

ANATOMÍA DE LA LÁMINA FOLIAR DE DIEZ ESPECIES DE *Pentacalia* CASS. (SENECIONEAE - ASTERACEAE), PRESENTES EN VENEZUELA

Marlene Lapp, Damelis Jáuregui, Pedro Torrecilla y Thirza Ruiz-Zapata

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Aragua. marlenelapp@yahoo.com.ar

COMPENDIO

Se estudió la anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Asteraceae), presentes en Venezuela, con la finalidad de establecer características anatómicas foliares que puedan ser de utilidad para separar taxonómicamente dichas especies. Se utilizaron hojas frescas para las especies *Pentacalia apiculata*, *P. greenmaniana*, *P. imbricatifolia*, *P. pachypus*, *P. reflexa* y *P. vulpinaris*, las cuales fueron fijadas en FAA. Para el resto de las especies se trabajó con material herborizado (*P. rex*, *P. caracasana*, *P. stergiosii* y *P. theaefolia*). Se prepararon láminas con secciones transversales y macerados de la parte media de la lámina foliar, las cuales fueron observadas y analizadas bajo un microscopio óptico Nikon E200 y fotografiadas con una cámara digital Evolution LDC, acoplada al mismo. Se evidenció el valor taxonómico de los siguientes caracteres: tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de los estomas, ornamentaciones cuticulares, presencia/ausencia de indumento y tipo de tricoma presente, presencia/ausencia de hipodermis, haces vasculares con vaina parenquimática o esclerenquimática, número de haces vasculares en la nervadura central y presencia o no de esclerénquima asociado a dichos haces vasculares. Se presenta una clave basada en caracteres anatómicos para la separación de las especies estudiadas.

PALABRAS CLAVE

Anatomía foliar, *Pentacalia*, Asteraceae, Senecioneae, Venezuela.

LEAF-BLADE ANATOMY OF SPECIES OF *Pentacalia* CASS. (SENECIONEAE - ASTERACEAE) PRESENT IN VENEZUELA

ABSTRACT

The present research deals with the leaf-blade anatomy of ten species of *Pentacalia* Cass. (Asteraceae), present in Venezuela, with the aim of establishing anatomical characteristics that may be useful to separate these species taxonomically. Fresh leaves were used for *P. apiculata* and *P. greenmaniana*, *P. imbricatifolia*, *P. pachypus*, *P. reflexa* and *P. vulpinaris*, which were fixed in FAA. The rest of the species were studied with herbarium material (*P. rex*, *P. caracasana*, *P. stergiosii* and *P. theaefolia*). Microscope slides were prepared with cross-sections and macerates of the middle part of the leaf blade, which were observed and analyzed under a Nikon E200 optical microscope and photographed with an Evolution LDC digital camera, coupled to the same. The taxonomic value of the following characters was evidenced: leaf type, according to the location of the stomata, cuticular ornamentation, presence or absence of indumentum, and trichome type present, presence or not of hypodermis, vascular bundles with parenchymatic or sclerenchymatic sheaths, number of vascular bundles in the midrib, and the presence or not of sclerenchyma associated with the vascular bundles. A key is presented based on anatomical characteristics for the separation of the species studied.

KEY WORDS

Leaf anatomy, *Pentacalia*, Asteraceae, Senecioneae, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La tribu Senecioneae Cass. es una de las más grandes de Asteraceae con cerca de 120-150 géneros y 3 000 especies en el mundo (Bremer 1994, Heywood *et al.* 2007 y Pelser *et al.* 2007) y 14 géneros y 83 especies en Venezuela (Badillo 2001); siendo la circunscripción de *Senecio* L. y los géneros relacionados, el problema sistemático más importante de esta tribu. *Pentacalia* Cass. y *Monticalia* Jeffrey han sido segregados de *Senecio*, bien sea como géneros independientes (Jeffrey 1992, Badillo 2001, Pelser *et al.* 2007) o incluyendo las especies de *Monticalia* bajo *Pentacalia* (Robinson y Cuatrecasas 1978, Pruski 1997, Badillo *et al.* 2008). Badillo *et al.* 2008 reportaron para Venezuela,

46 especies de *Pentacalia*. Este género abarca especies sufrútices, arbustos, arbustivas escandentes y trepadoras, propias de selvas nubladas (raras en selvas semideciduas) y de los páramos, siendo su distribución principal en la zona andina.

Los estudios anatómicos a nivel foliar han contribuido a resolver problemas sistemáticos y a delimitar especies en muchos grupos taxonómicos, incluido Asteraceae (Solederer 1908, Metcalfe y Chalk 1950, Metcalfe 1979, Luque *et al.* 1999, Lapp *et al.* 2004, Adedeji y Jewoola 2008, Noorbakhsh *et al.* 2008, Torrecilla *et al.* 2009, Lopes-Bastos *et al.* 2011, Jáuregui 2012 y Silva 2012). Jeffrey (1987, 1992) en sus estudios de Senecioneae (incluyendo *Pentacalia* y *Monticalia*), desarrolló un conjunto de descriptores, entre los cuales incorporó caracteres referidos a tipos de tricomas foliares, estableciendo 21 clases; igualmente considera el carácter de distribución de vasos en el tallo, indicando nueve tipos distintos. Díaz-Piedrahita y Cuatrecasas (1999) señalaron que existe una gran variedad en cuanto al tipo de indumento y porcentaje de cobertura del mismo en las especies de *Pentacalia* s. lat.; en la mayoría de las especies el indumento es del tipo lanoso o aracnoideo. Estos autores indicaron que en *Pentacalia* s. lat., la distribución de los vasos en el tallo no aporta información significativa por ser sumamente variable. Escalona (1999), en un estudio de la anatomía foliar de arbustos del páramo venezolano, incluyó a *Monticalia imbricatifolia* (Sch. Bip. ex Wedd.) C. Jeffrey, detectando una inversión en la ubicación del parénquima clorofiliano, ya que el parénquima en empalizada se ubica en la región abaxial de la hoja.

La presente investigación contribuye con el conocimiento de la anatomía de la lámina foliar de *Pentacalia* mediante el estudio de diez de las especies presentes en Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras (hojas adultas) fueron colectadas en campo para seis de las especies bajo estudio (*P. apiculata*, *P. greenmaniana*, *P. imbricatifolia*, *P. pachypus*, *P. reflexa* y *P. vulpinaris*) y a partir de material herborizado para las restantes (*P. caracasana*, *P. rex*, *P. stergiosii* y *P. theaefolia*) (Tabla I). En lo posible se usaron tres hojas por cada especie. El material colectado en campo se fijó en FAA (formaldehído, ácido acético y etanol 70%), manteniéndolo allí hasta su procesamiento. Las muestras herborizadas fueron sometidas previamente a un proceso de hidratación con lactofenol (Peña y Saralegui 1982).

Trozos de la parte media de las hojas fueron seccionadas a mano alzada, teñidas con azul de toluidina acuosa (1%), montadas en agua-glicerina (V/V)

y selladas con esmalte transparente para uñas. Asimismo, se prepararon macerados sometiendo trozos de lámina foliar a la acción de hipoclorito de sodio comercial (5,25%).

