

ANATOMÍA FOLIAR DE CUATRO ESPECIES SIEMPREVERDES
PRESENTES EN LA ZONA DE BANCO, SUBBANCO Y BAJÍO
DE LA ESTACIÓN EXPERIMENTAL CAPARO
(ESTADO BARINAS)

Mercedes Castro-Laportte¹, José R. Guevara² y Aurimar Magallanes³

¹ Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, ² Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, ³ Dirección de Vegetación, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables
E-mail: euglena@telcel.net.ve

COMPENDIO

En esta investigación se estudia la anatomía foliar de **Capparis sola** Macbr. (Capparidaceae), **Clavija longifolia** (Jacq.) Mez. (Theophrastaceae), **Coccoloba padiformis** Meissn. (Polygonaceae) y **Crescentia amazonica** Ducke (Bignoniaceae), especies siempreverdes que crecen en distintas condiciones fisiográficas y de drenaje dentro de la Estación Caparo, con la finalidad de establecer la presencia o no de adaptaciones particulares a estos ambientes. Para las cuatro especies se colectaron hojas en plena expansión foliar, que fueron fijadas en FAA 70% y procesadas con los métodos clásicos para la obtención de láminas semipermanentes para microscopía óptica. En ellas se midieron algunos parámetros anatómicos. Las cuatro especies son hipostomáticas, con una densidad estomática que no supera los 300 estomas/mm², mientras que el grosor del mesófilo nunca es mayor de 200mm, presentando **C. amazonica** la lámina más delgada (50,8 mm), asociado posiblemente a que estas cuatro especies forman parte de los estratos medios y bajos de las comunidades vegetales donde crecen. Asimismo, estas especies muestran otros caracteres anatómicos que podrían interpretarse como una respuesta a las condiciones particulares de drenaje del suelo en que se desarrolla cada una de ellas.

ABSTRACT

We studied the foliar anatomy of *Capparis sola* (Capparidaceae), *Clavija longifolia* (Theophrastaceae), *Coccoloba padiformis* (Polygonaceae) and *Crescentia amazonica* (Bignoniaceae), evergreen species that grow in different physiographic and drainage conditions inside the Caparo Station, with the purpose of establishing the presence or not of particular adaptations to these environments. The leaves of the four species were collected in full expansion, fixed in FAA 70% and processed with the classical methods for optical microscopy; furthermore, some anatomical parameters were measured. The four species are hipostomatic, with a stomatic density not greater than 300 stomata/mm², while mesophyll thickness is never bigger than 200µm, showing *C. amazonica* the thinnest lamina (50,8 µm), associated possibly to these species grow in the medium and low strata of the forest. On the other hand, these species show other anatomical characters that could be interpreted as a response to the peculiar conditions of drainage of the soil on which each one is developed.

PALABRAS CLAVE

Anatomía foliar, Bignonaceae, Capparidaceae, Polygonaceae, Theophrastaceae, siemprevrdes, Caparo.

KEY WORDS

Foliar anatomy, Bignonaceae, Capparidaceae, Polygonaceae, Theophrastaceae, evergreen, Caparo.

INTRODUCCION

La Estación Experimental Caparo se encuentra ubicada en el extremo noroeste de la Reserva Forestal Caparo, en los llanos occidentales del Estado Barinas, en la que se presentan distintas formaciones vegetales que van desde bosques altos, con elementos de más de 30 metros de altura hasta sabanas, dominadas por gramíneas.

Entre los principales factores que determinan las características de la vegetación dentro de la Estación Experimental, se han señalado la marcada estacionalidad climática, la fisiografía y una gran proporción de suelos inundables. Los tipos de vegetación que ocupan una mayor superficie se pueden ordenar

según la capacidad de drenaje del suelo en: selvas deciduas, selvas subsiempreverdes de subbanco, selva subdecidua de bajo y bosque ralo de bajo (Jurgenson, 1994). Las plantas que crecen en las distintas formaciones vegetales presentes en la Estación Experimental, muestran diversas estrategias para enfrentar el déficit hídrico durante la época seca, las cuales van desde especies que son deciduas obligadas hasta aquellas que se comportan como siempreverdes (Franco, 1978), asociadas a estructuras anatómicas foliares particulares.

En el presente estudio, se realizó la caracterización anatómica foliar de las especies **Capparis sola** Macbr. (Capparidaceae), **Clavija longifolia** (Jacq.) Mez. (Theophrastaceae), **Coccoloba padiformis** Meissn. (Polygonaceae) y **Crescentia amazonica** Ducke (Bignoniaceae), las cuales se comportan como siempreverdes y crecen de forma natural en distintas posiciones fisiográficas que están asociadas a suelos con diferentes condiciones de drenaje, con la finalidad de determinar si las mismas presentan adaptaciones estructurales en la hoja, correlacionadas con el ambiente en que se desarrollan.

MATERIALES Y METODOS

UBICACIÓN DEL AREA DE ESTUDIO: La Estación Experimental Caparo se encuentra ubicada en el extremo Noroeste de la Reserva Forestal Caparo y ocupa 7900 hectareas de la Unidad I en el municipio Andrés Bloy Blanco del Estado Barinas, entre 70°56'40" y 70°57'01" de longitud oeste y los 7°24'43" y 7°27'14" de latitud norte. La Estación Experimental limita al Norte con el río Caparo, al sur con el caño Anarú, por el este con la Unidad I de la Reserva Forestal Caparo y por el oeste con terrenos agropecuarios de la Universidad de los Andes y varios fundos privados (Figura 1).

CLIMA: En la zona, la precipitación promedio anual es de 1760 mm, con una marcada distribución estacional. Según los datos mostrados por Franco (1982) basados en el climadiagrama de Walther y Lieth (Figura 2), el período de sequía se extiende desde Diciembre hasta Abril, siendo los meses más secos Enero y Febrero. El período lluvioso va desde finales de Abril hasta principios de Diciembre y las mayores precipitaciones se presentaron en el mes de Julio. La temperatura media anual es de 26,4 °C y la humedad relativa varía desde una media mensual de 59% en Enero hasta 89% en Junio.

SUELOS: Según lo señalado por Franco (1982) y Fernández (1993), los suelos de la Estación Experimental Caparo se caracterizan por estar formados de capas aluviales recientes, consecuencia de la inestabilidad de los cauces fluviales y la amplitud de los esteros en el área. Según su posición fisiográfica, los autores antes mencionados clasifican estos suelos en :

Suelos de banco: están en una posición alta, con una textura franco-limosa. Estos suelos están débilmente estructurados y tienen un buen drenaje.

Suelos de subbanco: están ubicados en posiciones fisiográficas intermedias, con excelentes características estructurales y de fertilidad.

Suelos de bajío: presentes en posiciones bajas del terreno, siendo susceptibles a inundación. Estos son de textura arcillosa, estructura deficiente y drenaje de imperfecto a pobre.

CARACTERISTICAS Y UBICACION DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS:

Capparis sola: arbusto de 1,5 a 3 metros de altura, que crece en el sotobosque de la selva decidua de banco, sobre suelos no inundables.

