

ANATOMÍA DE LA LÁMINA FOLIAR DE ESPECIES ARBOREAS PREDOMINANTES EN LA ESTACIÓN EXPERIMENTAL NICOLASITO, ESTADO GUÁRICO, VENEZUELA

BLADE LEAF ANATOMY OF PREVALENT TREE SPECIES IN NICOLASITO EXPERIMENTAL STATION, GUÁRICO STATE, VENEZUELA

DAMELIS JÁUREGUI, STALIN TORRES

Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Botánica Agrícola
e Instituto de Edafología, Maracay, Aragua, Venezuela
E-mail: jaureguid@gmail.com

RESUMEN

En este estudio, se caracteriza la anatomía de la lámina foliar de ocho especies arbóreas que predominan en la Estación Experimental Nicolasito de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, las cuales distinguen diferentes comunidades vegetales presentes en dicha estación, tales como: Congriales, Quereberales y Saladillales. Ellas son: *Andira inermis*, *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima crassifolia*, *Caraipa llanorum*, *Couepia paraensis*, *Curatella americana*, *Duroia sprucei* y *Sweetia nitens*. El objetivo de la investigación fue interpretar los rasgos anatómicos presentes en dichas especies que facilitan su adaptación a las condiciones ambientales imperantes en el área. Se recolectaron muestras de hojas ubicadas a plena exposición solar, de tres individuos en cada zona, y se fijaron en FAA hasta su procesamiento. Este último se efectuó siguiendo las técnicas clásicas para la preparación de láminas semipermanentes observables bajo el microscopio óptico. Se realizaron algunas mediciones y determinaciones cuantitativas, así como pruebas histoquímicas. Los resultados revelan que estas especies muestran mayormente rasgos de xeromorfismo que les permiten adaptarse a las sequías temporales y a la influencia de la intensa luz. Entre dichos rasgos pueden citarse: pared celular y cutícula más gruesas, mesofilo compacto, alta proporción de parénquima en empalizada, haces vasculares con extensiones esclerenquimáticas, entre otras.

PALABRAS CLAVE: Estructura anatómica, hoja, árboles, comunidades vegetales.

ABSTRACT

In this study, the blade leaf anatomy is characterized from eight tree species that predominate in the Nicolasito Experimental Station of the Agronomy Faculty of the Venezuela Central University, which distinguish different plant communities present in the station, such as: *Congriales*, *Quereberales* and *Saladillales*. They are: *Andira inermis*, *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima crassifolia*, *Caraipa llanorum*, *Couepia paraensis*, *Curatella americana*, *Duroia sprucei* and *Sweetia nitens*. The objective of the research was to interpret the anatomical characteristics present in those species that facilitate their adaptation to the environmental conditions prevailing in the area. Leaf samples were collected from those located at full exposure, from three individual trees by zone, and were fixed in FAA until processing. The latter was performed following classical techniques for the preparation of semi-permanent slides observable under the optical microscope. Some measurements and quantitative determinations, as well as histochemical tests were performed. The results reveal that these species showed mostly xeromorphic characteristic that allow them to adapt to the seasonal droughts and the influence of intense light. Among these features: thick cell wall and cuticle, compact mesophyll, a high proportion of palisade parenchyma, vascular bundles with sclerenchymatic extensions, among others.

KEY WORDS: Anatomy structure, leaf, tree, vegetal community.

INTRODUCCIÓN

La Estación Experimental Nicolasito de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, se encuentra situada a 20 km al oeste de la población de Santa Rita de Manapiare, municipio Infante, al sur-este del estado Guárico. La zona pertenece a los Llanos Intermedios Centrales, que de acuerdo a Berroterán (1992) se caracteriza por la ocurrencia de inundaciones generalizadas a consecuencia de las lluvias y/o por escorrentía superficial, procedente de paisajes alejados de mayor elevación. Esta estación se caracteriza por tener una gran diversidad de comunidades vegetales estrechamente asociadas a paisajes de suelo (Guzmán y Nieves 1999).

En la Estación Nicolasito se han diferenciado dos tipos generales de sabanas, las inarboladas, caracterizadas por la falta total o casi total de especies leñosas y las arboladas, identificables por la presencia de un importante componente leñoso. Entre las comunidades vegetales presentes, se encuentran Congriales, definidas por Ramia (1967) como “manchas arbóreas” en sitios bajos inundables, con dominancia de congrio (*Sweetia nitens*). También en zonas inundables, de suelos generalmente profundos, se encuentran otros bosquetes denominados en el sitio, según los nombres comunes de las especies arbóreas dominantes, éstos son: Quereberales, cuando es frecuente el querebere (*Couepia paraensis*), y Saladillales, si la especie dominante es *Caraipa llanorum*, el saladillo.

Asimismo, el área Bajo Negro se encuentra en zona inundable, y está conformada por ciperáceas y gramíneas anuales como *Trachypogon vestitus* Andersson, *Paratheria prostrata* Griseb., *Andropogon* cf. *angustatus*, estos grupos taxonómicos representan el componente florístico más importante de la Estación. Esta zona baja e inundable presenta alto contenido de materia orgánica en la superficie y corresponde fisiográficamente a una laguna interdunal (entre médanos). Por otra parte, la zona de médano se caracteriza por un estrato arbóreo constituido por chaparros (*Byrsonima crassifolia* y *Curatella americana*) y alcornoque (*Bowdichia virgilioides*) mezclados con un estrato herbáceo fundamentalmente de *T. vestitus*. Esta área no se anega y los suelos son arenosos y poco profundos.

De acuerdo a Mogollón y Comerma (1994), la vegetación existente en estas zonas está relacionada a suelos de baja fertilidad, muy pobres en nutrimentos (P, K y Ca) y de reacción muy ácida, además con predominio de arenas de cuarzo como material parental.

La estructura de algunas plantas se ha interpretado como una respuesta a los factores ambientales prevalentes en el lugar donde se desarrollan. Las variaciones morfoanatómicas capacitan a las plantas para sobrevivir bajo determinadas condiciones ambientales adversas, siendo la hoja el órgano donde se evidencian mejor los

cambios estructurales de adaptación al ambiente (Waldhoff y Parolin 2010).

En Venezuela, se han llevado a cabo escasos trabajos en ecosistemas semejantes, vale la pena destacar el realizado por Castro-Laportte *et al.* (2001), en cuatro especies siempreverdes de la Estación Experimental Caparo (estado Barinas).

