

ANATOMÍA FOLIAR EN ESPECIMENES DE OYEDAEA VERBESINOIDES DC. (ASTERACEAE) CRECIENDO EN TRES AMBIENTES DISTINTOS

Marina García y Marlene Lapp

Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. Instituto de Botánica
Agrícola. Maracay (2101) - Estado Aragua. Apartado Postal 4579. Venezuela.
E-mail: garciam@agr.ucv.ve

RESUMEN

Se estudió la anatomía de la hoja en especímenes de ***Oyedaea verbesinoides*** DC. (Asteraceae) procedentes de tres ambientes distintos, a objeto de evaluar el grado de plasticidad estructural de este órgano en la referida especie. Se tomaron muestras frescas de hojas y se fijaron en FAA. Posteriormente éstas fueron procesadas usando técnicas clásicas para la obtención de secciones transversales a mano alzada de pecíolo y lámina, así como macerados de esta última. Adicionalmente se efectuó el estudio de la superficie de la lámina foliar usando un microscopio electrónico de barrido (MEB). De acuerdo a los resultados obtenidos, se determinó cierto grado de plasticidad estructural en la hoja en esta especie, principalmente a través de los siguientes rasgos anatómicos: densidad, tamaño y distribución de los estomas, densidad de tricomas, grosor del parénquima en empalizada y del parénquima esponjoso, relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso y espesor de la hoja.

ABSTRACT

The leaf anatomy of ***Oyedaea verbesinoides*** DC. (Asteraceae) growing in three different environments was studied in order to know the degree of leaf structural plasticity in this specie. Fresh samples of leaves were collected, fixed in FAA and processed by classical techniques used to obtain free-hand cross sections of blade and petiole and blade macerations. In addition, blade surface was studied using the scanning electron microscope (SEM). The results showed some degree of structural plasticity in the leaves of this specie, specially on the following anatomical features: stomata distribution, size and density, trichome density, thickness of palisade and spongy parenchyma, palisade parenchyma/spongy parenchyma ratio and leaf thickness.

PALABRAS CLAVE

Oyedaea verbessinoides, Asteraceae, anatomía foliar, plasticidad estructural.

KEY WORDS

Oyedaea verbessinoides, Asteraceae, leaf anatomy, structural plasticity.

INTRODUCCIÓN

Como organismos inmóviles, las plantas no pueden eludir el ambiente que les rodea, razón por la cual ellas han desarrollado diferentes adaptaciones para poder enfrentarlas. Uno de los mecanismos desarrollados por las plantas para sobrevivir en condiciones ambientales diversas es la plasticidad fenotípica, término que se define como la capacidad de un genotipo de expresar más de un fenotipo en respuesta a variaciones del medio ambiente (Sultán, 1995).

Muchos caracteres morfológicos y estructurales, tanto de órganos vegetativos como de órganos reproductivos, están claramente relacionados con condiciones ambientales determinadas. No obstante, las variaciones morfoanatómicas en respuesta al ambiente, con frecuencia se expresan mejor en la hoja, razón por la cual las adaptaciones foliares han sido consideradas históricamente como indicadores de las condiciones ambientales particulares en las que la planta crece (Roth, 1984; Strauss-Debenedetti y Berlyn, 1994; Dickison, 2000). Sin embargo, no todas las plantas desarrollan las mismas adaptaciones foliares en un ambiente dado (Roth, 1984).

Oyedaea verbessinoides DC. pertenece a la tribu Heliantheae, subfamilia Asteroideae de la familia Asteraceae (Robinson, 1981; Bremer, 1994). En Venezuela esta especie se encuentra distribuida en la Cordillera de Mérida y la Cordillera de la Costa, y crece en lugares abiertos de selvas transicionales y selvas nubladas, a alturas de 500 hasta 2000 msnm. Esta especie incluye arbustos y árboles de 2 a 12 m de alto, con ramificación escasa y hojas simples, opuestas, pecioladas, de lámina ovada a angosto-ovada (Lapp *et al.* 2003).

