la presencia de proteínas en la base bulbosa de los TU y en la cabeza de los TGC (Fig. 8L-M).

Tabla 1. Histoquímica de *Urera caracasana* en órganos vegetativos. (+) Reacción positiva; (++) reacción muy positiva; (-) reacción negativa.

Table 1. Histochemistry of *Urera caracasana* in vegetative organs. (+) Positive reaction; (++) very positive reaction; (-) negative reaction.

Compuestos	Agente específico	Reacción positiva	Raíz	Tallo		Hoja				
				Médula	Lactíferos	Cutícula	Mesófilo	Nervio medio	Tricomas	
									Urticante	Glandular
Fenoles	FeCl3	Verde Gris	+	-	++	-	++	-	-	-
Flavonoides	NP/fluorescencia	Naranja Amarillento	-	-	+	+	-	+ (laticifero)	-	+
Ácidos fenólicos	NP/fluorescencia	Azul Azul verdoso	+	-	+	+	-	-	+	-
Taninos condensados	Vainilina-HCl	Rojo	-	-	-	-	-	-	+	+
Lípidos	Sudán IV	Rojo	+	+	++	+	++	+	+	+
Triterpenos y esteroides	Reactivo de Liebermann-Burchard	Triterpenos - rojo Esteroides - azul	-	-	-	-	+ (azul)	-	-	-
Mucílagos	Azul de cresilo	Azul	-	-	++	-	++	-	-	-
Polisacáridos neutros	Reactivo de Schiff's (PAS)	Fucsia	-	-	++	-	++	-	+	+
Proteínas	Fucsina Ácida	Fucsia	-	-	++	-	++	+	+	+
	Ácido Pícrico	Amarillo	-	+	++	-	++	+	-	-
Almidón	Lugol	Violeta	+	+	-	-	+	-	-	
Alcaloides	Reactivo de Dragendorff's	Naranja	+	-	-	-	+	+	-	-
Cristales	Carbonato de calcio		+	+	-	-	-	+	-	-
	Oxalato de calcio		+	+	-	-	+	+	-	-

