

ANATOMÍA FOLIAR DE ESPECIES DE *Hinterhubera* SCH. BIP. EX WEDD. (ASTERACEAE) PRESENTES EN VENEZUELA Y SU RELACIÓN CON EL HÁBITAT

Glendys Nieves, Pedro Torrecilla, Marlene Lapp y Damelis Jáuregui

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Aragua. ptorreci22@gmail.com

COMPENDIO

El género *Hinterhubera* (Asteraceae, Astereae, Hinterhuberinae) contiene nueve especies endémicas de los Andes colombo-venezolanos. De ellas, siete son exclusivas para Venezuela y dos para la sierra de Santa Marta en Colombia. Las especies de Venezuela (*Hinterhubera adenopetala*, *H. colombica*, *H. ericoides*, *H. imbricata*, *H. lanuginosa*, *H. laseguei* y *H. longiloba*) fueron estudiadas con el propósito de evaluar las características de su anatomía foliar como criterios taxonómicos, y de adaptación al ambiente. Para ello, el material foliar de cada especie fue procesado utilizando técnicas estándar para microscopía de luz, luego se realizó la caracterización de su anatomía. Se encontró que los aspectos de mayor valor como criterios taxonómicos son: los tipos de tricomas, el tipo de hoja según el arreglo del mesofilo, el número de capas de la vaina vascular, así como la presencia de células esclerosadas en ella y el número de cavidades secretoras asociadas al haz vascular de la nervadura principal. Además, las especies muestran caracteres relacionados con las condiciones del páramo, destacando la hoja plegada hacia la superficie abaxial mostrando en ésta una alta densidad de tricomas tectores y glandulares y el desarrollo de clorénquima compacto.

PALABRAS CLAVE

Anatomía foliar, Andes venezolanos, Asteraceae, *Hinterhubera*.

**LEAF ANATOMY OF *Hinterhubera* SCH. BIP. EX WEDD.
(ASTERACEAE) SPECIES PRESENT IN VENEZUELA AND ITS
RELATIONSHIP WITH THE HABITAT**

ABSTRACT

The genus *Hinterhubera* (Asteraceae, Astereae, Hinterhuberinae) accomodates nine species endemic of the Colombian-Venezuelan Andes. Out of them, seven are exclusive to Venezuela and two to Sierra of Santa Marta in Colombia. The species of Venezuela (*Hinterhubera adenopetala*, *H. columbica*, *H. ericoides*, *H. imbricata*, *H. lanuginosa*, *H. laseguei* and *H. longiloba*) were studied in order to evaluate the characteristics of their foliar anatomy as taxonomic and environmental adaptation criteria. For this, the leaf material of each species was processed using standard light microscopy techniques and the characterization of the anatomy was made. It was found that the features of more value as taxonomic criteria are: the different types of trichomes, leaf types on the basis of arrangement of mesophyll, presence of sclerotized cells and number of layers in vascular sheath, and number of secretory cavities in central vascular bundle. In addition, the species showed characteristics related to the environmental conditions of paramo as the leaf folded towards the abaxial face with presence of a high density of tector and glandular trichomes and chlorenchyma with a compact arrangement.

KEY WORDS

Asteraceae, *Hinterhubera*, leaf anatomy, venezuelan Andes.

INTRODUCCIÓN

Hinterhubera Sch. Bip. ex Wedd., es un género endémico de los Andes tropicales, ha sido descrito como sufrútice con hojas alternas densamente agrupadas, lámina linear, apicalmente aguda, coriácea, hirsuta y glandulosa, con capítulos solitarios, heterógamos, disciformes de flores blancas, *pappus* biseriado con serie externa muy corta y la interna con aristas finas y largas (Cuatrecasas y Aristeguieta 1956, Aristeguieta 1964, Sklenáir *et al.* 2005 y Carrillo 2016). Este género consta de nueve especies y se distribuye en las zonas andinas de Colombia y Venezuela (Karaman 2006, Nesom y Robinson 2007). De estos taxa, siete son endémicos de Venezuela (Badillo *et al.* 2008,

Carrillo 2016), particularmente de las cordilleras andinas, desde el estado Mérida hasta las estribaciones andinas del estado Lara. Las especies presentes en Venezuela son: *Hinterhubera adenopetala* Cuatrec. et Aristeg., *H. columbica* Sch.Bip. ex Wedd., *H. ericoides* Wedd., *H. imbricata* Cuatrec. et Aristeg., *H. lanuginosa* Cuatrec. et Aristeg., *H. laseguei* Wedd. e *H. longiloba* M. Carrillo, M. Lapp et P. Torrecilla (Badillo 2001, Carrillo et al. 2016).

Los estudios anatómicos en el género son escasos, pese a que los trabajos realizados por Metcalfe y Chalk (1950) y Metcalfe (1963) mencionan que la anatomía podría aportar características anatómicas relevantes para la clasificación taxonómica de muchas especies de dicotiledóneas. El único antecedente acerca de la anatomía foliar de especies pertenecientes al género *Hinterhubera* es el trabajo de Roth (1974), quien desarrolló una descripción muy detallada de la morfoanatomía foliar de *H. imbricata*, señalando que se trata de una hoja enrollada del tipo ericoide, sécil, con tricomas glandulares abundantes, de cabeza pluricelular, ubicados en depresiones y con estomas elevados, mayormente presentes en la epidermis abaxial; mesofilo compuesto por varias capas de parénquima en empalizada hacia la superficie abaxial y parénquima esponjoso hacia la adaxial.

La condición de amenaza de los ecosistemas que habitan las especies de este género y el escaso conocimiento que se tiene de ellas, por demás endémicas de este territorio, ponen a la orden del día la importancia de realizar aportes a la biología de las mismas, a fin de contribuir a su conservación. Con el presente trabajo se aspira hacer un aporte al conocimiento de la anatomía foliar de las especies de *Hinterhubera*, como parte de su definición taxonómica y ayudar a la comprensión de su adaptabilidad al ambiente característico en el que habitan.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes de *Hinterhubera ericoides*, *H. imbricata* e *H. lanuginosa*, fueron recolectados en campo, tomando muestras del tallo junto con las hojas de tres individuos para cada especie, conservándose en frascos con FAA (Formaldehído-Ácido Acético-Etanol 70%). En el caso de las especies *H. adenopetala*, *H. columbica* e *H. laseguei* se tomaron muestras de exsiccata de tres colecciones distintas, depositadas en el herbario “Victor M. Badillo” (MY) de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, Maracay. Para la especie *H. longiloba* las muestras se obtuvieron del espécimen tipo, el cual está depositado en el Herbario Proyecto Biomedicinas

del Bosque Tropical (IVIC), Miranda (Tabla I). En el caso del material herborizado se tomó la lámina foliar completa, hidratándose en lactofenol por aproximadamente siete meses, siguiendo el procedimiento descrito por Peña y Saralegui (1982) y luego se realizaron los cortes. Todo el material vegetal estudiado fue procesado en el Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal del Instituto de Botánica Agrícola de la Facultad antes indicada.

Para el estudio de las epidermis en vista paradérmica se efectuaron aclarados, colocando las hojas en una mezcla de hipoclorito de sodio al 6%, llevándolas a una estufa a 70°C por 10-15 min; al cabo de ese tiempo las muestras se lavaron tres veces con agua destilada para eliminar el exceso de la solución antes señalada, tiñéndolas con azul de toluidina acuosa (1%) y montándolas en agua-glicerina (1:1), preparando así láminas semipermanentes. Para las secciones transversales, se realizaron cortes a mano alzada en el plano medio de la lámina foliar; estas se tiñeron con azul astra y se montaron de igual forma que los aclarados. Las láminas obtenidas se estudiaron bajo un microscopio óptico Nikon E200 y se fotografiaron con una cámara digital Evolution LDC, acoplada al mismo.

Tomando en cuenta los resultados obtenidos, se realizaron descripciones de la anatomía foliar de cada especie. Posteriormente se elaboró una clave dicotómica de las mismas. Igualmente, conociendo el ambiente donde habitan estas y revisando la literatura especializada con respecto a las adaptaciones anatómicas, se efectuó una discusión de este aspecto en las especies de *Hinterhubera*.