En el presente trabajo se estudió la anatomía de la hoja en especímenes de **Oyedaea verbessinoides** creciendo en tres ambientes distintos, con la finalidad de evaluar si existe plasticidad estructural en este órgano en respuesta al medio ambiente, y de ser así, determinar qué caracteres anatómicos expresan mejor esa plasticidad en la mencionada especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó con material fresco de hojas correspondientes a ***Oyedaea verbesinoides*** colectadas en tres ambientes distintos. En la Tabla I se especifica ubicación geográfica de cada localidad de muestreo, asimismo se incluyen valores promedio de temperatura máxima y mínima, humedad relativa y precipitación total para cada una de éstas, los cuales fueron suministrados por la Unidad de Meteorología del INIA, Maracay – Edo. Aragua.

En cada ambiente el muestreo se realizó en cuatro árboles a plena exposición solar, de los cuales se tomaron hojas ubicadas en el estrato medio de ramas expuestas. El material foliar se lavó con agua de grifo y porciones correspondientes al tercio medio de la lámina y del pecíolo se fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético, etanol 70%). Posteriormente se efectuaron secciones transversales a mano alzada en segmentos de aproximadamente 1 cm² de la lámina incluyendo la nervadura central, así como en la parte media del pecíolo. Adicionalmente se realizaron macerados de la lámina, usando para ello cloro comercial diluido en agua en proporción 1:1 (v:v). Todas las preparaciones fueron teñidas con azul de toluidina acuosa al 0,5% y se montaron en agua-glicerina (v:v) para la obtención de láminas semipermanentes. Las secciones se estudiaron bajo el microscopio de luz y adicionalmente, con la ayuda de un ocular calibrado incorporado al microscopio, se realizaron las siguientes medidas cuantitativas: grosor de la cutícula más pared tangencial externa de las epidermis adaxial y abaxial; densidad y longitud de estomas; densidad de tricomas; y grosor del parénquima en empalizada, parénquima esponjoso y de la hoja; con los valores correspondientes al espesor del parénquima en empalizada y el esponjoso, se calculó la relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso. Se efectuaron un mínimo de 40 medidas en distintas preparaciones escogidas al azar, para calcular posteriormente los valores promedio y la desviación estándar.

En el caso de la lámina, se estudió la morfología de la superficie foliar al microscopio electrónico de barrido (MEB), en el Centro de Microscopía Electrónica de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. Para ello, se seleccionaron porciones de aproximadamente 1,5 cm² en el tercio medio de la lámina. Estas muestras se deshidrataron en una batería creciente de etanol, siguiendo el protocolo descrito por Shuff y Thomas (1993), se sometieron a secado por punto crítico y luego se colocaron sobre portamuestras

cubiertos con cinta doble adherente y se les realizó cubrimiento iónico. Las observaciones se efectuaron en un MEB marca Phillips XL-20.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En los tres ambientes la epidermis de la lámina en vista frontal, mostró células de contorno poligonal en la cara adaxial y ondulado en la cara abaxial, resultados similares a lo reportado por Lapp *et al.* (2004) para esta especie. En todos los casos los estomas resultaron de tipo anomocítico, pero se detectaron diferencias en cuanto a la distribución de éstos. En la Colonia Tovar (Figs. 1b, 1e) y en Ocumare de la Costa (Figs. 1c, 1f), sólo se observaron estomas en la epidermis abaxial en correspondencia con lo indicado por Lapp *et al.* (2004) para **Oyedaea verbessinoides**, pero en Lara (Figs. 1a, 1d) se detectaron estomas en ambas epidermis, y aunque la densidad de éstos en la epidermis adaxial fue muy pequeña, en comparación a la correspondiente a la epidermis abaxial (Tabla II), éstos se distribuyeron de manera bastante uniformemente en la superficie foliar, lo que sugiere la presencia de hojas anfiestomáticas en este ambiente. La ubicación de los estomas se ha indicado como un carácter de valor diagnóstico para la separación de especies dentro de un mismo género (Solereeder, 1908), no obstante, en forma similar a lo observado en este estudio, Jáuregui y Benítez (2002) han reportado hojas tanto hipostomáticas como anfiestomáticas en plantas de **Solanum imberbe** creciendo en condiciones ambientales distintas, lo que sugiere que en algunos casos este carácter puede variar con el ambiente. Adicionalmente, las hojas provenientes de Lara mostraron la mayor densidad de estomas en la epidermis abaxial, siendo éstos de menor tamaño, en comparación con los observados en La Colonia Tovar y en Ocumare de la Costa (Tabla II), donde se detectaron estomas de mayor tamaño pero en menor densidad, sin diferencias notorias entre ambos ambientes; este comportamiento coincide con la tendencia reportada por Wilkinson (1979) en cuanto a la reducción en la longitud de los estomas cuando aumenta la densidad de los mismos. Al comparar los tres ambientes estudiados, se nota que Lara exhibe el mayor valor de temperatura máxima lo que sugiere una mayor demanda evapotranspirativa en este ambiente; adicionalmente, en esta localidad se registra la menor precipitación, sugiriendo condiciones de suplencia hídrica más restringida, en comparación con los otros dos ambientes; esto podría explicar la presencia de una mayor densidad de estomas más pequeños en las hojas de esa localidad, lo que se asocia con un incremento en la resistencia difusiva en la lámina, conduciendo así a una reducción en la transpiración