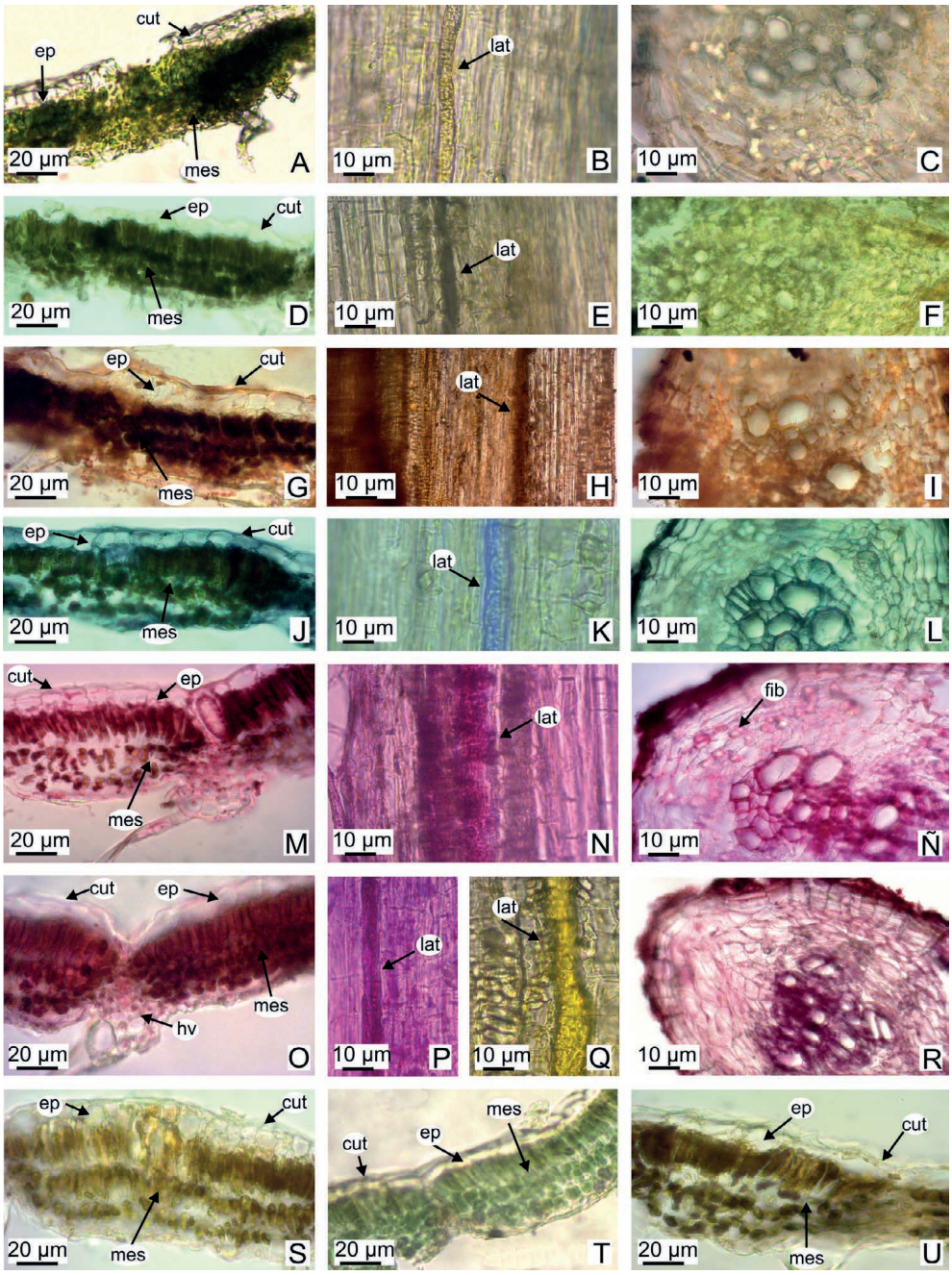


Fig. 6. *Urera caracasana*. Histoquímica. Microscopía óptica. A, D, G, J, M, N, O, S-U) Corte transversal de lámina. B, E, H, K, N, P, Q) Corte longitudinal de tallo a nivel de laticíferos. C, F, I, L, Ñ, R) Corte transversal de raíz. A-C) Control. D-F) Compuestos fenólicos revelados con $FeCl_3$. G-I) Lípidos revelados con Sudan IV. J-L) Mucílagos revelados con azul de cresilo. M-Ñ) Polisacáridos neutros revelados con el reactivo de Schiff´s. O, P, R) Proteínas reveladas con fucsina ácida. Q, S) Proteínas reveladas con ácido pícrico. T) Esteroides revelados con el reactivo de Liebermann-Burchard. U) Alcaloides revelados con reactivo de Dragendorff's.

Abreviaturas: cut, cutícula; ep, epidermis; fib, fibras; hv, haz vascular; lat, laticífero; mes, mesófilo.

Fig. 6. *Urera caracasana.* Histochemistry. Light microscopy. A, D, G, J, M, N, O, S–U) Cross-section of the leaf blade. B, E, H, K, N, P, Q) Longitudinal section of the stem at the level of laticifers. C, F, I, L, Ñ, R) Cross-section of the root. A–C) Control. D–F) Phe-

nolic compounds revealed with $FeCl_3$. G–I) Lipids revealed with Sudan IV. J–L) Mucilages revealed with cresyl blue. M–Ñ) Neutral polysaccharides revealed with Schiff's reagent. O, P, R) Proteins revealed with acid fuchsin. Q, S) Proteins revealed with picric acid. T) Steroids revealed with the Liebermann-Burchard reagent. U) Alkaloids revealed with Dragendorff's reagent.

Abbreviations: cut, cuticle; ep, epidermis; fib, fibers; hv, vascular bundle; lat, laticifer; mes, mesophyll.

DISCUSIÓN

Los estudios taxonómicos recientes sobre especies neotropicales de *Urera* han demostrado que numerosos caracteres vegetativos poseen un elevado valor diagnóstico a nivel específico, particularmente aquellos vinculados con la morfología foliar, la pubescencia, la anatomía caulinar y las estructuras defensivas (Monro y Rodríguez, 2009). En este contexto, caracteres como la presencia de tallos huecos o fenestrados, la bifurcación de las estípulas, la presencia de domacios y la distribución de tricomas urticantes han sido utilizados para distinguir especies morfológicamente próximas a *U. caracasana*, tales como *U. simplex*; *U. killipiana* Standl. y Steyermy y *U. fenestrata* A.K. Monro y Al.Rodr. La elevada superposición morfológica entre especies y los resultados moleculares recientes que indican la parafilia o polifilia de *Urera* resaltan la importancia de incorporar evidencia anatómica e histoquímica que aporte información en la delimitación taxonómica del género (Kim *et al*., 2015; Suchoronczek, 2019).

Los resultados obtenidos para *U. caracasana* confirman que la organización epidérmica y tisular, con presencia de tricomas y litocistos, coincide con las descripciones clásicas realizadas para la familia Urticaceae (Metcalfe y Chalk, 1950, 1979) y el género *Urera* (Sorarú, 1972).

Dada la amplia superposición morfológica entre las especies del género *Urera*, Suchoronczek (2019) destaca la relevancia taxonómica de caracteres como el patrón de venación, la textura y la pubescencia foliar. En este contexto, *U. caracasana* puede diferenciarse de *U. altissima* por el tipo de venación, ya que esta última presenta venación eucamptódroma (Avila Hael y Albornoz, 2013), en tanto que *U. caracasana* presenta venación pinnada craspedódroma a semicraspedódroma. Por otra parte, *U. fenestrata* y *U. glabriuscula* V. W. Steinm., a diferencia de *U. caracasana*, son predominantemente glabras y con márgenes ligeramente dentados (Monro y Rodríguez, 2009).

