

ADAPTACIONES EPIDÉRMICAS FOLIARES DE CUATRO ESPECIES SIEMPREVERDES, ISLA LA TORTUGA, VENEZUELA

Leaf epidermal adaptations of four evergreen species,
La Tortuga island, Venezuela

*Rosanna VALERIO, Víctor FRANCO-SALAZAR y José VÉLIZ

Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Escuela de Ciencias,

Departamento de Biología, Cumaná, Venezuela

* Autor para correspondencia

RESUMEN

En xerófitas, los rasgos anatómicos particulares desarrollados para la supervivencia y adaptación en un medio donde los recursos hídricos y minerales son limitantes, son llamados caracteres xeromorfos y entre éstos se encuentran: cutícula gruesa, paredes celulares engrosadas, alta densidad de tricomas muertos, estomas abundantes y hundidos en la epidermis, etc. Se estudió la epidermis foliar de *Jacquinia armillaris* (Primulaceae), *Capparis flexuosa* (Capparaceae), *Quadrella odoratissima* (Capparaceae) y *Erithalis fruticosa* (Rubiaceae), cuatro especies siempreverdes de la isla La Tortuga (Venezuela), con el fin de analizar los rasgos anatómicos epidérmicos con potencial valor adaptativo al ambiente xérico típico de esta isla, cuya vegetación ha sido estudiada hasta ahora sólo desde el punto de vista taxonómico. Las hojas seleccionadas de cada especie fueron procesadas para su análisis en vista superficial, a través de la técnica de extracción epidérmica, y en vista transversal, mediante cortes transversales de la lámina foliar. Los rasgos anatómicos adaptativos observados fueron: cutícula gruesa, bajo espesor epidérmico, paredes celulares engrosadas y cristales abundantes en todas las especies examinadas y estomas pequeños, hundidos y abundantes en *C. flexuosa* y *Q. odoratissima*. Tales rasgos son típicos de xerófitas y constituyen posibles adaptaciones de las especies estudiadas a las condiciones ambientales de la isla La Tortuga.

Palabras clave: anatomía, Dependencias Federales, epidermis, hoja, xerófitos

ABSTRACT

In xerophytes, the particular anatomical traits developed to adaptation and survive in environmental conditions of limited hydric and mineral resources, are known as xeromorphic characters and among these are: thick cuticle, thick cell walls, high density of dead trichomes, numerous and sunken stomata, etc. The leaf epidermis of *Jacquinia armillaris* (Primulaceae), *Capparis flexuosa* (Capparaceae), *Quadrella odoratissima* (Capparaceae) & *Erithalis fruticosa* (Rubiaceae), four common evergreen species from La Tortuga island (Venezuela), was studied with the objective of analyzing the anatomical traits with potential adaptive values to typical xeric environment of this island, whose vegetation until now has been only studied from the taxonomic point of view. For this reason, the selected leaves of each specie were processed and analyzed in superficial view following the Ram & Nayar (1974) technique and in cross view, by cross sections of the leaf lamina. The observed adaptive anatomical traits were: thick cuticle, low epidermal thickness, thick cell walls and

abundant crystals in all the examined species, and frequent sunken and small stomata in *C. flexuosa* and *Q. odoratissima*. Those characters are considered typical of xerophytes and constitute potential adaptations to environmental conditions of La Tortuga island.

Key words: anatomy, epidermis, Federal Dependences, leaf, xerophytes

INTRODUCCIÓN

La vegetación xerófila comúnmente se caracteriza por el desarrollo de una serie de atributos morfológicos, anatómicos y fisiológicos que le permiten adaptarse y sobrevivir en un medio donde los recursos hídricos y minerales son limitantes. Tales atributos o adaptaciones en respuesta al ambiente se conocen como mecanismos o caracteres adaptativos, pudiendo expresarse en cualquiera de los órganos vegetales, especialmente en las hojas, en donde el intervalo de rasgos adaptativos es muy amplio. Desde el punto de vista morfoanatómico, por ejemplo, las hojas pueden variar en el tamaño, forma y espesor de la lámina, número, tamaño, profundidad y ubicación de los estomas en la lámina, tipo, posición y densidad de tricomas, etc. (Lindorf *et al.* 1991).

En las xerófitas, plantas que habitan en regiones donde la precipitación anual es inferior a los 1000 mm, las altitudes van desde el nivel del mar hasta los 1500 m snm y las variaciones de temperatura se ubican entre 23 y 29°C (Hernández-Caballero 1998). Los rasgos anatómicos particulares desarrollados para la adaptación han sido denominados caracteres xeromorfos y entre éstos se encuentran: cutícula gruesa, cutinización fuerte de las paredes de las células epidérmicas, deposición de ceras y resinas sobre la cutícula, alta densidad de tricomas muertos, estomas abundantes y frecuentemente hundidos en la epidermis y desarrollo notable del parénquima en empalizada y de los tejidos mecánicos (Lindorf *et al.* 1991).

Son escasos los estudios anatómicos que se conocen hasta ahora sobre la vegetación xerófila insular de Venezuela. La mayoría de los trabajos incluyen especies colectadas en regiones continentales (León *et al.* 1988a, b; Valerio *et al.* 1998; Fariña *et al.* 2003; García & Lapp 2005; Torrecilla *et al.* 2008). Sobre la vegetación de las islas de Venezuela sólo se conocen las descripciones morfológicas con fines taxonómicos de especies en La Orchila y Los Roques (Aristeguieta 1956), Margarita (Hoyos 1985) y La Tortuga (Williams 1980; Cervigón 1992).

Los aspectos anatómicos de la flora xerófila venezolana, especialmente la insular, así como la capacidad de respuesta de las plantas en distintos ambientes, han sido poco estudiados, lo cual motivó la realización del presente trabajo con la finalidad de analizar los rasgos epidérmicos foliares de las angiospermas de la Isla La Tortuga e identificar aquellos con potencial valor adaptativo al ambiente xérico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio comprendió las zonas de Punta Ranchos (10°58'90" N, 65°18'44" O) y Punta Arenas (10°56'50" N, 65°25'50" O) de la isla La Tortuga (Fig. 1). Isla La Tortuga, localizada al norte de Venezuela a 10°56'50" N, 65°18'50" O, forma parte de un archipiélago que comprende los islotes de Las Tortuguillas y Cayo Herradura así como áreas conocidas como Punta Arenas, Punta Delgada, Carenero, Punta Ranchos, Playa Brava y Playa Caldera. Con una dimensión de 25 km de este a oeste y 8 km de norte a sur, y una superficie plana de 149 km² que no supera los 40 m de altura (Cervigón 1992), esta isla se caracteriza por la presencia de un ambiente árido con predominio de fuertes vientos, alta irradiación solar, temperatura elevada, escasa disponibilidad de agua y suelos rocosos formados por rocas calizas de origen coralino, las cuales se presentan formando grandes bloques o piezas planas sueltas en su mayoría. La precipitación anual de esta isla oscila entre 250-300 mm, aunque algunas veces ésta sólo alcanza 150 mm (Ewel *et al.* 1976). La temperatura media anual es de 26,4°C, los vientos predominantes son los alisios del norte y la evaporación potencial es alta debido a los vientos constantes y a la alta insolación, lo cual, junto con el tipo de relieve y suelo, imposibilita la existencia de cuerpos de agua dulce (Williams 1980). Este tipo de clima sólo permite el asentamiento de una vegetación típicamente xerófila, representada por especies tales como: *Suriana maritima* L., *Mallotonia gnaphalodes* (L.) Britton, *Guaiacum officinale* L., *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav. ex Hook.) J. Hawkins, *Capparis odoratissima* Jacq., *Melocactus curvispinus* Pfeiff, *Opuntia caracassana* Salm-Dyck., entre otras (Cervigón 1992).

Material vegetal

En este estudio se utilizaron hojas sanas y adultas de *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae), *Jacquinia armillaris* Jacq. (Primulaceae) y *Quadrella odoratissima* (Jacq.) Hutch. (Capparaceae) colectadas en la zona de Punta Ranchos, y *Erithalis fruticosa* L. (Rubiaceae) colectada en el área de Punta Arenas de la isla La Tortuga. Se seleccionaron estas cuatro especies basado en su representatividad, considerando sus altos valores de densidad e índice de importancia (Véliz 2012).