foliar (Roth, 1990). La presencia de estomas en ambas epidermis en el caso de Lara, también podría asociarse con condiciones de mayor restricción hídrica en ese ambiente, por cuanto se ha considerado que las hojas anfiestomáticas son comunes en plantas que crecen en ambientes más secos (Parkhurst, 1978).

En los tres ambientes se observaron en ambas epidermis tricomas tectores multicelulares de base ensanchada, y tricomas glandulares de base multicelular y cabeza globosa unicelular (Fig. 1f), coincidiendo esos tipos tricomáticos con los descritos por Lapp *et al.* (2004) en ***Oyedaea verbessinoides***. En cuanto a la densidad de tricomas, ésta fue considerablemente más alta en la epidermis abaxial de la lámina que en la epidermis adaxial, en los tres ambientes estudiados (Tabla II), lo cual se considera común en hojas que presentan indumento (Roth, 1984). En la epidermis adaxial, el número de tricomas por unidad de área fue muy similar en las hojas de las tres localidades, pero en la epidermis abaxial la densidad de éstos fue mayor en Lara, seguida por Ocumare de la Costa y la Colonia Tovar con poca diferencia entre ellas. Como se sabe, la densidad de tricomas es una característica notablemente influenciada por el ambiente (Jhonson, 1975; Theobald *et al.* 1979). La presencia de una mayor densidad de tricomas en las hojas correspondientes a Lara, igualmente puede asociarse con condiciones climáticas que suponen una suplenencia hídrica más restringida y una mayor demanda evapotranspirativa en ese ambiente, en comparación con los dos restantes; como es sabido, el desarrollo de un indumento más denso se considera un rasgo que ayuda a prevenir la excesiva transpiración, y por lo tanto comúnmente se asocia con ambientes más secos (Jhonson, 1975; Roth, 1984; 1990).

El estudio de la superficie de la lámina foliar bajo el MEB, no reveló diferencias adicionales entre los especímenes de los tres ambientes. Una característica común en todos éstos fue la presencia de estrías cuticulares en las células adyacentes a los estomas de la epidermis abaxial (Fig. 2), rasgo éste novedoso por cuanto en la literatura disponible no hay antecedentes al respecto para ***Oyedaea verbessinoides***. Aunque la presencia de estrías cuticulares se ha considerado una característica de valor taxonómico (Wilkinson, 1979), también se le ha asignado valor desde el punto de vista adaptativo, considerándose que las mismas podrían proporcionar a la hoja una mayor resistencia ante el impacto del viento (Torres y Robles, 1996).