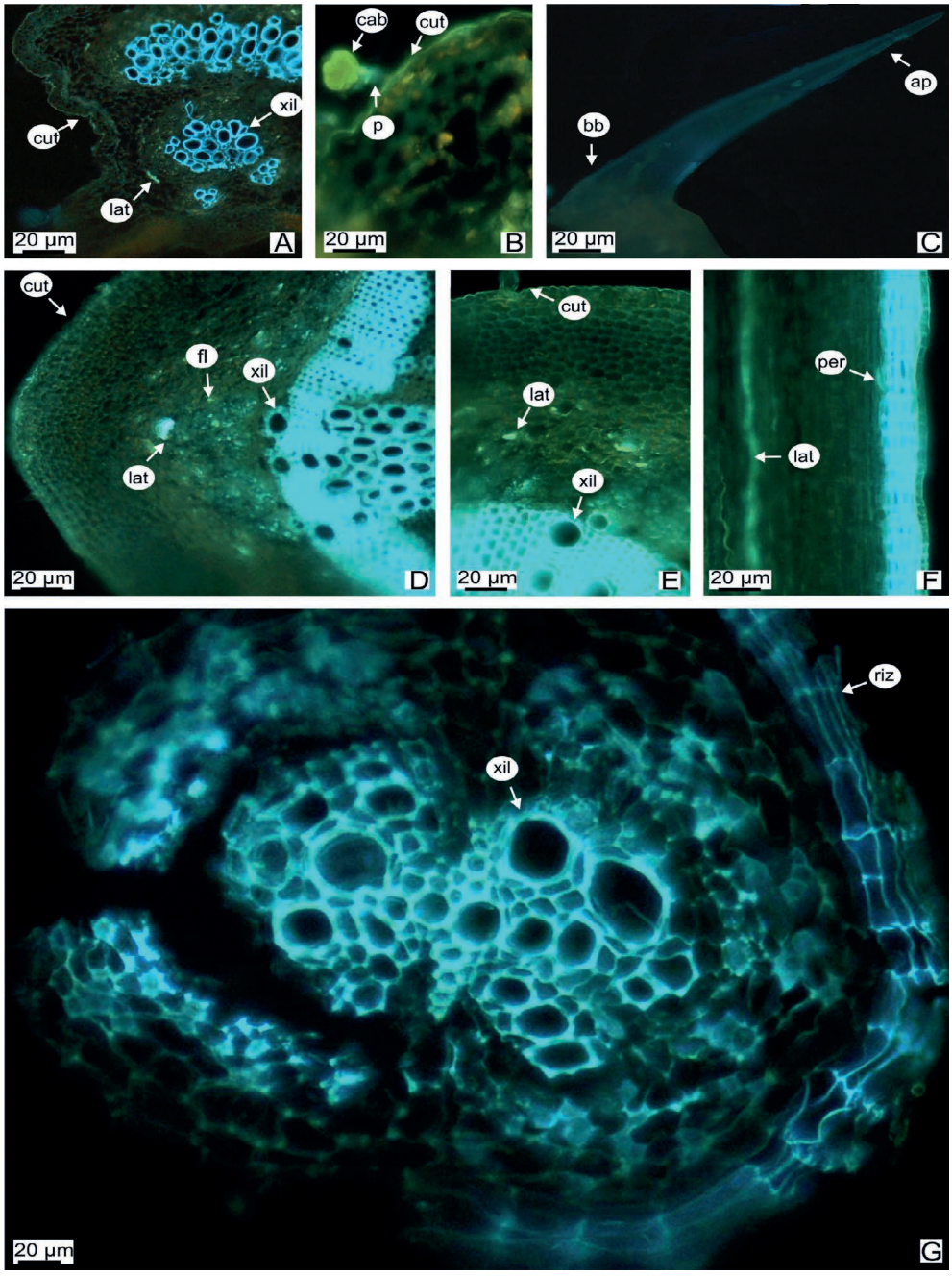


Fig. 7. *Urera caracasana*. Histoquímica en microscopía de fluorescencia. A-C-D-E-F-G) Ácidos fenólicos con reactivo Neu's. B) Flavonoides mediante reactivo Neu's. A) Nervio medio. B) Lámina foliar y tricoma glandular capitado. C) Tricoma urticante. D-E) Corte transversal de tallo. F) Corte longitudinal de tallo. G) Corte transversal de raíz.

Abreviaturas: ap, ápice; bb, base bulbosa; cab, cabeza; cut, cutícula; fl, células floemáticas aisladas; lat, laticíferos; p, pie; per, peridermis en formación; riz, rizodermis; xil, xilema.

Fig. 7. *Urera caracasana*. Histochemistry using fluorescence microscopy. A, C, D, E, F, G) Phenolic acids detected with Neu's reagent. B) Flavonoids detected with Neu's reagent. A) Midrib. B) Leaf lamina and capitate glandular trichome. C) Stinging trichome. D–E) Cross-section of the stem. F) Longitudinal section of the stem. G) Cross-section of the root.

Abbreviations: ap, apex; bb, bulbous base; cab, head; cut, cuticle; fl, isolated phloem cells; lat, laticifers; p, stalk; per, periderm in formation; riz, rhizodermis; xil, xylem.

Los caracteres morfológicos y anatómicos observados también adquieren relevancia desde una perspectiva filogenética. Wells *et al*. (2021) demostraron que diversos rasgos vegetativos tradicionalmente considerados descriptivos, presentan valor filogenético/taxonómico ya que muestran correspondencia con los grupos filogenéticos recuperados molecularmente y, por lo tanto, ayudan a reinterpretar la delimitación genérica dentro del complejo o "clado *Urera*". En este sentido, la abundancia de TU y la ausencia de espinas lignificadas conspicuas en *U. caracasana* sugieren afinidades con los linajes neotropicales del clado C, diferenciándose de especies del clado B, como *U. baccifera*, en las que se desarrollan espinas bulbosas mayores a 3 mm y márgenes foliares con dientes ampliamente espaciados (Suchoronczek, 2019; Wells *et al*., 2021). Los análisis moleculares mostraron además una estrecha afinidad filogenética entre *U. caracasana* y *U. aurantiaca*, ambas integrando un clado neotropical asociado a *U. elata* (Suchoronczek, 2019), especies que comparten caracteres vinculados a ambientes húmedos, como el hábito arbustivo-arbóreo, la abundancia de TU y la presencia de perigonios carnosos.

A nivel epidérmico, *U. caracasana* presentó estomas anomocíticos y anisocíticos, restringidos a la epidermis abaxial, en coincidencia con lo informado para numerosas Urticaceae (Solereder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1979) y para otras especies del género, como *U. baccifera* (Gindri, 2012). La densidad estomática registrada, de 515,54 estomas/mm^2, fue similar a la informada para *U. altissima* (500 estomas/mm^2; Avila Hael y Albornoz, 2013). Este valor relativamente elevado podría favorecer la conductancia estomática y el intercambio gaseoso, siendo ventajoso en ambientes húmedos donde la disponibilidad hídrica no constituye una limitante marcada (Lawson y Leakey, 2024), aunque su interpretación funcional debe considerarse en relación con otros rasgos foliares y con las condiciones ambientales propias del hábitat donde se encuentra la especie.