Las colecciones se hicieron en mayo de 2008, temporada en la cual no se observaron signos ambientales que indicaran posibles precipitaciones recientes tales como: presencia abundante de vegetación herbácea, plantas en fase de floración y fructificación (Williams 1980) y formación de pequeñas lagunas de agua dulce visibles en el suelo de la isla.

Se seleccionaron 10 ejemplares de cada especie, de los cuales se colectaron 10 hojas por individuo, para un total de 100 hojas por especie. Cincuenta de estas hojas fueron almacenadas a 4°C para su posterior procesamiento y preparación

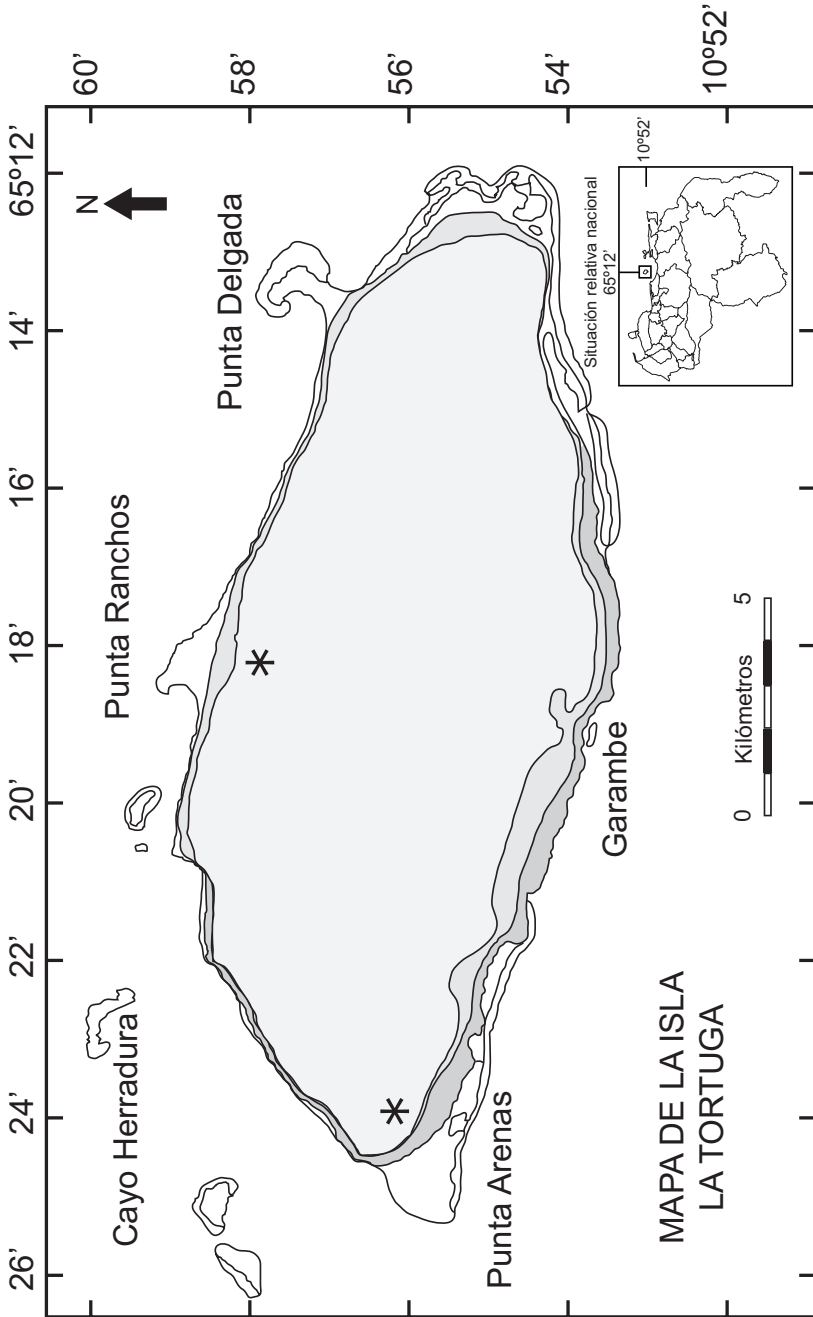


Fig. 1. Situación relativa nacional y ubicación del área de estudio. Las zonas de muestreo se señalan con un asterisco (*).

de epidermis en vista superficial, las otras 50 fueron fijadas en FAA (Roth 1964) para la realización de cortes transversales de la lámina y la obtención de montajes foliares en vista transversal. Se obtuvo así un total de 50 montajes de la epidermis en vista superficial y 50 en vista transversal, en cada una de los cuales se hicieron 4 mediciones/variable, para un total de 200 mediciones/variable.

La identificación de las especies colectadas fue corroborada mediante el estudio de ramas fértiles trasladadas al Herbario Isidro Ramón Bermúdez Romero (IRBR) de la Universidad de Oriente.

Procesamiento del material vegetal

Para la obtención de las muestras epidérmicas en vista superficial, las hojas de cada especie previamente almacenadas a 4°C fueron procesadas según el protocolo de Ram & Nayyar (1974), el cual consistió en hervir trozos provenientes de la zona media de la lámina foliar en una solución de sulfato cúprico hidratado al 8% durante algunos minutos hasta lograr la separación de la epidermis del mesofilo. A continuación se añadió ácido clorhídrico concentrado con el objeto de desintegrar el mesofilo y se transfirieron las muestras a un recipiente con agua destilada para descartar, con ayuda de pinceles finos, los restos de mesofilo. Luego las epidermis fueron coloreadas con una solución de safranina acuosa al 1% durante varios minutos, lavadas con agua destilada, montadas en láminas portaobjetos con glicerina acuosa 1:1, cubiertas con cubreobjetos y selladas con esmalte transparente para uñas.

Para la observación de la epidermis en vista transversal, se realizaron cortes transversales de la lámina a partir de hojas fijadas en FAA (900 ml de etanol 50%, 50 ml de formalina al 40% y 50 ml de ácido acético glacial) las cuales fueron lavadas con agua durante varios días con el objeto de eliminar el exceso de fijador. A continuación, cada hoja fue cortada en pequeños trozos de 2 cm de largo × 1 cm de ancho obtenidos de la zona media de la lámina foliar a nivel de la nervadura principal, a partir de los cuales se hicieron cortes transversales a mano alzada utilizando hojillas bien afiladas. La coloración de los cortes se realizó con azul de Astra 1% y safranina acuosa 1% durante algunos segundos, seguido de un lavado con agua destilada para eliminar el exceso de colorante. El montaje de las secciones foliares se hizo en glicerina acuosa 1:1 en láminas portaobjetos selladas con esmalte transparente para uñas.

Las células epidérmicas en vista superficial y transversal fueron observadas en microscopio óptico (modelo Galen TM III, Cambridge Instruments) y fotografiadas con cámara HP Photosmart de 7.0 megapixels adaptada al microscopio. Las medidas de estas células se realizaron sobre fotografías impresas (utilizando regla calibrada de 30 cm) en las cuales se consideró el diámetro del campo del microscopio previamente determinado mediante el uso de micrómetro objetivo. Los datos obtenidos en milímetros fueron llevados a micrómetros.

