

# ANATOMÍA FOLIAR DE ESPECIES DE *BURSERA* JACQ. (BURSERACEAE) PRESENTES EN VENEZUELA, SUS IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS

Mercedes Castro y William Granada

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela.castrom@agr.ucv.ve

## COMPENDIO

Se estudió la anatomía foliar de seis especies de *Bursera* presentes en Venezuela, tres pertenecientes al sub-género *Bursera* (*B. karsteniana*, *B. inversa* y *B. simaruba*) y tres al sub-género *Elaphrium* (*B. glabra*, *B. graveolens* y *B. tomentosa*), con la finalidad de evaluar la utilidad taxonómica, así como la relación con el ambiente de los caracteres estudiados. Las muestras fueron fijadas en FAA y posteriormente, se realizaron cortes a mano alzada a fin de obtener secciones transversales, y se hicieron aclarados para el estudio de la epidermis; se tiñó con azul de toluidina acuosa y se prepararon láminas semi-permanentes para su posterior observación y análisis. Todas las especies presentaron hojas dorsiventrales, hipostomáticas y drusas a nivel del parénquima esponjoso, así como canales resiníferos asociados al floema. Algunos caracteres, tales como el tipo de tricomas y arreglo de los canales resiníferos en el pecíolo, son útiles para diferenciar las especies entre sí. La anatomía foliar brinda poca información sistemática en el grupo, a excepción de la forma del pecíolo en sección transversal que es circular en el sub-género *Bursera* y con cara adaxial cóncava o plana en el sub-género *Elaphrium*. Los taxones estudiados presentan algunos caracteres anatómicos a nivel de la lámina foliar, tales como densidad estomática, relación parénquima empalizada/parénquima esponjoso y desarrollo del mesofilo que podrían estar relacionados con las condiciones ambientales de las zonas en que se desarrollan.

## PALABRAS CLAVE

*Bursera*, anatomía foliar, sistemática, Burseraceae.

Recibido: 11/11/09

Aceptado: 20/01/11

## LEAF ANATOMY OF VENEZUELAN *BURSERA* JACQ. (BURSERACEAE), ITS TAXONOMIC AND ECOLOGICAL IMPLICATIONS

### ABSTRACT

We studied the leaf anatomy of six species of the genus *Bursera* growing in Venezuela, three belonging to sub-genus *Bursera* (*B. karsteniana*, *B. inversa* and *B. simaruba*) and the others to sub-genus *Elaphrium* (*B. glabra*, *B. graveolens* and *B. tomentosa*), with the objective of evaluating the taxonomic value and ecological significance of the anatomical characters evaluated. The samples were fixed in FAA and hand sectioned to obtain transverse sections; for epidermal studies clarification techniques were used. The material was stained with toluidine blue and semi permanent preparations were made. All species showed dorsiventral and hypostomatic leaves, druse crystals at the level of the spongy parenchyma, and resin ducts associated to phloem. Some anatomical characters, as type of trichome and distribution pattern of resin ducts in the petiole, are useful to separate the species. Foliar anatomy is non-formative systematically, with exception of petiole shape, which is rounded for species of sub-genus *Bursera* and triangular to indented for sub-genus *Elaphrium*. Some anatomical characters, such as stomatal density, palisade/spongy ratio and mesophyll thickness, probably are related with tolerance of the leaves to drought.

### KEY WORDS

*Bursera*, foliar anatomy, taxonomy, Burseraceae.

### INTRODUCCIÓN

*Bursera* Jacq. es un género neotropical, formado por unas 100 especies de árboles y arbustos, que se distribuyen en México, el Caribe, América Central y Sur América. Este grupo se ha dividido en dos sub-géneros (*Bursera* y *Elaphrium*), los cuales se han diferenciado por características de la corteza del tallo, forma del raquis de la hoja, pubescencia de las flores y número de valvas del fruto. Asimismo, dentro de cada sub-género las especies se han agrupado con base en diversas afinidades morfológicas (Toledo-Manzur 1982, Daly 1993) y han formado grupos monofiléticos en estudios filogenéticos

realizados a partir de datos moleculares (Becerra y Venable 1999, Becerra 2003). En Venezuela, se ha señalado la presencia de seis especies, ubicadas en distintos grupos: *B. karsteniana* Engl., *B. inversa* Daly y *B. simaruba* (L.) Sarg. las cuales se encuentran dentro del sub-género *Bursera*, complejo B. simaruba (Daly 1993) y las otras tres especies pertenecen al sub-género *Elaphrium*, estando *B. glabra* (Jacq.) Triana & Planch. y *B. graveolens* (Kunth) Triana & Planch. en el complejo B. fagaroides (Kunth) Engl. y *B. tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch. en el grupo B. copallifera (DC.) Bullock (Espinosa *et al.* 2006).