Las láminas preparadas fueron observadas y analizadas bajo un microscopio óptico Nikon E200 y fotografiadas con una cámara digital Evolution LDC, acoplada al mismo.

Tabla I. Especies y especímenes analizados, localidades de colección, colectores y herbarios donde están depositadas las muestras.

Taxon	Localidad de colección	Coordenadas y altura	Colectores y Herbario
<i>Pentacalia apiculata</i> (Sch.-Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	Estado Mérida, camino de la Laguna de Mucubaji a la Laguna Negra.	3 260 msnm 8° 47' 21,3" N 70° 48' 39,7" O	19-01-2010 M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 534 (MY).
<i>Pentacalia caracasana</i> (Klatt) Cutrec.	Estado Aragua, Rancho Grande, carretera Maracay-Ocumare de la Costa, hacia la vertiente marítima.	1 050 msnm 10°20'21,23" N 67°41'20,21" O	02-02-1975 V. Badillo e I. Páez de B. 6903 (MY)
	Estado Trujillo Agua de Obispo.	1 500-2 400 msnm 9°48'24,34" N 70°08'43,81" O	16-02-1975 V. Badillo 6903(MY).
<i>P. greenmaniana</i> (Hieron.) Cuatrec.	Estado Mérida, camino de la Laguna de Mucubaji a la Laguna Negra.	3 260 msnm 8° 47' 21,3" N 70° 48' 39,7" O	19-01-2010 M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 535 (MY).
<i>P. imbricatifolia</i> (Sch.-Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	Estado Mérida, camino Pico El Águila-Piñango. En el Páramo.	4 065 msnm 8° 55' 36,1" N 70° 51' 10,1" O	10-12-2008 M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 384 (MY).
<i>P. pachypus</i> (Greenm.) Cuatrec.	Estado Mérida, camino de la Laguna de Mucubaji a la Laguna Negra.	3 300 msnm 8° 47' 18,1" N 70° 48' 51,73" O	19-01-2010 M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 535 (MY).
<i>P. reflexa</i> (HBK.) Cuatrec.	Estado Mérida, Ejido vía Jají, entrada al Sector Portachuelo.	1 620 msnm 8° 33' 41,5" N 71° 16' 41,9" O	20-01-2010 M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 539 (MY).
<i>P. rex</i> (Sandwith) Cuatrec.	Estado Mérida: Páramo La Colorada.	3 800 msnm	Marzo 1988 M. López de Pozo. 24 (MYF)
	Estado Mérida Páramo de Tisure.	3 800 msnm	21-12-1995 J. Tillett 91 (MY).

Tabla I. Continuación.

<i>P. stergiosii</i> Badillo	Estado Trujillo, Parque Nacional Cerro Guaramacal, cerca de Boconó.	2 000 msnm	29-11-1992 B. Stergios, F. Ortega y W. Stergios. N° 6562 (MY)
<i>P. theaeifolia</i> (Benth.) Cuatrec.	Estado Mérida, Alto de Las Porqueras, carretera Bailadores-La Grita.	-----	11-01-1989 C. Osquete 09 (MY).
	Estado Mérida, Selva nublada de La Vanguada. Región entre El Morro y Acarigua.	2 350-2 550 msnm	15-02-1957 A.L. Bernardi. 4020 (VEN).
<i>P. vulpinaris</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	Estado Lara, de Humocar Alto hacia la vía Los Naranjos.	490 msnm 9° 36' 43,2" N 0° 0' 36" O	09-06-2009 M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz. 462 (MY).

RESULTADOS

En vista frontal (Tabla II), las especies presentan en su epidermis adaxial células principalmente isodiamétricas con contornos poligonales en *P. greenmaniana* (Fig. 1B), *P. rex* (Fig. 1E), *P. stergiosii* (Fig. 1H) y *P. vulpinaris* (Fig. 1J); el resto de los taxones, tienen también células isodiamétricas pero con contornos levemente ondulados a ondulados, a excepción de *P. caracasana*, cuyas células son alargadas con contornos muy ondulados (Fig. 1F). Predominan las paredes celulares relativamente gruesas, siendo notorio el grosor en *P. apiculata* (Fig. 1A); sin embargo, son delgadas en *P. imbricatifolia* (Fig. 1C) y *P. rex* (Fig. 1E). Las punteaduras son evidentes en cuatro de las especies: *P. apiculata* (Fig. 1A), *P. imbricatifolia*, *P. pachypus* (Fig. 1D) y *P. vulpinaris* (Fig. 1J). Presentan ornamentaciones cuticulares en *P. apiculata*, *P. caracasana* (Fig. 1F), *P. reflexa* (Fig. 1G) y *P. stergiosii* (Fig. 1H). Sólo presenta estomas en esta epidermis *P. imbricatifolia*, los cuales son del tipo anomocítico (Fig. 1C). Esta superficie foliar es glabra en las especies: *P. imbricatifolia*, *P. pachypus*, *P. reflexa*, *P. stergiosii* y *P. vulpinaris*, y con escasos tricomas en: *P. apiculata*, *P. caracasana*, *P. greenmaniana*, *P. rex* y *P. theaeifolia*.

En el caso de la epidermis abaxial (Tabla III), las células son mayormente alargadas, excepto en *P. vulpinaris* (Fig. 2J), cuyas células son isodiamétricas. Los contornos varían, son levemente ondulados en *P. greenmaniana* y *P. theaeifolia* (Fig. 2I), ondulados en *P. apiculata*, *P. reflexa* (Fig. 2G), y muy ondulados en *P. caracasana* (Fig. 2F) y *P. stergiosii* (Fig. 2H); llegando a ser poligonales, o casi

así, en *P. imbricatifolia* (Fig. 2C), *P. pachypus* (Fig. 2D), *P. rex* y *P. vulpinaris*. Las paredes celulares son delgadas en *P. caracasana* (Fig. 2F), *P. reflexa* (Fig. 2G) y *P. stergiosii* (Fig. 2H); mientras que en el resto de las especies son medianamente gruesas, destacando *P. rex* con las paredes más gruesas. Las punteaduras son evidentes únicamente en *P. pachypus* (Fig. 2D), *P. rex* y *P. vulpinaris* (Fig. 2J). Son visibles ornamentaciones cuticulares en *P. apiculata*, *P. greenmaniana* (Fig. 2B), *P. pachypus* (Fig. 2D) y *P. theaefolia* (Fig. 2I). Todas las especies tienen estomas anomocíticos (Fig. 2); en *P. pachypus* además de este tipo, se observaron ciclocíticos (Fig. 2D). Esta superficie foliar es glabra en *P. pachypus* y muy pubescente en *P. apiculata*, *P. rex* y *P. theaefolia*; el resto de los taxa tienen pocos tricomas, los cuales pueden ser de seis tipos (Fig. 3): a) multicelular moniliforme, terminando en una célula redondeada (*P. reflexa* y *P. vulpinaris*-Fig. 3H); b) multicelular moniliforme ahusado (*P. caracasana*-Fig. 3G y *P. stergiosii*); c) bifurcado en T (*P. apiculata*-Fig. 3B y *P. theaefolia*); d) multicelular con la célula apical elongada, unida transversalmente a la célula inmediata basal (*P. imbricatifolia*, *P. theaefolia* y *P. rex*-Fig. 3F); e) multicelular con la célula apical elongada unida oblicuamente a la célula inmediata basal (*P. apiculata*-Fig. 3A); f) multicelular bifurcado en Y (*P. greenmaniana*-Figs. 3C y 3D) y g) multicelular glandular con célula apical redondeada (*P. greenmaniana*-Fig. 3E y *P. stergiosii*). En el caso de *P. imbricatifolia*, los tricomas se ubican únicamente en los márgenes de la lámina foliar.