Se considera que el estudio de la anatomía foliar podría ayudar a entender los posibles mecanismos presentes en las especies arbóreas dominantes de las áreas antes indicadas, los cuales facilitan su adaptación a las condiciones de estrés por déficit y exceso de agua o por ambos, que se presentan a lo largo del año en la zona de Nicolasito y a las características edáficas propias de los suelos del lugar.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y clima

Se recolectaron las especies arbóreas predominantes en cuatro zonas de la Estación Experimental Nicolasito, recogiendo tres hojas expuestas en tres individuos de cada zona. *Duroia sprucei* y *Couepia paraensis* se encontraron en dos de los sectores identificados (en la Tabla 1 se presentan las especies estudiadas y su ubicación).

Tabla 1. Lista de especies predominantes en la cuatro zonas de estudio.

Área Evaluada	Nombre científico	Nombre vulgar	Familia
Zona 1 Medano	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Alcornoque	Fabaceae
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Chaparro manteco	Malpighiaceae
	<i>Curatella americana</i> L.	Chaparro	Dilleniaceae
Zona 2 Saladillal	<i>Couepia paraensis</i> (Mart et Zucc.) Benth.	Querebere	Chrysobalanaceae
	<i>Caraipa llanorum</i> Cuatrec.	Saladillo	Clusiaceae
	<i>Andira inermis</i> (Wright) Kunth ex DC.	Pilón	Fabaceae
Zona 3 Congrial	<i>Sweetia nitens</i> (Vogel) Benth.	Congrio	Fabaceae
	<i>Duroia sprucei</i> Rusby	Carutillo	Rubiaceae
Zona 4 Quereberal	<i>Couepia paraensis</i> (Mart et Zucc) Benth	Querebere	Chrysobalanaceae
	<i>Duroia sprucei</i> Rusby	Carutillo	Rubiaceae

La zona presenta precipitación promedio anual de 1.498 mm concentrada entre los meses de mayo a septiembre, cuando se presentan lluvias por encima de los 1.000 mm, la temporada lluviosa puede comenzar antes, entre el 15 al 20 de abril. La temperatura media mensual es de 27,2°C ± 0,6°C, recibiendo vientos del oeste y del sur prevaleciendo durante la estación lluviosa los del oeste, entre ellos el conocido como “Barinés” (Inparques 1978).

Estudio anatómico

El material vegetal fue fijado en FAA (formaldehído, ácido acético y etanol 70%) y luego se seccionó a mano alzada en la porción media de la lámina foliar. Las secciones fueron teñidas con una solución de azul de toluidina acuosa (0,1%) y montadas en una mezcla de agua-glicerina (V:V). Se realizaron además, macerados a

fin de separar las dos epidermis, para lo cual se sometieron pequeñas porciones de lámina foliar a la acción de hipoclorito de sodio comercial (5,25%) y temperaturas de 60°C aproximadamente. Los trozos de epidermis obtenidos, luego de lavados exhaustivamente con agua destilada, se tiñeron y montaron de forma semejante a lo expuesto antes. Las láminas semipermanentes obtenidas fueron observadas y analizadas con un microscopio óptico Leitz. Con ayuda de un ocular micrométrico acoplado a un microscopio previamente calibrado se determinaron algunas variables cuantitativas, tales como: grosor de lámina foliar, parénquima en empalizada, parénquima esponjoso, mesofilo, pared celular más cutícula adaxial y abaxial, epidermis adaxial y abaxial e hipodermis. Asimismo, se cuantificó el número de estomas por campo, a fin de determinar la densidad estomática y se calculó la relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso. Se tomaron 10 observaciones por cada individuo. Las secciones y fragmentos de epidermis fueron fotografiados con una cámara digital Evolution DC acoplada a un microscopio óptico Nikon E200.

Además, se realizó la detección de lignina, mucílago y compuestos fenólicos, usando para ello las pruebas histoquímicas propuestas por Johansen (1940).

RESULTADOS

Las hojas más gruesas se observaron en *C. paraensis*, *B. crassifolia* y *D. sprucei* y las más delgadas en *C. americana* y *B. virgilioides* (Tabla 2).

Rasgos epidérmicos

Todas las especies presentan epidermis uniestratificada en ambas caras (Fig. 1 y 2). Los valores más altos de grosor de pared celular más cutícula en la epidermis superior se presentaron en *D. sprucei*, *S. nitens* y *B. crassifolia*, pudiendo considerárseles como muy gruesas. *C. americana* mostró el valor más bajo para esta variable. En el caso de la epidermis abaxial resalta el grosor de la pared celular más cutícula en *B. crassifolia*, ligeramente menor al de la epidermis adaxial, le siguen *C. paraensis*, cuando crece en la zona 4 y *D. sprucei*, con valores muy parecidos en las dos zonas donde se recolectó (Tabla 2).

Con relación al grado de ondulación de las paredes anticlinales de las células de la epidermis adaxial y abaxial predominan las paredes rectas, que delimitan células de contornos poligonales, sólo *C. llanorum* (Fig. 3E y 4E) *D. sprucei* (Fig. 3G y 4G) presentaron paredes

onduladas y células pequeñas. Es de hacer notar que en *C. paraensis*, se observaron las células más pequeñas (Fig. 3F y 4F) y que, en *B. crassifolia* se evidenciaron las de mayores dimensiones (Fig. 3B y 4B). En general, las paredes celulares son delgadas en ambas epidermis, exceptuando la epidermis abaxial de *B. crassifolia* donde son evidentemente más gruesas (Fig. 3B y 4B).

La pubescencia es muy escasa, especialmente en la cara superior. *B. virgilioides* (Fig. 3A), *C. americana* (Fig. 2C y 2D) y *B. crassifolia* (Fig. 3B) son las únicas especies con tricomas en sus dos epidermis. Destaca la segunda especie por tener las células basales de los tricomas esclerificadas (Fig. 3C).

Todas las especies tienen hojas hipostomáticas (Fig. 3 y 4) con estomas mayormente paracíticos ubicados a nivel del resto de células epidérmicas; sólo en *C. paraensis*, *S. nitens* y *B. virgilioides* los estomas están hundidos. En *B. crassifolia* los estomas tienen cuernos cuticulares (Fig. 2B). *C. llanorum* y *S. nitens* presentaron los valores más altos de densidad estomática (> 500 estomas/mm²); los valores más bajos se registraron en *A. inermis* y en *B. crassifolia* (Tabla 2).