El estudio taxonómico de *Bursera* tiende a ser complejo, ya que existen pocas diferencias morfológicas entre las especies y las muestras depositadas en los herbarios tienden a ser incompletas y escasas; por lo que algunas ciencias auxiliares pueden ser de utilidad para aclarar problemas de identificación de taxones. En este sentido, la anatomía ha mostrado ser una herramienta valiosa en los estudios taxonómicos de diversos grupos de plantas, particularmente las características de la lámina foliar y pecíolo (Metcalf y Chalk 1950). Entre los caracteres que se han señalado útiles para diferenciar las especies, destacan el arreglo vascular del pecíolo, organización histológica del mesofilo y la presencia de distintas estructuras secretoras y cristales en el mismo (Alvarenga *et al.* 2005, Al-Saghir *et al.* 2006).

Para Burseraceae, Metcalfe y Chalk (1950) indicaron que las hojas tienden a ser dorsiventrales, anfiestomáticas o más frecuentemente hipostomáticas, con estomas anomocíticos y células mucilaginosas en la epidermis adaxial. Asimismo, estos autores señalaron que se pueden presentar cristales y canales resiníferos asociados al floema y para el caso particular de *Bursera* observaron que en algunas especies se pueden presentar células mucilaginosas en la epidermis inferior, y el patrón vascular del pecíolo es muy variable.

Con base en lo anterior, se plantea estudiar la anatomía foliar de las especies de *Bursera* presentes en Venezuela, a fin de determinar el valor taxonómico para este grupo, así como la relación entre la anatomía foliar de las especies consideradas y el ambiente en que éstas se desarrollan.

## MATERIALES Y MÉTODOS

En poblaciones naturales, se seleccionaron hojas en plena expansión foliar y se tomaron las porciones medias de la lámina y del pecíolo, los cuales se fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético, etanol 70%). Posteriormente, el material

fue procesado en el laboratorio siguiendo el protocolo de Roth (1964) con algunas modificaciones, realizándose secciones transversales a mano alzada de pecíolo y lámina. Así mismo, para el estudio de la epidermis foliar, se hicieron macerados de porciones de la lámina con hipoclorito de sodio (5,25%). Las muestras se tiñeron con azul de toluidina en solución acuosa al 1%, se montaron en agua:glicerina (1:1) y se sellaron con esmalte transparente para uñas, preparando así láminas semipermanentes. El material fue estudiado bajo un microscopio óptico marca Olympus, realizándose medidas en 30 campos distintos de cinco muestras provenientes de al menos dos individuos, con ayuda de un ocular micrometrado acoplado al mismo. Los parámetros determinados fueron: grosor de epidermis adaxial y abaxial más cutícula, parénquima en empalizada, parénquima esponjoso y mesofilo; también se contabilizó el número de estomas y número de tricomas por campo. Posteriormente, con los datos obtenidos se calculó la densidad estomática (estomas/mm<sup>2</sup>) y tricomática (tricomas/mm<sup>2</sup>), así como la relación parénquima empalizada/parénquima esponjoso (Pemp/P.esp). Se tomaron microfotografías digitales del material utilizando una cámara acoplada a un microscopio óptico marca Nikon.

## RESULTADOS

En la Tabla I se presentan los valores estimados a nivel de la lámina foliar en las especies de *Bursera* estudiadas.

### LÁMINA (Fig. 1)

Las seis especies presentaron hojas dorsiventrales e hipostomáticas. La epidermis adaxial es uniestratificada, con la cutícula gruesa en *B. glabra*, *B. graveolens* y *B. inversa*, mientras que en *B. karsteniana*, *B. simaruba* y *B. tomentosa* la cutícula es delgada. Las células epidérmicas son tabulares a redondeadas, con paredes delgadas, presentándose también células mucilaginosas, las cuales son de forma redondeada y de mayor tamaño que las típicas, siendo éstas menos abundantes en *B. tomentosa*. La epidermis abaxial es más delgada que la adaxial, presentando células tabulares, con los estomas ligeramente levantados en *B. tomentosa*, un poco hundidos en *B. glabra* y *B. graveolens* y a nivel de las células epidérmicas típicas en las otras especies.