En sección transversal (Fig. 4), la epidermis es uniestratificada en todas las especies, con células cuadrangulares a rectangulares y pared celular externa más cutícula gruesa a muy gruesa. En *P. rex*, esta última variable alcanza valores muy altos (superiores a 20 μm en ambas epidermis), mientras que en la epidermis adaxial de *P. reflexa* y en la abaxial de *P. theaefolia* se registraron los valores más bajos (Tabla II).

En el mesofilo (Tabla IV) se distingue una hipodermis sólo en *P. stergiosii* (Fig. 4H). Predominan las hojas bifaciales, observándose isofaciales en *P. pachypus* (Fig. 4D). En el caso de *P. imbricatifolia* presenta rasgos isofaciales sólo hacia los márgenes foliares; mientras que en la región central de la lámina foliar, el parénquima en empalizada se ubica en la región abaxial (Fig. 4C).

El parénquima en empalizada está constituido por una o dos capas de células, excepto en *P. imbricatifolia* donde se distinguen hasta cuatro estratos (Fig. 4C). Por el contrario, en el parénquima esponjoso hay mayor variación, entre tres y siete capas; las células de este tejido tienen un arreglo bastante compacto en la mayoría de las especies, destacan *P. rex* (Fig. 4E) y *P. caracasana* (Fig. 4F) con una organización laxa.

El sistema vascular está constituido por haces colaterales cerrados limitados por una vaina (Tabla IV) parenquimática (*P. apiculata*, *P. caracasana*, *P. greenmaniana*, *P. pachypus*, *P. rex*, *P. stergiosii* y *P. theaefolia*) o esclerenquimática (*P. imbricatifolia*, *P. reflexa* y *P. vulpinaris*). Existen extensiones de dicha vaina hacia la epidermis adaxial en *P. caracasana* (Fig. 4F) y *P. vulpinaris* (Fig. 4J). Asociados a los haces vasculares mayores se diferencian cavidades secretoras en todas las especies, excepto *P. apiculata*, *P. stergiosii* y *P. vulpinaris*; destacan las observadas en *P. imbricatifolia*, ya que se presenta solo una, relativamente grande (Fig. 4C).

La nervadura central se caracteriza por ser prominente hacia la superficie abaxial en todas las especies, excepto en *P. imbricatifolia* (Fig. 4C) y en *P. pachypus* (Fig. 4D); en la región adaxial varía, siendo relativamente plana en *P. apiculata* (Fig. 5A), *P. caracasana* (Fig. 5B), *P. greenmaniana* (Fig. 5C), *P. rex* (Fig. 5D), y *P. theaefolia* (Fig. 5G); levemente cóncava en *P. stergiosii* (Fig. 5F), levemente convexa en *P. vulpinaris* (Fig. 5H) y levemente cóncava con ondulaciones en *P. reflexa* (Fig. 5E). Está revestida por una epidermis uniestratificada con células cuadrangulares. El sistema fundamental está integrado por colénquima con mayor desarrollo hacia la superficie abaxial, seguido de parénquima reservante con células esclerificadas en algunas de las especies: *P. caracasana* (Fig. 5B), *P. greenmaniana* (Fig. 5C), *P. reflexa* (Fig. 5E), *P. theaefolia* (Fig. 5G) y *P. vulpinaris* (Fig. 5H). El sistema vascular está constituido por un número variable de haces, dependiendo de la especie: uno en *P. apiculata* (Fig. 5A), *P. greenmaniana* (Fig. 5C), *P. imbricatifolia* (Fig. 4C), *P. pachypus* (Fig. 4D) y *P. rex* (Fig. 5D); tres en *P. caracasana* (Fig. 5B), *P. reflexa* (Fig. 5E) y *P. vulpinaris* (Fig. 5H) y cuatro en *P. theaefolia* (Fig. 5G). Dichos haces están asociados con esclerénquima en *P. apiculata* (Fig. 5A), *P. caracasana* (Fig. 5B), *P. reflexa* (Fig. 5E), *P. stergiosii* (Fig. 5F) y *P. vulpinaris* (Fig. 5H).

CLAVE ANATÓMICA PARA SEPARAR ESPECIES DEL COMPLEJO MONTICALIA- PENTACALIA.

- 1.- Hipodermis presente..... *Pentacalia stergiosii*
- Hipodermis ausente 2
- 2.- Haces colaterales limitados por una vaina parenquimática..... 3
- Haces colaterales limitados por una vaina esclerenquimática 8
- 3.- Extensión de la vaina vascular parenquimática hacia la epidermis adaxial y haces de la nervadura central asociados con esclerénquima, presentes *Pentacalia caracasana*

- Extensión de la vaina vascular parenquimática hacia la epidermis adaxial y haces de la nervadura central asociados con esclerenquima, ausentes..... 4
- 4.- Hojas isofaciales con estomas cicloclíticos, además de anomocíticos *Pentacalia pachypus*
 Hojas bifaciales únicamente con estomas anomocíticos..... 5
- 5.- Cavidades secretoras asociadas a los haces vasculares mayores, ausentes... *Pentacalia apiculata*
 Cavidades secretoras asociadas a los haces vasculares mayores, presentes 6
- 6.- Sistema vascular de la nervadura central constituido por cuatro (4) haces vasculares *Pentacalia theaefolia*
 Sistema vascular de la nervadura central constituido por un (1) haz vascular 7
- 7.- Epidermis abaxial profusamente pubescente, con tricomas multicelulares con la célula apical elongada unida transversalmente a la célula inmediata basal; sin ornamentación cuticular visible *Pentacalia rex*
 Epidermis abaxial con escasos tricomas bifurcados en “Y”; con ornamentación cuticular visible *Pentacalia greenmaniana*
- 8.- Extensiones de la vaina vascular esclerenquimática hacia la epidermis adaxial presentes y cavidades secretoras asociadas a los haces vasculares mayores ausentes *Pentacalia vulpinaris*
 Extensiones de la vaina vascular esclerenquimática hacia la epidermis adaxial ausentes y cavidades secretoras asociadas a los haces vasculares mayores presentes 9
- 9.- Hojas anfiestomáticas, parénquima en empalizada hacia la cara adaxial, nervadura central prominente hacia la superficie abaxial de la lámina foliar *Pentacalia reflexa*
 Hojas hipoestomáticas, parénquima en empalizada hacia la cara abaxial, nervadura central no diferenciada hacia la superficie abaxial de la lámina foliar *Pentacalia imbricatifolia*

Tabla II. Algunas características anatómicas de la epidermis adaxial en diez especies de *Pentacalia*.