RESULTADOS

Epidermis adaxial

Vista transversalmente, la epidermis adaxial en las especies estudiadas es uniestratificada, de células tabulares en *Jacquinia armillaris* y *Erithalis fruticosa*, cuboidales en *Capparis flexuosa* y papilosas en *Quadrella odoratissima*, con cutícula lisa en *Q. odoratissima* y *E. fruticosa* y levemente rugosa en *J. armillaris* y *C. flexuosa* (Fig. 2). En vista superficial, las paredes de las células epidérmicas de *J. armillaris* y *Q. odoratissima* son rectas y engrosadas (Fig. 2g, h), mientras que las de *C. flexuosa* y *E. fruticosa* son levemente sinuosas y delgadas con respecto a las dos primeras especies (Fig. 2e, f). En *J. armillaris* algunas células epidérmicas se disponen radialmente alrededor de cavidades (Fig. 3a) las cuales en vista transversal aparecen como invaginaciones epidérmicas profundas contenedoras de un tricoma glandular (Fig. 3b). El diámetro promedio de la abertura de estas cavidades, así como su número/mm², ambos determinados en vista superficial, fueron de $39,01 \pm 5,26 \mu\text{m}$ y $3,95 \pm 1,20$, respectivamente, mientras que la profundidad, medida en vista transversal, fue de $123,71 \pm 16,28 \mu\text{m}$. Los tricomas glandulares presentes en estas invaginaciones epidérmicas están formados por una cabeza pluricelular globosa de contenido citoplasmático denso sostenida por un pedúnculo unicelular claro (Fig. 3b).

Las mayores dimensiones (largo y ancho) de las células epidérmicas, se encontraron en *J. armillaris* y *E. fruticosa*, y las menores en *Q. odoratissima*. El grosor epidérmico, con excepción de *Q. odoratissima* no sobrepasó $30 \mu\text{m}$ (Tabla 1).

Todas las especies mostraron cristales abundantes (drusas y prismas) en las células epidérmicas de la superficie adaxial (Fig. 4), algunos con formas variadas: romboidales, estrellados, elipsoidales, rectangulares y hexagonales.

Epidermis abaxial

La epidermis abaxial en las especies evaluadas es uniestratificada, cubierta por una cutícula lisa en *C. flexuosa* y *E. fruticosa* (Fig. 5a, b) y rugosa en *J. armillaris* y *Q. odoratissima* (Fig. 5c, d). Vistas transversalmente, las células son cuboidales, rectangulares o papilosas, algunas con engrosamiento a nivel de la pared periclinal externa, como se observa en *Q. odoratissima* y *E. fruticosa*, y con grosor que difiere entre especies (Fig. 5, Tabla 1). En vista superficial, la epidermis de *J. armillaris* forma una capa compacta de células poligonales de paredes rectas medianamente engrosadas, interrumpida por estomas y numerosas cavidades epidérmicas (Fig. 5g) similares a las observadas en la superficie adaxial. El diámetro de la abertura, la profundidad y el número/mm² de estas cavidades fue de $35,84 \pm 5,00 \mu\text{m}$, $88,94 \pm 12,36 \mu\text{m}$ y $7,45 \pm 1,41$, respectivamente.

El mayor grosor de la cutícula lo presentó *J. armillaris*, mientras que en *Q. odoratissima* la cutícula y epidermis abaxial mostraron los menores espesores. La longitud de las células epidérmicas fue menor en *C. flexuosa* y mayor en *E. fruticosa*, mientras que el ancho de estas células fue mayor en *J. armillaris* y menor en *C. flexuosa* (Tabla 1).

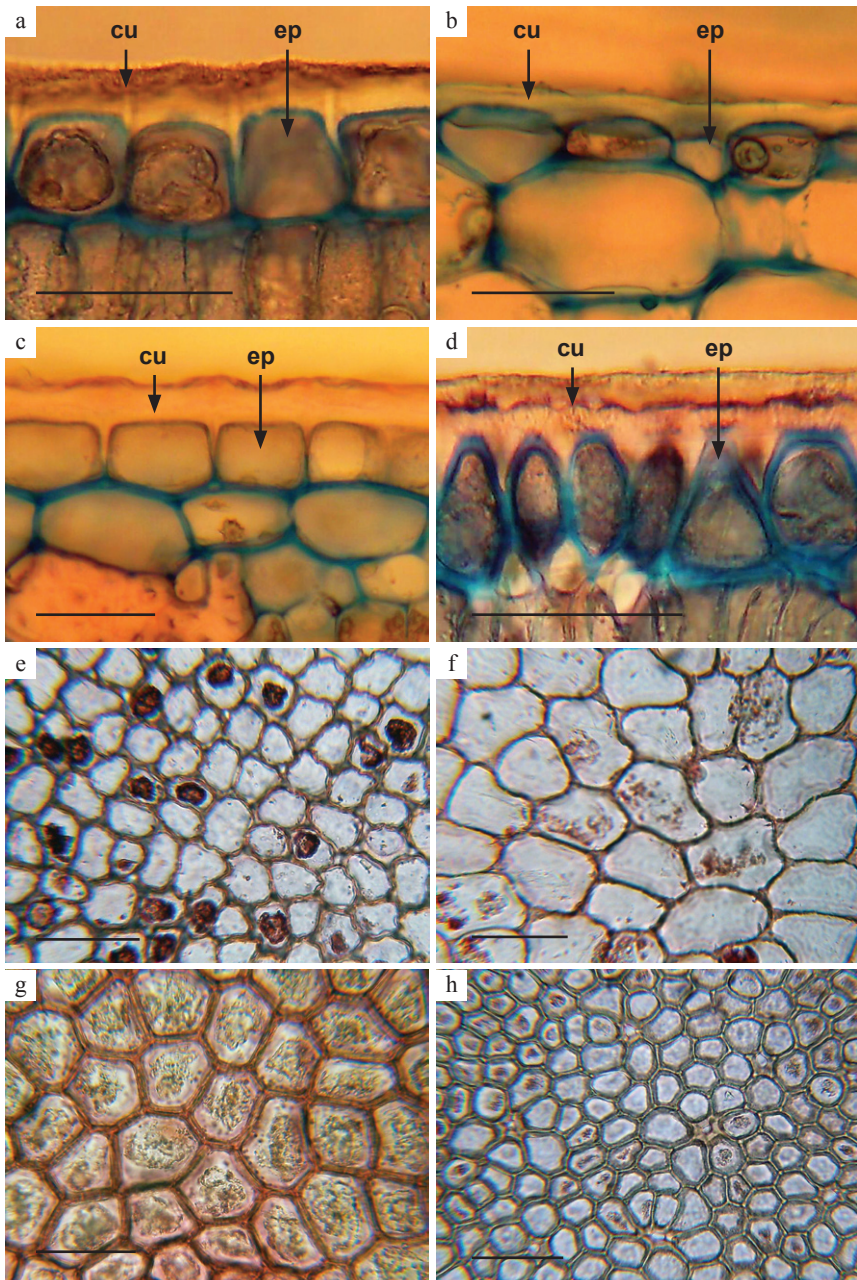


Fig. 2. Vistas transversales (a-d) y superficiales (e-h) de la epidermis adaxial. **a, e.** *Capparis flexuosa*. **b, f.** *Erithalis fruticosa*. **c, g.** *Jacquinia armillaris*. **d, h.** *Quadrella odoratissima*. cu = cutícula; ep = epidermis. Escala = 50 μ m.

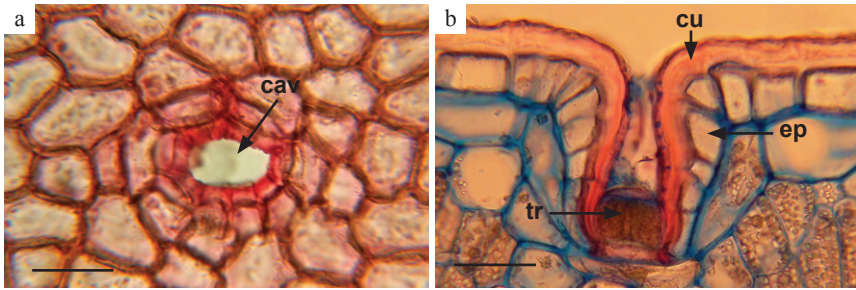


Fig. 3. Cavidad epidérmica en la superficie adaxial de la hoja de *Jacquinia armillaris*. **a.** Vista superficial. **b.** Vista transversal. cav = cavidad; cu = cutícula; ep = epidermis; tr = tricoma. Escala = 50 μm .