Características del mesofilo

Las hojas son bifaciales en todas las especies, excepto en *B. virgilioides* (Fig. 1A) y *B. crassifolia* (Fig. 1B) en las cuales son equifaciales con todas las células del parénquima clorofiliano alargadas y dispuestas perpendicularmente a la superficie, sin embargo, luego de la primera o segunda capa ocurre un incremento en la proporción de espacios intercelulares. El parénquima en empalizada es pluriestratificado (2-3 capas) en todas las especies con mesofilo dorsiventral; la primera capa de células comúnmente más larga que las otras, pero en general todas son alargadas y estrechas. El parénquima esponjoso predomina sobre el parénquima en empalizada en todas las especies, salvo *C. americana* (Fig. 1D) y *D. sprucei* (Fig. 2D); donde la relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso es mayor que 1 (Tabla 2); no obstante, esta relación es relativamente alta en *S. nitens* (Tabla 2). La consistencia del parénquima esponjoso es laxa en todos los taxones, pero principalmente en *A. inermis* (Fig. 1E) y *S. nitens* (Fig. 2A).

La única especie con hipodermis es *B. virgilioides* (Fig. 1A), ésta se localiza por encima de la epidermis abaxial y está constituida por células voluminosas con alto contenido de mucílago.

Tabla 2. Valores promedio de algunas variables anatómicas determinadas en las especies bajo estudio.

Especie	Grosor (µm)										Densidad estomática (estomas/mm ²)	Pe/Ps
	Pared celular más cutícula	Epidermis adaxial	Hipodermis	Parénquima en empalizada	Parénquima esponjoso	Mesofilo	Epidermis abaxial	Pared celular más cutícula	Lámina			
<i>Bowdichia virgilioides</i>	9,2	23,1	40,7			103,2	15,9	4,4	196,4		304,0	
<i>Byrsonima crassifolia</i>	13,1	47,2				194,8	27,9	11,3	294,6		111,2	
<i>Curatella americana</i>	2,7	14,8		80,92	65,5		14,0	2,5	180,4		262,2	1,2
<i>Andira inermis</i>	5,0	14,0		75,00	164,3		11,1	5,0	274,4		127,5	0,4
<i>Caraiipa lanorum</i>	5,0	15,2		56,25	165,0		10,4	2,5	254,4		515,1	0,3
<i>Couepia paraensis*</i>	9,7/6,4	24,9/26,5		58,00/56,3	201,2/195,4	229,0/251,7	16,3/25,3	5,8/8,0	299,5/295,2		327,4/277,0	0,3/0,3
<i>Duroia sprucei*</i>	13,9/12,5	23,5/18,2		138,08/128,7	90,5/94,8		16,1/15,7	7,8/7,6	289,9/277,3		244,7/252,3	1,5/1,4
<i>Sweetia nitens</i>	13,5	12,7		90,0	120,75		14,58	6,8	258,3		503,4	0,75

* El primer valor en cada celda corresponde a la especie muestreada en la zona 3 y el segundo, cuando se recolectó en la zona 4.