Taxon	Contorno de las células	Ornamentaciones	Punteaduras	Tipo de estomas	Grosor pared celular más cutícula (µm)*
<i>P. apiculata</i>	Levemente ondulados	Presentes	Evidentes	-----	12 ± 2,83
<i>P. caracasana</i>	Muy ondulados	Presentes	-----	-----	9,3 ± 2,63
<i>P. geenmaniana</i>	Poligonales	-----	-----	-----	8,7 ± 2,21
<i>P. imbricatifolia</i>	Levemente ondulados	-----	Evidentes	Anomocíticos y Ciclocíticos	9,6 ± 1,90
<i>P. pachypus</i>	Levemente ondulados	-----	Evidentes	-----	9 ± 2,45
<i>P. reflexa</i>	Levemente Ondulados	Presentes	-----	-----	4,8 ± 1,55
<i>P. rex</i>	Poligonales	-----	-----	-----	21,3 ± 2,63
<i>P. stergiosii</i>	Poligonales	Presentes	-----	-----	9 ± 2,00
<i>P. theaefolia</i>	Levemente ondulados	-----	-----	-----	8,7 ± 1,70
<i>P. vulpinaris</i>	Poligonales	-----	Evidentes	-----	7,2 ± 1,55

*valor promedio y desviación estándar

Tabla III. Algunas características anatómicas de la epidermis abaxial en diez especies de *Pentacalia*.

Taxon	Contorno de las células	Ornamentaciones	Punteaduras	Tipo de estomas	Grosor pared celular más cutícula (µm)*
<i>P. apiculata</i>	Levemente Ondulados	Presentes	-----	Anomocíticos	7,8 ± 2,10
<i>P. caracasana</i>	Muy ondulados	-----	-----	Anomocíticos	6,9 ± 1,45
<i>P. geenmaniana</i>	Levemente ondulados	Presentes	-----	Anomocíticos	5,7 ± 2,21
<i>P. imbricatifolia</i>	Poligonales	-----	-----	Anomocíticos	9,9 ± 2,85
<i>P. pachypus</i>	Poligonales	Presentes	Evidentes	Anomocíticos y ciclocíticos	9,9 ± 3,48
<i>P. rex</i>	Poligonales	-----	Evidentes	Anomocíticos	21 ± 2,45
<i>P. reflexa</i>	Ondulados	-----	-----	Anomocíticos	7,8 ± 2,53
<i>P. stergiosii</i>	Muy ondulados	-	-----	Anomocíticos	10,2 ± 1,55
<i>P. theaefolia</i>	Levemente ondulados	Presentes	-----	Anomocíticos	4,8 ± 1,55
<i>P. vulpinaris</i>	Rectos	-----	Evidentes	Anomocíticos	7,8 ± 1,55

*valor promedio y desviación estándar

Tabla IV. Algunas características anatómicas del mesofilo en diez especies de *Pentacalia*.

Taxon	Hipodermis	Grado de compactación del mesofilo	Vaina vascular: parenquimática o esclerenquimática	Cavidades secretoras	Tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo
<i>P. apiculata</i>	-----	Compacto	Parenquimática	-----	Bifacial
<i>P. caracasana</i>	-----	Laxo	Parenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. geenmaniana</i>	-----	Levemente compacto	Parenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. imbricatifolia</i>	-----	Laxo	Esclerenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. pachypus</i>	-----	Levemente compacto	Parenquimática	Presentes	Isofacial
<i>P. reflexa</i>	-----	Compacto	Esclerenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. rex</i>	-----	Muy compacto	Parenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. stergiosii</i>	Presente	Compacto	Parenquimática	----- ----	Bifacial
<i>P. theaefolia</i>	-----	Levemente compacto	Parenquimática	Presentes	Bifacial
<i>P. vulpinaris</i>	-----	Compacto	Esclerenquimática	----- ----	Bifacial

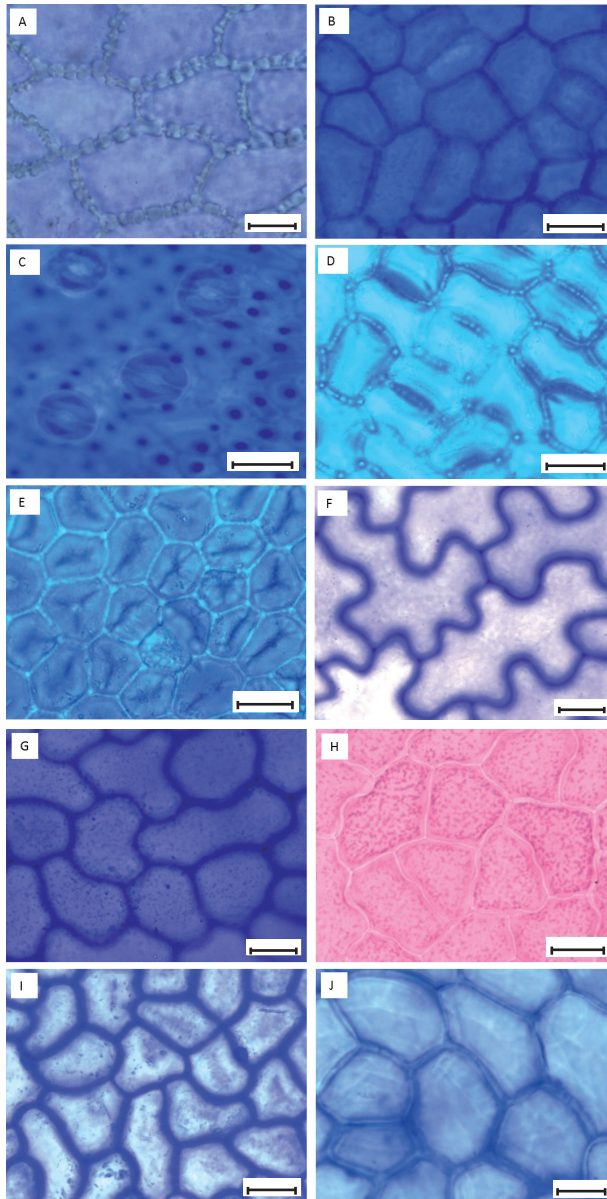


Fig. 1. Vista frontal de la epidermis adaxial en especies de *Pentacalia*: A. *Pentacalia apiculata*. B. *P. greenmaniana*. C. *P. imbricatifolia*. D. *P. pachypus*. E. *P. rex*. F. *Pentacalia caracasana*. G. *P. reflexa*. H. *P. stergiosii*. I. *P. theaeifolia*. J. *P. vulpinaris*. Barra A, B, C, D, E, F, G, H, I, J = 30 μ m.