Clavija longifolia: arbusto de 1 a 2,5 metros de altura, presente en el sotobosque de la selva decidua de banco y en la subsiempreverde de subbanco, sobre suelos no inundables.

Coccoloba padiformis: árbol de 4 a 20 metros de alto, presente en los estratos medios e inferiores de la selva subdecidua de bajío, susceptible de inundarse durante el período lluvioso.

Crescentia amazonica: árbol de 4 a 10 metros de altura, que crece en los estratos inferiores de las selvas subsiempreverdes de bajío, sobre suelos inundables. Frecuentemente presente en el borde de caños y pozos.

MICROSCOPIA OPTICA:

Para cada una de las especies mencionadas, se colectaron hojas en plena expansión foliar, provenientes de al menos tres plantas distintas. El material fue fijado en FAA 70% y posteriormente se realizaron secciones a mano alzada de la porción media de la lámina foliar y del pecíolo. Para los estudios epidérmicos, se hicieron macerados, sometiendo pequeñas porciones de la lámina foliar a una mezcla 1:1 de ácido nítrico: ácido crómico (10%) y llevadas a estufa por

tiempos variables a una temperatura de aproximadamente 60°C. En algunos casos, se realizaron aclarados del material sumergiéndolo en una solución de hipoclorito de sodio comercial (15%) a temperatura ambiente en distintos tiempos.

Las muestras procesadas fueron teñidas con azul de toluidina acuosa (0,5%) y luego se prepararon láminas semipermanentes que fueron observadas bajo un microscopio óptico marca Olympus. Se estimaron algunas variables cuantitativas sobre estas muestras, tales como: espesor de cutícula+pared celular, epidermis, parénquima en empalizada y parénquima esponjoso; número de estomas y número de tricomas en ambas epidermis. Para esto se utilizó un ocular calibrado adaptado al microscopio óptico y se realizaron 30 mediciones en transcortes distintos tomados al azar para cada estructura considerada. Con base en los valores obtenidos se estimó el grosor del mesófilo, relación entre parénquima en empalizada y parénquima esponjoso, densidad de estomas y densidad de tricomas en ambas superficies.

RESULTADOS

Capparis sola Macbr.

LIMBO FOLIAR:

- a) Epidermis: ambas uniestratificadas. Pared celular + cutícula más gruesa hacia la epidermis adaxial (Cuadro 1) y con proyecciones hacia las paredes radiales de las células, las cuales son tabulares en sección transversal, más pequeñas y con paredes más engrosadas en la epidermis inferior (Figura 4a, 4b). Se presentan drusas escasas.

En vista frontal, las células de ambas superficies tienen formas poligonales a hexagonales y paredes anticlinales rectas, con estriaciones cuticulares más evidentes en la epidermis adaxial (Figura 3a). Hoja hipostomática, con estomas anomocíticos (Figura 3b). Tricomas tipo escama, con base y cabezuela multicelular, presentes en ambas superficies, siendo más abundantes hacia la epidermis abaxial (Cuadro 1, Figura 3c)

- b) Mesófilo (Figura 4a): hoja dorsiventral. Parénquima en empalizada formado por dos a tres capas de células cortas y con abundantes cloroplastos. Parénquima esponjoso constituido por aproximadamente siete capas de células globosas, de arreglo que tiende a ser compacto y con abundantes gránulos de almidón. Haces vasculares colaterales, rodeados de una vaina esclerenquimática evidente.

- c) Nervadura media (Figura 4c): epidermis uniestratificada en ambas caras, formada por células pequeñas, redondeadas y marcadamente cutinizadas. Hacia la cara adaxial se observan aproximadamente dos capas de células parenquimáticas esclerotizadas y posteriormente tres a cuatro capas de parénquima clorofilano; hacia la cara abaxial, por debajo del tejido vascular, se aprecian cuatro a cinco capas de parénquima con células de paredes delgadas y escasos cloroplastos, posteriormente se presentan tres capas de células parenquimáticas esclerotizadas. El tejido vascular forma un anillo continuo con crecimiento secundario y esta rodeado por un casquete de fibras. Parénquima y fibras xilemáticas con abundantes gránulos de almidón (Figura 4d).

PECIOLO (Figura 4e):

De contorno redondeado. Epidermis uniestratificada, con células pequeñas y redondeadas y cutícula evidente. Posteriormente, cuatro a cinco capas de parénquima alternando con fibras y por debajo de estas, cuatro a cinco capas de parénquima clorofiliano con abundantes cloroplastos. El tejido vascular forma un anillo continuo, con crecimiento secundario evidente, rodeado por una vaina esclerenquimática. En la zona central del pecíolo, se presenta parénquima reservante con abundantes gránulos de almidón.

Clavija longifolia (Jacq.) Mez.

LIMBO FOLIAR:

- a) Epidermis: ambas epidermis uniestratificadas, con células de forma tabular en sección transversal, células estomáticas con cuernos cuticulares (figura 5a). En vista frontal, las células son poligonales, predominando las hexagonales con paredes anticlinales lisas; las estriaciones cuticulares son evidentes en la epidermis adaxial (Figura 3d). Hoja hipostomática, estomas anomocíticos (Figura 3e). Tricomas glandulares, conformados por un pie unicelular y una cabezuela redondeada multicelular, en ambas epidermis, siendo escasos en la epidermis adaxial (Cuadro 1).
- b) Mesófilo (Figura 5a): hoja dorsiventral, con capa de células esclerenquimáticas en posición subepidérmica (Figura 3f). Parénquima en empalizada con dos a tres capas de células cortas y con abundantes cloroplastos, parénquima esponjoso con seis a siete capas de células redondeadas, de grosor más de dos veces mayor al parénquima en empalizada (Cuadro 1) y dispuestas paralelas a la epidermis. Haces conductores colaterales, con casquete de fibras, en ocasiones transcurrentes.

- c) Nervadura media (Figura 5b): epidermis uniestratificada en ambas caras, con pared celular + cutícula gruesa. Subepidérmicamente, se presenta una capa de fibras intercalada con células colenquimáticas. Posteriormente, dos a tres capas de colénquima seguido de parénquima clorofiliano con escasos cloroplastos. En la cara abaxial, por debajo del tejido vascular, se presentan seis a siete capas de colénquima y hacia la epidermis una capa continua de fibras. El tejido vascular tiende a ser cordiforme hacia la parte media, formado por numerosos haces colaterales abiertos, rodeados de esclerénquima y hacia la epidermis adaxial se presentan otros haces de menor tamaño. Parénquima reservante en posición central.

PECIOLO (Figura 5c):

De contorno redondeado, con pequeñas proyecciones laterales. Epidermis uniestratificada, con cutícula + pared medianamente gruesa y por debajo de ésta, se aprecia una capa discontinua de fibras, intercalada con tejido parenquimático. Luego se presenta un parénquima, de paredes gruesas, interrumpido por paquetes de fibras y pequeños haces conductores dispersos. El tejido vascular muestra un arreglo bastante complejo, con haces colaterales cerrados, asociados a esclerénquima. Hacia uno de los lados y parte central, se observan haces de distintos tamaños distribuidos al azar, mientras que en el lado opuesto, se forma un anillo discontinuo de haces, rodeados por fibras y debajo de estos, otros haces más pequeños dispuestos al azar.