El estudio de la lámina en sección transversal (Figs. 3a, 3b, 3c), no mostró diferencias en cuanto a los tejidos presentes y su arreglo en las hojas de los tres ambientes, siendo éstas bifaciales en todos los casos, con un estrato de

parénquima en empalizada y cuatro a seis de parénquima esponjoso. Cabe indicar que Lapp *et al.* (2004), reportan dos capas de parénquima en empalizada para las hojas de **Oyedaea verbesinoides**, lo que difiere con lo observado en este estudio en cuanto al número de estratos para ese tejido. Metcalfe (1979) ha indicado que el número de capas de parénquima en empalizada puede variar entre distintos especímenes de una misma especie y aún en diferentes hojas de la misma planta. Adicionalmente, Roth (1984) señala que el número de estratos de ese tejido varía con la edad, siendo común encontrar una sola capa para el mismo en árboles jóvenes, mientras que en árboles adultos es frecuente que éste se presente con más de un estrato; es posible que la diferencia entre lo observado en este estudio, respecto a lo reportado por Lapp *et al.* (2004), en cuanto al número de estratos del parénquima en empalizada, se deba a diferencias en la edad de los especímenes muestreados en cada caso.

Como se muestra en la Tabla II, el grosor de la cutícula no fue marcadamente distinto entre los especímenes de los tres ambientes, por el contrario, el espesor de la hoja resultó notablemente mayor en la Colonia Tovar, seguida por Lara y Ocumare de la Costa. Ese mayor grosor de la hoja en la Colonia Tovar, se debió principalmente al mayor espesor del parénquima esponjoso en las hojas de este ambiente, cuyas células resultaron de mayor tamaño, respecto a las observadas en los otros dos ambientes. La relación parénquima en empalizada/parénquima esponjoso en todos los casos fue menor que uno, lo que es indicativo del predominio del segundo tejido sobre el primero, siendo el valor de esta relación notablemente menor en las hojas de la Colonia Tovar, respecto a los de los otros dos ambientes, debido al mayor espesor del parénquima esponjoso en las hojas de la primera localidad. Uno de los factores del ambiente que más influye en el grosor del parénquima clorofiliano de la hoja, es el grado de insolación al que estén expuestas las hojas (Roth, 1984). Los especímenes de los tres ambientes se encontraban creciendo a plena exposición solar y además se tomaron hojas de ramas completamente expuestas, no obstante, existe un gradiente altitudinal entre éstos (Tabla I), correspondiendo la menor altura sobre el nivel del mar a Ocumare de la Costa, seguida por Lara y la Colonia Tovar. Tomando en consideración este último señalamiento podría inferirse que las diferencias observadas entre las hojas de los tres ambientes en cuanto al espesor del mesofilo y de la hoja, podrían estar relacionadas con ese gradiente altitudinal, ya que se ha reportado que hojas de plantas que crecen a mayor altitud son más gruesas en comparación con aquellas que crecen a altitudes menores (Kogami *et al.* 2001).

En las tres localidades el sistema vascular de la lámina está conformado por haces colaterales cerrados, la mayoría de ellos transcurrentes, en especial los de mayor tamaño (Figs. 3a, 3b, 3c). En cuanto a la nervadura central (Fig. 3d) y el pecíolo (Fig. 3e), no se observaron diferencias estructurales entre las hojas de las tres localidades, correspondiéndose la anatomía en esas dos porciones de la hoja, con la descrita por Lapp *et al.* (2004) para *Oyedaea verbessinoides*.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos mostraron en general una anatomía bastante homogénea en las hojas de *Oyedaea verbessinoides* colectadas en los tres ambientes estudiados, no obstante, se observó cierto grado de plasticidad estructural entre éstas, en lo que respecta a algunas variables anatómicas cuantitativas de la lámina foliar, siendo las condiciones hídricas y la altitud, los factores que juegan el papel más determinante en esa plasticidad. La densidad tricomática, el tamaño de estomas, su número por unidad de área y su distribución en la lámina, así como del parénquima clorofiliano y de la hoja, fueron las características anatómicas que mostraron mayor grado de plasticidad. Las hojas provenientes del ambiente con condiciones hídricas más restringidas, mostraron el mayor número de estomas más pequeños, hojas anfiestomáticas, y un indumento más denso, lo que refleja el valor adaptativo de esos caracteres, posiblemente como un mecanismo para reducir la excesiva transpiración. La plasticidad observada en cuanto al espesor del parénquima clorofiliano, en especial del parénquima esponjoso, y al grosor de la hoja, podría estar influenciada por diferencias en el grado de insolación de cada ambiente debido al gradiente altitudinal existente entre las tres localidades consideradas, observándose un incremento en el valor de esas variables con el aumento en la altitud.