Por otra parte, la organización dorsiventral e hipostomática resulta concordante con el patrón típico de dicotiledóneas mesófitas (Esau, 1977; Borsuk *et al.*, 2022). La presencia de uno a nueve estratos subepidérmicos de colénquima laminar a angular en el nervio medio (y de 3 a 9 estratos en el pecíolo) asociados a las nervaduras principales evidencia una inversión en tejidos de sostén, vinculada con la necesidad de resistir tensiones mecánicas generadas por el gran tamaño foliar y por las condiciones del sotobosque húmedo donde se desarrolla la especie (Fahn, 1982; Niklas, 1992; Leroux, 2012).

En el mesofilo, *U. caracasana* presenta dos estratos de parénquima en empalizada, mientras que en *U. baccifera* se describió un único estrato de empalizada (Gindri, 2012). Estas diferencias podrían reflejar estrategias de aprovechamiento lumínico y capacidades fotosintéticas, asociadas a los ambientes húmedos de Yungas en *U. caracasana* y a hábitats ribereños o de borde de bosque más expuestos a la luz en *U. baccifera* (Gindri, 2012; De Souza Lindenmaier y Putzke, 2011). Sin embargo, se debe evaluar la plasticidad exhibida por estos rasgos bajo diferentes condiciones ambientales.

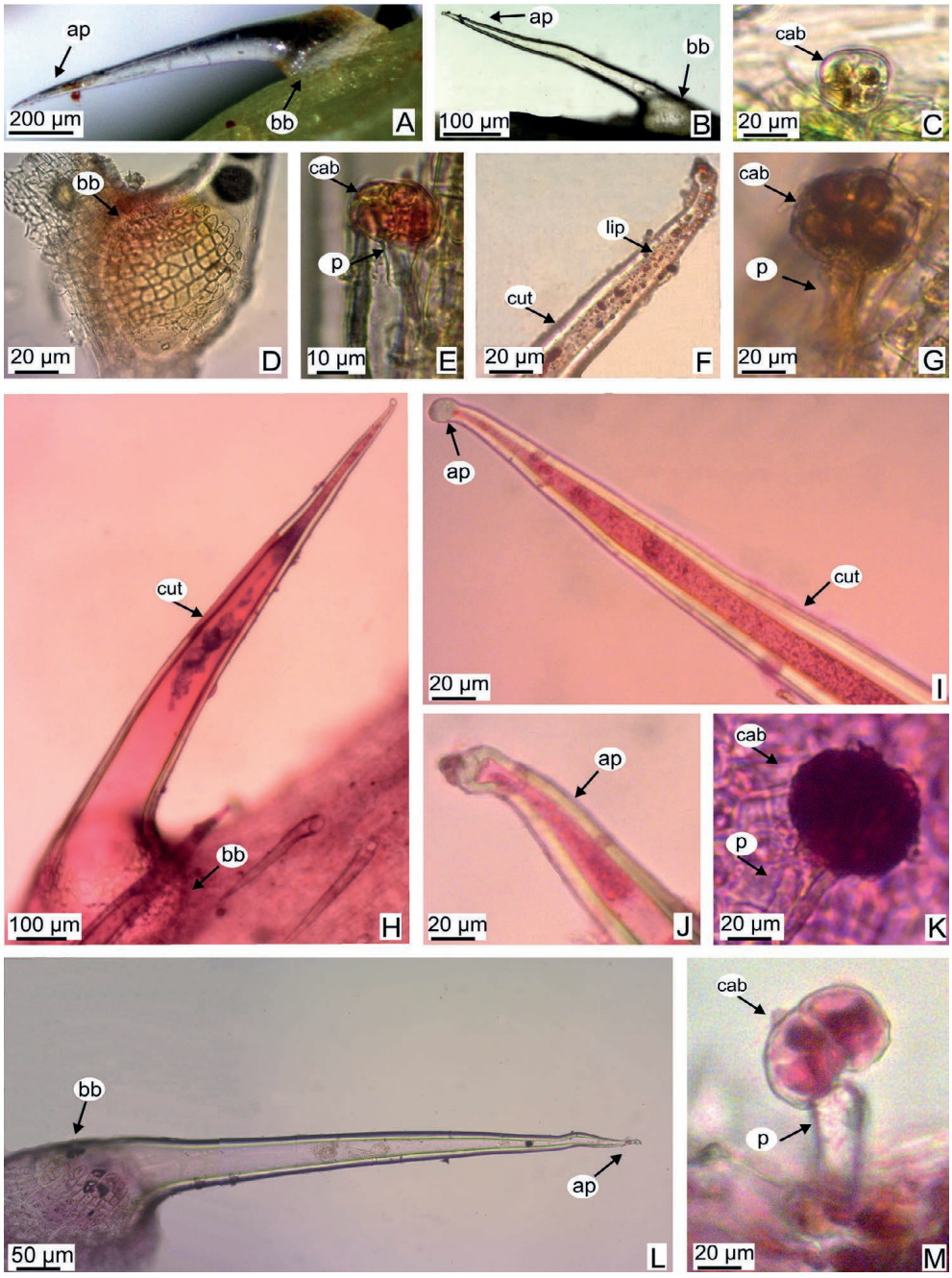


Fig. 8. *Urera caracasana*. Histoquímica de tricomas. Microscopía óptica. A, B, D, F, H, I, J) Tricoma urticante. C, E, G, K, M) tricoma glandular capitado. A, B) Control tricoma urticante. C) Control tricoma glandular capitado. D, E) Taninos condensados revelados con vainillina/HCl. F, G) Lípidos revelados con Sudán IV. H-K) Polisacáridos neutros revelados con el reactivo de Schiff-ácido periódico-PAS. L, M) Proteínas reveladas con fucsina ácida.

Abreviaturas: ap, ápice; bb, base bulbosa; cab, cabeza; cut, cutícula; p, pie; lip, lípidos.