Tabla I. Especies y especímenes analizados para los estudios de la anatomía foliar de siete especies de *Hinterhubera* Sch. Bip. ex Wedd. (Asteroideae, Asteraceae) presentes en Venezuela.

Taxón	Localidad de colección	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbarios
<i>H. adenopetala</i>	Parámo de Piedras Blancas (zona rocosa a 200 m de las antenas).	08° 51' 27,71" N, 70°49' 21,86" O, 4.200 msnm	Carrillo, M. Lapp, P. Torrecilla, Y. Cordero y K. Silva 19 (MY).
	Parámo Los Conejos, caserío Las González vía a laguna de Albarregas.	08° 42' 11" N, -71°12' 33" O, 3.849 msnm.	M. Carrillo, M. Lapp, P. Torrecilla y O. Silva 11 (MY).
	Parámo Los Conejos, caserío Las González vía a laguna de Albarregas.	08° 42' 11" N, -71°12' 33" O, 3.849 msnm	M. Carrillo, M. Lapp, P. Torrecilla y O. Silva 12 (MY).
	Sierra Nevada de Santo Domingo, Parámo de Los Granates: cañada del Padre.	3.370-3.380 msnm	J. Cuatrecasas, L. Ruiz y M. López 28087 (MERF).
<i>H. columbica</i>	El Portachuelo y la laguna El Cienagón.	2.900-3.350 msnm	L. Ruiz, A. Rivas y J. Dugarte 13283 (MERF).
	Parámo El Batallón, a 9 km de la torre de televisión.	420 msnm	J. Cuatrecasas, L. Ruiz y M. López 28411 (MERF).
<i>H. ericoide</i>	Vía Piñango, Parámo de Piedras Blancas, en la curva después de las antenas.	08° 51' 27,5" N, 70°49' 19" O, 4.110 msnm	M. Carrillo, M. Lapp, P. Torrecilla, Y. Cordero y K. Silva 27 (MY).
	Laguna de Mucubají en el Parque Nacional Sierra Nevada.	3.124 msnm	R. Merrill, F. Almeda y M. Knowles 10476 (MERF).
	Sierra Nevada de Santo Domingo, más arriba de la Laguna de Mucubají: hoya del Mucuñuque.	3.800 msnm	J. Cuatrecasas, L. Ruiz y M. López 28113 (MERF).
	De Laguna de Mucubají hacia Laguna Negra.	08° 47' 52" N, -70°49' 20" O, 3.600-3.700 msnm	M. Carrillo, M. Lapp, P. Torrecilla y O. Silva 2 (MY).
<i>H. imbricata</i>	Parámo de Mucuchíes, El Águila.	4.200 msnm	J. Cuatrecasas, L. Ruiz y M. López 28028 (MERF).
	Parque Nacional Sierra La Culata, Laguna Los Guaches.	3.990 msnm	Y. Obregon, J. Hernández y L. Rojas 001 (MERF).

Tabla I. Continuación.

Taxón	Localidad de colección	Coordenadas y altitud	Colectores y Herbarios
<i>H. lanuginosa</i>	Páramo Laguna Negra, Mucubají. Laguna de Mucubají y Laguna Negra. Entre Pico del Aguila y Piñango.	08° 47' 52" N, -70° 49' 20" O, 3.600-3.700 msnm 3.500-3.600 msnm 2.600-3.000 msnm	M. Carrillo, M. Lapp, P. Torrecilla y O. Silva 1 (MY). V. Badillo 5569 (MY). V. Badillo 5458 (MY).
<i>H. laseguei</i>	Sierra Nevada de Santo Domingo-Laguna Negra. Municipio Miranda, camino Pico El Aguila-Piñango. Municipio Miranda, camino Pico El Aguila-Piñango.	3.500 msnm 08° 55' 36,1" N, 70° 51' 10,1" O, 4.065 msnm 08° 55' 36,1" N, 70° 51' 10,1" O, 4.065 msnm	S. López 2028 (MERF). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y M. Castro 386 (MY). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y M. Castro 385 (MY).
<i>H. longiloba</i>	Municipio Santos Marquina, páramo El Rodeo, Parque Nacional Sierra Nevada.	8° 37' 54" N, 70° 58' 56" O, 3.626 msnm	L. Gámez 765 (IVIC).

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LA ANATOMÍA FOLIAR DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *HINTERHUBERA*

Hinterhubera adenopetala

En vista paradérmica, la epidermis adaxial tiene células isodiamétricas a alargadas de paredes anticlinales delgadas, rectas a ligeramente onduladas (Fig. 1A), mientras que la abaxial presenta solo células isodiamétricas, con paredes semejantes a las de la adaxial, pero más delgadas (Fig. 1B). En la lámina foliar se encontraron tricomas glandulares y tectores en las dos epidermis, de los tipos siguientes: a) glandular con pedicelo corto, pluricelular, biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular; en la epidermis abaxial estos tricomas se encuentran en depresiones; b) tector multicelular uniseriado con célula apical elongada y delgada de 6 a 17 μm ; y c) moniliforme. En sección transversal ambas epidermis son uniestratificadas con células cuadrangulares a rectangulares. La hoja es hipostomática con estomas anomocíticos elevados (Fig. 1C) y con cuernos epicuticulares evidentes.

La hoja es isofacial (Fig. 1C). Hacia la zona central del mesofilo el parénquima clorofiliano se observa menos diferenciado en parénquima en empalizada y esponjoso; sin embargo, hacia los márgenes se presentan ambos tipos de clorénquima bien definidos, con una capa de parénquima en empalizada en ambas caras y de dos a tres capas de parénquima esponjoso. Se observan macrosclereidas desde la base foliar hasta la parte media del tercio inferior de la hoja y están orientadas con su eje mayor paralelo al nervio medio (Fig. 1D).

El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática. La nervadura principal es ligeramente convexa en la cara adaxial y convexa en la abaxial. Subepidérmicamente presenta una capa de clorénquima hacia la epidermis adaxial y dos capas hacia la abaxial. En la zona central se evidencia un único haz vascular colateral cerrado, rodeado por una doble vaina, la externa formada mayormente por células esclerenquimáticas y la interna por parenquimáticas; asociado a dicho haz se presentan tres cavidades secretoras (Fig. 1E).

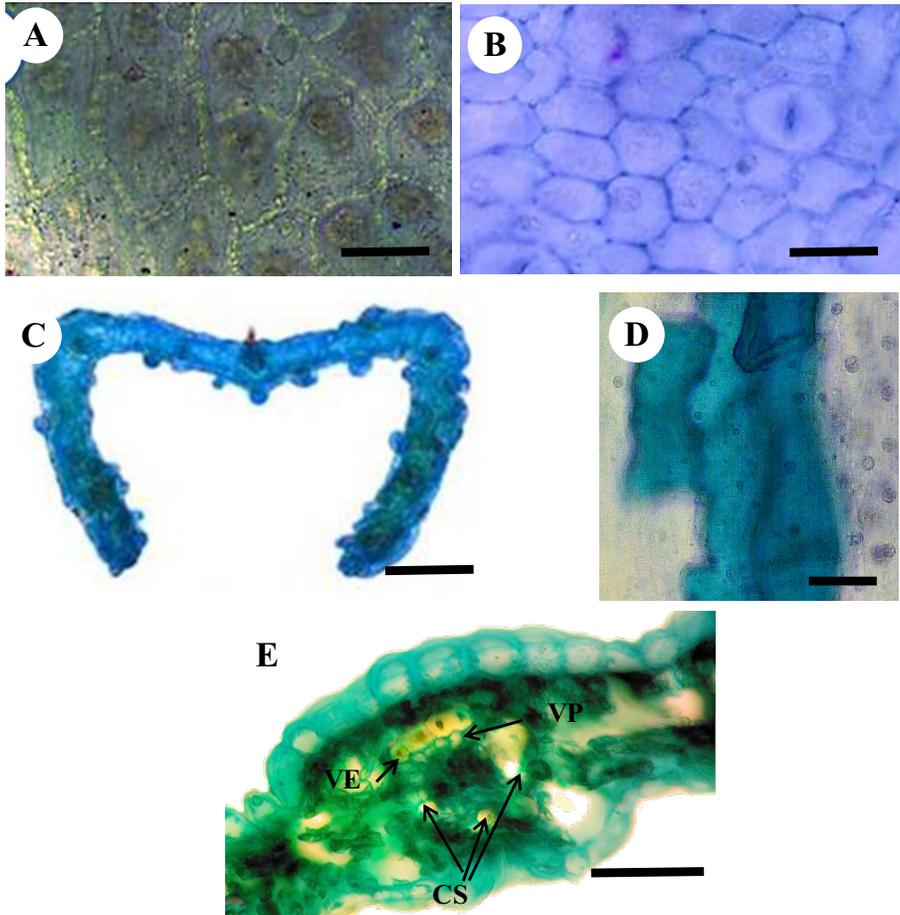


Fig. 1. Anatomía foliar de *Hinterhubera adenopetala*. A. y B. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxial y abaxial. C. Vista general de la lámina foliar, en sección transversal. D. Detalle de macroesclereidas. E. Detalle de haz vascular de la nervadura central. CS: cavidad secretora; VP: vaina parenquimática; VE: vaina esclerenquimática. Barras A, B, D, E y F = 30 μ m; C = 300 μ m.