Coccoloba padiformis Meissn.

LIMBO FOLIAR

- a) Epidermis: uniestratificada en ambas caras, con pared + cutícula gruesa en las células de la cara adaxial, las cuales son tabulares en sección transversal, y de menor tamaño que las de la epidermis inferior (Cuadro 1, Figura 6b). Todas las células parecen ser secretoras de mucílagos, siendo frecuente la presencia de cristales prismáticos muy pequeños (Figura 3h). Hacia la cara abaxial, se aprecian tricomas glandulares complejos formados por un pie corto unicelular y una cabezuela pluricelular. En vista frontal, las células de la epidermis adaxial tienden a arreglarse linealmente, mostrando paredes gruesas de contornos rectos (Figura 3g); no obstante, en algunas áreas las células tienden a acomodarse en forma

cíclica, asociadas a la presencia de pequeños tricomas glandulares y escasos estomas. En la epidermis abaxial, las células muestran contornos ligeramente ondulados (Figura 3i), se distribuyen aleatoriamente y contienen escasos cristales y pocos tricomas glandulares (Cuadro 1). La hoja tiende a ser hipostomática, con estomas ciclocíticos.

- b) Mesófilo (figura 6b): por debajo de la superficie adaxial, se presenta una capa de esclerénquima en forma más o menos paralela a la epidermis y la cual es interrumpida por parénquima clorofiliano. El parénquima en empalizada esta formado por una capa de células largas y delgadas con abundantes cloroplastos y, posteriormente una capa de células más cortas, algunas de las cuales tienen forma de embudo y están conectadas a dos o tres células de la capa superior. El parénquima esponjoso presenta unas cuatro capas de células, ordenadas en el mismo sentido que el parénquima en empalizada, de forma globosa, las cuales dejan entre sí grandes espacios intercelulares conformando un aerénquima (Figura 6a). Estas células tienen cloroplastos de gran tamaño que tienden a agregarse (Figura 6c), también son frecuentes drusas grandes. Todas las células del parénquima clorofiliano parecen ser secretoras de mucílagos. Por debajo del parénquima esponjoso, se aprecia una hipodermis uniestratificada, con células redondeadas y más grandes que las que conforman la epidermis abaxial (Cuadro 1), de paredes delgadas, y abundantes cristales prismáticos. Los haces vasculares son colaterales cerrados, rodeados de una vaina esclerenquimática y son transcurrentes hacia ambas superficies (Figura 6a), rodeando a éstos se presentan células parenquimáticas redondeadas que se conectan con células del parénquima esponjoso.
- c) Nervadura media (Figura 6d): presenta una costulación evidente hacia la cara inferior. Ambas epidermis son uniestratificadas, con células con pared celular + cutícula gruesa, secretoras de mucílagos. Hacia la superficie abaxial son frecuentes tricomas protectores. Por debajo de la epidermis adaxial se observan células parenquimáticas de paredes gruesas, que contienen cristales prismáticos y luego se presenta parénquima clorofiliano con células de paredes delgadas y abundantes cloroplastos. El tejido conductor esta formado por haces colaterales cerrados y se arregla en forma de un anillo discontinuo ligeramente sinuoso, formado por dos haces grandes ubicados hacia ambas superficies y tres haces laterales más pequeños y en posición central, se observa un haz grande

asociado a dos haces menores. Entre los haces conductores se presentan células parenquimáticas, algunas de las cuales son secretoras de mucílagos y otras contienen cristales. Hacia la zona costulosa de la epidermis inferior se presenta tejido colenquimático.

PECIOLO (Figura 6e):

Es de contorno redondeado, con una epidermis uniestratificada y pared+cutícula gruesa. Por debajo de ésta, se observan cuatro capas de colénquima, interrumpido en la capa más externa por células grandes y redondeadas, de paredes delgadas que contienen drusas de gran tamaño. Luego del tejido colenquimático, se presenta parénquima reservante, con células de paredes gruesas, drusas frecuentes y un arreglo bastante laxo, principalmente hacia la zona central. Hazes conductores colaterales cerrados, pequeños y dispersos en el tejido parenquimático.

Crescentia amazonica Ducke

LIMBO FOLIAR:

- a) Epidermis: uniestratificada en ambas superficies. Células tabulares en sección transversal, de mayor tamaño hacia la cara superior, con cutícula y paredes delgadas (Cuadro 1, Figura 7a). En vista paradémica las células de paredes anticlinales sinuosas hacia la epidermis adaxial y onduladas en la abaxial (Figura 3j, 3k). Hoja hipostomática, estomas anomocíticos. Tricomas glandulares con pie y cabezuela unicelular en la epidermis adaxial, donde son escasos y los de la cara inferior con pie unicelular y cabezuela pluricelular (Cuadro 1, Figura 7b).
- b) Mesófilo (Figura 7a): hoja dorsiventral, delgada. Parénquima en empalizada formado por una capa de células cortas y parénquima esponjoso con tres capas de células de arreglo bastante compacto. Hazes vasculares rodeados por una vaina esclerenquimática, sin extensiones epidérmicas.
- c) Nervadura media (Figura 7c): de contorno sinuoso. Epidermis uniestratificada en ambas caras, formadas por células pequeñas que tienden a ser papilosas y con una cutícula ligeramente gruesa. En posición subepidérmica, dos capas de colénquima, el cual se ubica en la costulación de la cara superior y rodeando toda la cara inferior. Hacia la epidermis adaxial, ocurren proyecciones del parénquima en empalizada, mientras que hacia la abaxial se observa un tejido colapsado inmediatamente por encima del colénquima (Figura 7d) y posteriormente una capa de

parénquima. Cristales escasos. Tejido conductor en forma de anillo continuo, con un ligero crecimiento secundario. En posición central, parénquima formado por células grandes, de paredes delgadas, que se rompen en la porción media, haciendo a la nervadura fistulosa.

PECIOLO (Figura 7e):

Este es aplanado en una de sus caras, con proyecciones laterales. Epidermis uniestratificada, formada por células pequeñas y redondeadas, cutícula ligeramente engrosada. Luego, una a dos capas de colénquima y, por debajo de éste, parénquima clorofiliano con escasos cloroplastos. Posteriormente se observa una capa discontinua de tejido colapsado, similar al de la nervadura y parénquima reservante cuyas células muestran escasos cristales. Tejido conductor formado por un anillo continuo, con un ligero crecimiento secundario y rodeado de una vaina esclerenquimática. Hacia cada una de las proyecciones del pecíolo se presentan dos haces pequeños. En la parte media, ocurre parénquima de células grandes y redondeadas, que se rompen en la porción central, en forma similar a la nervadura, haciendo al pecíolo fistuloso.

DISCUSIÓN

Las cuatro especies presentan características anatómicas asociadas a los grupos taxonómicos a los que pertenecen, y otras que parecen estar relacionadas con las condiciones ambientales del área donde crecen.