Pe/Ps: relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso

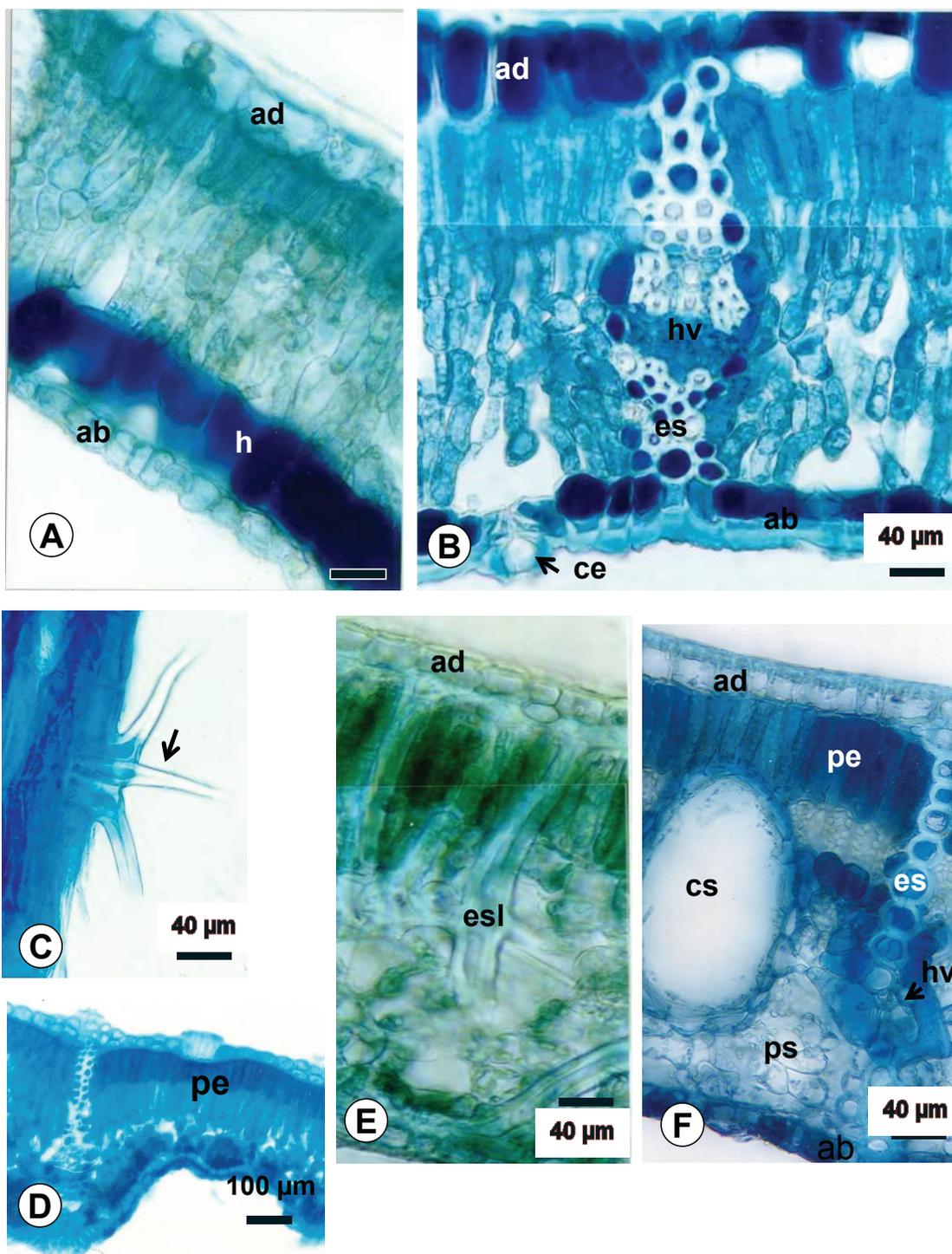


Figura 1. Secciones transversales de la lámina foliar. A. *Bowdichia virgiloides*. B. *Byrsonima crassifolia*. C. y D. *Curatella americana*. E. *Andira inermis* y F. *Caraipa llanorum*. ad: epidermis adaxial, ab: epidermis abaxial, cs: cavidad secretora, ec: estoma con cuernos cuticulares, es: extensión esclerenquimática, h: hipodermis, hv: haz vascular, pe: parénquima en empalizada, ps: parénquima esponjoso.

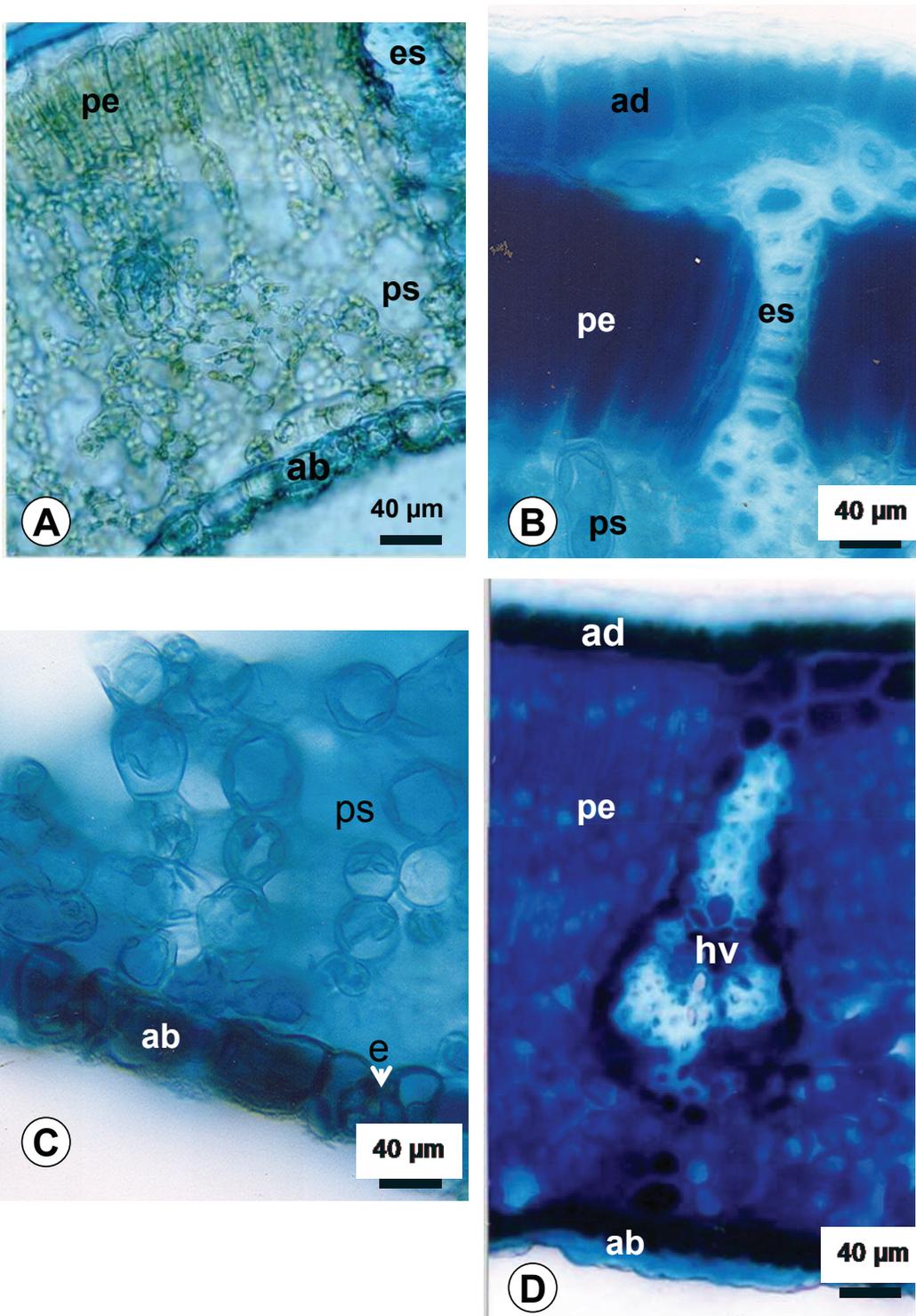


Figura 2. Secciones transversales de la lámina foliar. A. *Sweetia nitens*. B y C. *Couepia paraensis* y D. *Duroia sprucei*. ad: epidermis adaxial, ab: epidermis abaxial, es: extensión esclerenquimática, hv: haz vascular, pe: parénquima en empalizada, ps: parénquima esponjoso.