Hinterhubera columbica

En vista paradérmica, la epidermis adaxial presenta células principalmente isodiamétricas de paredes anticlinales delgadas, rectas a ligeramente onduladas (Fig. 2A), mientras que la abaxial tiene células semejantes a las de la adaxial, pero con paredes más delgadas (Fig. 2B). En la lámina foliar

se encontraron tricomas glandulares y tectores en las dos epidermis, de los tipos siguientes: a) glandular con pedicelo largo pluricelular biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular, en la epidermis abaxial estos tricomas se encuentran en depresiones; b) tector multicelular uniseriado con célula apical elongada y delgada de 8 μm (Fig. 2C) y c) moniliforme (Fig. 2D). En sección transversal ambas epidermis son uniestratificadas con células cuadrangulares a rectangulares. La hoja es hipostomática con estomas anomocíticos elevados con cuernos epicuticulares evidentes.

La hoja es isofacial (Figs. 2E y 2F), con una a dos capas de parénquima clorofiliano en empalizada laxo hacia la epidermis adaxial y una capa hacia la abaxial; en el centro del mesofilo se observan dos a tres capas de parénquima esponjoso laxo, cuyas células tienen formas isodiamétricas, de paredes ligeramente gruesas. En esta región, se presentan numerosas macrosclereidas (Fig. 2G), las cuales se distribuyen desde la base foliar y se extienden hacia el tercio superior de la hoja, adoptando forma de cuña; dichas células son visibles próximas al haz vascular del nervio medio en sección transversal.

El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática con una a dos esclereidas. La nervadura principal es plana hacia la superficie adaxial y convexa hacia la abaxial; subepidérmicamente presenta una capa de clorénquima hacia ambas caras y en la zona central se evidencia un único haz vascular rodeado por una doble vaina, la externa compuesta de células parenquimáticas y la interna formada mayoritariamente por células esclerosadas; asociado a dicho haz se observa una cavidad secretora (Fig. 2H).

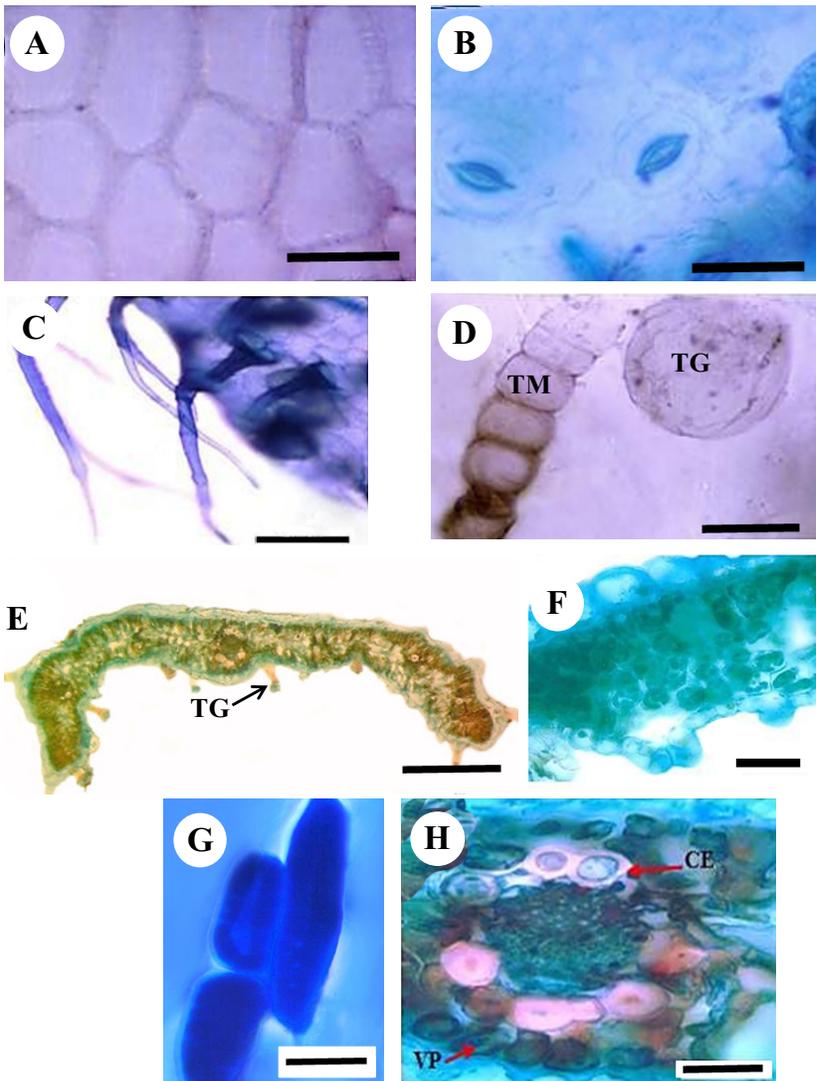


Fig. 2. Anatomía foliar de *Hinterhubera columbica*. A. y B. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxial y abaxial. C. Tricoma tector, multicelular, uniseriado con célula apical elongada. D. Tricoma moniliforme. E. Vista general de la lámina foliar, en sección transversal. F. Estomas elevados. G. Detalle de macroesclereidas. H. Detalle del haz vascular de la nervadura central. CE: célula esclerenquimática; TG: Tricoma glandular; TM: tricoma moniliforme; VP: vaina parenquimática. Barra A, B, D, F, G, H = 30 μ m; C = 100 μ m; E = 200 μ m.

Hinterhubera ericoide

En vista paradérmica, la epidermis adaxial tiene células isodiamétricas a ligeramente alargadas, con paredes anticlinales gruesas, rectas a ligeramente onduladas (Fig. 3A), mientras que la abaxial presenta células isodiamétricas a alargadas, con paredes similares a las de la adaxial, pero más delgadas (Fig. 3B). En la lámina foliar se encontraron tricomas glandulares y tectores en las dos epidermis, de los tipos siguientes: a) glandular con pedicelo corto pluricelular biseriado y cabeza secretora globosa (Figs 3B y 3C), en la epidermis abaxial se encuentran en depresiones; b) tector multicelular uniseriado con célula apical elongada y delgada de 6 μm ; y c) moniliforme. En sección transversal, ambas epidermis son uniestratificadas, con células cuadrangulares a rectangulares. La hoja es hipostomática, con estomas anomocíticos levemente levantados, con cuernos epicuticulares evidentes.

La hoja es bifacial (Fig. 3D), tendiendo a ser isofacial hacia los márgenes con la presencia de una capa de parénquima en empalizada en la zona abaxial; en la adaxial está constituida por una o dos y en ocasiones tres capas de parénquima en empalizada compacto a laxo, mientras que hacia la abaxial hay uno a tres estratos de parénquima esponjoso laxo. Se observan macrosclereidas alargadas desde la base foliar hasta el tercio superior de la hoja.

El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática con células de paredes gruesas. La nervadura principal es plana hacia la superficie adaxial y prominentemente convexa hacia la abaxial; subepidérmicamente presenta hacia la cara adaxial una capa de parénquima en empalizada laxo y el resto del área está ocupada por parénquima esponjoso laxo y en la zona central se evidencia un único haz vascular colateral cerrado, rodeado por una vaina parenquimática de paredes relativamente gruesas; asociado a dicho haz se observa una cavidad secretora (Fig. 3E).