Capparis sola, presenta estomas anomocíticos y mesófilo dorsiventral, lo cual es frecuente en el género **Capparis** (Metcalf y Chalk 1952, 1983; León y col., 1988a). En esta especie el tejido esclerenquimático está ausente en el mesófilo, lo que no es común en este grupo (León y col 1988a); pero la presencia de una epidermis inferior con paredes muy gruesas posiblemente puede brindar sostén a la hoja durante la época de mayor déficit hídrico. Por otra parte, los tricomas tipo escama presentes en **C. sola** se han encontrado en otras especies de **Capparis** (León y col., 1988b), habiéndose asociado a la disminución de la transpiración y/o a la absorción de agua, tal como ocurre en otras plantas que crecen en ambientes secos (Roth y Carvajal, 1983).

El mesófilo de esta especie está medianamente desarrollado (112 μm) y la relación parénquima empalizada/esponjoso (0,57) medianamente alta. En este sentido, Shields (1950) indica que una alta incidencia lumínica incrementa hasta un 77% el desarrollo del mesófilo, principalmente el parénquima en empalizada, por lo que el grosor del mesófilo así como la relación p. empalizada/esponjoso parecen indicar que las hojas de **C. sola** están sometidas a una exposición solar

media; mientras que la presencia de la epidermis abaxial de paredes engrosadas y los tricomas tipo escamas, posiblemente contribuyen a que la planta mantenga el follaje durante la época seca. Además, algunas especies de **Capparis** desarrollan un sistema radical profundo que puede alcanzar agua almacenada en el suelo y así disminuir el estrés hídrico a que puede estar sometida la planta (Sobrado y Cuenca, 1979).

Clavija longifolia muestra caracteres similares a los señalados para el género **Clavija** por Metcalfe y Chalk (1952), tales como células esclerenquimáticas que corren paralelas a la epidermis y un sistema vascular complejo a nivel del pecíolo. Esta especie, al igual que la anterior, crece en una zona que está sometida a déficit hídrico durante la estación seca, por lo que posiblemente la presencia de cuernos cuticulares alrededor de los estomas pueden contribuir a reducir su tasa transpiratoria. El mesófilo, en esta especie está bastante desarrollado (174,42 μm), con predominio del parénquima esponjoso, reflejándose en la relación p. empalizada/p. esponjoso (0,39) que es típica de plantas con poca incidencia lumínica (Pykkö, 1966).

En general, en la hoja de **C. longifolia** predominan caracteres mesomorfos y parece estar sometida a una baja radiación solar; sin embargo, la presencia de esclerenquima en el mesófilo y el desarrollo de cuernos cuticulares pueden ser útiles para que la planta mantenga sus hojas durante la época de sequía.

La especie **C. padiformis** muestra una anatomía foliar particular, que podría estar asociada a las condiciones contrastantes de humedad a que está sometida durante el año. La presencia de una cutícula gruesa hacia la epidermis superior puede contribuir a disminuir la transpiración, mientras que el esclerenquima en el mesófilo podría ayudar a evitar el colapsamiento de los tejidos durante los periodos de mayor déficit hídrico (Pykkö 1966; Wickens 1998). Asimismo, las células epidérmicas y las del parénquima clorofiliano secretan mucílagos, sustancias que tienen una alta capacidad para reservar agua (Jordan y Kruger, 1992). Hacia la epidermis inferior se presenta una hipodermis que posiblemente actúe como reservante de agua. Además, Roth (1992) señala que este tejido puede contribuir a prevenir el colapsamiento de la hoja cuando la transpiración es alta y hay poca agua disponible en el suelo, mientras que Fanh (1982) indica que la presión osmótica de las células fotosintéticas es mayor que en las no fotosintéticas por lo que las primeras pueden obtener agua de las últimas en momentos de escasez. Otro aspecto de interés en la anatomía foliar de **C. padiformis** es la presencia de células colectoras en el parénquima en empali-

zada, para las cuales se ha señalado la función de captar los carbohidratos y dirigirlos hacia los tejidos vasculares en forma eficiente (Lindorf y col, 1985).

Por otra parte, el parénquima esponjoso en esta especie forma un aerénquima que podría contribuir a facilitar la aireación de los tejidos foliares durante el período de inundación. En este sentido, Braendle y Crawford (1999) indican que muchas plantas sometidas a inundaciones periódicas (anfibia) pueden sobrevivir debido a la ventilación de sus órganos, lo cual ocurre principalmente por el desarrollo de grandes espacios intercelulares y que los mismos podrían ser beneficiosos no solo en la condición de inundación sino que brindaría una mayor tolerancia a la sequía debido a una más fácil penetración de la humedad. No obstante, se hace necesario estudiar la anatomía del tallo y raíces así como aspectos ecofisiológicos en esta especie a fin de determinar qué factores fisiológicos y/o estructurales están influyendo para que la misma pueda crecer en una zona que esta sometida a inundación durante una época del año.

La especie **C. amazonica** muestra una anatomía foliar más relacionada a condiciones de alta humedad, tales como un mesófilo delgado (50,80 μm), células epidérmicas de paredes onduladas y delgadas, cutícula delgada y tejidos de sostén poco desarrollados. Sin embargo, el arreglo del mesófilo es bastante compacto, los cloroplastos son abundantes en todo el parénquima y la relación p. empalizada/esponjoso (0,68) es alta, lo que parece indicar, que la misma está sometida a una alta intensidad lumínica.

La característica estructural más resaltante en esta especie es la presencia de un gran espacio en la zona medular de la nervadura media y el pecíolo, lo que posiblemente contribuye a facilitar la aireación de los tejidos foliares, ya que la planta está sometida a inundación durante todo el año. Por tanto, posiblemente la estructura de la hoja en **C. amazonica** estaría reflejando que esta planta crece bajo condiciones de alta incidencia lumínica y con problemas de saturación de agua. En este caso, también se hace imprescindible estudiar la anatomía de tallo y raíces así como la ecofisiología de la planta a fin de establecer qué características son de mayor relevancia para el mantenimiento de la misma en condiciones de inundación.

Al hacer una comparación entre las especies estudiadas, encontramos que éstas son hipostomáticas, con una densidad estomática con valores medios (no mayor de 300 estomas/ mm^2) y un mesófilo que tiende a ser de grosor medio a delgado, lo cual podría asociarse a que estas plantas crecen en los estratos bajo y medio de la vegetación, donde las condiciones ambientales tienden a ser

mésicas. Sin embargo, cabe resaltar que las especies que nunca están sometidas a inundación (**C. sola** y **C. longifolia**) tienden a mostrar las paredes de las células epidérmicas rectas, mientras que las otras dos especies las tienen onduladas, particularmente **C. amazonica** que crece al borde de cursos de agua, apoyando lo planteado por otros autores (Roth, 1990; Jáuregui y Cardozo, 2000) quienes encuentran que las condiciones de humedad en que se desarrollan las plantas puede influir sobre la forma de las paredes de las células epidérmicas.