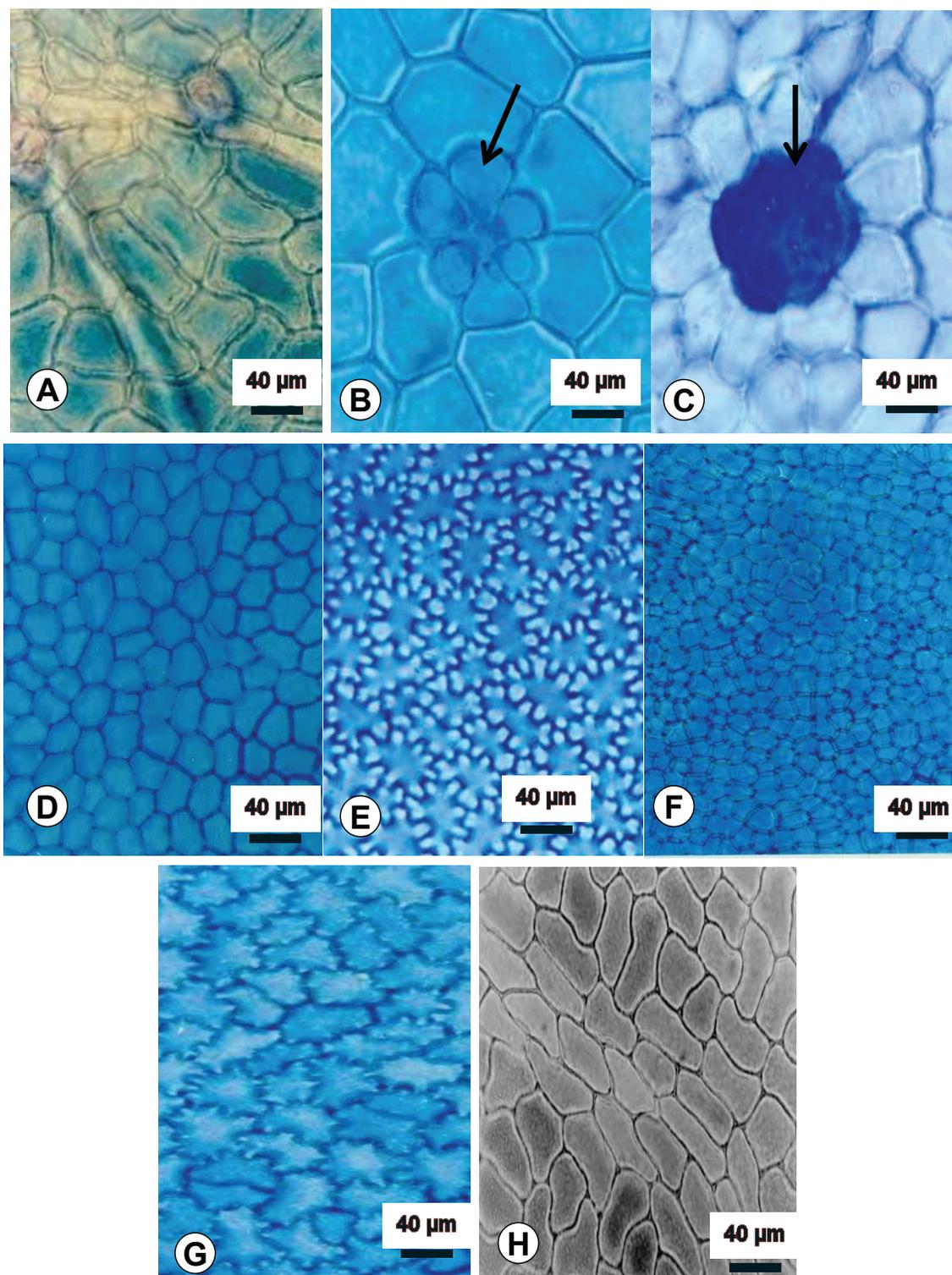


Figura 3. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxiales. A. *Bowdichia virgiloides*. B. *Byrsonima crassifolia*, nótese base de tricoma (indicado con flecha). C. *Curatella americana*, nótese células esclerificadas (indicadas con flecha). D. *Andira inermis*. E. *Caraipa llanorum*, F. *Couepia paraensis*. G. *Duroia sprucei* y H. *Sweetia nitens*.