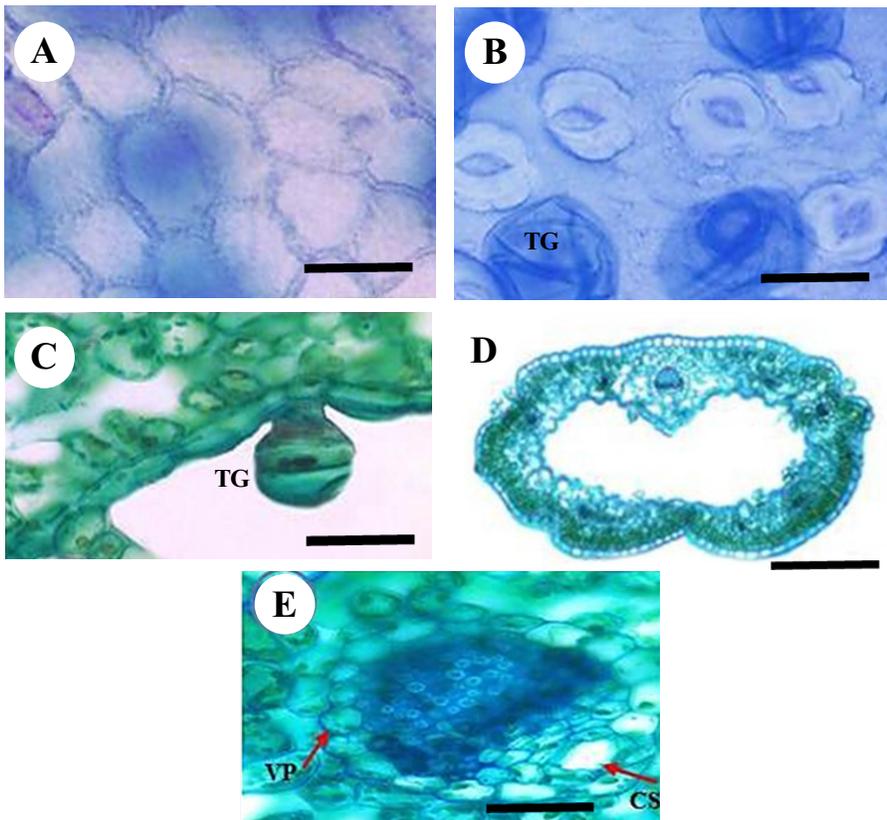


Fig. 3. Anatomía foliar de *Hinterhubera ericoide*. A. y B. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxial y abaxial. C. Tricoma glandular multicelular biseriado con pedicelo corto. D. Vista general de la lámina foliar, en sección transversal. E. Detalle del haz vascular de la nervadura central. CS: cavidad secretora; TG: Tricoma glandular; VP: vaina parenquimática. Barra A, B, C, E = 30 μ m; D = 300 μ m.

Hinterhubera imbricata

En vista paradérmica, la epidermis adaxial tiene células mayormente alargadas de paredes anticlinales delgadas y rectas (Fig. 4A), mientras que la abaxial presenta células isodiamétricas a alargadas, de paredes delgadas, rectas a ligeramente onduladas (Fig. 4B). En la lámina foliar se encontraron tricomas glandulares y tectores en las dos epidermis, de los tipos siguientes: a) glandular con pedicelo corto pluricelular biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular, en la epidermis abaxial estos tricomas se encuentran

en depresiones; b) tector multicelular uniseriado con célula apical elongada y delgada de 16-34 μm . En sección transversal ambas epidermis son uniestratificadas, las células presentan formas redondeadas a rectangulares. La hoja es hipostomática, con estomas anomocíticos levemente levantados, con cuernos cuticulares evidentes.

La hoja tiende a ser isofacial (Fig. 4C), conformada por células clorenquimáticas redondeadas formando un tejido compacto; sin embargo, hacia los márgenes de la lámina presenta una o dos capas de parénquima en empalizada discontinua en la cara adaxial y solo un estrato hacia la abaxial. Se observan numerosas macrosclereidas (Fig. 4D) en la base foliar y se extienden en cuña hacia el tercio inferior de la hoja.

El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática de paredes relativamente gruesas. La nervadura principal es plana hacia la superficie adaxial y convexa hacia la abaxial; subepidérmicamente presenta parénquima clorofiliano homogéneo y compacto. En la zona central se evidencia un único haz vascular colateral cerrado, rodeado por una vaina parenquimática; asociado a dicho haz se observa una cavidad secretora (Fig. 4E).

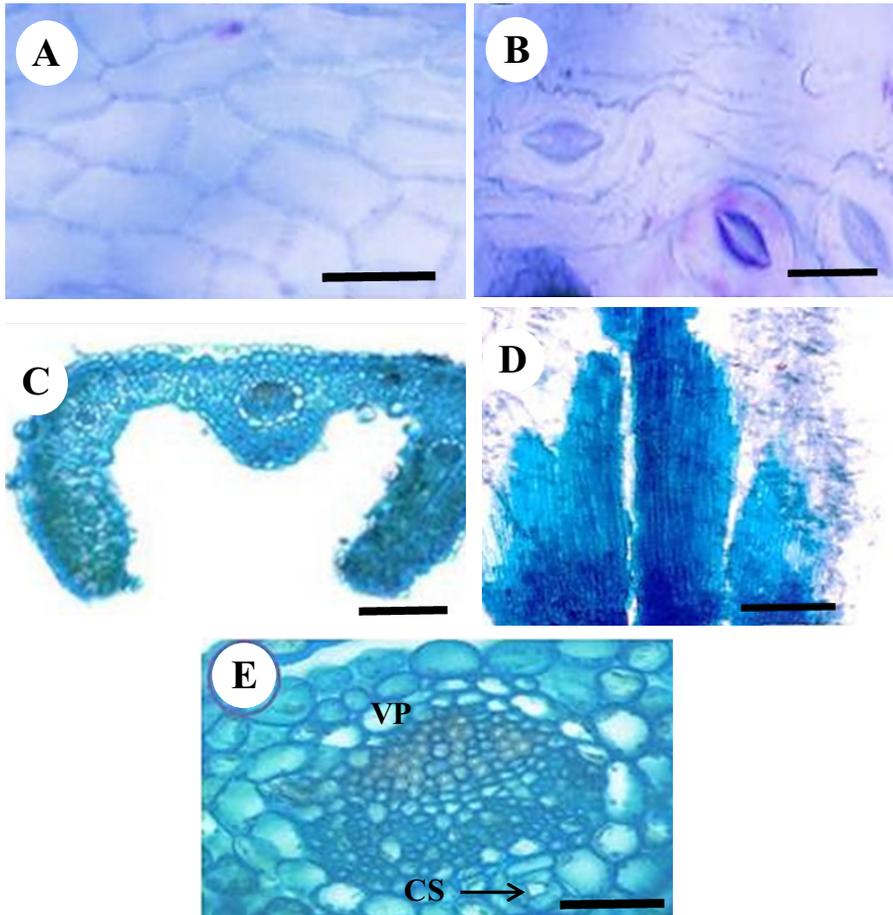


Fig. 4. Anatomía foliar de *Hinterhubera imbricata*. A. y B. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxial y abaxial. C. Vista general de la lámina foliar, en sección transversal. D. Detalle de macrosclereidas. E. Detalle de haz vascular de la nervadura central. CS: cavidad secretora; TG: Tricoma glandular; VP: vaina parenquimática. Barra A, B, E = 30 μm ; C, D = 300 μm .

Hinterhubera lanuginosa

En vista paradérmica, la epidermis adaxial tiene células isodiamétricas a alargadas, de paredes anticlinales gruesas, rectas a levemente onduladas (Fig. 5A), y la abaxial presenta solo células isodiamétricas con paredes delgadas, rectas a onduladas (Fig. 5B). En la lámina foliar se encontraron

tricomas glandulares y tectores en las dos epidermis, de los tipos siguientes: a) glandular con pedicelo largo pluricelular biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular, en la epidermis abaxial estos tricomas se encuentran en depresiones; b) tector multicelular uniseriado con célula apical elongada y delgada de 12-21 μm . En sección transversal ambas epidermis son uniestratificadas con células redondeadas a rectangulares. La hoja es hipostomática, con estomas anomocíticos levemente levantados con cuernos epicuticulares (Fig. 5C).