El mesofilo es de mayor grosor en *B. inversa* (181,67 µm) y más delgado en *B. tomentosa* (76,67 µm); el parénquima en empalizada está formado por una sola capa de células, de arreglo compacto en todas las especies, con paredes delgadas y gran número de cloroplastos, siendo más largas en *B. inversa* (94, 25 µm)

Tabla I. Variables anatómicas cuantitativas de la lámina foliar determinadas en especies de *Bursera*.

Especie	E. adax +cut	Mesofilo	P. emp P. esp E. abax +cut P. emp/P.esp				Dens. estom (Estoma/mm <sup>2</sup> )	Dens. tricom (Tricoma/mm <sup>2</sup> )
			(µm)					
<i>B. glabra</i>	40,75 (3,95)	138,25 (6,02)	72,83 (4,81)	65,42 (4,36)	29,25 (3,02)	1,12 (0,11)	323,90 (38,33)	———— *
<i>B. graveolens</i>	28,75 (3,22)	85,89 (11,42)	43,75 (6,34)	42,14 (7,50)	19,64 (3,78)	1,06 (0,20)	408,14 (85,56)	———— *
<i>B. inversa</i>	36,83 (4,59)	181,67 (12,18)	94,25 (5,22)	87,42 (10,53)	13,75 (2,52)	1,09 (0,14)	687,93 (117,89)	10,50 / 21
<i>B. karsteniana</i>	33,00 (3,79)	169,25 (13,34)	70,50 (6,48)	98,75 (10,26)	39,67 (5,83)	0,72 (0,09)	232,41 (34,00)	———— **
<i>B. simaruba</i>	30,17 (2,86)	122,08 (5,84)	47,17 (4,09)	74,92 (4,85)	20,08 (3,56)	0,63 (0,07)	430,45 (103,39)	———— *
<i>B. tomentosa</i>	19,50 (2,40)	76,67 (6,17)	36,83 (2,85)	39,83 (2,85)	13,33 (2,05)	0,92 (0,14)	326,96 (99,89)	34,67 / 73,23

**E. adax + cut:** epidermis adaxial más cutícula; **P. emp:** parénquima en empalizada; **P. esp:** parénquima esponjoso; **E. abax + cut:** epidermis abaxial más cutícula; **Dens. estom:** densidad estomática; **Dens. tricom:** densidad de tricomas (densidad adaxial/densidad abaxial); Media (desviación estándar). \* Densidad de tricomas muy baja, no fue posible estimarla. \*\* Especie glabra.