En este sentido, podemos concluir que las condiciones microclimáticas a que están sometidas estas especies, posiblemente se reflejan en una repuesta estructural que puede contribuir a que se comporten como siempreverdes.

AGRADECIMIENTO

Los autores desean agradecer a la Técnico Norbelys de Benítez por la colaboración en el procesamiento de las muestras, a la Prof. Damelis Jaurégui por la revisión de este manuscrito y al C.D.C.H. de la Universidad Central de Venezuela por aportar parte del financiamiento para la presente investigación.

BIBLIOGRAFIA

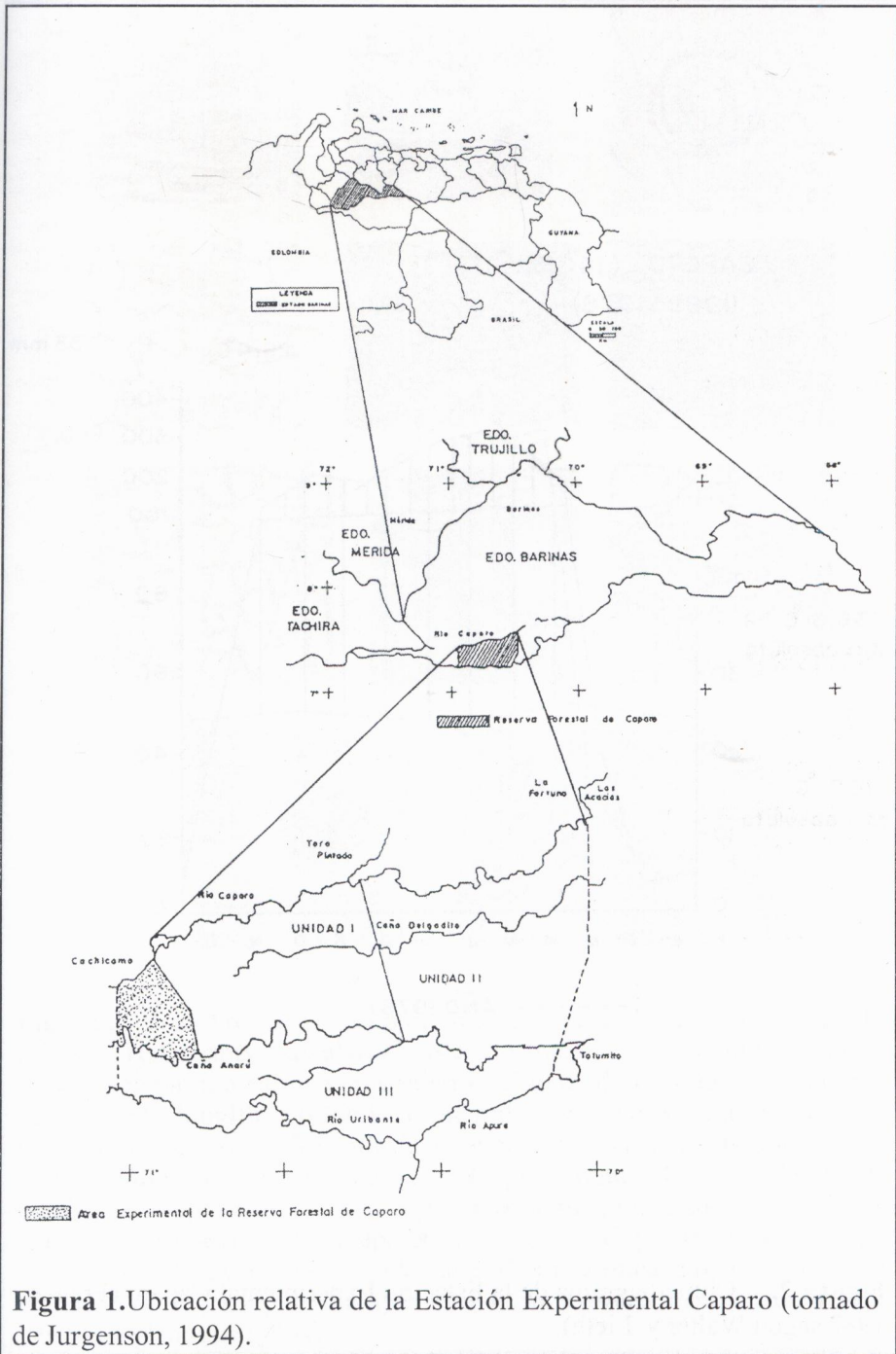
- Braendle, R. and R. Crawford. 1999. Plants as amphibians. Perspective in plant ecology, evolution and systematics. 2: 56 – 78.
- Fahn, A. 1982. Plant anatomy. Third edition. Pergamon Press, Oxford.
- Fernández, E. 1993. La diversidad de suelos de Caparo y su relación con la vegetación. En: Torres, A. Primer Taller para la conservación de la biodiversidad de la Reserva Forestal Caparo. Cuaderno Comodato ULA – MARNR N° 21. Mérida, Venezuela.
- Franco, W. 1978. Fenología de especies forestales en Caparo. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Franco, W. 1982. Estudio y levantamiento de sitios con fines de manejo forestal en la Unidad I de la Reserva Forestal Caparo, Edo. Barinas. Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida.

- Jáuregui, D. y A. Cardozo. 2000. Anatomía foliar de dos especies de Chrysobalanaceae presentes en el Parque Nacional Henri Pittier. *Acta Bot. Venez.* 23: 9–18.
- Jordan, A. and H. Kruger. 1992. Structure of xerophytic plants from southern Africa. Leaf anatomy of **Antizona miersiana** and **Diospyros ramulosa**. *Israel Journal of Botany* 41: 57–65.
- Jurgenson, O. 1994. Mapa de vegetación y uso actual del área experimental de la Reserva Forestal de Caparo, Edo. Barinas. Cuadernos Comodato ULA – MARNR N° 22 (Mérida, Venezuela).
- León E., G. Agostini y P. Rodríguez. 1988. Morfología y anatomía foliar de especies leñosas venezolanas de **Belencita**, **Capparis**, **Morisonia** y **Steriphoma** (Capparaceae). *Memoria Soc. Cienc. Nat. La Salle.* 48: 93–115.
- León E., G. Agostini y P. Rodríguez. 1988. Superficie foliar de especies leñosas de Capparaceae venezolanas observadas al microscopio electrónico de barrido. *Acta Cient. Ven.* 39: 368–374.
- Lindorf, H., L. Parisca y P. Rodríguez. 1985. Botánica, clasificación, estructura, reproducción. Ediciones de la Biblioteca de la Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Metcalf, C. and L. Chalk. 1952. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I and II. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf, C. and L. Chalk. 1983. *Anatomy of dicotyledons*. Second edition. Clarendon Press, Oxford.
- Pykkö, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453–662.
- Roth, I. y A. Carvajal. 1983. Anatomía de las hojas de plantas de los páramos venezolanos: 3. **Chaetolepis lindeana** (Melastomataceae). *Acta. Bot. Venez.* 14: 187–211.
- Roth, I. 1990. Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate. En: *Encyclopedia of plant anatomy XIV (1)* Gebrüder Borntraeger, Berlín.