La hoja es bifacial (Fig. 5D); consta de una a dos capas de parénquima en empalizada compacto y dos a cinco estratos de parénquima esponjoso compacto. Se observan numerosas macroesclereidas en la base foliar y se extienden en cuña hacia el tercio inferior de la hoja.

El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática. La nervadura principal es plana en la cara adaxial y convexa hacia la abaxial; hacia la epidermis adaxial presenta una a dos capas de parénquima en empalizada y hacia la cara abaxial se observan tres a cuatro capas de parénquima esponjoso. En la zona central se evidencia un único haz vascular colateral cerrado, rodeado de una vaina parenquimática (Fig. 5E).

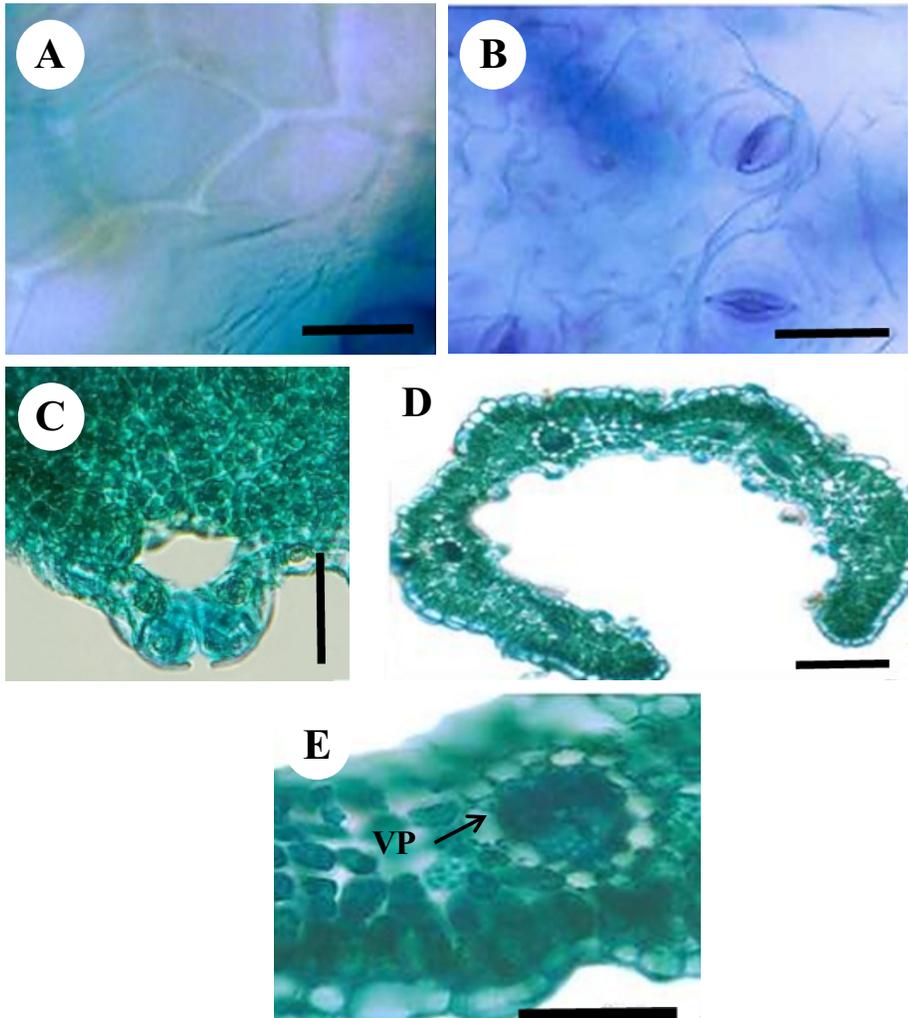


Fig. 5. Anatomía foliar de *Hinterhubera lanuginosa*. A. y B. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxial y abaxial. C. Detalle de la anterior, nótese estoma elevado con cuernos cuticulares. D. Vista general de la lámina foliar, en sección transversal. E. Detalle de haz vascular de la nervadura central. VP: vaina parenquimática. Barra A, B, C, E = 30 μ m; D = 300 μ m.

***Hinterhubera lasegui*.**

En vista paradérmica, la epidermis adaxial tiene células isodiamétricas a alargadas de paredes anticlinales gruesas, rectas a levemente onduladas (Fig. 6A) y la abaxial presenta células mayormente isodiamétricas con paredes similares a las de la adaxial (Fig. 6B). En la lámina foliar se encontraron tricomas glandulares y tectores en las dos epidermis, de los tipos siguientes: a) glandular con pedicelo corto pluricelular biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular (Fig. 6C), en la epidermis abaxial estos tricomas se encuentran en depresiones; b) tector con pedicelo multicelular uniseriado con célula apical elongada y delgada de 9 a 17 μm (Fig. 6D) y c) moniliforme. En sección transversal ambas epidermis son uniestratificadas y las células presentan forma rectangular en la epidermis adaxial, mientras que en la abaxial son de redondeadas a rectangulares. La hoja es hipostomática, con estomas anomocíticos levemente levantados y con cuernos cuticulares evidentes.

La hoja es isofacial (Fig. 6E). En la cara adaxial se encuentra de una a dos capas de parénquima clorofiliano en empalizada y una capa en la cara abaxial; mientras que en el centro hay dos a tres capas de parénquima esponjoso laxo, cuyas células presentan formas isodiamétricas de paredes ligeramente gruesas. Se observan numerosas macrosclereidas en la base foliar y se extienden en cuña hacia el tercio medio de la hoja.

El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática; la cual en algunos casos presenta células esclerosadas. La nervadura principal es plana hacia la epidermis adaxial y convexa hacia la abaxial; subepidérmicamente presenta hacia la epidermis adaxial una capa de parénquima en empalizada, mientras que hacia la abaxial muestra parénquima esponjoso compacto y en la zona central se evidencia un único haz vascular colateral cerrado, rodeado por una vaina parenquimática con algunas células esclerosadas; asociado a dicho haz se observa una cavidad secretora (Fig. 6F).

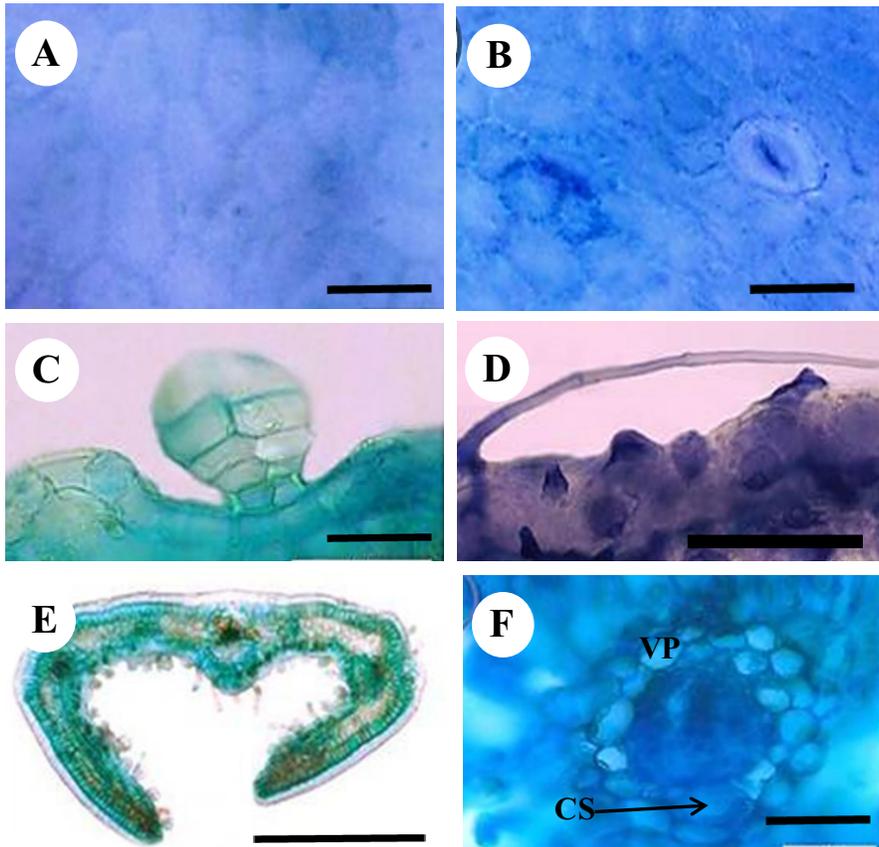


Fig. 6. Anatomía foliar de *Hinterhubera laseguei*. A. y B. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxial y abaxial. C. Tricoma glandular multicelular biseriado con pedicelo corto. D. Tricoma tector, multicelular, uniseriado con célula apical elongada. E. Vista general de la lámina foliar, en sección transversal. F. Detalle de haz vascular de la nervadura central. CS: cavidad secretora; VP: vaina parenquimática. Barra A, B, C, F = 30 μm ; D = 100 μm ; E = 300 μm .