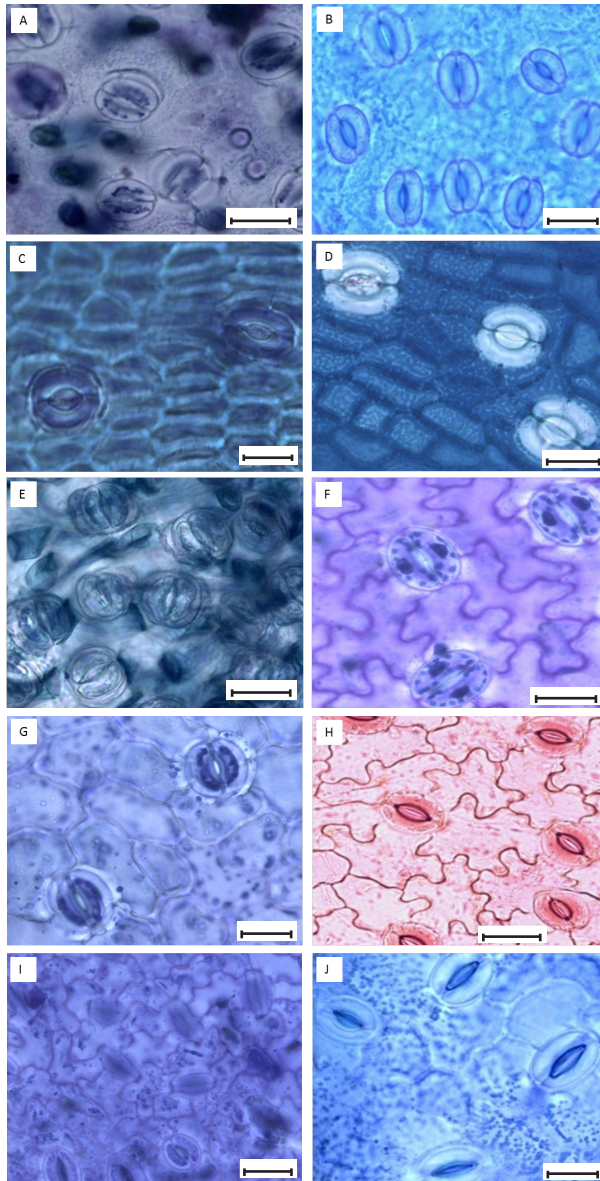


Fig. 2. Vista frontal de la epidermis abaxial en especies de *Pentacalia*: A. *Pentacalia apiculata*. B. *P. greenmaniana*. C. *P. imbricatifolia*. D. *P. pachypus*. E. *P. rex*. F. *Pentacalia caracasana*. G. *P. reflexa*. H. *P. stergiosii*. I. *P. theaeifolia*. J. *P. vulpinaris*. Barra A, B, C, D, E, F, G, H, I, J = 30 µm.

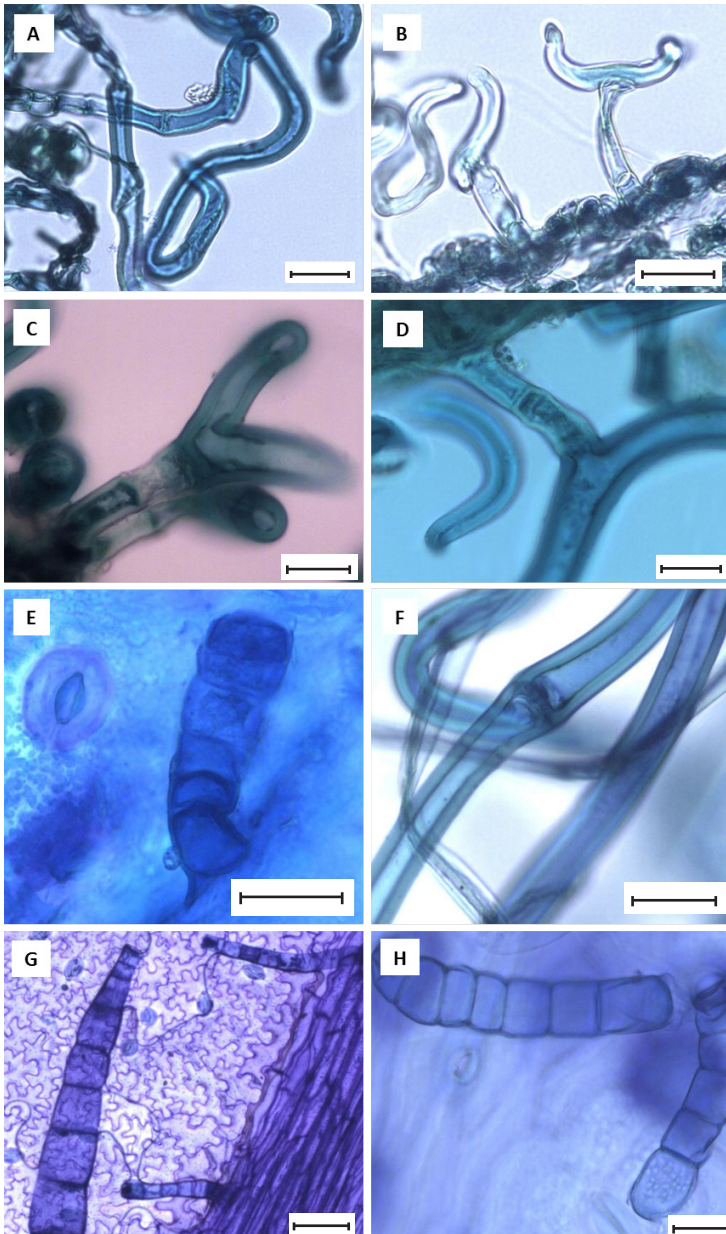
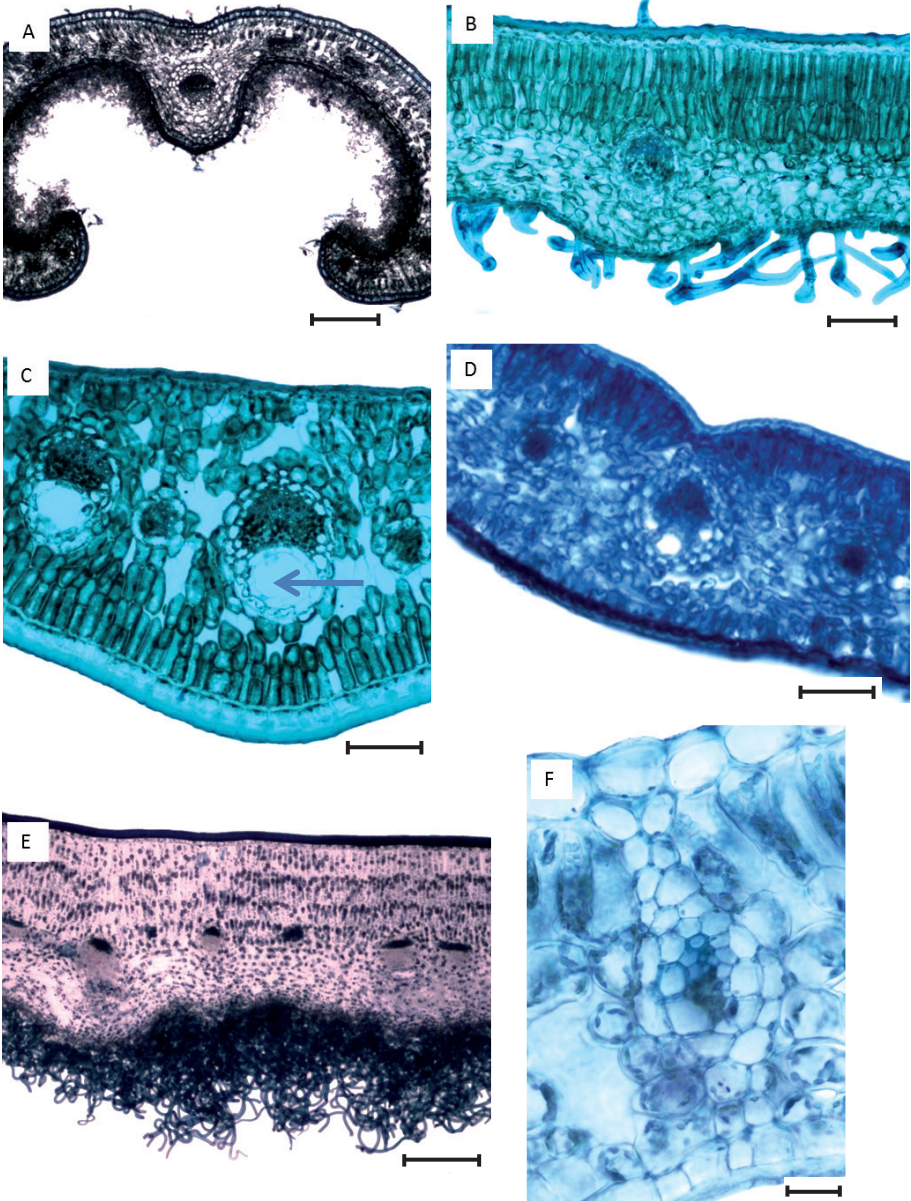