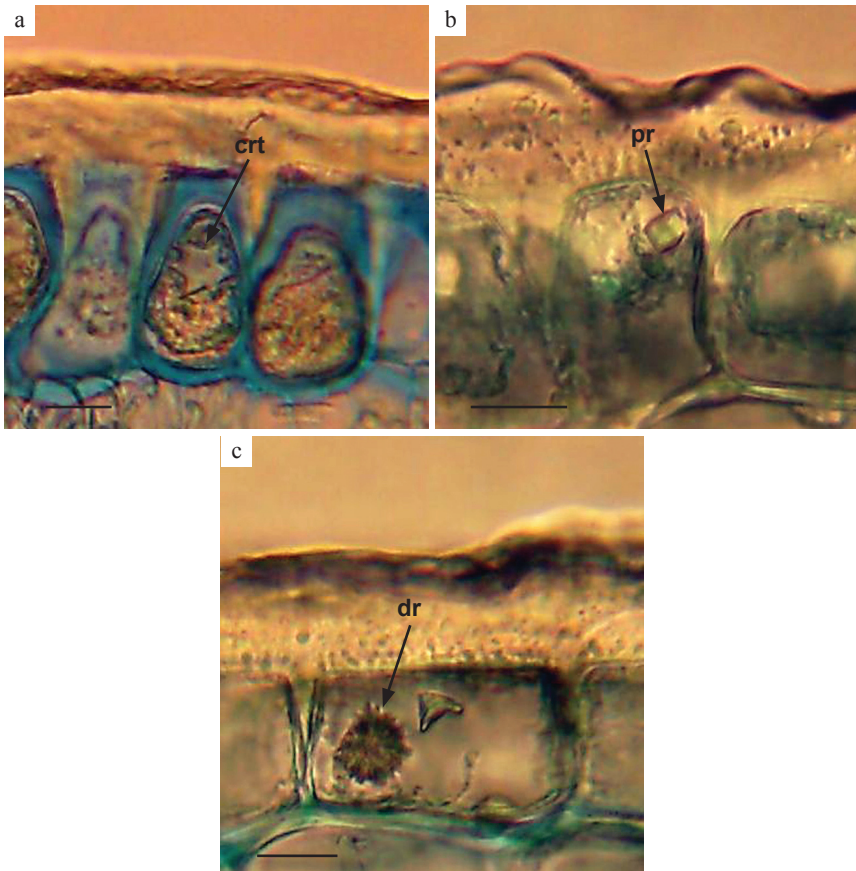


Fig. 4. Vistas de la epidermis adaxial mostrando cristales. **a.** Cristal con forma de estrella en *Quadrella odoratissima*. **b.** Prisma en *Jacquinia armillaris*. **c.** Drusa en *Jacquinia armillaris*. crt = cristal; dr = drusa; pr = prisma. Escala = 10 μm .

Tabla 1. Dimensiones (μm) de la cutícula y células epidérmicas típicas de la lámina foliar de las especies estudiadas.

Especie	Grosor de la cutícula		Grosor de la epidermis		Largo de la célula epidérmica típica		Ancho de la célula epidérmica típica	
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial
<i>Capparis flexuosa</i>	9,78 \pm 1,10*	6,96 \pm 1,18	24,86 \pm 1,99	22,19 \pm 2,51	30,37 \pm 3,56	22,36 \pm 2,47	17,62 \pm 2,37	12,06 \pm 1,60
<i>Erihalis fruticosa</i>	6,11 \pm 1,01	4,56 \pm 0,61	24,95 \pm 5,38	22,14 \pm 2,93	57,40 \pm 8,40	55,32 \pm 9,01	34,57 \pm 4,54	22,02 \pm 3,72
<i>Jacquinia armillaris</i>	21,25 \pm 5,04	14,19 \pm 2,04	29,65 \pm 5,25	31,99 \pm 4,69	62,11 \pm 8,71	50,21 \pm 6,44	41,93 \pm 7,92	30,75 \pm 4,81
<i>Quadrella odoratissima</i>	11,20 \pm 2,17	3,99 \pm 0,56	33,69 \pm 2,52	18,98 \pm 2,88	23,73 \pm 3,30	32,35 \pm 4,48	17,29 \pm 2,78	19,17 \pm 2,60

*Promedio \pm Desviación estándar de 200 medidas por variable para cada especie.

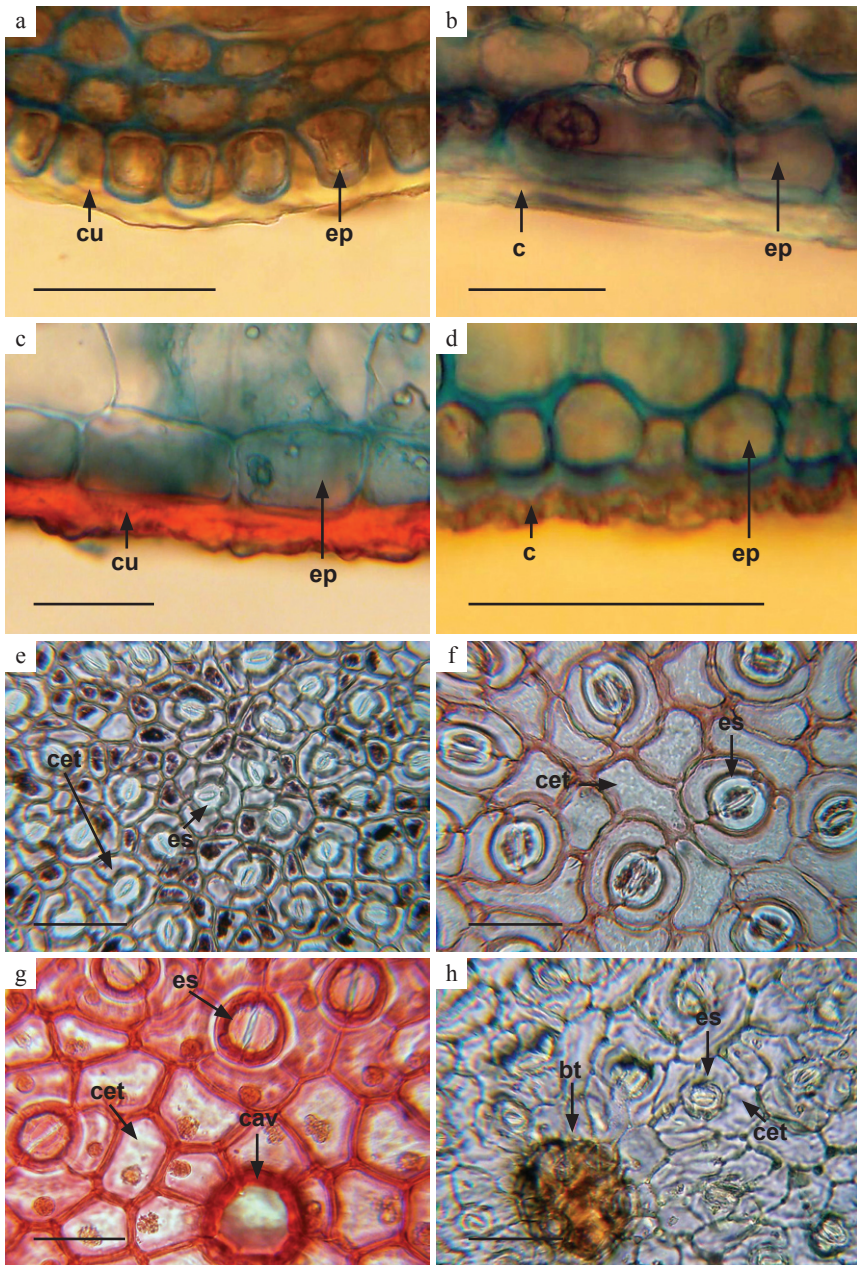


Fig. 5. Vistas transversales (a-d) y superficiales (e-h) de la epidermis abaxial. **a, e.** *Capparis flexuosa*. **b, f.** *Erithalis fruticosa*. **c, g.** *Jacquinia armillaris*. **d, h.** *Quadrella odoratissima*. bt = base del tricoma peltado; cav = cavidad epidérmica; cet = célula epidérmica típica; es = estoma. Escala = 50 μ m.