Hinterhubera longiloba.

En vista paradérmica ambas epidermis (Figs. 7A y 7B) tienen células isodiamétricas a alargadas, de paredes anticlinales delgadas, rectas a ligeramente onduladas. En la lámina foliar se encontraron tricomas glandulares y tectores en las dos epidermis, de los tipos siguientes: a) glandular con pedicelo largo pluricelular biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular (Fig. 7C); en

la epidermis abaxial estos tricomas se encuentran en depresiones; b) tector multicelular uniseriado con célula apical elongada y delgada de 10-13 μm ; y c) moniliforme. En sección transversal ambas epidermis son uniestratificadas, con células cuadrangulares a rectangulares. La hoja es hipostomática con estomas anomocíticos levemente levantados y con cuernos epicuticulares evidentes.

La hoja es isofacial (Fig. 7D). En la cara adaxial se observan una a dos capas de parénquima clorofiliano en empalizada compacto y en la abaxial una capa de parénquima en empalizada laxo, llegando a ser dos capas hacia los márgenes de la lámina; mientras que en el centro hay dos a tres capas de parénquima esponjoso compacto, cuyas células presentan formas isodiamétricas de paredes ligeramente delgadas. Se observan numerosas macrosclereidas en la base foliar y se extienden en cuña hacia el tercio superior de la hoja en torno al nervio medio.

El sistema vascular está formado por haces vasculares colaterales cerrados rodeados por una vaina parenquimática con dos a tres células esclerosadas. La nervadura principal es plana hacia la epidermis adaxial y levemente convexa hacia la epidermis abaxial; subepidérmicamente hacia la epidermis adaxial se observan una a dos capas de parénquima en empalizada y hacia la abaxial una capa, el resto del área está ocupada por parénquima esponjoso de células isodiamétricas y en la zona central se evidencia un único haz vascular colateral cerrado, rodeado por una vaina parenquimática con tres a cuatro células esclerosadas; asociado a dicho haz se observa una cavidad secretora (Fig. 7E).

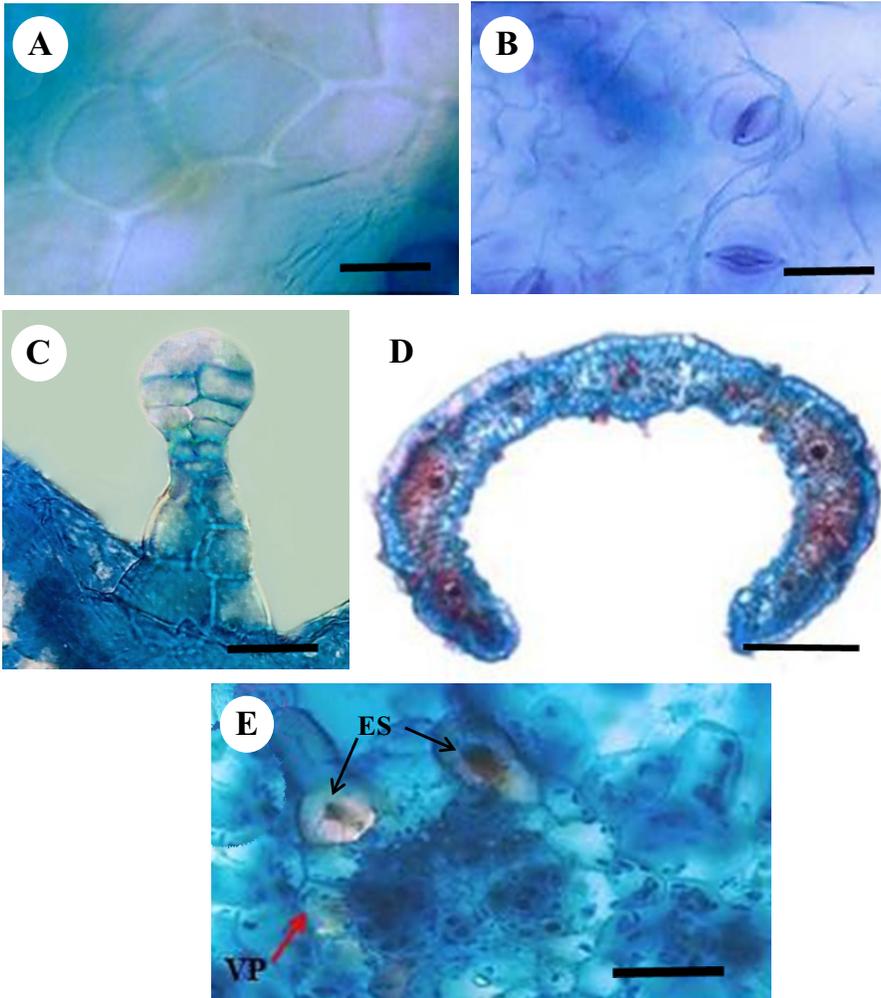


Fig. 7. Anatomía foliar de *Hinterhubera longiloba*. A. y B. Vistas paradérmicas de las epidermis adaxial y abaxial. C. Tricoma glandular multicelular biseriado con pedicelo largo. D. Vista general de la lámina foliar, en sección transversal. E. Detalle de haz vascular la nervadura central. ES: células esclerenquimáticas; VP: vaina parenquimática. Barra A, B, C, E = 30 µm, D = 300 µm.

CLAVE ANATÓMICA PARA LA SEPARACIÓN DE LAS ESPECIES

- 1- Tricomas moniliforme presentes..... 2
Tricomas moniliforme ausentes..... 6
- 2- Hoja bifacial..... *H. ericoides*
Hoja isofacial..... 3
- 3- Tricoma glandular con pedicelo corto 4
Tricoma glandular con pedicelo largo 5
- 4- Nervadura principal con tres cavidades secretoras asociadas al haz vascular *H. adenopetala*
Nervadura principal con una cavidad secretora asociada al haz vascular *H. laseguei*
- 5- Vaina parenquimática doble rodeando al haz vascular central, la interna compuesta principalmente por células esclerosadas y la externa formada solo por células parenquimáticas..... *H. columbica*
Vaina parenquimática simple rodeando al haz vascular central, compuesta principalmente por células parenquimáticas, con tres o cuatro células esclerosadas..... *H. longiloba*
- 6- Cavidades secretoras asociadas al haz vascular de la nervadura principal presentes. Tricoma glandular con pedicelo corto *H. imbricata*
Cavidades secretoras asociadas al haz vascular de la nervadura principal ausentes. Tricoma glandular con pedicelo largo *H. lanuginosa*