Fig. 8. *Urera caracasana*. Histochemistry of trichomes. Light microscopy. A, B, D, F, H, I, J) Stinging trichome. C, E, G, K, M) Capitate glandular trichome. A, B) Stinging trichome control. C) Capitate glandular trichome control. D, E) Condensed tannins revealed with vanillin/HCl. F, G) Lipids revealed with Sudan IV. H–K) Neutral polysaccharides revealed with periodic acid-Schiff (PAS) reagent. L, M) Proteins revealed with acid fuchsin.

Abbreviations: ap, apex; bb, bulbous base; cab, head; cut, cuticle; p, stalk; lip, lipids.

En términos del desarrollo de tallo y raíz, *U. caracasana*, evidencia crecimiento secundario temprano con formación de peridermis y actividad cambial, lo que sugiere una estrategia orientada al refuerzo mecánico y al mantenimiento de un porte arbustivo-arbóreo en ambientes húmedos de sotobosque (Evert, 2006; Niklas, 1992). En contraste, *U. altissima* presenta un crecimiento secundario inusual con abundantes paquetes parenquimáticos, asociados a una mayor flexibilidad y vinculados a su hábito apoyante en ambientes inestables (Ortiz *et al.*, 2014). Monro y Rodríguez (2009) describieron en *U. fenestrata* tallos huecos y fenestrados asociados a hábitos lianescentes, mientras que especies arbustivas o arbóreas, como *U. glabriuscula* y *U. caracasana*, presentan tallos compactos y mecánicamente reforzados.

La coexistencia de TS, TGC y TU en *U. caracasana* coincide con el patrón general descrito para *Urera* (Monro y Rodríguez, 2009). Sin embargo, la densidad de TS en *U. caracasana* (125,74 TS/mm^2) es considerablemente mayor que la registrada para *U. altissima* (27 tricomas/mm^2 incluyendo TS y TGC; Avila y Albornoz, 2013). Por otra parte, los TGC de *U. caracasana* presentan cabezas de dos a cuatro células, similares a las observadas en *U. altissima* y *U. baccifera*, lo que sugiere un carácter conservado dentro del género, aunque en *U. baccifera* se reportan cabezas glandulares de hasta seis células (Gindri, 2012).

Los TU constituyen uno de los caracteres de mayor valor diagnóstico dentro de *Urera*. En *U. caracasana* son abundantes, pero relativamente cortos (1035,43 ± 178 μm) con bases bulbosas no lignificadas, mientras que en *U. baccifera* alcanzan hasta más de 3 mm y desarrollan bases bulbosas frecuentemente lignificadas, adquiriendo aspecto espiniforme (Wells, 2017; Ensikat *et al*., 2021). En contraste, *U. altissima* carece de este tipo de tricomas (Avila Hael y Albornoz, 2013). Estas diferencias respaldan su utilidad como carácter diagnóstico para la delimitación específica, especialmente en ejemplares en estado vegetativo.

Diversos estudios han demostrado que los TU poseen adaptaciones estructurales vinculadas con funciones de defensa mecánico-química, relacionadas con su organización unicelular especializada y con la biomineralización diferencial de sus paredes (Mustafá *et al*., 2018; Ensikat *et al*., 2021). Sin embargo, la magnitud de su contribución a la reducción de la herbivoría en estas especies particulares aún requiere evaluación experimental específica.

La fluorescencia azul a azul-verdosa registrada con el reactivo de Neu en las paredes de la base bulbosa y el ápice de los TU indica la presencia de ácidos hidroxicinámicos u otros ácidos fenólicos asociados a esas regiones. Los fenoles ligados a la pared pueden intervenir en el entrecruzamiento de sus componentes, modificando su rigidez, resistencia y susceptibilidad a la degradación (Mnich *et al*., 2020). En los TU, esta localización podría contribuir al gradiente mecánico necesario para mantener una base resistente y un ápice frágil capaz de quebrarse durante el contacto, en complementariedad con la biomineralización diferencial descrita para los tricomas urticantes

(Mustafá *et al*., 2018; Ensikat *et al*., 2021). Además, los compuestos fenólicos y flavonoides pueden participar en el filtrado de radiación UV y en respuestas defensivas frente a insectos y microorganismos (Glas *et al*., 2012; Wallis y Galarneau, 2020). Estas funciones constituyen hipótesis plausibles derivadas de la localización histoquímica observada; su demostración en *U. caracasana* requerirá análisis químicos dirigidos, ensayos mecánicos y evaluaciones de herbivoría.

La abundancia de drusas de oxalato de calcio y de litocistos globulares, elipsoidales o fusiformes constituye una estructura frecuente en Urticaceae (Solereder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950, 1979; Khan *et a*l., 2023). En *U. caracasana*, presentan morfología y distribución consistentes con las descritas para el género (Khan *et al.*, 2023). En esta especie, se concentran principalmente en la epidermis adaxial de la lámina foliar, en el pecíolo y tallo, patrón similar al reportado para *U. baccifera* (Gindri, 2012). Esto sugiere un rol funcional conservado, asociado al refuerzo tisular y a la acumulación y detoxificación de calcio (Khan *et al*., 2023). Asimismo, la elevada densidad de litocistos en la superficie adaxial y la presencia de idioblastos con drusas en el parénquima fundamental, podrían contribuir a la redistribución de la luz y a la optimización fotosintética (Pierantoni *et al*., 2018).

Por otra parte, los cristales de oxalato, presentes en floema y parénquima de hoja, tallo y raíces, podrían participar en la regulación iónica, la tolerancia al estrés y la defensa frente a herbívoros (Mustafá *et al*., 2018; Karabourniotis *et al*., 2020). Un patrón similar fue reportado para *U. baccifera* (Gindri, 2012).