Fig. 3. Tipos de tricomas presentes. A y B. *Pentacalia apiculata*. C, D y E. *P. greenmaniana*. F. *P. rex*. G. *Pentacalia caracasana*. H. *P. vulpinaris*. Barras A, B, C, D, E, F, H = 30 µm y G = 100 µm.



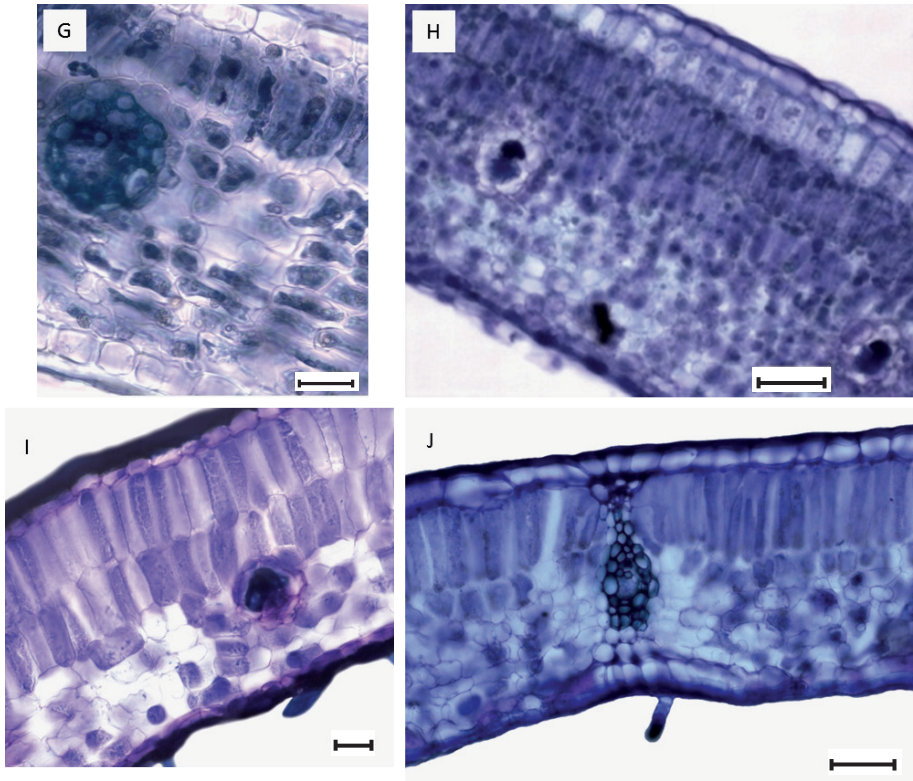


Fig. 4. Sección transversal de la lámina foliar en especies de *Pentacalia*: A. *Pentacalia apiculata*. B. *P. greenmaniana*. C. *P. imbricatifolia* (nótese cavidad secretora, indicada con flecha). D. *P. pachypus*. E. *P. rex*. F. *Pentacalia caracasana*. G. *P. reflexa*. H. *P. stergiosii*. I. *P. theaefolia*. J. *P. vulpinaris*. Barras A, E = 300 μm , B, C, D, H, J = 100 μm y F, G, I = 30 μm .

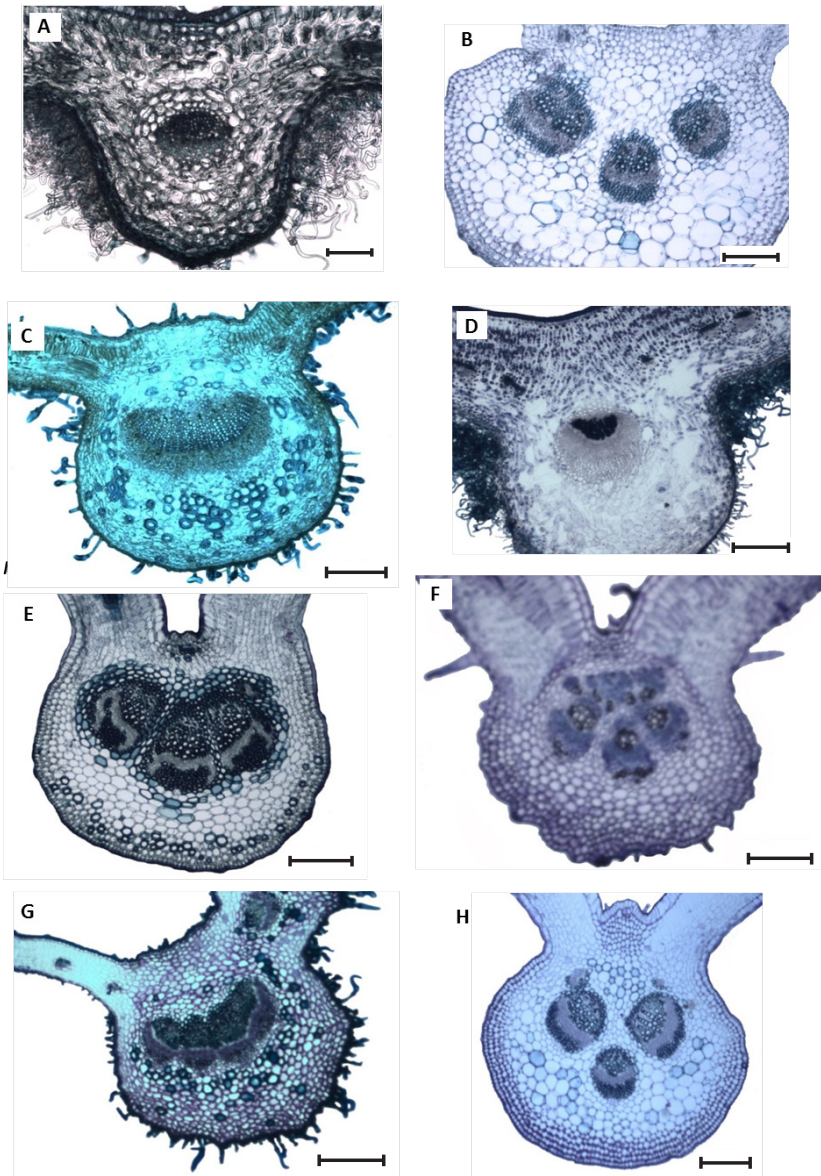


Fig. 5. Sección transversal de la nervadura central en especies de *Pentacalia*: A. *Pentacalia apiculata*. B. *Pentacalia caracasana*. C. *P. greenmaniana*. D. *P. rex*. E. *P. reflexa*. F. *P. stergiosii*. G. *P. theaeifolia*. H. *P. vulpinaris*. Barra A, B, C, D, E, F, G y H = 300 μ m.