Todas las especies evaluadas son hipostomáticas, con estomas anomocíticos en *J. armillaris*, *C. flexuosa* y *Q. odoratissima* y paracíticos en *E. fruticosa* (Fig. 6a-d), con células oclusivas localizadas a nivel de la superficie epidérmica (*J. armillaris*), elevadas sobre ésta (*E. fruticosa*), o hundidas (*Q. odoratissima* y *C. flexuosa*) (Fig. 6e-h). En *C. flexuosa* y *Q. odoratissima* la distancia existente desde la superficie epidérmica hasta la célula oclusiva del estoma fue de $11,67 \pm 1,53 \mu\text{m}$ y $18,29 \pm 1,21 \mu\text{m}$, respectivamente. De acuerdo al rango estomático propuesto por Wilkinson (1979), se encontraron tres especies con estomas medianos (entre 16 y 37 μm de largo) y una con estomas grandes ($\geq 38 \mu\text{m}$ de largo).

Las células oclusivas de mayor longitud se encontraron en *J. armillaris* y *E. fruticosa* y las menores en *C. flexuosa* y *Q. odoratissima*. La mayor densidad estomática se encontró en *C. flexuosa* (tabla 2).

Tres tipos de tricomas fueron observados en la epidermis abaxial de las especies en estudio: glandulares en *J. armillaris*, peltados en *Q. odoratissima* y unicelulares y pluricelulares uniseriados en *C. flexuosa* (Fig. 6).

Los tricomas glandulares abaxiales de *J. armillaris* (Fig. 7b) son estructuralmente similares a los observados en la epidermis adaxial. El tamaño y frecuencia varió entre superficies, siendo más grandes y menos frecuentes en la cara adaxial (Tabla 3). Los tricomas peltados de *Q. odoratissima*, de $48,17 \pm 14,45 \text{ mm}$ de altura, están constituidos por una base multicelular y una cabeza discoidal plana de $299,73 \pm 67,52 \text{ mm}$ de diámetro (Fig. 7c). *C. flexuosa* mostró tricomas simples, uniseriados, compuestos por una o pocas células, con una longitud promedio de $75,35 \pm 17,35 \text{ mm}$, un número por milímetro cuadrado de 1,06 y presentes sólo en las áreas epidérmicas localizadas sobre las nervaduras (Fig. 7a).

En lo que se refiere a los cristales, sólo algunas drusas fueron evidentes en la epidermis abaxial de todas las especies.

Tabla 2. Longitud de la célula oclusiva y densidad de los estomas abaxiales de las especies estudiadas.

Especie	Longitud de la célula oclusiva (μm)*		Densidad estomática ($\text{N}^{\circ}/\text{mm}^2$)+	
	Rango	$\bar{X} \pm \text{DE}$	Rango	$\bar{X} \pm \text{DE}$
<i>Capparis flexuosa</i>	15,05–23,66	19,52 \pm 1,87	313,06–650,21	426,12 \pm 88,40
<i>Erithalis fruticosa</i>	23,33–35,55	30,81 \pm 3,17	132,45–246,83	212,63 \pm 22,86
<i>Jacquinia armillaris</i>	35,55–53,33	43,16 \pm 3,44	84,28–168,57	126,78 \pm 19,81
<i>Quadrella odoratissima</i>	15,55–22,22	19,26 \pm 1,38	192,65–234,79	213,35 \pm 13,10

$\bar{X} \pm \text{DE}$ = Promedio \pm Desviación estándar; *200 medidas y +50 contajes para cada especie, respectivamente.

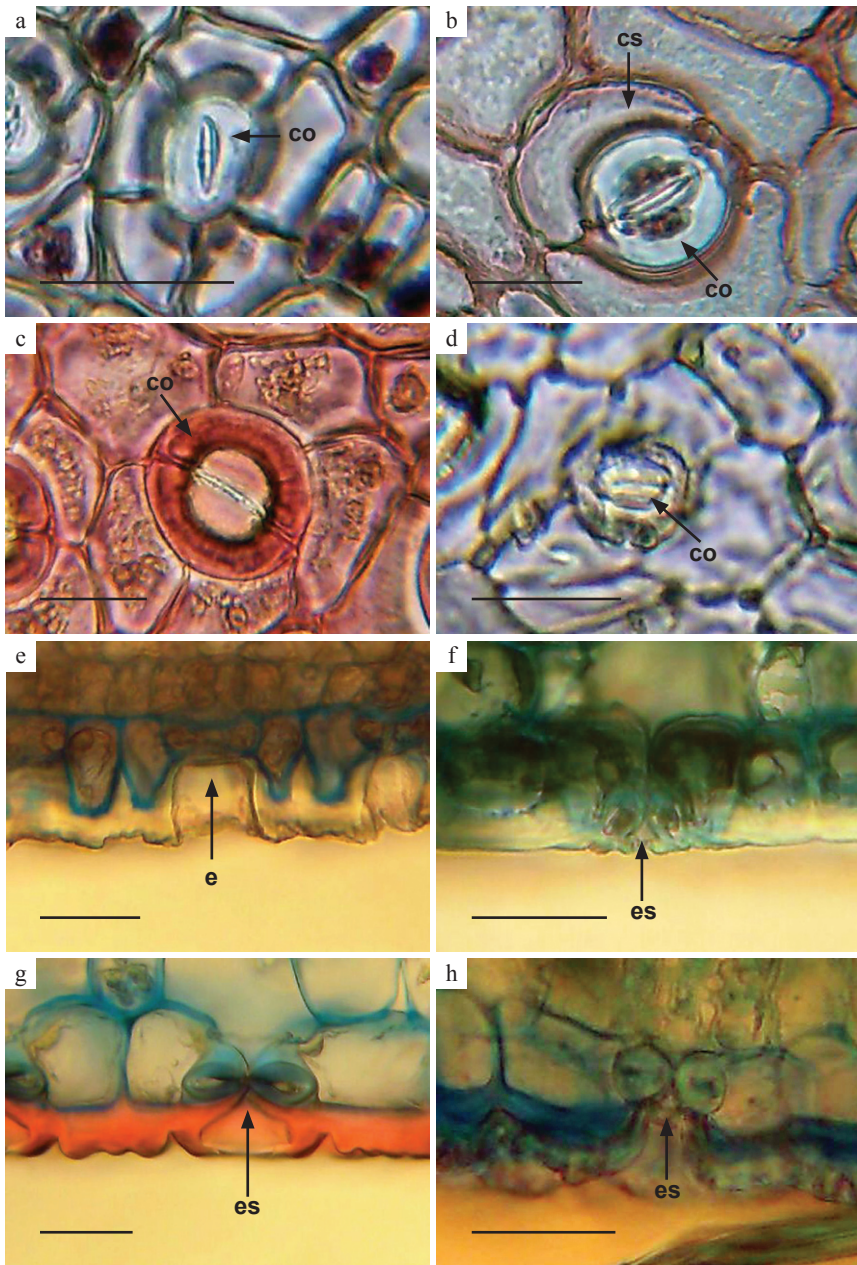


Fig. 6. Estomas abaxiales en vista superficial (a-d) y transversal (e-h) de la hoja. **a, e.** *Capparis flexuosa*. **b, f.** *Erithalis fruticosa*. **c, g.** *Jacquinia armillaris*. **d, h.** *Quadrella odoratissima*. co = célula oclusiva; cs = célula subsidiaria; es = estoma. Escala = 25 μm.