Los laticíferos son característicos del género *Urera* y el látex acuoso que producen ha sido vinculado a propiedades antiinflamatorias y diuréticas en especies como *U. baccifera* y *U. aurantiaca* (Marrassini *et al*., 2018, 2020; Riedel *et al*., 2015). En *Urera caracasana*, la presencia de laticíferos con reacción positiva para fenoles, flavonoides, taninos condensados, lípidos, mucílagos, proteínas, almidón y polisacáridos neutros evidencian una compartimentalización diferencial de diversos grupos químicos en laticíferos, tricomas y tejidos parenquimáticos. Los fenoles y flavonoides poseen reconocida capacidad antioxidante y pueden modular procesos inflamatorios; los taninos condensados pueden reducir la palatabilidad y digestibilidad de los tejidos; y los terpenoides y esteroides comprenden moléculas con funciones ecológicas y biológicas diversas (Glas *et al.*, 2012; Marrassini *et al*., 2018; Wallis y Galarneau, 2020). No obstante, las pruebas histoquímicas identifican clases de compuestos y sitios de acumulación, pero no permiten atribuir por sí solas una actividad farmacológica ni identificar moléculas individuales. Por ello, los resultados brindan sustento anatómico y químico preliminar para orientar futuros análisis fitoquímicos y bioensayos relacionados con los usos tradicionales de la especie.

Los estudios fitoquímicos e histoquímicos de Gindri (2012) y Gindri *et al.* (2014) sobre *U. baccifera* informaron compuestos fenólicos, flavonoides,-flavonoles, alcaloides, taninos condensados y otros constituyentes en hojas y raíces, un perfil general parcialmente coincidente con el detectado en *U. caracasana*. En *U. aurantiaca*, la actividad antioxidante y antiinflamatoria se relacionó con el contenido de polifenoles, flavonoides y taninos, y se aisló apigenina-7-glucurónido como compuesto mayoritario con actividad antiinflamatoria *in vitro* (Marrassini *et al.*, 2018, 2020). Para *U. caracasana,* en cambio, los antecedentes disponibles se han orientado principalmente a su taxonomía, distribución, usos tradicionales y ecología de germinación, sin una caracterización anatómica e histoquímica integral de sus órganos vegetativos. La menor atención puede relacionarse con la concentración histórica de estudios farmacológicos en especies de uso medicinal más difundido, como *U. baccifera* y *U. aurantiaca*, y con la compleja delimitación de *Urera sensu lato* evidenciada por estudios filogenéticos recientes (Wells *et al*., 2021). En este contexto, la localización de metabolitos presentada en este trabajo constituye un aporte original y una referencia para estudios químicos comparativos dentro del linaje neotropical.

La combinación de drusas, cistólitos, laticíferos, TU y TGC configura en *U. caracasana* un sistema defensivo integrado, en el que las estructuras mineralizadas actuarían como barreras físicas, mientras que el látex y las secreciones de TG aportarían defensas químicas complementarias (Mustafá *et al*., 2018; Karabourniotis *et al*., 2020). Este patrón ha sido observado en *U. baccifera*, aunque asociado a una menor densidad de tricomas y a la presencia de complejos cristalinos de KCl en los tricomas urticantes (Ensikat *et al*., 2021).

La integración de estos resultados con la ecología de *U. caracasana* permite proponer relaciones funcionales adicionales. La especie es una planta pionera arbustiva o arbórea de rápido crecimiento que coloniza claros del bosque; sus semillas responden a condiciones de luz y temperatura asociadas con la apertura del dosel (Orozco-Segovia *et al*., 1987). En esos ambientes, la elevada irradiancia y la exposición a herbívoros pueden imponer presiones diferentes de las del sotobosque. La alta densidad de tricomas simples y urticantes, las inclusiones minerales y la acumulación localizada de fenoles y flavonoides podrían contribuir a la protección mecánica y química de hojas expuestas durante el establecimiento en claros. Esta asociación es coherente con las funciones generales atribuidas a tricomas y compuestos fenólicos, pero debe considerarse una hipótesis ecofuncional que requiere comparaciones entre ambientes lumínicos, estados ontogenéticos y niveles de herbivoría (Glas *et al*., 2012; Wallis y Galarneau, 2020).

CONCLUSIÓN

Urera caracasana presenta una combinación diagnóstica de caracteres vegetativos integrada por lámina dorsiventral e hipostomática con parénquima en empalizada bistrato, estomas anomocíticos y anisocíticos, elevada densidad de tricomas simples, glandulares capitados y urticantes, litocistos, drusas y laticíferos distribuidos en hoja, tallo y raíz. Las pruebas histoquímicas localizaron compuestos fenólicos, flavonoides, ácidos fenólicos, taninos condensados, lípidos, mucílagos, polisacáridos neutros, proteínas, alcaloides, almidón, triterpenos y esteroides en tejidos y estructuras específicas. Estos resultados aportan caracteres útiles para la identificación taxonómica y farmacognóstica de la especie y constituyen la primera caracterización anatómica e histoquímica integral de sus órganos vegetativos. La identificación de moléculas individuales y la comprobación de sus funciones ecológicas o actividades biológicas requerirán análisis fitoquímicos, ecofisiológicos y farmacológicos complementarios.

AGRADECIMIENTOS

Fundación Miguel Lillo por el financiamiento a través de los proyectos B-0001-1 y B-0001-2.

CONFLICTOS DE INTERÉS

Los autores declaran no tener conflictos de interés.