BIBLIOGRAFÍA

- Bremer, K. 1994. Asteraceae: cladistics and classification. Timber Press. Portland. Oregon. 752 p.
- Dickison, W. 2000. Integrative plant anatomy. Academic Press. Massachusetts. USA. 533 p.
- Jáuregui, D. y C. Benítez de Rojas. 2002. Estudio morfológico y anatómico de la hoja de *Solanum imberbe* Bitter, especie notable por su hábitat fluvial. *Pittieria* 2 (31-32). (En prensa).

- Jhonson, H. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.
- Kogami, H., Y. Hanba, T. Kibe, I. Terashima and T. Masuzawa. 2001. CO₂ transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant Cell Environ.* 24: 529-538.
- Lapp, M., V. Badillo y T. Ruiz-Zapata. 2003. El género **Oyedaea** DC. (Asteraceae-Heliantheae) para Venezuela. *Ernstia* 13: 117-156.
- Lapp, M., D. Jáuregui y T. Ruiz-Zapata. 2004. Anatomía foliar de ocho especies venezolanas del género **Oyedaea** DC. (Asteraceae-Heliantheae). *Acta Bot. Venez.* 27: 1-16.
- Metcalf, C. 1979. The leaf: general topography and ontogeny of the tissues. In: Metcalf, C. and L. Chalk (Eds.). *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. 2nd ed. Clarendon Press. Oxford. p: 63-75.
- Parkhurst, D. 1978. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surface of leaves. *J. Ecol.* 66: 367-383.
- Robinson, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 51: 1-95.
- Roth, I. 1990. Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate. Gebr Borntraeger, Berlin, Germany. 244 p.
- Roth, I. 1984. Stratification of tropical forest as seen in leaf structure. W. Junk Publishers. Boston. 522 p.
- Shuff, T. and J. Thomas. 1993. Normal floral ontogeny and cool temperature induced aberrant floral development in **Glycine max** (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 80: 429-448.
- Solereder, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol. I y II. Clarendon Press. Oxford. 1183 p.
- Strauss-Debenedetti, S. and G. Berlyn. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *Am. J. Bot.* 81: 1582-1591.

- Sultán, S. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot. Neerl.* 44: 363-383.
- Theobald, W.; J. Krahulik and R. Rollins. 1979. Trichome description and classification. In: C. Metcalfe & L. Chalk (Eds). *Anatomy of the dicotyledons. Vol I. 2nd ed.* Clarendon Press. Oxford. p: 40-53.
- Torres, F. and L. Robles. 1996. Anatomía foliar de las especies de **Paragynoxys cuatree** (Asteraceae) del Estado Mérida, Venezuela. *Plántula* 1: 151-165.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf). In: C. Metcalfe y L. Chalk (Eds.). *Anatomy of the dicotyledons. Vol I. 2nd ed.* Clarendon Press. Oxford. p: 97-16

Tabla I. Ubicación geográfica, altitud, y valores promedio de temperatura, humedad relativa (HR) y precipitación total, de las localidades utilizadas para el muestreo de especímenes de *Oyedaea verbesinoides* DC.

Localidad	Ubicación geográfica	Altitud (msnm)	Temp. (°C)		HR (%)	Precipitación (mm)
			Max.	Min.		
Ocumare de la Costa	Carretera Maracay-Ocumare de la Costa, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua. 67° 39' W 10° 21' N	760	31	20	76	850
Colonia Tovar	Carretera La Victoria- Colonia Tovar, entrada de Apartaderos, estado Aragua. 67° 19' W 10° 22' N	1700	22	12	86	1089
Lara	Río Claro, sector El Bombón, municipio Iribarren, estado Lara 69° 22' W 9° 53' N	1400	36	20	77	540

Tabla II. Valores promedio de densidad y longitud de estomas y densidad de tricomas, en la lámina foliar de especímenes de *Oyedaea verbessinoides* DC. creciendo en tres ambientes distintos.