DISCUSIÓN

IMPLICACIONES TAXONÓMICAS DE LA ANATOMÍA FOLIAR

Hinterhubera tiene una anatomía foliar con rasgos que permiten delimitar sus especies. Diversos autores han destacado la importancia de la epidermis desde el punto de vista taxonómico (Adedeji y Jewoola 2008, Cabrera 2012, Silva-Moure 2012, Silva-Moure *et al.* 2014, Lapp *et al.* 2013); sin embargo, en los taxones estudiados hay poca variación en la forma de las células, predominando las isodiamétricas en ambas epidermis. Se observó cierta variación en las paredes anticlinales, pero poco significativa como para apoyar la separación a nivel específico, excepto en el caso de *H. lanuginosa*, ya que tiene las

paredes celulares anticlinales más gruesas que el resto en la epidermis adaxial y con mayor ondulación en la epidermis abaxial. Los tricomas si aportan información relevante para la separación de grupos de ellas, ratificando lo señalado por Solereder (1908). En Asteraceae distintos autores han confirmado la importancia de los tipos de tricomas en la delimitación a nivel específico, tal es el caso de Delbón *et al.* (2007), Adedeji y Jewoola (2008), Cabrera (2012), Silva-Moure (2012) y Lapp *et al.* (2013). En *Hinterhubera* se encontraron cuatro tipos de tricomas variables: glandulares con pedicelo corto pluricelular biseriado y con pedicelo largo pluricelular biseriado; tricomas tectores con célula terminal elongada y tricomas moniliformes. La ausencia de tricomas moniliformes separa a *H. imbricata* e *H. lanuginosa* del resto de las especies que si los presentan; *H. adenopetala*, *H. ericoide*, *H. imbricata* y *H. laseguei* se diferencian por tener tricomas glandulares con pedicelo corto pluricelular biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular, mientras que *H. columbica*, *H. lanuginosa* e *H. longiloba* presentan tricomas glandulares con pedicelo largo pluripluricelular biseriado y cabeza secretora globosa pluricelular; todas las especies, poseen el tipo de tricoma tector pluricelular uniseriado con célula apical elongada y delgada. La combinación de tipos de tricomas permite formar grupo de especies. El tricoma glandular con pedicelo pluricelular biseriado ya había sido señalado por Roth (1974) para *H. imbricata*.

El tipo de hoja según el arreglo del mesofilo permite separar a *H. ericoide* y *H. lanuginosa* del resto de las especies, por presentar hojas bifaciales, mientras que el resto muestran hojas isofaciales. Tal como señalaron Olivera-González *et al.* (2008) y Lapp *et al.* (2013) en aquellas especies que presentan hojas adpresas al tallo, es común el desarrollo de parénquima en empalizada en la cara abaxial, debido al efecto de la radiación solar incidente.

Todas las especies de *Hinterhubera* presentan vaina parenquimática bordeando los haces vasculares de las semiláminas y de la nervadura central; sin embargo, en *H. adenopetala* y *H. columbica* se presentan dos vainas rodeando al haz vascular central, pero en posición inversa, en la primera especie la interna es parenquimática y la externa tiene células esclerosadas, mientras que en el segundo taxón la interna está compuesta mayoritariamente por células esclerosadas, muy notorias por su tamaño y el grosor de sus paredes y la externa está formada solo por células parenquimáticas. Asimismo, en la vaina parenquimática de *H. laseguei* y *H. longiloba* son evidentes unas pocas células esclerosadas. La presencia o ausencia de una vaina parenquimática rodeando al haz vascular de la nervadura principal ha sido considerada

de valor taxonómico por Milan *et al.* (2006) y por Lapp *et al.* (2013). En particular, la cantidad relativa de tejido de sostén asociada al haz vascular fue considerada relevante en la delimitación de especies de *Artemisia*-Asteraceae (Noorbakhsh *et al.* 2008), pero sin hacer un análisis detallado de la vaina vascular presente en los haces de los taxones que estudiaron.

Todas las especies presentan macrosclereidas agrupadas formando una cuña desde la base foliar hasta el tercio medio de la lámina, llegando en algunos casos hasta el tercio superior. Este carácter fue reportado por Roth (1974) en su estudio de la anatomía foliar de *Hinterhubera imbricata*.

En la mayoría de las especies se observó la presencia de una cavidad secretora asociada al haz vascular del nervio medio, salvo en *H. lanuginosa* que no presenta y en *H. adenopetala*, en la que generalmente, se diferencian tres cavidades. Castro *et al.* (1997) y Lapp *et al.* (2013) indicaron que la presencia de cavidades secretoras puede tener importancia para la separación de taxones. El número de cavidades o ductos de secreción ha sido indicado como un carácter que permite la separación de especies de *Aldama* La Llave-Asteraceae (Oliveira *et al.* 2013, Silva *et al.* 2014); sin embargo, Filartiga *et al.* (2016), encontraron que el número y posición de ellas en las hojas de 17 especies de dicho género pueden variar en la vena media, inclusive en las hojas de un mismo individuo, ya que solo en dos especies, el rasgo fue constante, por lo que este carácter debe ser usado con cuidado. En el caso de las especies de *Hinterhubera*, este carácter resultó importante para la separación de las mismas.

RELACIÓN ANATOMÍA-AMBIENTE

Es importante resaltar que las especies estudiadas crecen en los páramos entre los 1.000 y los 4.610 msnm (Carrillo 2016). Los ambientes de páramo se caracterizan por presentar alta radiación solar en el día, bajas temperaturas nocturnas y fuertes vientos fríos y secos, lo que favorece la presencia de características xeromórficas en la lámina foliar; la mayoría de estas características están involucradas en los mecanismos para maximizar la eficiencia en el uso de agua y regular la cantidad de agua transpirada, así como en la regulación de la cantidad de luz y calor que llega a la hoja (Silva-Moure 2012, Lapp 2014).

Debido a lo anterior, las plantas estudiadas presentan características anatómicas que les permiten sobrevivir a estas condiciones ambientales xéricas. La hoja de *Hinterhubera* es ericoide (Roth 1974) y se presenta más o menos aplicada

al tallo, reduciendo así la exposición directa de la lámina a la radiación solar; el caso más extremo es *H. imbricata* con sus hojas totalmente adpresas. La lámina se muestra revoluta hacia la cara abaxial, que es la cara expuesta al exterior. Según Roth (1974) esta extensión de la lámina que la hace revoluta, sería producto de la acción de un meristema foliar de acción secundaria en la cara abaxial, por lo que toda la epidermis que lo conforma sería epidermis abaxial; esto basado en sus propias observaciones y en los planteamientos para Ericaceae de Hagerup (1953, citado por Roth 1974). Este plegamiento de la lámina conforma un área confinada que propicia la generación de un microclima en su interior que permite evitar las drásticas fluctuaciones de temperatura y reduce las pérdidas de agua por transpiración. Aunado a esto, una cutícula más pared celular gruesa contribuye a proteger a los tejidos fotosintéticos de la radiación solar por un incremento de la reflectancia evitando que los tejidos internos puedan calentarse excesivamente, tal como ha sido señalado por Roth (1974) y Lindorf *et al.* (1991). La cutícula gruesa, particularmente en la superficie adaxial, se ha asociado a condiciones de aridez, ya que puede ejercer una acción mecánica que evita que los tejidos foliares colapsen cuando el déficit hídrico es marcado (Roth 1974). Esta amenaza de colapso de los tejidos producto del déficit hídrico se ve reducida igualmente por la presencia de tejidos mecánicos; en este sentido, todas las especies de *Hinterhubera* presentan tejido esclerenquimático compacto conformado por macrosclereidas, desde la base hasta el tercio medio o superior del mesofilo, permitiendo así mantener la rigidez de la hoja adpresa al tallo. En los casos de *H. adenopetala*, *H. columbica*, *H. laseguei* y *H. longiloba* se observan algunas células esclerenquimáticas en torno al haz vascular de forma discontinua.

Según Parkhurst (1978), la presencia de estomas en ambas o una sola epidermis, es una característica vinculada a la adaptación a condiciones ambientales determinadas; en el caso de *Hinterhubera*, todas las especies son hipoestomáticas, quedando por tanto los estomas protegidos en el área semiconfinada por el plegamiento foliar. Esta zona presenta una profusión de tricomas tectores y glandulares en densidades variables. Asimismo, se ha indicado que los tricomas pluricelulares favorecen el establecimiento de una capa de aire estático en la superficie de la hoja, que actúa como control térmico al reducir el enfriamiento por convección de la lámina foliar (Ely y Torres 2003).

El tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo tiene valor adaptativo; en este sentido, Torres *et al.* (1996) atribuyen la hoja isofacial a condiciones ambientales determinadas, ya que favorece el proceso de fotosíntesis independientemente

cual sea la posición de la hoja. En *Hinterhubera* se presenta tanto el mesofilo bifacial como el isofacial, con distintos grados de compactación del tejido clorenquimático. El mesofilo compacto evita que se acumule agua intercelular incrementando su resistencia a la congelación (Shields 1950).