- Roth, I. 1992. Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela. En: Encyclopedia of plant anatomy XIV (3) Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Shields, L. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. Bot. Rew. 16: 399 – 447.
- Sobrado, M. y G. Cuenca. 1979. Aspectos del uso del agua de especies deciduas y siempreverdes en un bosque seco tropical de Venezuela. Acta Cient. Ven. 30: 302 – 308.
- Wickens, G. 1998. Ecophysiology of economic plants in arid and semiarid lands. Springer – Verlag. Berlín, Germany.

CUADRO 1. Valores promedio (μm) para algunas variables cuantitativas de la lámina foliar en cuatro especies siempreverdes de la Estación Experimental Caparo Estado Barinas)

CARACTERÍSTICA	Capparis sola Media (ds)	Clavija longifolia Media (ds)	Coccoloba padiformis Media (ds)	Crescentia amazonica Media (ds)
Pared celular + cutícula	4,41 (1,07)	3,5 (1,25)	5 (0)	1,30 (0,47)
Epidermis adaxial	16,92 (2,76)	15,08 (2,02)	13,25 (1,17)	10,73 (0,98)
Parénquima en empalizada	40 (2,63)	48,33 (5,26)	45,08 (3,86)	20,53 (1,22)
Parénquima esponjoso	72 (8,89)	126,08 (10,21)	123 (6,07)	30,27 (1,70)
Mesófilo	112 (8,21)	174,42 (8,48)	168,08 (7,18)	50,80 (2,11)
Hipodermis	—	—	13,25 (1,49)	—
Epidermis abaxial	10,92 (1,23)	17,25 (2,21)	10,25 (0,76)	10,20 (0,48)
Pared celular + cutícula	4,75 (0,76)	4 (1,24)	2,5 (0)	1,13 (0,35)
Densidad estomática (29,12)	241,47 (38,32)	269,03 (45,17)	275,59 (49,58)	225,72
Densidad de tricomas epidermis adaxial	1,44 (2,65)	3,49 (3,10)	4,72 (4,76)	3,49 (3,50)
Densidad de tricomas epidermis abaxial	43,31 (12,01)	44,62 (13,61)	6,36 (3,02)	18,26 (3,78)
Relación P. empalizada/P. esponjoso	0,57	0,39	0,37	0,68



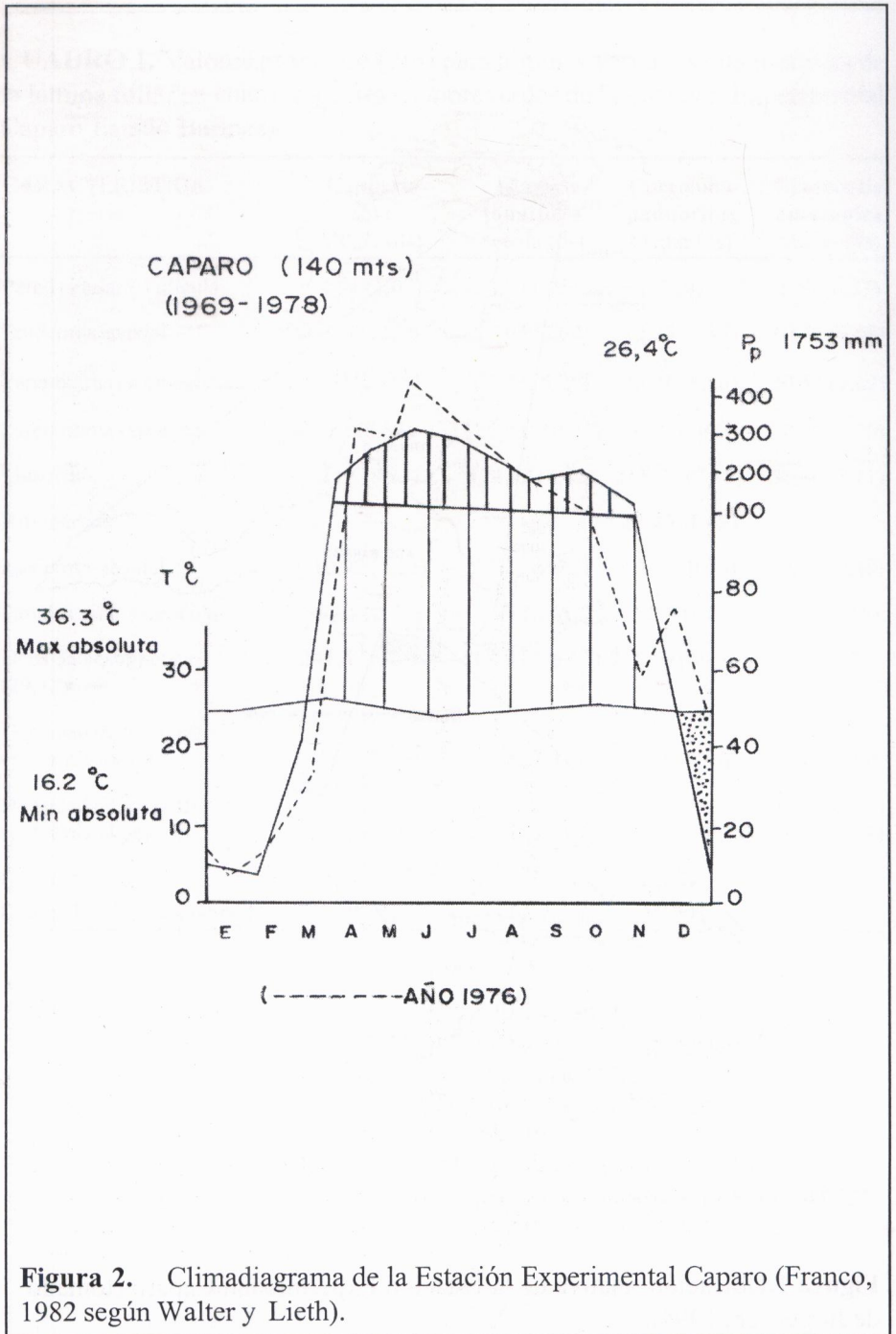


Figura 2. Climadiagrama de la Estación Experimental Caparo (Franco, 1982 según Walter y Lieth).