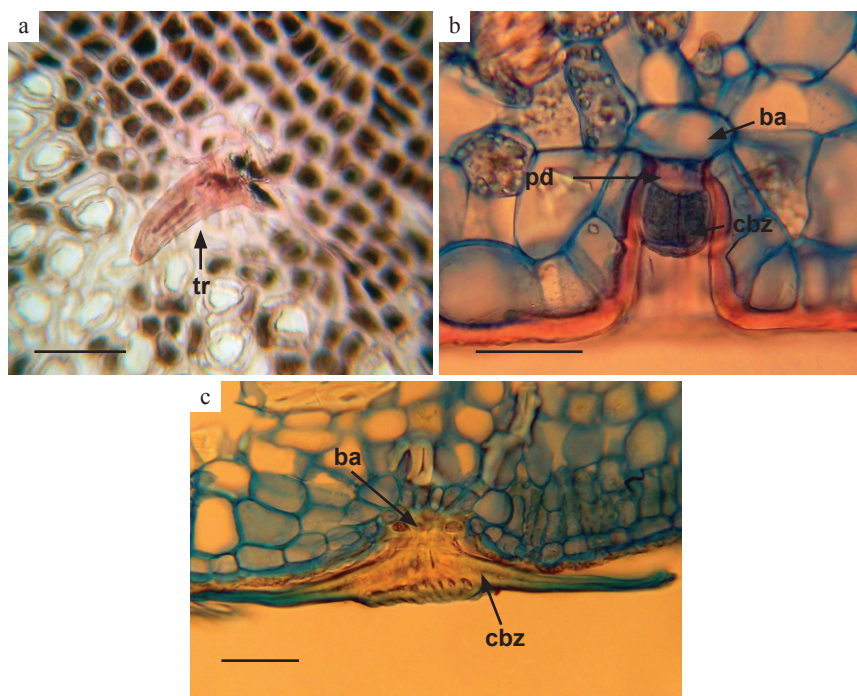


Fig. 7. Tricomas en vista superficial (a) y transversal (b, c) de la epidermis abaxial de la hoja. **a.** Unicelular en *Capparis flexuosa*. **b.** Glandular en *Jacquinia armillaris*. **c.** Peltado en *Quadrella odoratissima*. ba = base; cbz = cabeza; tr = tricoma. Escala = 50 μm .

Tabla 3. Características morfométricas de los tricomas glandulares de *Jacquinia armillaris*.

Variable	Epidermis adaxial	Epidermis abaxial
Longitud total (μm)	44,68 \pm 5,21*	41,89 \pm 4,39
Diámetro de la cabeza (μm)	40,28 \pm 3,31	38,10 \pm 4,77
Altura de la cabeza (μm)	34,38 \pm 5,08	31,37 \pm 3,47
Frecuencia (N ^o / mm ²)	3,95 \pm 1,20	7,45 \pm 1,41

*Promedio \pm Desviación estándar de 50 medidas por variable para cada epidermis.

DISCUSIÓN

Ha sido reseñado en algunas oportunidades que los factores climáticos pueden afectar los patrones de deposición cuticular en algunos taxa mientras que en otros no. Otras investigaciones han señalado que la mayoría de las especies xerófitas generalmente tienen cutículas más arrugadas que las mesófitas cuyas superficies tienden a ser más lisas (Wilkinson 1979). Aunque no fue posible la obtención de una vista superficial de la cutícula de cada una de las especies estudiadas, donde pudieran apreciarse con exactitud los patrones de ornamentación de las mismas, si pudo observarse en vista transversal el patrón rugoso de algunas especies en contraste con patrones más lisos de otras. Así, por ejemplo, mientras *Jacquinia armillaris* mostró una cutícula rugosa en ambas superficies, otras especies como *Quadrella odoratissima* y *Capparis flexuosa* tuvieron cutículas rugosas en las superficies abaxial y adaxial, respectivamente. Como ha sido referido con anterioridad, el carácter cuticular rugoso es más frecuente en xerófitas que en mesófitas, entonces, es posible que las cutículas rugosas presentes en las caras adaxiales de *J. armillaris* y *Q. odoratissima* constituyan adaptaciones a las condiciones áridas de la isla La Tortuga; no obstante, el papel desempeñado por este tipo de ornamentación en las superficies de estas plantas no ha sido muy discutido.

El papel de la cutícula como barrera para impedir la pérdida de agua parece ser su función más importante. La cutícula y en particular la cera cuticular impide o dificulta la vaporización del agua así como la entrada de sustancias solubles en agua. No obstante, en forma lenta el agua traspasa la cutícula y se evapora y del mismo modo la atraviesan en sentido contrario las sustancias solubles que en ella se depositan (García-Torres & Fernández-Quintanilla 1991). Aunque aparentemente la permeabilidad de la cutícula parece estar más determinada por la composición cualitativa o estado físico de las ceras cuticulares que por su cantidad total y su espesor (Chamel 1986), de acuerdo con Zaman & Padmesh (2009) la presencia de cutículas gruesas en las plantas de ambientes secos está muy relacionada con la protección de la hoja contra la transpiración excesiva, aumentando la resistencia a la difusión de vapor de agua ocurrida a través de los estomas, lo cual reduce la transpiración y por lo tanto, la pérdida de agua. Los altos valores de grosor cuticular mostrados por todas las especies en estudio, tanto en la epidermis adaxial como abaxial, son característicos de plantas que habitan regiones áridas (Wilkinson 1979; Lindorf *et al.* 1991) y probablemente constituyen un rasgo adaptativo de estas especies en respuesta a las condiciones ambientales extremas de la isla La Tortuga al funcionar no sólo como protección contra la luz intensa evitando el sobrecalentamiento de los tejidos internos de la lámina foliar por un incremento de la reflectancia (Roth 1984), sino que, junto con la presencia de paredes celulares epidérmicas gruesas y lignificadas (caso de *J. armillaris* y *Q. odoratissima*), pueden evitar daños mecánicos provocados por el viento y prevenir el colapso o marchitamiento de los tejidos de la hoja cuando hay pérdida de agua excesiva (Daubenmire 1988; Lindorf *et al.* 1991).

Con respecto al grosor de las células epidérmicas, según Gibson (1996), plantas de zonas desérticas muestran grosores epidérmicos que rara vez exceden 30 μm , característica que concordó con la mayoría de las especies en estudio, tanto en la epidermis adaxial como abaxial. La presencia de engrosamientos en las paredes de las células epidérmicas de *J. armillaris* y *Q. odoratissima*, reportada por algunos autores para xerófitas (Fahn & Cutler, 1992) y especies siempreverdes (Gibson 1996), podría estar asociada a la protección de los tejidos de las hojas contra los daños ocasionados por la acción de los fuertes vientos y la deshidratación comunes en las zonas áridas.

Los tipos de estomas presentes en las especies en estudio, anomocíticos en *C. flexuosa*, *Q. odoratissima* y *J. armillaris* y paracíticos en *E. fruticosa*, son característicos de los miembros de las familias Capparaceae, Primulaceae y Rubiaceae y probablemente constituyen rasgos de valor más diagnóstico que adaptativo puesto que, de acuerdo a Metcalfe & Chalk (1979), éstos no parecen ser influenciados por las condiciones climáticas.

Si bien es cierto que la localización de los estomas ha sido referida y utilizada en ocasiones como un carácter de valor diagnóstico (Rashid & Beg 1989), algunos autores han mencionado que este rasgo puede variar en una especie según las condiciones ambientales en que ésta se desarrolle (Mott *et al.* 1982; Mott & Michaelson 1991; García & Lapp 2005). Así, las hojas de *Ambrosia cordifolia* (Asteraceae), por ejemplo, son anfiestomáticas cuando se desarrollan bajo condiciones de alta intensidad de luz, e hipostomáticas cuando crecen bajo condiciones de baja luminosidad (Mott & Michaelson 1991). Actualmente, las opiniones sobre la localización de los estomas en las distintas superficies de la hoja según el ambiente en que éstas se desarrollan, son diversas. Mientras que algunos autores señalan el carácter anfiestomático como un evento común en plantas que crecen en ambientes con alta incidencia de luz (Mott & Michaelson 1991), tal vez debido a que ésta es una adaptación para incrementar la tasa fotosintética al constituir un diseño adaptativo para acortar la vía de difusión de CO_2 especialmente en hojas gruesas (Gibson 1996), otros autores coinciden en la afirmación de que la ubicación abaxial de los estomas es una condición que suele ocurrir en la mayoría de las plantas que habitan en regiones fuertemente insoladas ya que de esta manera se evita la pérdida de agua excesiva producto de la transpiración (Gibson 1996; Zaman & Padmesh 2009), argumento que pudiera explicar la condición hipostomática de las hojas de las especies de la isla La Tortuga aquí estudiadas. En esta investigación, la localización abaxial de los estomas observada en las hojas de *C. flexuosa* de la isla La Tortuga no concuerda con la condición anfiestomática de ejemplares continentales estudiados por Valerio *et al.* (1998) y Torrecilla *et al.* (2008).