En cuanto a los haces vasculares, la presencia de vaina parenquimática o esclerenquimática han sido señalados como caracteres útiles para incrementar la difusión del agua en toda la hoja y para dar mayor resistencia a la misma (Roth 1974, Torres y Robles 1996, Ely y Torres 2003). En *Hinterhubera* es una constante la presencia de vaina parenquimática entorno a los haces vasculares.

La presencia de canales secretores, tal como ocurre en la mayoría de las especies de *Hinterhubera* (a excepción de *H. lanuginosa*), ha sido señalada como carácter adaptativo para las relaciones hídricas de la planta; ya que, según Fahn y Cutler (1992), los vapores de las sustancias secretadas evitan la evaporación del agua y por ende el descenso de la temperatura, manteniendo así la humedad y evitando el enfriamiento. Cabría preguntarse si la profusión de tricomas glandulares en las especies estudiadas pueda cumplir una función similar, sobre todo considerando que la sustancia que secretan no parece ser urticante, lo cual le asignaría una función de protección ante los herbívoros. Claro está, definir esto último amerita estudios adicionales.

AGRADECIMIENTO

Al Consejo de Desarrollo científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela (CDCH-UCV) por el financiamiento del presente trabajo, mediante el proyecto de grupo N° 01-8624-2013. A la Auxiliar Docente Yesimar Santana por su valiosa colaboración en las preparaciones anatómicas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adedeji, O. and O. A. Jewoola. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. 36: 7-16.
- Aristeguieta, L. 1964. Flora de Venezuela. Compositae. Volumen X, I Parte. Instituto Botánico y Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas. 486 p.
- Badillo, V. 2001. Lista actualizada de las especies de la familia Compuestas (Asteraceae) de Venezuela. Ernstia 11: 147-215.

- Badillo, V., S. Díaz-Piedrahita y C.E. Benítez. 2008. Asteraceae. *In*: Hokche, O., P. Berry y O. Huber (Eds.). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. 226-236. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas, Venezuela. 859 p.
- Cabrera, L. 2012. Estudio anatómico foliar con fines taxonómicos de especies de *Gongylolepis* R.H. Schomb. (Mutisioideae-Asteraceae) presentes en Venezuela. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 61 p.
- Carrillo, M. 2016. Estudio taxonómico de *Hinterhubera* Sch. Bip. *ex* Wedd. (Asteroideae, Asteraceae) en Venezuela. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 88 p.
- Carrillo, M., M. Lapp y P. Torrecilla. 2016. Nueva especie de *Hinterhubera* Sch. Bip. *ex* Wedd. (Astereae-Asteraceae). *Ernstia* 26: 43-52.
- Castro, M., H. de Freitas Leitão-Filho e W. R. Monteiro. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Rev. Bras. Bot.* 20: 163-174.
- Cuatrecasas, J. y L. Aristeguieta. 1956. Flora de los páramos. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 17: 98-104.
- Delbón, N., M.T. Cosa y N. Dottori. 2007. Anatomía de órganos vegetativos en *Flourensia campestris* y *F. oolepis* (Asteraceae), con especial referencia a las estructuras secretoras. *Arnaldoa* 14: 61-70.
- Ely, F. y F. Torres. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3: 101-115.
- Fahn, A. and D. Cutler. 1992. Xerophytes. *In*: Linsbauer, B., F. Tischlery and A. Pascher (Eds.). *Encyclopedia of plant anatomy*. 1-177. Gebruder Borntraeger. Berlin, Germany. 180 p.
- Filartiga, A., L. Bassinello, V. Filippi, G.M. Bombo and B. Appezzato-da-Glória. 2016. Secretory duct distribution and leaf venation patterns of *Aldama* species (Asteraceae) and their application in taxonomy. *Botany* 94: 1161-1170.

- Karaman, V. 2006. Phylogeny of *Hinterhubera*, *Novenia* and related genera based on the nuclear ribosomal (nr) DNA sequence data (Asteraceae: Astereae). Thesis o Dissertation of Doctor of Philosophy. Department of Biological Sciences. Graduate Faculty. Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College. Baton Rouge, United States. 191 p.
- Lapp, M. 2014. Sistemática de *Pentacalia* Cass. y *Monticalia* Jeffrey (Asteroideae-Asteraceae) en Venezuela. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 445 p.
- Lapp, M. D. Jáuregui, P. Torrecilla y T. Ruiz-Zapata. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* 23: 25-46.
- Lindorf, H., L. de Parisca y P. Rodríguez. 1991. Botánica: clasificación, estructura, reproducción. Universidad Central de Venezuela, Ediciones de la Biblioteca. Caracas, Venezuela. 585 p.
- Metcalf, C. 1963. Comparative anatomy as a modern botanical discipline. *Advance in Botanical Research* 1. Academic Press. London, England. 101-141 p.
- Metcalf, C. and L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol II. 2nd. edition. Clarendon Press. Oxford, England. 1500 p.
- Milan, P., A. Hissae Hayashi and B. Appezzato-da-Gloria. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Braz. Arch. Biol. Techn.* 49: 135-144.
- Nesom, G. and H. Robinson. 2007. XV. 2. Subtribe Hinterhuberinae. *In*: Kubitzki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants*. Kadereit J. W. and C. Jeffrey (Eds.). *Families and genera of vascular plants*, vol. VIII, Flowering plants, Eudicots, Asterales. 294-298. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 636 p.
- Noorbakhsh, S. N. A. Ghahreman, F. Attar and K. Mahdigholi. 2008. Leaf anatomy of *Artemisia* (Asteraceae) in Iran and its taxonomic implications. *Iran. J. Bot.* 14: 54-69
- Oliveira, T.S., A.B. Bombo and B. Appezzato-da-Glória. 2013. Anatomy of vegetative organs with an emphasis on the secretory structure of two species of *Aldama* (Asteraceae-Heliantheae). *Botany* 91: 335-342.

- Olivera-González, P., C. Tamariz y C. W. Maximiliano. 2008. Morfo-anatomía de *Perezia coerulescens* Wedd. (Asteraceae). *Arnaldoa* 15: 255-261.
- Parkhurst, D. 1978. The adaptative significance of stomatal occurrence on one or both surface of leaves. *J. Ecol.* 66: 367-383.
- Peña, E. y H. Saralegui. 1982. Técnicas de anatomía vegetal. Universidad de La Habana. La Habana, Cuba. 99 p.
- Roth, I. 1974. Anatomía de las hojas de plantas de páramos venezolanos: 1. *Hinterhubera imbricata* (Compositae). *Acta Bot. Venez.* 381-387.
- Shields, L. M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16: 394-447.
- Silva, E.M.S., A.H. Hayashi and B. Appezzato-da-Glória. 2014. Anatomy of vegetative organs in *Aldama tenuifolia* and *A. kunthiana* (Asteraceae: Heliantheae). *Braz. J. Bot.* 37: 505-517.
- Silva-Moure, K. 2012. Sistemática de *Lasiocephalus* Willd. ex Schldl. (Asteroideae-Asteraceae) en Venezuela. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 86 p.
- Silva-Moure, K., P. Torrecilla y M. Lapp. 2014. Anatomía de la lámina foliar de especies de *Lasiocephalus* Willd. ex Schldl. (Asteraceae) y sus implicaciones taxonómicas. *Ernstia* 24: 155-177.
- Sklenáir, P., J.L. Luteyn, C. Ulloa, P. Jorgensen y M. Dillon. 2005. Flora genérica de los páramos. Guía ilustrada de las plantas vasculares. Mem. New York Bot. Gard. 90. New York Botanical Garden Press. New York, United States. 520 p.
- Solereeder, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol 2. Clarendon Press. Oxford, England. 1183 p.
- Torres, S.R., J. Gavía y J. Peraza. 1996. Anatomía foliar de *Oritrophium* (H.B.K.) Cuatrec. del páramo de Sierra Nevada, Estación Loma Redonda. *Plántula* 1: 65-73.
- Torres, F. and L. Robles. 1996. Anatomía foliar de las especies de *Paragynoxys* Cuatrec. (Asteraceae) del estado Mérida, Venezuela. *Plántula* 1: 151-165.