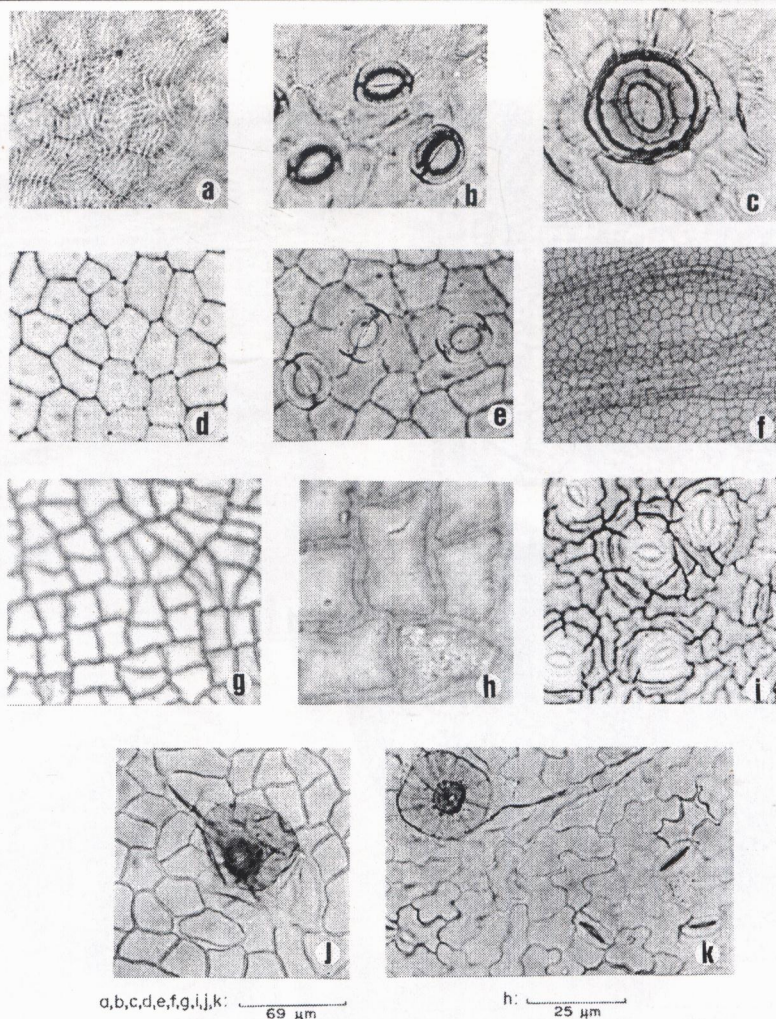


Figura 3. Vista Frontal de la Epidermis. a) epidermis adaxial de *C. sola* (400x), b) epidermis abaxial de *C. sola*, mostrando estomas (400x), c) detalle de tricoma tipo escama en epidermis abaxial de *C. sola*, d) epidermis adaxial de *C. longifolia* (400x), e) epidermis abaxial de *C. longifolia*, mostrando estomas (400x), f) detalle de esclereidas hacia la epidermis adaxial en *C. longifolia*, g) epidermis adaxial en *C. padiformis* (400x), h) detalle de células de la epidermis adaxial en *C. padiformis*, mostrando grosor de las paredes y cristales (1000x), i) epidermis abaxial en *C. padiformis*, mostrando estomas (400x), j) epidermis adaxial en *C. amazonica*, mostrando tricoma glandular (400x), k) epidermis abaxial en *C. amazonica*, mostrando estomas y tricoma glandular (400x).

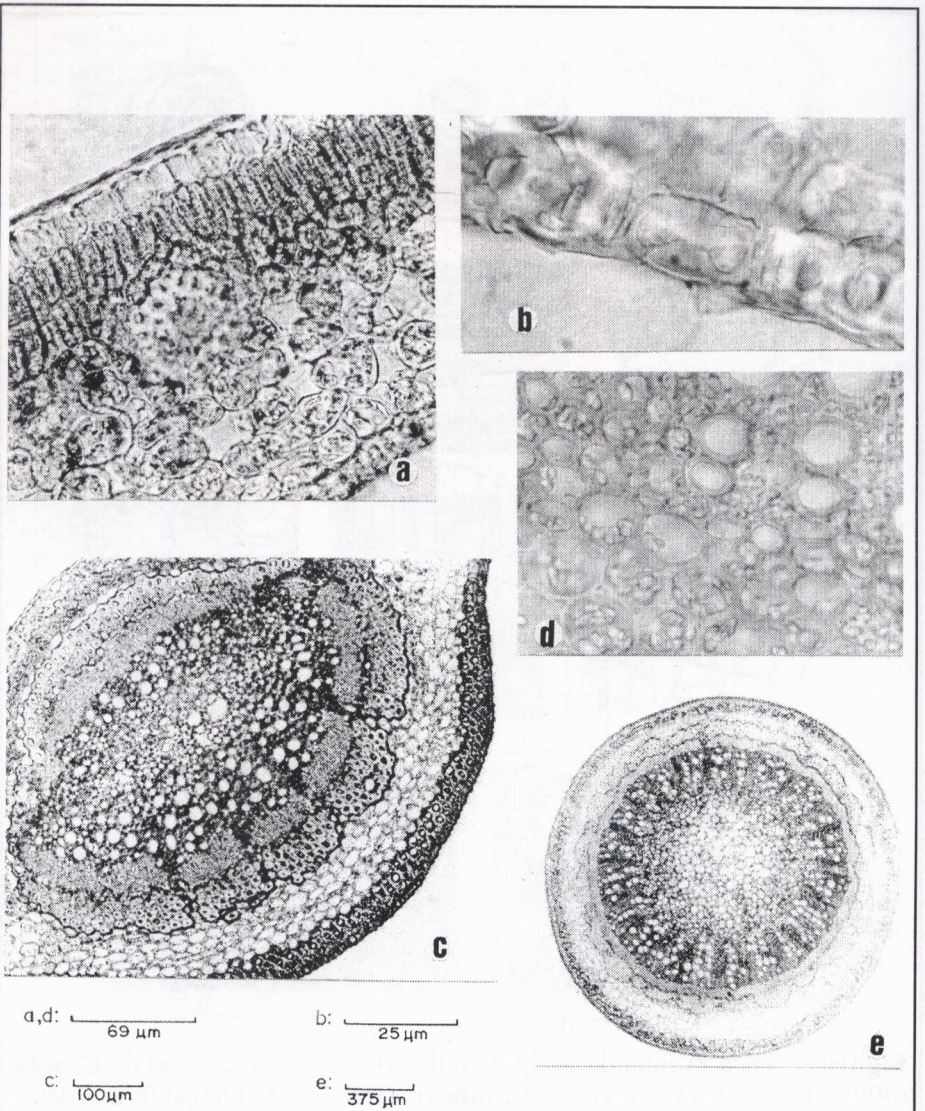


Figura 4. *Capparis sola* Macbr. a) sección transversal de la lámina foliar (400x), b) detalle de la epidermis abaxial, mostrando células con paredes engrosadas (1000x), c) sección transversal de la nervadura media (100x), d) detalle de parénquima conductor de la nervadura media, mostrando gránulos de almidón (400x), e) sección transversal del pecíolo (40x).



Figura 5. *Clavija longifolia* (Jacq.) Mez. a) sección transversal de la lámina (400x), b) sección transversal de la nervadura media (4x), c) sección transversal del pecíolo (40x).