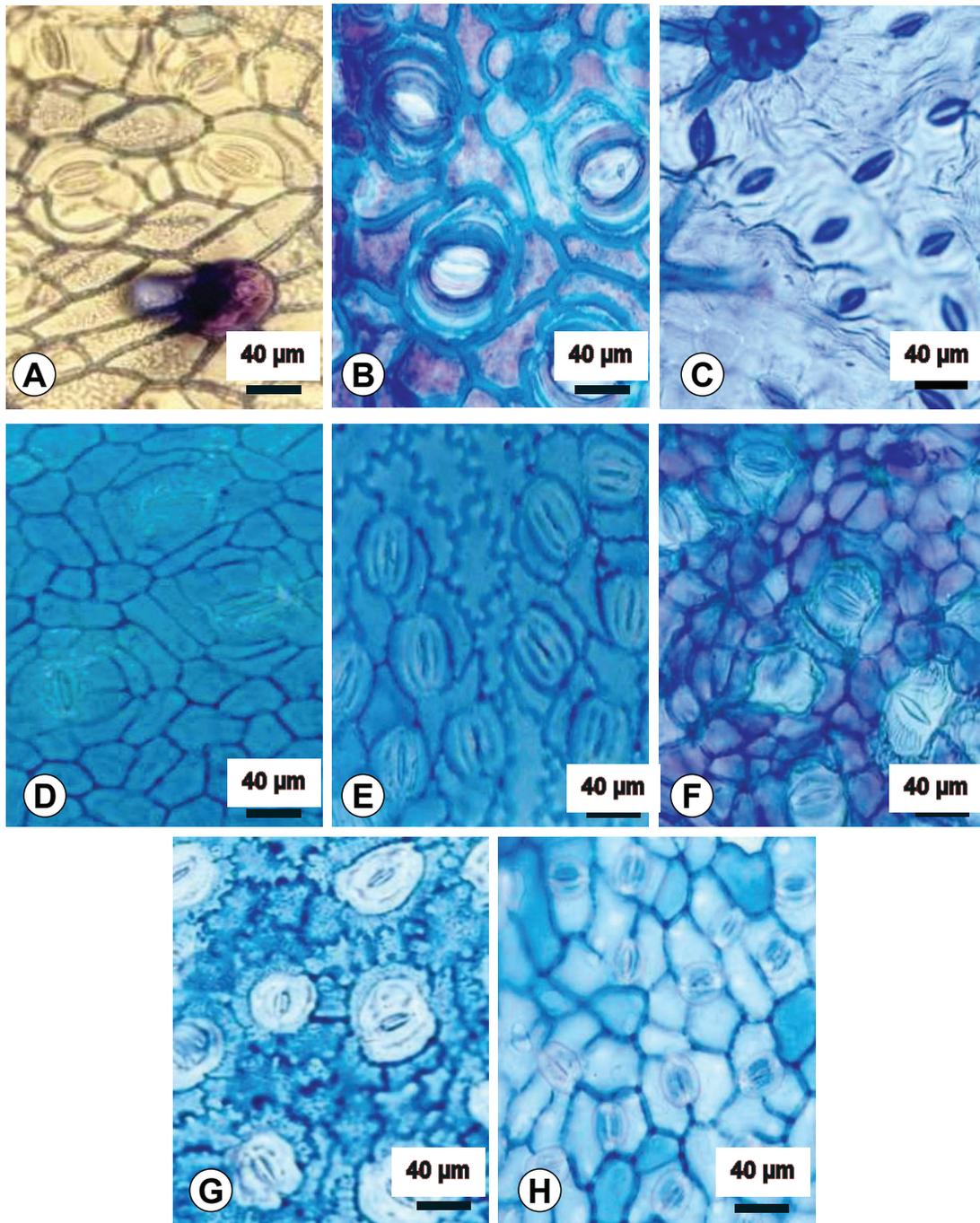


Figura 4. Vistas paradérmicas de las epidermis abaxiales. A. *Bowdichia virgiloides*. B. *Byrsonima crassifolia*. C. *Curatella americana*. D. *Andira inermis*. E. *Caraipa llanorum*. F. *Couepia paraensis*. G. *Duroia sprucei* y H. *Sweetia nitens*.

La presencia de compuestos fenólicos y mucílago es evidente en la mayoría de las especies. Estos compuestos son visibles a nivel de la epidermis en *B. crassifolia* (Fig. 1B), *C. americana* (Fig. 1D) y *D. sprucei* (Fig. 2D), y del mesofilo en *B. virgiloides* (Fig. 1A), *C. americana* (Fig. 1D), *C. llanorum* (Fig. 1F), *S. nitens* y *C. paraensis* (Fig. 2B); inclusive se presentan en células que constituyen

las extensiones de los haces vasculares en *B. crassifolia* (Fig. 1B). *C. llanorum* es la única especie con cavidades secretoras relativamente grandes (Fig. 2F).

Sistema vascular y tejidos mecánicos

Todos los taxones tienen sus haces vasculares

colaterales cerrados y al menos los mayores están asociados a tejido esclerenquimático, presentándose extensiones de este tejido hacia la epidermis adaxial o hacia ambas epidermis, en seis de las especies (*B. crassifolia* (Fig. 1B), *C. llanorum* (Fig. 1F), *C. americana* (Fig. 1D), *S. nitens* (Fig. 2A), *D. sprucei* (Fig. 2D) y *C. paraensis* (Fig. 2B). En sólo una especie, *A. inermis*, se diferencian astroesclereidas, relativamente grandes en el mesofilo (Fig. 1E).

DISCUSIÓN

En estas especies se evidencian rasgos mesomórficos, tales como hojas con estomas a nivel del resto de células epidérmicas, epidermis uniestratificada, pubescencia escasa y parénquima esponjoso laxo. Sin embargo, muestran también características xeromórficas, entre ellas: paredes epidérmicas externas más cutícula gruesas a muy gruesas, densidad estomática media a alta, estomas hundidos y/o con cuernos cuticulares, células epidérmicas de contornos rectos, desarrollo de células o tejidos acuíferos y abundancia relativa de células esclerenquimáticas. Frecuentemente, se presentan dos o más de estas características combinadas en una misma especie, en ocasiones más o menos balanceadas (*C. americana*, *A. inermis*, *S. nitens*) o con rasgos xeromórficos más acentuados (*B. virgiliodes*, *B. crassifolia*, *D. sprucei* y *C. paraensis*). En el caso de *C. paraensis*, se reportan rasgos xeromórficos en plantas que crecen en bosques inundables de la Amazonía (Waldhoff y Parolin 2010).

Goble-Garratt *et al.* (1981) señalaron que hojas con un grosor superior a 200 μm son gruesas y propias de vegetación esclerófila; la mayoría de las especies estudiadas presentaron valores superiores a éste. No obstante, Burrows (2001) indicó que es mejor considerar valores superiores a 340 μm para decir que las hojas son gruesas; si se toma en cuenta este señalamiento, las hojas de las especies estudiadas no alcanzan este valor. En *C. paraensis* y *B. crassifolia* se registraron los valores mayores. El promedio de todas las especies es 253,7 μm , por lo que quizás se puedan considerar de grosor intermedio.

La anatomía foliar de *C. llanorum* y *S. nitens* ha sido referida con anterioridad para esta misma localidad por Hernández (1999) y para un bosque húmedo en el Territorio Federal Amazonas por Lindorf (1992). Los datos suministrados coinciden en gran parte con los obtenidos en este estudio con variaciones principalmente en las variables cuantitativas determinadas.

La diferenciación en las células epidérmicas

principalmente adaxiales de paredes periclinales externas más cutícula medianamente gruesas (4-7 μm) a muy gruesas (> 7 μm), considerando los rangos propuestos por Pyykkö (1966), constituyen barreras hidrofóbicas, que restringen la pérdida de agua (Pallardy 1981). Se ha indicado que el engrosamiento de la cutícula es el método más simple para conservar el agua (Fritsh y Salisbury 1955, citados por Hlwatika y Bhat 2002) y que la biosíntesis de ella es energéticamente económica (Schulze 1982, citado por Hlwatika y Bhat 2002). La cutícula engrosada, principalmente en la cara adaxial, se encuentra asociada a ambientes xerofíticos (Pyykkö 1966, Ferri 1978) y más a la aridez del hábitat que al exceso de radiación solar. Se le atribuye adicionalmente, una acción mecánica al prevenir el colapso de la hoja cuando pierde mucha agua (Pyykkö 1966, Esau 1977). Además, se ha interpretado como un carácter esclerófilo relacionado con acidez del suelo, baja precipitación y deficiencias nutricionales, específicamente carencia de nitrógeno (Mérida y Medina 1967, Fahn 1969, Ferri 1978). También pudiese evitar el sobrecalentamiento de la lámina foliar por reflexión de la radiación solar incidente, tal como se ha señalado para *Capparis odoratissima* (León *et al.* 1988).

La predominancia en la epidermis adaxial y abaxial de células con paredes anticlinales rectas puede relacionarse con la exposición a la radiación a la que están sometidas las hojas de estas especies. Pyykkö (1966) señala que las paredes anticlinales rectas se asocian con ambientes de mayor luminosidad, mientras que las onduladas son frecuentes en lugares sombríos. Roth (1992) por otra parte refiere que las paredes rectas se presentan en mayor proporción en la epidermis adaxial y menor en la abaxial y que lo contrario ocurre con las paredes onduladas, ella relaciona esto con la mayor exposición y desecación que puede ocurrir en la epidermis superior. No obstante, en este trabajo las proporciones son semejantes, sólo tres especies muestran paredes onduladas, siendo interesante que el mayor grado de ondulación se observó en la epidermis adaxial de esas especies.