Localidad	Densidad estomas (No. mm ⁻²)		Longitud estomas (mm)		Densidad tricomas (No. mm ⁻²)	
	Epidermis adaxial	Epidermis abaxial	Epidermis adaxial	Epidermis abaxial	Epidermis adaxial	Epidermis abaxial
Ocumare de la Costa		395,4 ± 59,4		27,1 ± 1,9	18,2 ± 4,6	66,9 ± 11,1
Colonia Tovar		317,2 ± 55,8		27,9 ± 1,9	16,1 ± 2,4	43,1 ± 6,9
Lara	33,8 ± 17,5	552,8 ± 60,6	29,9 ± 2,5	23,9 ± 2,9	21,4 ± 4,3	77,5 ± 19,5

Tabla III. Valores promedio de espesor (mm) de cutícula, parénquima en empalizada, y parénquima esponjoso, relación parénquima en empalizada/ parénquima esponjoso y grosor de la lámina en especímenes de **Oyedaea verbesinoides** DC. creciendo en tres ambientes distintos.

Localidad	cutícula + pared Ep. adaxial	cutícula + pared Ep. abaxial	Parénquima empalizada	Parénquima empalizada	relación P. empalizada/ P. esponjoso	Lámina
Ocumare de la Costa	6,1 ± 0,8	3,7 ± 1,1	49,9 ± 11,7	58,3 ± 6,9	0,9 ± 0,2	139,1 ± 14,7
Colonia Tovar	5,1 ± 0,7	3,1 ± 0,8	64,4 ± 4,5	116,9 ± 11,02	0,6 ± 0,1	211,8 ± 11,7
Lara	7,2 ± 1,1	2,9 ± 0,9	58,3 ± 3,9	80,1 ± 13,1	0,8 ± 0,1	170,5 ± 14,7