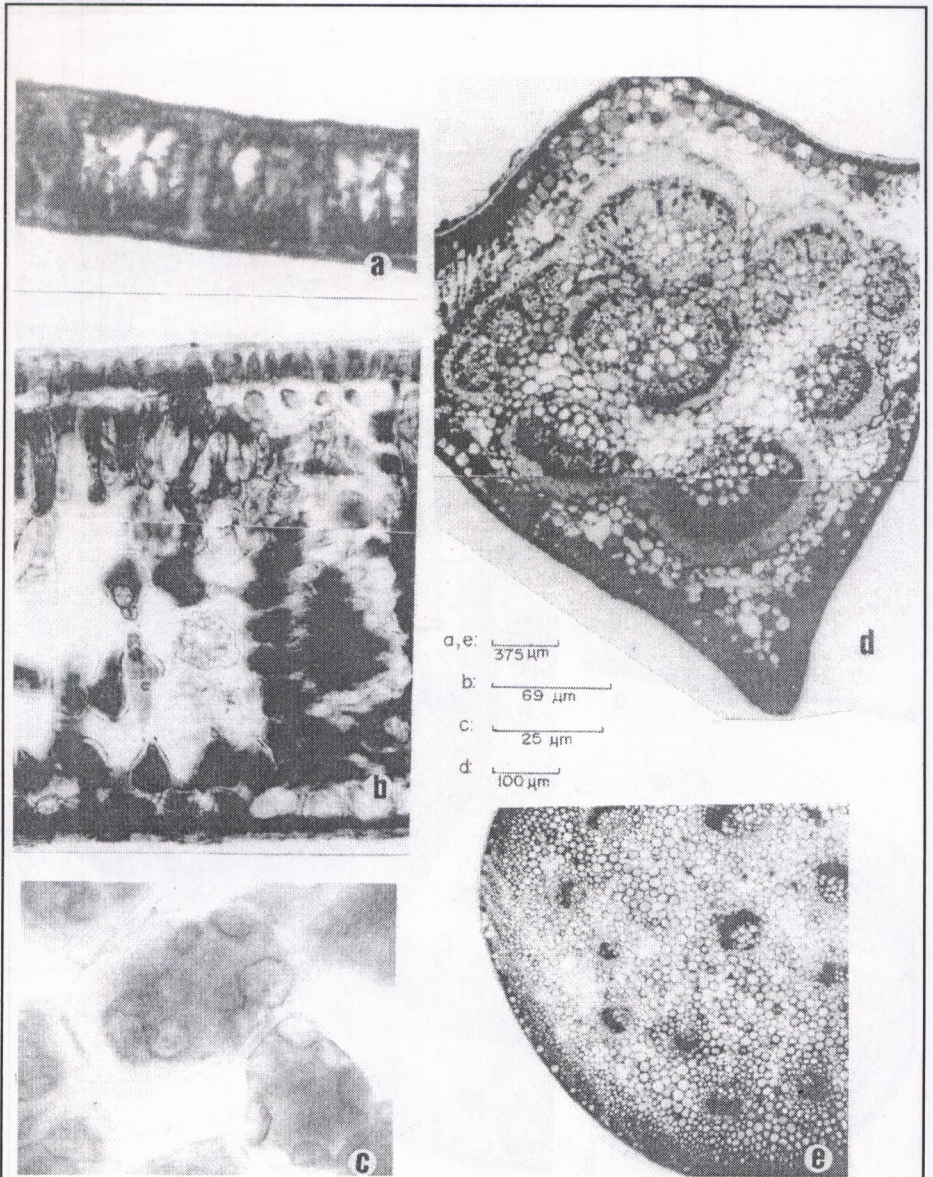


Figura 6. *Coccoloba padiformis* Meissn. a) vista general de la lámina foliar, mostrando desarrollo de aerénquima (40x), b) detalle de sección transversal de la lámina foliar (400x), c) detalle del parénquima esponjoso, mostrando cloroplastos (1000x), d) sección transversal de la nervadura media (100x), e) sección transversal del pecíolo (40x).

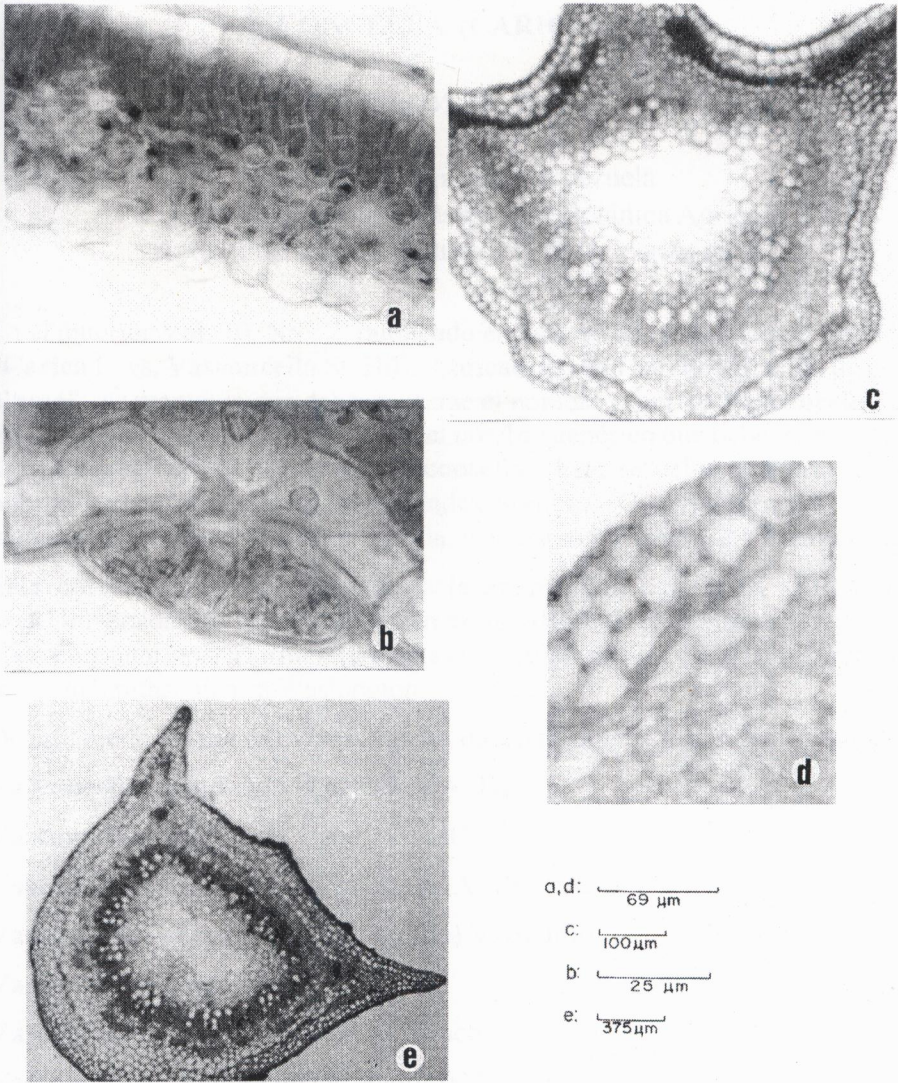


Figura 7. *Crescentia amazonica* Ducke. a) sección transversal de la lámina (400x), b) detalle de tricoma glandular en la epidermis abaxial (1000x), c) sección transversal de la nervadura media (100x), d) detalle de células colapsadas en la nervadura media (1000x), e) sección transversal del pecíolo (40x).