BIBLIOGRAFÍA

Anton, A. M. y Zuloaga, F. O. (2026). Flora Argentina. 24 de abril, consulta on-line: http://www.floraargentina.edu.ar

Avila Hael, G. N. y Albornoz, P. L. (2013). Anatomía foliar de *Urera altissima* (Urticaceae) en la provincia de Tucumán. *Lilloa* 50(1): 3-9. https://lillo.org.ar/revis/lilloa/2013-50-1/v50n1a01.pdf

Borsuk, A. M., Roddy, A. B., Théroux-Rancourt, G. y Brodersen, C. R. (2022). Structural organization of the spongy mesophyll. *New Phytologist* 234 (3): 946-960. https://doi.org/10.1111/nph.17971

Cosa, M. T., Dottori, M. A., Stiefkens, N., Hadid, I., de Lalla, N. L. y Bernardello, G. E. (2014). *Técnicas de histoquímica y citoquímica vegetal*. Universidad Nacional de Córdoba.

D'Ambrogio de Argüeso, A. (1986). *Manual de técnicas en histología vegetal*. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

Di Rienzo, J. A., Casanoves. F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M. y Robledo, C.W. (2020) InfoStat v2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

de Souza Lindenmaier, D. y Putzke, J. (2011). Estudo etnobotânico em três comunidades Mbyá/Guarani na região central do Rio Grande do Sul, Brasil. *Caderno de Pesquisa* 23 (3): 3-18. https://doi.org/10.17058/cp.v23i3.5885

DeFilipps, R. A., Maina, S. L., y Crepin, J. (2004). Medicinal Plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). Biological Diversity of the Guiana Shield Program, Smithsonian Museum.

Digilio, A. P. y Legname, P. R. (1966). Los árboles indígenas de la provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* 10: 1-159.

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

Dizeo De Strittmatter, C. (1973). Nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15: 126-129.

Dutra, H. P., Fernandes, G. W. y Fernandes, D. C. (2006). Dual ant attraction in the Neotropical shrub *Urera baccifera* (Urticaceae): The role of ant-plant-herbivore interactions. *Functional Ecology* 20 (2): 252-260. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01096.x

Ellis, B., Daly, D. C., Hickey, L. J., Johnson, K. R., Mitchell, J. D., Wilf, P. y Wing S. L. (2009). *Manual of leaf architecture*. Cornell University Press, New York.

Ensikat, H. J., Wessely, H., Engeser, M. y Weigend, M. (2021). Distribution, ecology, chemistry and toxicology of plant stinging hairs. *Toxins* 13 (2): 141. https://doi.org/10.3390/toxins13020141

Esau, K. (1977). *Anatomy of seed plants* (2nd ed.). Wiley.

Evert, R. F. (2006). Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. John Wiley y Sons.

Fahn, A. (1982). *Plant anatomy*. Pergamon Press, Oxford.

Gindri, A. L. (2012). Análise fitoquímica das raizes e folhas, e morfo-anatômica dos caules e folhas de *Urera baccifera* Gaudich. Universidade Federal de Santa Maria, Brasil.

Gindri, A. L., de Souza, L. B., Cruz, R. C., Boligon, A. A., Machado, M. M. y Athayde, M. L. (2014). Genotoxic evaluation, secondary metabolites and antioxidant capacity of leaves and roots of *Urera* baccifera Gaudich. (Urticaceae). *Natural Product Research* 28 (23): 2214-2216. https://doi.org/10.1080/14786419.2014.920333

Glas, J. J., Schimmel, B. C. J., Alba, J. M., Escobar-Bravo, R., Schuurink, R. C. y Kant, M. R. (2012). Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 13 (12): 17077-17103. https://doi.org/10.3390/ijms131217077

Karabourniotis, G., Horner, H. T., Bresta, P., Nikolopoulos, D. y Liakopoulos, G. (2020). New insights into the functions of carbon-calcium inclusions in plants. *New Phytologist* 228 (3): 845-854. https://doi.org/10.1111/nph.16763

Khan, M. I., Pandith, S. A., Shah, M. A. y Reshi, Z. A. (2023). Calcium oxalate crystals, the plant 'Gemstones': insights into their synthesis and physiological implications in plants. *Plant and Cell Physiology* 64 (10): 1124-1138. https://doi.org/10.1093/pcp/pcad081

Kim, C., Deng, T., Chase, M., Zhang, D. G., Nie, Z. L. y Sun, H. (2015). Generic phylogeny and character evolution in *Urticeae* (Urticaceae) inferred from nuclear and plastid DNA regions. *Taxon* 64 (1): 65-78.

Lawson, T. y Leakey, A. D. (2024). Stomata: custodians of leaf gaseous exchange. *Journal of Experimental Botany* 75 (21): 6677-6682. https://doi.org/10.1093/jxb/erae425

Leroux, O. (2012). Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. *Annals of Botany* 110 (6): 1083-1098. https://doi.org/10.1093/aob/mcs186

Marrassini, C., Peralta, I. y Anesini, C. (2018). Comparative study of the polyphenol content-related anti-inflammatory and antioxidant activities of two *Urera* aurantiaca specimens from different geographical areas. *Chinese Medicine* 13: 22. https://doi.org/10.1186/s13020-018-0181-1

Marrassini, C., Cogoi, L., Sülsen, V. y Anesini, C. (2020). Apigenin-7-glucuronide from *Urera* aurantiaca inhibits tumor necrosis factor alpha and total nitrite release in lipopolysaccharide-activated macrophages. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine* 2020: 6638764. https://doi.org/10.1155/2020/6638764

Mercado, M. I. y Ponessa, G. I. (2021). Nuevo soporte para obtención de cortes de material vegetal en micrótomo rotativo. *Dominguezia* 37 (1): 29-35.

Lillo, M. (1919). *Contribuciones al conocimiento de la flora tucumana*. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.

Merck, E. (1980). Reactivos De Coloración Para Cromatografía En Capa Fina Y En Papel. Darmstadt, Germany

Metcalfe, C. R. y Chalk, L. (1950). Anatomy of the dicotyledons: Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses (Vol. 1). Clarendon Press, Oxford.