DISCUSIÓN

Las especies bajo estudio exhiben variaciones importantes en los rasgos epidérmicos de la lámina foliar, debiendo destacar aquellos que facilitan la delimitación entre especies. Entre ellos, el tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de los estomas, carácter que ha sido de utilidad para separar especies de *Artemisia* L. – Asteraceae (Noorbakhsh *et al.* 2008).

Otro de los rasgos que contribuye a la separación de las especies son las ornamentaciones cuticulares, en este caso se puede indicar que Isawumi (1989) citado por Adedeji y Jewoola (2008) y Adedeji y Jewoola (2008) usaron la presencia/ausencia de estriaciones cuticulares para separar algunas especies de *Vernonia* y especies de otros géneros, respectivamente.

La presencia/ausencia de indumento y el tipo de tricoma presente han sido relevantes en la taxonomía de otras especies de Asteraceae (Lapp *et al.* 2004, Delbón *et al.* 2007, Adedeji y Jewoola 2008).

La existencia de diferentes tipos de tricomas en las hojas de las especies bajo estudio, constituye una ayuda valiosa para el reconocimiento de las mismas, lo cual reafirma la importancia de este carácter en los estudios taxonómicos de la familia Asteraceae (Lapp *et al.* 2004, Freire *et al.* 2007, Hayat *et al.* 2009). Aunque Jeffrey (1987), separa *Monticalia* de *Pentacalia* por el tipo de tricoma, señalando dos tipos de tricomas tectores propios del primero de dichos géneros y la presencia de tricomas moniliformes como característico del segundo, en este trabajo, ni el tipo de tricoma, ni ningún otro de los caracteres anatómicos considerados, permite circunscribir de forma separada, en uno u otro género, las especies bajo estudio.

A nivel del mesofilo, resalta la presencia de hipodermis en una sola especie (*P. stergiosii*), carácter que se ha asociado con reserva de agua (Souza *et al.* 2004). No obstante, en algunas especies parece ser un carácter definido genéticamente, como ocurre en especies de *Lychnophora* Mart., ya que a pesar de crecer juntas en el mismo suelo pedregoso, hay especies con hipodermis acuífera y otras sin dicho tejido (Luque *et al.* 1999).

Haces vasculares con vaina parenquimática o esclerenquimática es un rasgo constante en todas las especies estudiadas; no obstante, destacan dos de ellas porque tienen extensiones hacia la epidermis adaxial. Se ha indicado que tanto las células de la vaina vascular como sus extensiones cumplen diversas funciones metabólicas, en fotosíntesis, síntesis y almacenamiento de carbohidratos, captación de nitrógeno, así como en el metabolismo y movilización de compuestos, entre

otras; no obstante, se necesita conocer más acerca de sus actividades en hojas de plantas C_3 . La vaina vascular es una zona de control crítico para la suplencia de agua y solutos a las células del mesofilo (Leegood 2008). En especies de *Flourensia* DC. se ha reportado la presencia de extensiones hacia ambas epidermis (Delbón *et al.* 2007). Asimismo, se reporta como rasgo de valor taxonómico para separar tres especies de uso medicinal: *Mikania glomerata* Spreng., *Porophyllum ruderale* Cass. and *Vernonia condensata* Baker (Milán *et al.* 2006).

Asteraceae comúnmente presenta estructuras secretoras entre las que se destacan conductos, cavidades y tricomas de diferentes tipos. Sus secreciones pueden contener diversos compuestos químicos, entre ellos terpenos, presentes en aceites esenciales y resinas, carbohidratos u otras sustancias, lo que les confiere un gran valor fitoquímico (Fahn 1979). Todas las especies estudiadas presentan uno u otro tipo de estructura secretora, pero hasta el momento no se han identificado sus secreciones. Sin embargo, se puede indicar que se han extraído aceites esenciales de *P. imbricatifolia*, los cuales se han usado en pruebas para comprobar su acción repelente contra un díptero (Nieves *et al.* 2010).

Entre los caracteres distintivos de más fácil visualización, se pueden mencionar el contorno definido por la nervadura central en sección transversal, así como la conformación del sistema vascular en esta porción de la hoja (número de haces vasculares y asociación con esclerénquima); este rasgo ha sido señalado de interés en otros taxones de Asteraceae, por ejemplo en *Artemisia* L. (Noorbakhsh *et al.* 2008); así como en otras familias, tales como Fabaceae (en diferentes especies de *Galactia* P. Browne según Tourn *et al.* 2009) o de Malpighiaceae (Silva-Araujo *et al.* 2010).

Es interesante destacar que varias de las especies estudiadas crecen en zonas altas (superiores a 1 800 msnm), por lo que están sometidas a intensa radiación, a los efectos del viento, al bajo contenido de oxígeno y de anhídrido carbónico atmosférico, a las fluctuaciones en la temperatura, a escasez hídrica y a un ciclo lento de nutrientes, por lo que debieron adquirir adaptaciones morfoanatómicas que les permiten sobrevivir bajo las condiciones imperantes en esas zonas. Algunos de los rasgos anatómicos observados pudiesen vincularse con dicha adaptación y pueden catalogarse como xeromórficos. Entre dichos caracteres se pueden citar: paredes de células epidérmicas relativamente gruesas a muy gruesas, así como presencia de ornamentaciones cuticulares, las cuales pueden ser interpretadas como mecanismos de protección contra la alta radiación solar a la que están expuestas (Fahn y Cutler 1992).

Asimismo, algunas de las especies tienen una cobertura tricomática densa en la epidermis abaxial, lo cual se ha asociado con incremento en la reflectancia foliar para todas las longitudes de onda de la radiación solar, restringiendo la absorbancia de la misma, lo cual conlleva a reducir la temperatura en el mesofilo y por ende a una regulación de la transpiración (Rotondi *et al.* 2003).

Las especies muestran variaciones en su grosor foliar, debido a diferencias en el número de capas del parénquima en empalizada y esponjoso; asimismo, cabe destacar que predomina el mesofilo compacto. Estos rasgos están asociados a la radiación imperante en las zonas donde crecen (Fahn y Cutler 1992).

En el caso de *P. rex*, la presencia de una pared celular externa más cutícula tan gruesa, probablemente limita la absorbancia de radiación fotosintéticamente activa; sin embargo, se presume que esto se compensa por el desarrollo de un mayor número de capas de parénquima en empalizada. Se debe destacar también la ubicación del parénquima en empalizada en la región abaxial de las hojas de *P. imbricatifolia*, carácter indicado antes por Escalona (1999), lo cual puede vincularse a la forma adosada en que crecen las hojas en el tallo, lo que hace que esa superficie sea la que esté en contacto con la radiación, es probable que por esta misma razón esta especie sea la única con hojas anfiestomáticas.