C. llanorum y *S. nitens* resultaron las especies con mayor densidad estomática, los valores registrados resultaron ligeramente inferiores a los reportados por Lindorf (1992) en Amazonas. Sin embargo, al compararlos con los obtenidos por Hernández (1999) en la misma localidad, *C. llanorum* mostró una densidad más baja, mientras que en *S. nitens* fue más alta. Las diferencias observadas pueden obedecer en el primer caso, a condiciones ambientales diferentes y en el segundo caso a edad de las plantas, ubicación de las hojas evaluadas, época de recolección, entre otras. En forma general, los valores

obtenidos resultaron medios a altos, si se consideran los rangos señalados por Roth (1984), ya que en *A. inermis*, *B. crassifolia*, *C. americana* y *D. sprucei* estuvieron entre 101-299 estomas/mm², y en el resto de las especies superaron los 300 estomas/mm². Se debe destacar que *B. crassifolia* tiene los estomas de mayores dimensiones (a pesar que no se midieron); no obstante, en esta especie los estomas están provistos de cuernos cuticulares. La presencia de un relativo alto número de estomas por unidad de superficie es propio de especies xerofíticas y Pyykkö (1966) lo considera una adaptación para evitar retardos en la transpiración. La presencia de estomas hundidos y cuernos cuticulares han sido considerados como adaptaciones a climas secos, sugiriendo que disminuyen la conductancia y la transpiración estomática (Jordan *et al.* 2005).

Todas las especies presentaron hojas hipostomáticas, por lo que en estos casos no se puede establecer ningún tipo de relación con grosor foliar como ha sido expuesto en trabajos previos (Parkhurst 1978, Gibson 1996 citado por Burrows 2001), donde refieren que las hojas más gruesas son anfiestomáticas y las más delgadas son hipostomáticas. No fueron observados estomas en la superficie adaxial a pesar de las altas intensidades de luz a la que están sometidas estas láminas foliares y que era de esperarse de acuerdo a lo indicado por Mott *et al.* (1982); sin embargo, esos autores indicaron también, que no todas las especies sometidas a alta radiación son anfiestomáticas, pero que en esos casos las plantas muestran tasas fotosintéticas bajas y crecimiento lento, tal como ocurre en *Quercus*.

Las hojas de los taxones estudiados muestran rasgos de hojas de sol, evidentes por la alta relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso (> 0,5) en cuatro de las especies, siendo superior a 1 en dos de ellas, así como la diferenciación de hojas equifaciales en *B. virgilioides* y *B. crassifolia*. Asimismo, la presencia de más de dos capas de células en el parénquima en empalizada y las características observadas en éstas, largas y estrechas son caracteres vinculados con hojas expuestas a alta radiación solar (Lindorf *et al.* 1999). La abundante proporción de parénquima en empalizada se considera uno de los caracteres xeromorfos más importante y se fundamenta en el hecho de que el desarrollo de este tejido resulta estimulado por la luz (Shields 1950, Lindorf *et al.* 1999). Sólo en *C. paraensis* se observó parénquima esponjoso compacto, carácter también vinculado con heliomorfismo.

Todas las especies excepto *C. llanorum* presentaron células con mucílago, ya sea en la epidermis, hipodermis o mesofilo, lo cual se asocia con la capacidad de dichas

células para reservar agua (Jordaan y Kruger 1992). La hipodermis en *B. virgilioides* además de actuar como reservorio de agua, puede contribuir a prevenir el colapso de la hoja cuando la transpiración es alta y la suplencia de agua restringida (Roth 1992) o puede proveer de agua a las células fotosintéticas en momentos de escasez, ya que la presión osmótica en estas últimas es mayor, lo que favorece la movilización (Fahn 1969).

La presencia de compuestos fenólicos, probablemente taninos en las hojas pudiese ser favorecida por la exposición a alta radiación y actuar como barrera para la penetración excesiva de luz ultravioleta (280-320 nm) en estas plantas, tal como ha sido referido en *Andira legalis* (Vell) Toledo (Carvalho *et al.* 2009). En este sentido, Day *et al.* (1993) y Stephanou y Manelas (1997) señalaron que en plantas estresadas se presenta una variedad de compuestos fenólicos a nivel de la epidermis, y que entre las funciones que cumplen está maximizar la absorción de luz ultravioleta, previniendo su penetración a tejidos más sensibles.

Los haces vasculares de todos los taxones están asociados con esclerénquima en mayor o menor grado. En *A. inermis* hay además astroescleroides en el mesofilo. La presencia de tejido mecánico se ha asociado con ambientes secos, relacionándolo con la protección de la estructura foliar, al impedir el colapso del mesofilo provocado por la pérdida excesiva de agua en dichos ambientes (Pyykkö 1966, Roth 1977). Asimismo, las escleroides en el mesofilo pudiesen actuar como extensiones de las venas y conducir agua a las epidermis y parénquima, tal como ha sido comprobado en *Hakea suaveolens* R. Br. (Heide-Jorgesen 1990). El escleromorfismo también se ha asociado a deficiencias de nutrientes (Ferri 1978, Jordan *et al.* 2005), en particular a la carencia de nitrógeno (Fahn 1969, Jordan *et al.* 2005).