Metcalfe, C. R. y Chalk, L. (1979). Anatomy of the dicotyledons (2.ª ed.). Clarendon Press, Oxford.

Mnich, E., Bjarnholt, N., Eudes, A., Harholt, J., Holland, C., Jørgensen, B., Larsen, F. H., Liu, M., Manat, R., Meyer, A. S., Mikkelsen, J. D., Motawia, M. S., Muschiol, J., Møller, B. L., Møller, S. R., Perzon, A., Petersen, B. L., Ravn, J. L., Ulvskov, P. y Willats, W. G. T. (2020). Phenolic cross-links: building and de-constructing the plant cell wall. *Natural Product Reports* 37 (7): 919-961. https://doi.org/10.1039/C9NP00028C

Mondolot-Cosson, L., Andary, C., Guang-Hui, D. y Roussel, J. L. (1997). Histolocalisation de substances phénoliques intervenant lors d'interactions plante-pathogène chez le tournesol et la vigne. *Acta Botanica Gallica* 144: 353-362. https://doi.org/10.1080/12538078.1997.10515380

Monro, A. K. y Rodríguez, A. (2009). Three New Species and a Nomenclatural Synopsis of *Urera* (Urticaceae) from Mesoamerica1. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96 (2): 268-285. https://doi.org/10.3417/2006121

Mustafá, A., Ensikat, H. J. y Weigend, M. (2018). Stinging hair morphology and wall biomineralization across five plant families: Conserved morphology versus divergent cell wall composition. *American Journal of Botany* 105 (7): 1109-1122. https://doi.org/10.1002/ajb2.1136

Niklas, K. J. (1992). Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function. University of Chicago press.

Nultsch, W. (1995). *Botanik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Orozco-Segovia, A., Vázquez-Yanes, C., Coates-Estrada, R., y Pérez-Nasser, N. (1987). Ecophysiological characteristics of the seed of the tropical forest pioneer *Urera caracasana* (Urticaceae). *Tree Physiology* 3 (4): 375-386.

Ortiz, M., Simoni, A., Armella, M., Luque, A. C., Debes, M. A., Albornoz, P. L. y Arias, M. E. (2014). Crecimiento secundario anómalo de tallo y raíz de *Urera altissima* (Urticaceae) de la provincia de Tucumán, Argentina. *Lilloa* 51 (2): 218-225. https://www.lillo.org.ar/journals/index.php/lilloa/article/view/350

Pedersoli, G. D., Staedtler, Y. M., Schoenenberger, J. y Texeira, S. P (2022). A comparative approach reveals diversity of floral developmental processes in Urticaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 200 (4): 465-490.

Pierantoni, M., Tenne, R., Rephael, B., Brumfeld, V., van Casteren, A., Kupczik, K., Weiner, S. y Addadi, L. (2018). Mineral deposits in Ficus leaves: morphologies and locations in relation to function. *Plant Physiology* 176 (2): 1751-1763. https://doi.org/10.1104/pp.17.01516

POWO (2026). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Recuperado de https://powo.science.kew.org/

Riedel, R., Marrassini, C., Anesini, C. y Gorzalczany, S. (2015). Anti-inflammatory and antinociceptive activity of *Urera aurantiaca*. *Phytotherapy research* 29 (1): 59-66. https://doi.org/10.1002/ptr.5226

Ruzin, S. E. (1999). *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, New York.

Sánchez, M. S., Giannini, N. P. y Barquez, R. M. (2012). Bat frugivory in two subtropical rain forests of Northern Argentina: testing hypotheses of fruit selection in the Neotropics. *Mammalian Biology* 77 (1): 22-31. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.002

Solereder, H. (1908). Systematic anatomy of the dicotyledons (Vol. 1). Clarendon Press, Oxford.

Sorarú, S. (1972). Flora de interés económico de la Argentina (Vol. 2). Hemisferio Sur, Buenos Aires.

Steggerda, M. (1944). Some ethnological data concerning one hundred Yucatan plants. Anthropological papers, 29. Smithsonian Institution. *Bureau of American Ethnology Bulletin* 136. 229 pp. Recuperado de: https://repository.si.edu/server/api/core/bitstreams/ccacc6a8-0ea8-4e1e-bcf6-e76054e6f27a/content

Suchoronczek, A. (2019). Taxonomia e filogenia de *Urera* (Urticaceae) ocorrentes no bioma mata atlântica. Universidade Estadual do Centro-Oeste, Paraná.

Ventrella, M. C., Almeida, A. L., Nery, L. A., y Coelho, V. P. D. M. (2013). Métodos histoquímicos aplicados às sementes. Universidad Federal de Viçosa. Reitoria. Coordenadoria de Educação Aberta a Distância. Viçosa.

Vickers, W. T. y Plowman, T. (1984). Useful plants of the Siona and Secoya Indians of eastern Ecuador. Field Museum of History. USA. 63 pp.

Wallis, C. M. y Galarneau, E. R.-A. (2020). Phenolic compound induction in plant-microbe and plant-insect interactions: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science* 11: 580753. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.580753

Wagner. H. y Bladt, S. (1996). Plant Drug Analysis: A Thin-Layer Chromatography Atlas, 2nd ed. Springer Verlag, New York, NY, 400 pp.

Wells, T. (2017). Grasping the nettle. Untangling a complex of Urticaceae genera from the Tropics. Universidad de Edimburgo, Escocia.

Wells, T., Maurin, O., Dodsworth, S., Friis, I., Cowan, R., Epitawalage, N. y Monro, A. K. (2021). Combination of Sanger and target-enrichment markers supports revised generic delimitation in the problematic '*Urera* clade' of the nettle family (Urticaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 158: 107008. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.107008

Zarlavsky, G. E. (2014). Histología vegetal: técnicas simples y complejas. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, Argentina.