La presencia de vainas vasculares, así como sus extensiones, posiblemente proporcionen a las hojas un cierto grado de protección contra daños irreparables ante condiciones de sequía y fuertes vientos, principalmente cuando las paredes celulares de dichas vainas están reforzadas con lignina (Rotondi *et al.* 2003). Asimismo, se ha indicado que las esclereidas pueden contribuir con el transporte de agua en el mesofilo (Heide-Jorgesen 1990).

Algunos de los caracteres anatómicos observados son potencialmente promisorios en la taxonomía del grupo de especies estudiadas, pudiendo ser usados solos o combinados, tal como se evidencia en la construcción de la clave propuesta. Sin embargo, es necesario corroborar la efectividad de estos caracteres en un mayor número de taxones, descartando en lo posible la influencia ambiental, a fin de definir el valor de los rasgos anatómicos en *Pentacalia*.

AGRADECIMIENTO

Al Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT) de la República Bolivariana de Venezuela por el financiamiento del presente trabajo, mediante el proyecto de grupo PEII N° 201100528. A Norbelys Garcés por la preparación de las láminas para el estudio bajo microscopio.

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.
- Badillo, V. 2001. Lista actualizada de las especies de la familia Compuestas (Asteraceae) de Venezuela. *Ernstia* 11: 147-215.
- Badillo, V., 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. 230-265. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela. 859 p.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae: cladistics and classification. Timber Press. Portland. Oregon, USA. 752 p.
- Delbón, N., M.T. Cosa, N. Dottori y L. Stiefkens. 2007. Análisis comparativo de los caracteres epidérmicos en *Flourensia campestris* y *F. oolepis* (Asteraceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 42: 245 - 250.
- Díaz-Piedrahita, S. y J. Cuatrecasas. 1999. Asteráceas de la Flora Colombiana. Senecioneae I. Géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Editorial Guadalupe. Santafé de Bogotá, Colombia. 367 p.
- Escalona, A.L. 1999. Anatomía foliar y del xilema de arbustos con aspecto de gimnospermas en el Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. Trabajo de Grado de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 120 p.
- Fahn, A. and D. Cutler. 1992. Xerophytes. *Encyclopedia of plant anatomy*. XIII, 3. Gebruder Borntraeger, Berlín, Germany. 177 p.
- Freire, S., E. Urtubey and D. Giuliano. 2007. Epidermal characters of *Baccharis* (Asteraceae) species used in traditional medicine. *Caldasia* 29: 23-38.
- Hayat, M.Q., M. Ashraf, M.A. Khan, G. Yasmin, N. Shaheen and S. Jabeen. 2009. Diversity of foliar trichomes and their systematic implications in the genus *Artemisia* (Asteraceae). *Int. J. Agric. Biol.* 11: 566-570.
- Heide-Jørgensen, H.S. 1990. Xeromorphic leaves of *Hakea suaveolens* R.Br. IV. Ontogeny, structure and function of the sclereids. *Austral. J. Bot.* 38: 25-43.

- Heywood, V.H., R.K. Brummett, A. Culham and O. Seberg. 2007. Flowering plant families of the World. Firefly Book. Ontario, Canada. 424 p.
- Jáuregui, D. 2012. Guía ilustrada de las epidermis foliares de Angiospermas presentes en Venezuela. Colección Estudios, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 548 p.
- Jeffrey, C. 1987. Developing descriptors for systematic analyses of Senecioneae (Compositae). Bot. Jahrb. Syst 108: 201-211.
- Jeffrey, C. 1992. Notes on Compositae VI, The tribe Senecioneae (Compositae) in the Mascarene Islands with an annotated world check-list of the genera of the tribe. Kew Bull. 47: 49-109.
- 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.
- Leegood, R. 2008. Roles of the bundle sheath cells in leaves of C3 plants. J. Exp. Bot. 59: 1663-1673.
- Lopes Bastos, C., C. M. Souza da Mata, V.M. Borges, R. L. Ozório Franco, P. Cavalcanti and N. Tamaio. 2011. Anatomical and molecular identification of “guaco” *Mikania glomerata* and *Mikania laevigata* (Asteraceae), two important medicinal species from Brazil. J. Med. Pl. Res. 5: 4579-4583.
- Luque, R., N. Menezes y J. Semir. 1999. Anatomía foliar de *Lychnophora* Mart. (Vernonieae: Asteraceae). Plantula 2: 141-152.
- Metcalf C. and L. Chalk. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Vol. II. 2nd. Edition. Clarendon Press. Oxford, Great Britain. 297 p.
- Metcalf, C. 1979. Purpose of systematic anatomy. In: C. Metcalfe and L. Chalk (Eds.). Anatomy of the dicotyledons. 1: 12-13. Clarendon Press. Oxford, Great Britain. 1500 p.
- Milán P., A. Hissae Hayashi and B. Appezzato-da-Glória. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. Braz. Arch. Biol. Techn. 49: 135-144.
- Nieves, E., J. Fernández Méndez, J. Lias, M. Rondón y B. Briceño. 2010. Actividad repelente de aceites esenciales contra las picaduras de *Lutzomyia migonei* (Diptera: Psychodidae). Rev. Biol. Trop. 58: 1549-1560.

- Pelser, P., B. Nordenstam, J. Kadereit and L. Walson. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* 56: 1077-1104.
- Peña, E. y H. Saralegui. 1982. Técnicas de anatomía vegetal. Universidad de La Habana. La Habana, Cuba. 99 p.
- Pruski, J. F. 1997. Asteraceae. *In*: Berry, P.; B. Holst and K. Yatskievych (Eds.). Flora of the Venezuelan Guayana. 3: 177-393 [*Pentacalia*. pp. 335-338]. Missouri Botanical Garden. St. Louis, USA. 774 p.
- Robinson, H. y J. Cuatrecasas, 1978. A review of the Central American species of *Pentacalia* (Asteraceae, Senecioneae). *Phytologia* 40: 37-50.
- Rotondi, A., F. Rossi, C. Asunis and C. Cesaraccio. 2003. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *J. Mediterr. Ecol.* 4: 25-35.
- Silva-Araujo, J., A. Alves, L. Campos and R. Strozi. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Pl. Syst. Evol.* 286: 117-131.
- Silva, K. 2012. Sistemática de *Lasiocephalus* Willd. ex Schltld. (Asteroideae - Asteraceae) en Venezuela. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 86 p.
- Solereider, H. 1908. Systematic anatomy of the Dicotyledons. 2 Vol. Clarendon Press. Oxford, Great Britain. 1183 p.
- Tourn, G.M., M.T. Cosa, G.G. Roitman and M.P. Silva. 2009. Comparative leaf anatomy in argentine *Galactia* species. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 44: 25-32.
- Torrecilla, P., M. Castro y M. Lapp. 2009. Morfoanatomía foliar en especímenes de *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae) creciendo en tres localidades distintas del estado Aragua (Venezuela). *Ernstia* 19: 35-54.