El xeromorfismo observado puede ser la estrategia presente en estas especies para adaptarse a las sequías temporales y a la influencia de la luz prevalentes en la localidad en estudio, destacándose que la mayor cantidad de rasgos xeromórficos se evidenciaron en las especies que crecen en la zona de Médanos. El único carácter evidenciado en la hoja que pudiese considerarse adaptación ante las inundaciones es la presencia de parénquima laxo, el cual puede contribuir a la aireación del resto de los tejidos foliares durante el período de inundación. Braendle y Crawford (1999) indicaron que muchas plantas sometidas a inundaciones periódicas (anfíbias) pueden sobrevivir debido a la ventilación de sus órganos, lo cual ocurre por el desarrollo de amplios

espacios intercelulares y que los mismos podrían ser beneficiosos no sólo bajo condiciones de inundación sino que brindarían una mayor tolerancia a la sequía debido a una más fácil penetración de la humedad. Es importante realizar estudios sobre la anatomía de las raíces y tallos de estas especies, así como sobre aspectos ecofisiológicos, a fin de detectar otros rasgos que les permitan a las mismas adaptarse a las condiciones edafoclimáticas de las zonas donde crecen. En las dos especies recolectadas en dos áreas diferentes no se encontraron diferencias marcadas, probablemente, las condiciones imperantes en dichas áreas se reflejen morfoanatómicamente en otros órganos o en otras características, quizás fisiológicas o bioquímicas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BERROTERÁN J. 1992. Geomorfología de un área de llanos bajos centrales venezolanos. *Soc. Cienc. Nat.* 81:31-77.
- BRAENDLE R, CRAWFORD R. 1999. Plants amphibians. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2(1): 56-78.
- BURROWS G. 2001. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia. *Int. J. Plant Sci.* 162(2): 411-430.
- CARVALHO D, BARROS C, SCARANO F. 2009. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Bot. Bras.* 23(1):267-273.
- CASTRO-LAPORTE M, GUEVARA J, MAGALLANES A. 2001. Anatomía foliar de cuatro especies siempreverdes presentes en la zona banco, sub-banco y bajo de la Estación Experimental Caparo (estado Barinas). *Ernstia.* 11(1):51-73.
- DAY T, MARTIN G, VOGELMANN T. 1993. Penetration of UV-B radiation in foliage: evidence that the epidermis behaves as a non-uniform filter. *Pl. Cell Environ.* 16(6):735-741.
- ESAU K. 1977. *Anatomy of seed plants.* John Wiley & Sons, New York, USA, pp. 550.
- FAHN A. 1969. *Plant anatomy.* Pergamon Press, Great Britain, pp. 534.
- FERRI G. 1978. Ecología comparada del Cerrado y de la Caatinga. *Memorias V Congreso Venezolano de Botánica.* Barquisimeto. pp. 189-244.
- GOBLE-GARRATT E, BELL D, LONERAGAN W. 1981. Floristic and leaf structure patterns along a shallow elevational gradient. *Austr. J. Bot.* 29(6):329-347.
- GUZMÁN J, NIEVES J. 1999. Colección de monolitos de los suelos representativos de la Estación Nicolasio y evaluación del potencial agroturístico de la zona. Maracay: Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Edafología [Disertación Grado Ingeniero Agrónomo], pp. 226.
- HEIDE-JORGESEN H. 1990. Xeromorphic leaves of *Hakea suaveolens* R. Br. IV. Ontogeny, structure and function of sclereids. *Aust. J. Bot.* 38(1):25-43.
- HERNÁNDEZ L. 1999. Ecología de los Congriales de la Estación Experimental Nicolasto, Santa Rita de Manapiare, estado Guárico. Maracay: Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Postgrado en Botánica Agrícola [Disertación Grado *Magister Scientiarum*], pp. 86.
- HLWATIKA C, BHAT R. 2002. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in orange kloof, table mountain, South Africa. *Ann. Bot.* 89(1):109-114.
- INPARQUES (INSTITUTO NACIONAL DE PARQUES). 1978. *Parques Nacionales y Monumentos Naturales de Venezuela.* Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables, Caracas, Venezuela, pp. 116.
- JOHANSEN D. 1940. *Plant microtechnique.* McGraw-Hill, New York and London, pp. 525.
- JORDAN G, DILLON R, WESTON P. 2005. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *Am. J. Bot.* 92(5):789-796.
- JORDAAN A, KRUGER H. 1992. Structure of xerophytic plants from Southern Africa, leaf anatomy of *Antizoma miersiana* and *Diospyrus ramulosa*. *Israel J. Bot.* 41(2):57-65.
- LEÓN E, AGOSTINI G, RODRÍGUEZ P. 1988. Morfología y anatomía foliar de especies leñosas venezolanas de *Belencita*, *Capparis*, *Morisonia* y *Steriphoma* (Capparaceae). *Mem. Soc. Cienc. La Salle.*

- 48(129):93-114.
- LINDORF H. 1992. Anatomía foliar de especies de un bosque húmedo en el territorio Federal Amazonas. Mem. Soc. Cienc. La Salle. 52(137):65-91.
- LINDORF H, PARISCA L, RODRÍGUEZ P. 1999. Botánica. Clasificación. Estructura. Reproducción. Ediciones de la Biblioteca de la Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, pp. 584.
- MÉRIDA T, MEDINA E. 1967. Anatomía y composición foliar de árboles de las sábanas de *Trachypogon* en Venezuela. Bol. Soc. Ven. Cien. Nat. 27(111):45-55.
- MOGOLLÓN L, COMERMA J. 1994. Suelos de Venezuela. Gerencia Corporativa de Asuntos Públicos, Palmaven, PDVSA. Caracas, Venezuela, pp. 313.
- MOTT K, GIBSON A, OLEARY J. 1982. The adaptative significance of amphistomatic leaves. Pl. Cell Environ. 5(6):455-460.
- PALLARDY S. 1981. Closely related woody plants. In: HOSLOWSKI T. (Ed). Water deficits and plant growth. Academic Press, New York, USA, pp. 511-548.
- PARKHUST D. 1978. The adaptative significance stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. J. Ecol. 66: (2)367-383.
- PYYKKÖ M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. Ann. Bot. Fenn. 3(4):453-662.
- RAMIA M. 1967. Tipos de sabanas de los llanos de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. (OJO REVISAR ABREVIATURA REVISTA). 27(112):264-288.
- ROTH I. 1977. Anatomía y textura foliar de plantas de la Guayana venezolana. Acta Bot. Venez. 12(14):79-146.
- ROTH I. 1984. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure. W. Junk Publishers. Boston, USA, pp. 522.
- ROTH I. 1992. Leaf structure coastal vegetation and mangroves of Venezuela. G. Borntreager Handbuch der Pflazenanatomie, Germany, pp. 174.
- SHIELDS L. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. Bot. Rev. 16(4):399-447.
- STEPHANOU M, MANELAS Y. 1997. The effects of seasons, exposure, enhanced UV-B radiation, and water stress on leaf epicuticular and internal UV-B absorbing capacity of *Cistus creticus*: a Mediterranean field study. J. Exp. Bot. 48(11):1977-1985.
- WALDHOFF D, PAROLIN P. 2010. Morphology and anatomy of leaves. In: JUNK W (Ed). Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Springer Science, pp. 179-202.