El carácter hundido de los estomas en las especies de Capparaceae incluidas en este estudio es una característica comúnmente asociada a plantas de regiones áridas en las cuales la presencia de poros localizados por debajo del nivel de las células epidérmicas contribuye a la reducción de la pérdida de agua por transpiración (Daubenmire 1988).

C. flexuosa, *Q. odoratissima* y *E. fruticosa* mostraron estomas medianos y *J. armillaris* presentó estomas grandes. No obstante, muchos de los ejemplares de las dos especies de Capparaceae evaluadas mostraron longitudes de la célula oclusiva iguales o cercanas al valor límite considerado para discriminar entre estomas pequeños y medianos, lo cual estuvo a su vez asociado con las más altas frecuencias, condición común en plantas de zonas xerófilas en las cuales pequeños estomas frecuentemente están asociados a una alta densidad y viceversa (Wilkinson 1979; Lindorf 1992; Hlwatika & Bhat 2002).

Muchos autores han señalado que la densidad estomática es mayor en hojas xeromorfas tal vez para permitir un intercambio gaseoso más rápido en los períodos cuando la humedad permite la apertura estomática (Wilkinson 1979; Mauseth 1988; Lindorf *et al.* 1991). De acuerdo con los resultados obtenidos y tomando en cuenta los rangos definidos por Roth (1984), *J. armillaris*, *Q. odoratissima* y *E. fruticosa* mostraron mediana densidad estomática (entre 101 y 299 estomas/mm²), mientras que *C. flexuosa* mostró alta densidad (\geq a 300 estomas/mm²). El valor de densidad estomática obtenido para *C. flexuosa* de la isla La Tortuga (426,12/mm²) es mayor a los reportados por Valerio (1996) y Torrecilla *et al.* (2008) para ejemplares colectados en una zona cercana a las riberas del río Manzanares de Cumaná (estado Sucre) y un matorral denso de restinga de playa Catica (estado Aragua), esto es 373,88/mm² y 389,76/mm², respectivamente. Asimismo, el valor de densidad estomática obtenido es similar al señalado por Gibson (1996) para plantas del desierto en donde las especies comúnmente presentan más de 400 estomas/mm². De acuerdo a Brownlee (2001), en condiciones de alta luminosidad la densidad estomática aumenta. Adicionalmente, Mabrouk *et al.* (1985) refirieron que la sensibilidad estomática a la humedad tiende a ser mayor en las superficies foliares con alta densidad estomática, lo cual puede ser ventajoso en plantas que crecen en ambientes con una baja disponibilidad de agua. Estos planteamientos podrían explicar la alta densidad estomática hallada en *C. flexuosa* de la isla La Tortuga.

Molina-Montenegro (2008) señaló el papel desempeñado por los tricomas en la mitigación de las condiciones estresantes al intervenir en la regulación de la economía hídrica (Ehleringer 1982) y funcionar como barrera protectora contra la alta radiación (Levizou *et al.* 2004) e incluso se ha sugerido que ésta sería la única adaptación funcional ante el aumento de la radiación UV (Visser *et al.* 1994). Karabourniotis *et al.* (1992) demostraron que la pubescencia foliar evita la alteración de la actividad del fotosistema II, gracias a la protección contra altas tasas de radiación UV. Tales planteamientos se restringen sin embargo a superficies foliares con alta densidad de tricomas, condición que no se presentó en los ejemplares de *C. flexuosa* estudiados, en donde los escasos tricomas no pueden ser considerados como coberturas efectivas en la protección de los tejidos subyacentes contra la irradiación excesiva (Lindorf 1992) puesto que su densidad fue mínima (apenas de 1,06/mm²) y limitados sólo a las zonas de nervaduras.

Según Francisco *et al.* (2009), en las halófitas, uno de los mecanismos más eficientes para manejar el exceso de sales que se acumula en las hojas, órganos re-

ceptores finales, es la excreción a través de estructuras especializadas como glándulas y tricomas. Así, en las especies que poseen estas estructuras, una fracción de la sal absorbida es excretada como solución salina. Thomson *et al.* (1969) mostraron que la sal es acumulada en pequeñas vacuolas localizadas en el citoplasma. Posteriormente estas minivacuolas se funden con el plasmalema, expulsando la solución salina a través de las paredes de las células secretoras. De esta manera la solución salina se puede mover llegando hasta las células que bordean la cabeza glandular atravesando hacia el exterior por medio de los poros localizados en la gruesa cutícula. Según Lindorf *et al.* (1991), en muchos halófitos se presentan adaptaciones en las hojas que ayudan a superar el problema de la dificultad en la absorción de agua; tales modificaciones son por ejemplo, glándulas secretoras de sal, tejidos acuíferos, epidermis muy cutinizada y estomas hundidos, las cuales tienden a disminuir la transpiración y a evitar aumentos en la concentración de las sales celulares. Con base en estas aseveraciones y tomando en cuenta que el suelo de la isla La Tortuga es rico en iones de sodio, magnesio y cloruros (Galviz 2012) y que los tricomas glandulares de *J. armillaris* observados son estructuralmente muy similares a las glándulas de secreción salina localizadas en depresiones epidérmicas de las especies de manglar *Avicennia germinans* (Lindorf *et al.* 1991) y *A. marina* (Waisel 1972), es posible, aunque no confirmado en este trabajo, que los tricomas glandulares de *J. armillaris* de la isla La Tortuga funcionen como estructuras secretoras de sal al hallarse esta especie muy cercana al mar y presumiblemente más expuesta a elevadas concentraciones salinas en el suelo. Los individuos de *J. armillaris*, de hecho, aún cuando no constituyen halófitos verdaderos, puesto que su hábitat no está limitado a las orillas marinas, como ocurre con los mangles, habitan en zonas de la isla muy cercanas al mar, por lo cual pudieran presentar algún tipo de adaptación anatómica o fisiológica responsable de la tolerancia relativa al estrés salino.

Los tricomas peltados de *Q. odoratissima* no solamente podrían contribuir a la protección de áreas extensas de las epidermis contra las altas irradiaciones solares, sino que, debido a su forma y manera de incrustarse en la epidermis, dan lugar a microclimas húmedos por donde la difusión de gases es menor, evitando así la transpiración excesiva (Lindorf *et al.* 1991).

De acuerdo con García *et al.* (2008), la presencia de cristales de forma abundante en la epidermis foliar es una característica común en especies que crecen en suelos salinos, especialmente en aquellos con altos contenidos de calcio, debido a su significación fisiológica en la regulación de la concentración interna de este ión. A este respecto, Franceschi & Horner (1980) y Francisco *et al.* (2009) refirieron que uno de los mecanismos que permiten a las plantas que viven en ambientes salinos contrarrestar efectivamente los efectos ocasionados por este tipo de ambiente es la inmovilización de iones en exceso a través de la formación de cristales de oxalato en la epidermis foliar. Según Kostman & Franceschi (2000), la cantidad de cristales de oxalato en una planta es proporcional a la cantidad de calcio disponible en el medio, pudiendo las células cristalíferas funcionar como

sumideros para la acumulación del mismo en algunas plantas.

Con base a tales planteamientos, la presencia de cristales de manera abundante en la epidermis foliar de todas las especies estudiadas podría ser producto del metabolismo de las sales de calcio presentes en el suelo de la isla, el cual, cubierto por una capa de caliza coralina, es rico en iones de calcio, sodio, magnesio y cloruros (Galviz 2012).