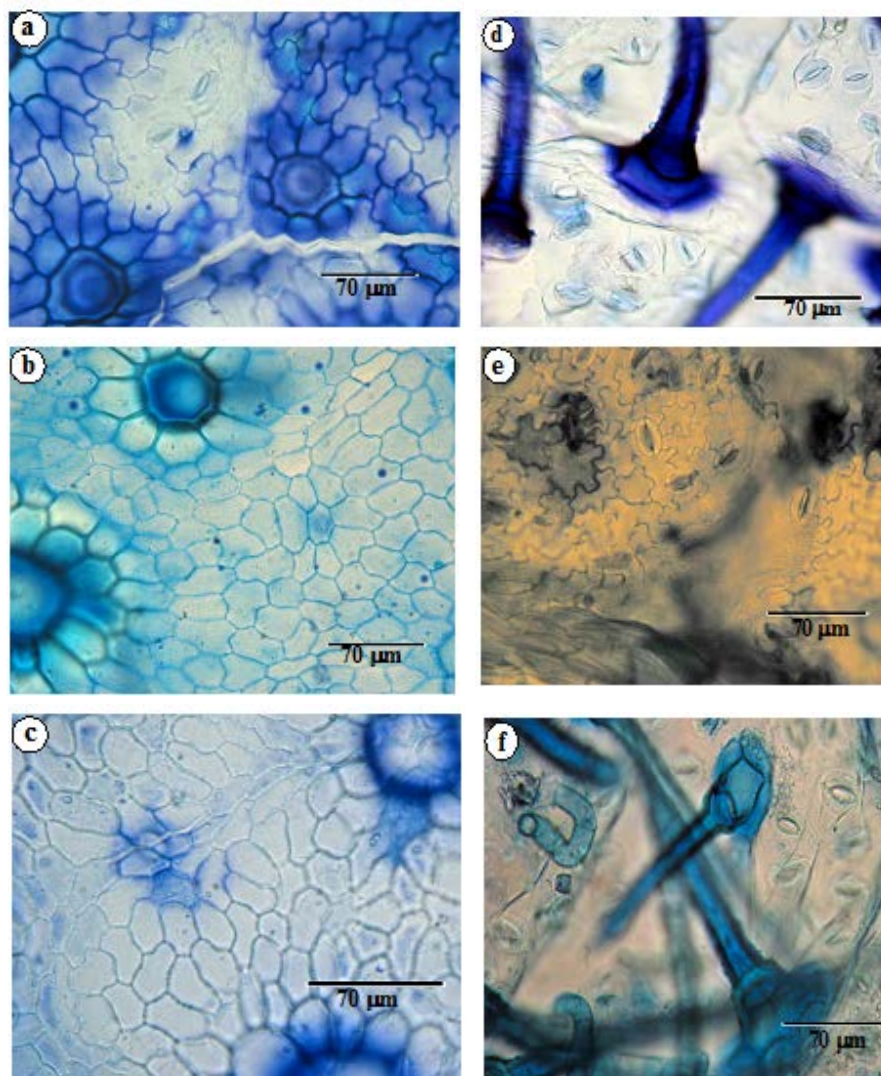


Fig. 1. Vista frontal de la epidermis en hojas de *Oyedaea verbesinoides* DC. creciendo en tres ambientes distintos. a-c: Epidermis adaxial; d-f: Epidermis abaxial. a-d: Lara. b-e: Colonia Tovar. c-f: Ocumare de la Costa. tp: tricoma protector; tg: tricoma glandular.

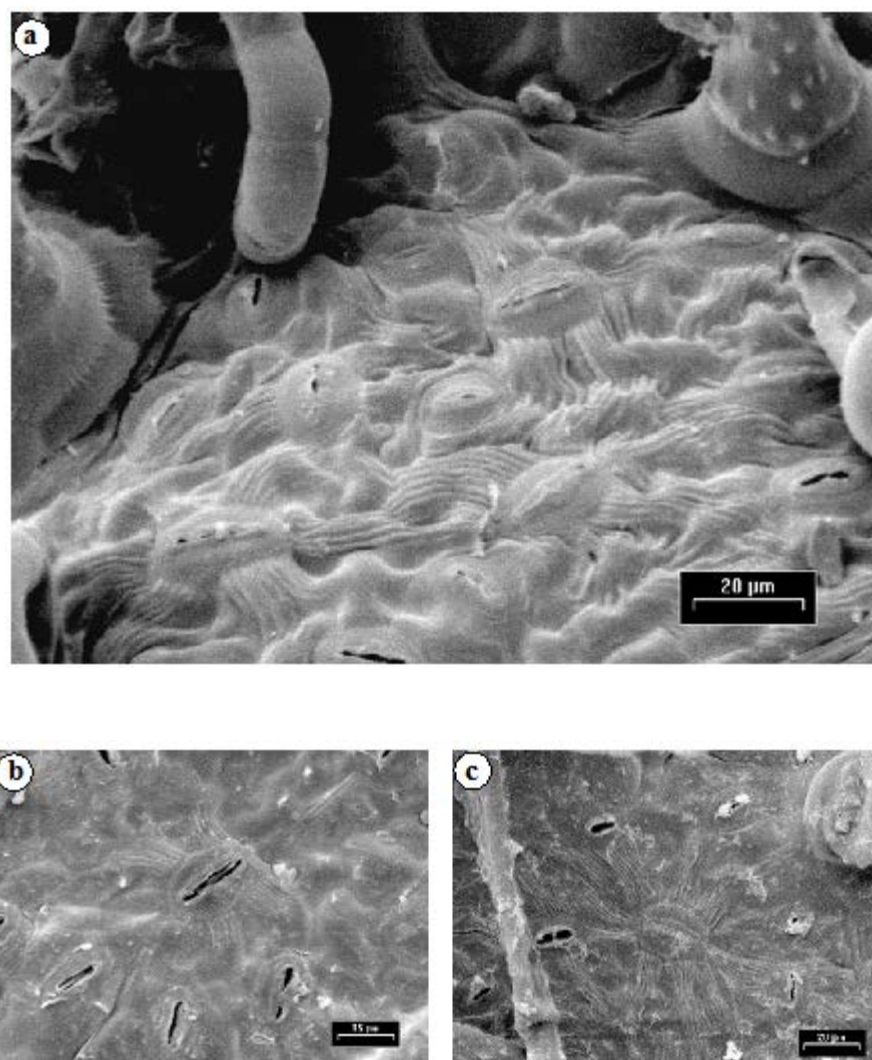


Fig. 2. Vistas de la superficie abaxial de la hoja al MEB en especímenes de ***Oyedaea verbesinoides*** DC. creciendo en tres ambientes distintos. a: Colonia Tovar. b: Ocumare de la Costa. c: Lara. Nótese estrías cuticulares en las células adyacentes a los estomas.