Los resultados de este trabajo evidencian que existen rasgos anatómicos foliares en algunos casos comunes a las cuatro especies estudiadas (cutícula gruesa, bajo espesor epidérmico, paredes celulares engrosadas y cristales abundantes), y en otros casos particulares de algunas de éstas, como sucedió con los estomas pequeños, hundidos y abundantes de *C. flexuosa* y *Q. odoratissima*. Tales rasgos son típicos de especies xerófitas y podrían ser considerados como potencialmente adaptativos al ambiente de aridez y alta irradiación presente en la isla La Tortuga. Esta investigación representa un aporte para el conocimiento de los aspectos anatómicos de la flora de la isla La Tortuga, Dependencia Federal venezolana cuya vegetación sólo ha sido estudiada hasta ahora desde el punto de vista taxonómico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Departamento de Biología de la Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, por la dotación de materiales, reactivos y equipos necesarios para la ejecución de este trabajo, así como a la Fundación La Tortuga por su valiosa colaboración en el suministro del personal humano y medios de transporte requeridos para la realización de esta investigación. De igual forma agradecen al Prof. Carlos Velásquez, por su asesoría en la toma de medidas microscópicas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aristeguieta, L. 1956. *El Archipiélago de Los Roques y La Orchila*. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. Editorial Sucre, Caracas.
- Brownlee, C. 2001. The long and the short of stomatal density signals. *Trends Plant Sci.* 6: 441-442.
- Cervigón, F. 1992. *Las Dependencias Federales*. Ex libris, Caracas.
- Chamel, A. 1986. Foliar absorption of herbicides: study of the cuticular penetration using isolated cuticles. *Physiol. Vég.* 24(4): 491-508.
- Daubenmire, R. 1988. *Ecología Vegetal*. Limusa, S.A. de C.V., México.
- Ehleringer, J. 1982. The influence of water stress and temperature on leaf pubescence development in *Encelia farinosa*. *Amer. J. Bot.* 69: 670-675.
- Ewell, J., A. Madriz & J. Tosi. 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. Editorial Sucre, Caracas.
- Fahn, A. & D. Cutler. 1992. *Xerophytes*. Enciclopedia of plant anatomy XIII. Gebrüder Borntraeger, Berlín.

- Fariña, A., D. Arriechi, A. Boada-Sucre & D. Velázquez. 2003. Anatomía comparada de la lámina foliar de las especies de *Heliotropium* L. (Boraginaceae) presentes en Venezuela. *Interciencia* 28: 68-74.
- Franceschi, V. & H. Horner. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* 46: 361-427.
- Francisco, A., M. Díaz, M. Romano & F. Sánchez. 2009. Descripción morfoanatómica de los tipos de glándulas foliares en el mangle blanco *Laguncularia racemosa* L. Gaertn (f). *Acta Microscópica* 18: 237-252.
- Galviz, Y. 2012. Anatomía foliar comparada de *Jacquinia armillaris* Jacq. de la isla La Tortuga y la localidad de Turpialito, Venezuela. Trabajo de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de Oriente. Cumaná.
- García, M., D. Jáuregui & E. Medina. 2008. Adaptaciones anatómicas foliares en especies de angiospermas que crecen en la zona costera del estado Falcón (Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 31: 291-306.
- García, M. & M. Lapp. 2005. Anatomía foliar en especímenes de *Oyedaea verbesinoides* DC. (Asteraceae) creciendo en tres ambientes distintos. *Ernstia* 15 (1-4): 129-143.
- García-Torres, L. & C. Fernández-Quintanilla. 1991. *Fundamentos sobre malas hierbas y herbicidas*. Mundi-Prensa, Madrid.
- Gibson, A. 1996. *Structure-function relations of warm desert plants*. Springer, Berlín.
- Hernández-Caballero, S. 1998. Gran enciclopedia de Venezuela. Vol.1. Editorial Globe. Caracas.
- Hlwatika, C. & B. Bhat. 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: 109-114.
- Hoyos, J. 1985. *Flora de la isla de Margarita*. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Monografía No. 34, Caracas.
- Karabourniotis, G., K. Papadopoulos, M. Papamarkou & Y. Manetas. 1992. Ultra-violet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiol. Plant* 86: 414-418.
- Kostman, T. & V. Franceschi. 2000. Cell and calcium oxalate crystals growth is coordinate to achieve high-capacity calcium regulation in plants. *Protoplasma* 214: 166-179.
- León, E., G. Agostini & P. Rodríguez. 1988a. Morfología y anatomía foliar de especies leñosas venezolanas de *Belencita*, *Capparis*, *Morisonia* y *Steripharma* (Capparaceae). *Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle* 48(129): 94-115.
- León, E., P. Rodríguez & G. Agostini. 1988b. Superficie foliar de especies leñosas de Capparaceae venezolanas observadas al microscopio electrónico de barrido. *Acta Ci. Venez.* 39: 368-374.
- Levizou, E., P. Drilias, G. Psaras & Y. Manetas. 2004. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance mea-

- surements may be misleading when changes in trichome density occur. *New Phytol.* 165: 463-472.
- Lindorf, H., L. de Parisca & P. Rodríguez. 1991. *Botánica: Clasificación. Estructura. Reproducción*. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca, Caracas.
- Lindorf, H. 1992. Anatomía foliar de especies de un bosque húmedo en el Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle* 52: 65-91.
- Mabrouk, A., J. El-Sharkawy & A. Hernández. 1985. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosyn. Res.* 7: 137-149.
- Mauseth, J. 1988. *Plant anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., U.S.A.
- Metcalf, C. & L. Chalk (eds.). 1979. *Anatomy of dicotyledons*. Vol. I. Clarendon Press, Oxford.
- Molina-Montenegro, M. 2008. Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas* 17: 146-154.
- Mott, K., A. Gibson & J. O'Leary. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Pl. Cell Environm.* 5: 455-460.
- Mott, K. & O. Michaelson. 1991. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 78: 76-79.
- Ram, M. & V. Nayyar. 1974. A rapid method of obtaining epidermal peel in plants treatment with cupric sulphate and hydrochloric acid. *Stain Tech.* 49: 114-116.
- Rashid, A. & R. Beg. 1989. A foliar key to family Solanaceae. *Pakistan J. Forestry*. 39: 107-111.
- Roth, I. 1964. *Microtecnica vegetal*. Imprenta de la Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Roth, I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. W. Junk Publishers, Boston.
- Thomson, W., W. Berry & L. Liu. 1969. Localization and secretion of salt by the salt glands of *Tamarix aphylla*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 63: 310-315.
- Torrecilla, P., M. Castro & M. Lapp. 2008. Morfoanatomía foliar en especímenes de *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae) creciendo en tres localidades distintas del estado Aragua (Venezuela). *Ernstia* 19: 35-54.
- Valerio, R. 1996. Anatomía foliar comparada de dos subespecies de *Capparis flexuosa* L. (Capparidaceae). Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad de Oriente. Cumaná.
- Valerio, R., I. De Franco & L. Cumana. 1998. Anatomía foliar comparada de dos subespecies de *Capparis flexuosa* L. (Capparidaceae). *Saber* 10: 7-13.

- Véliz, J. 2012. Flora vascular terrestre de la Dependencia Federal Isla La Tortuga, Venezuela. Trabajo de Ascenso. Departamento de Biología. Universidad de Oriente. Cumaná.
- Visser, A., M. Tosserams, M. Groen, G. Kalis, R. Kwant, G. Magendans & J. Rozema. 1994. The combined effects CO₂ concentration and enhanced UV-B radiation of *Faba* bean. 3. Leaf optical properties, pigments, stomatal index and epidermal cell density. *Plant Ecol.* 128: 208-222.
- Waisel, Y. 1972. Biology of halophytes. Academic Press Inc., New York.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf). In: Metcalfe, C. & L. Chalk (eds.). *Anatomy of dicotyledons*. Vol. I. pp. 97-165. Clarendon Press, Oxford.
- Williams, W. 1980. *Las maravillosas islas venezolanas*. Litografía y tipografía Croma, Caracas.
- Zaman, S. & S. Padmesh. 2009. Leaf anatomical adaptations of selected Kuwait's native plants. *Eur. J. Sci. Res.* 37: 261-268.