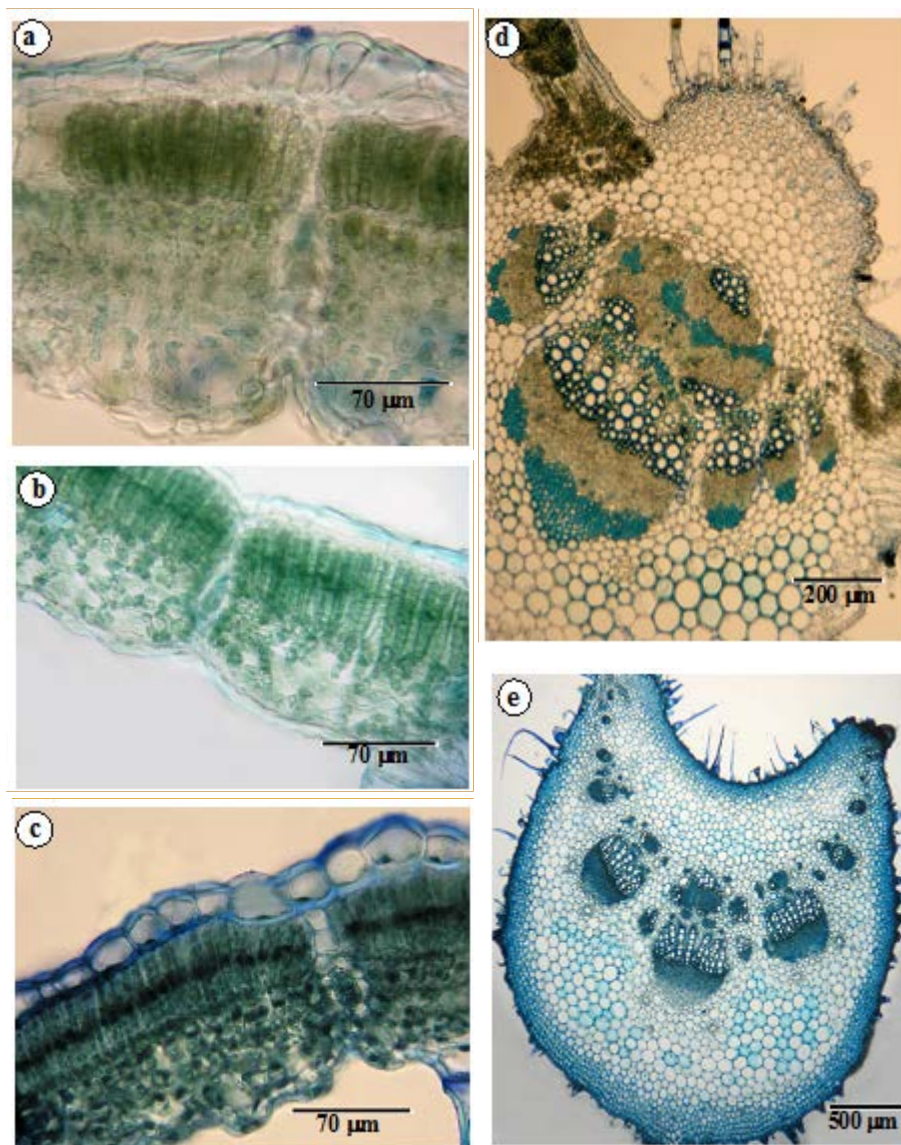


Fig. 3. Detalles de la anatomía de la hoja en especímenes de *Oyedaea verbesinoides* DC. creciendo en tres ambientes distintos. a-c: Sección transversal de la lámina en plantas de la Colonia Tovar (a), Lara (b) y Ocumare de la Costa (c). d: Sección transversal de la nervadura central en hoja de la Colonia Tovar. e: Vista de la sección transversal del pecíolo en hoja de Ocumare de la Costa.