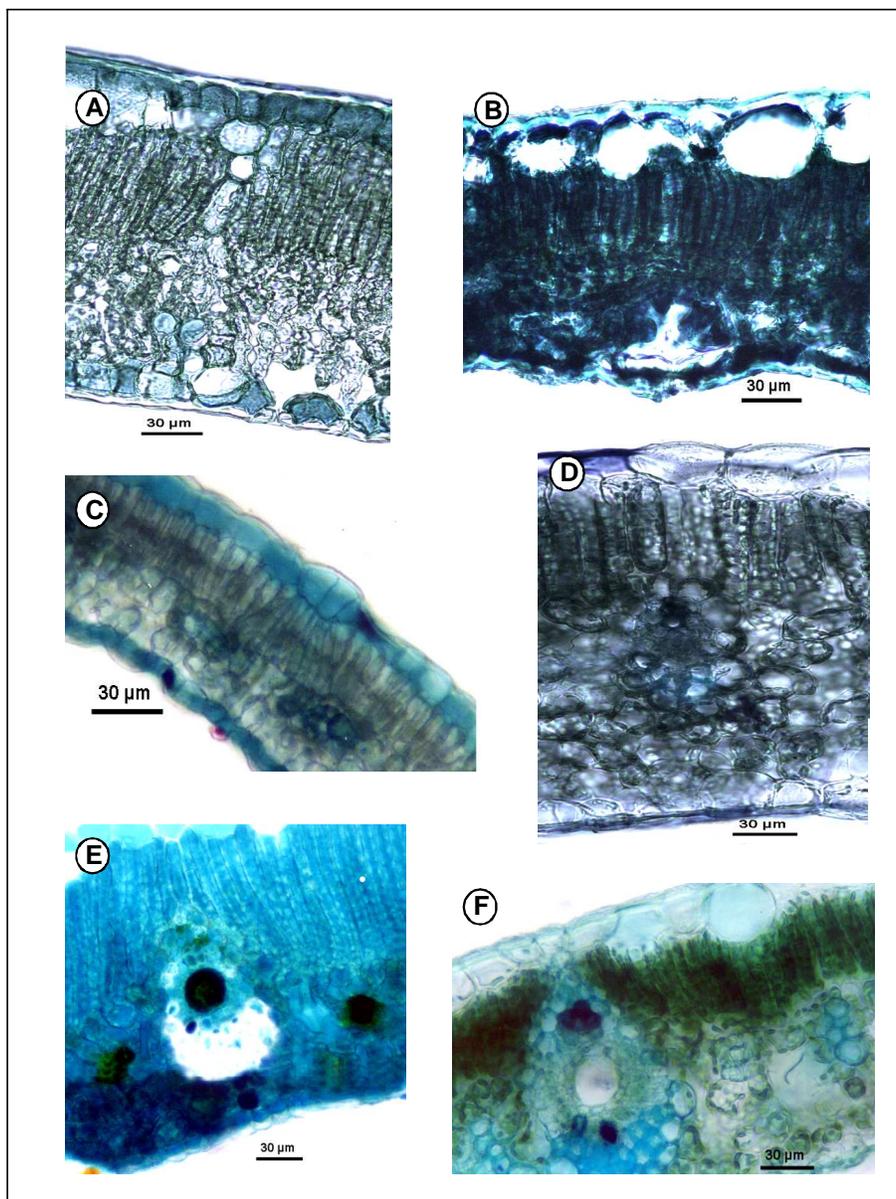


Fig. 1. Sección transversal de la lámina foliar en especies de *Bursera*. A. *B. glabra*. B. *B. graveolens*. C. *B. tomentosa*. D. *B. karsteniana*. E. *B. invera*. F. *B. simaruba*.

y más cortas en *B. tomentosa* (36,83  $\mu\text{m}$ ). El parénquima esponjoso presenta desde tres capas de células en *B. tomentosa* hasta siete en *B. inversa*, éstas tienen forma irregular, paredes delgadas y muestran un arreglo laxo. La relación P.emp/P.esp es mayor que uno en *B. glabra*, *B. graveolens* y *B. inversa*, mientras que en las otras especies presenta valores menores a uno. Cristales de calcio en forma de drusas fueron frecuentes en el parénquima esponjoso de las especies consideradas, a excepción de *B. tomentosa*, especie en la que son escasos. Los haces conductores son colaterales cerrados, rodeados de una vaina parenquimática formada por células redondeadas, de paredes delgadas; presentándose con un casquete de fibras asociadas al floema en *B. inversa* y *B. simaruba* y haces transcurrentes en *B. glabra*. Se observaron canales resiníferos asociados al floema en los haces conductores mayores.

#### NERVADURA MEDIA (Fig. 2)

La superficie adaxial tiene forma convexa, siendo más pronunciada en las especies del sub-género *Elaphrium* y en *B. inversa*, con la epidermis uniestratificada, formada por células pequeñas que tienden a ser redondeadas y cutícula medianamente gruesa. La cara abaxial se observó marcadamente costulada en *B. inversa* y *B. tomentosa* y más o menos redondeada en las otras especies, siendo las células de esta epidermis similares a las de la cara adaxial, pero ligeramente más pequeñas. Asociado a la superficie adaxial y en posición subepidérmica se presentan varias capas de colénquima, con paredes más gruesas en *B. inversa* comparada con las otras especies.

Los tejidos vasculares se arreglan formando un haz pequeño hacia la epidermis superior, mientras que en la región abaxial se presentaron en forma de arco, con un ligero crecimiento secundario. En todas las especies se observaron canales resiníferos asociados al floema, pero con un arreglo variable entre las mismas. En *B. glabra* y *B. graveolens* se presentaron uno o dos de dichos canales hacia la epidermis adaxial y tres en la región abaxial, mientras que en *B. karsteniana* sólo se apreció un canal resinífero hacia la epidermis superior y dos, en algunos casos tres, abaxialmente. Para *B. inversa*, *B. simaruba* y *B. tomentosa* se distingue un canal hacia la cara adaxial y cinco hacia la abaxial.

#### PECÍOLO (Fig. 3)

Se observó que el pecíolo es circular en sección transversal para las especies del sub-género *Bursera*, mientras que en el sub-género *Elaphrium* presentó formas variables. En *B. glabra* y *B. graveolens*, el pecíolo tiene hacia la cara adaxial una concavidad, mientras que en *B. tomentosa* dicha cara es plana.

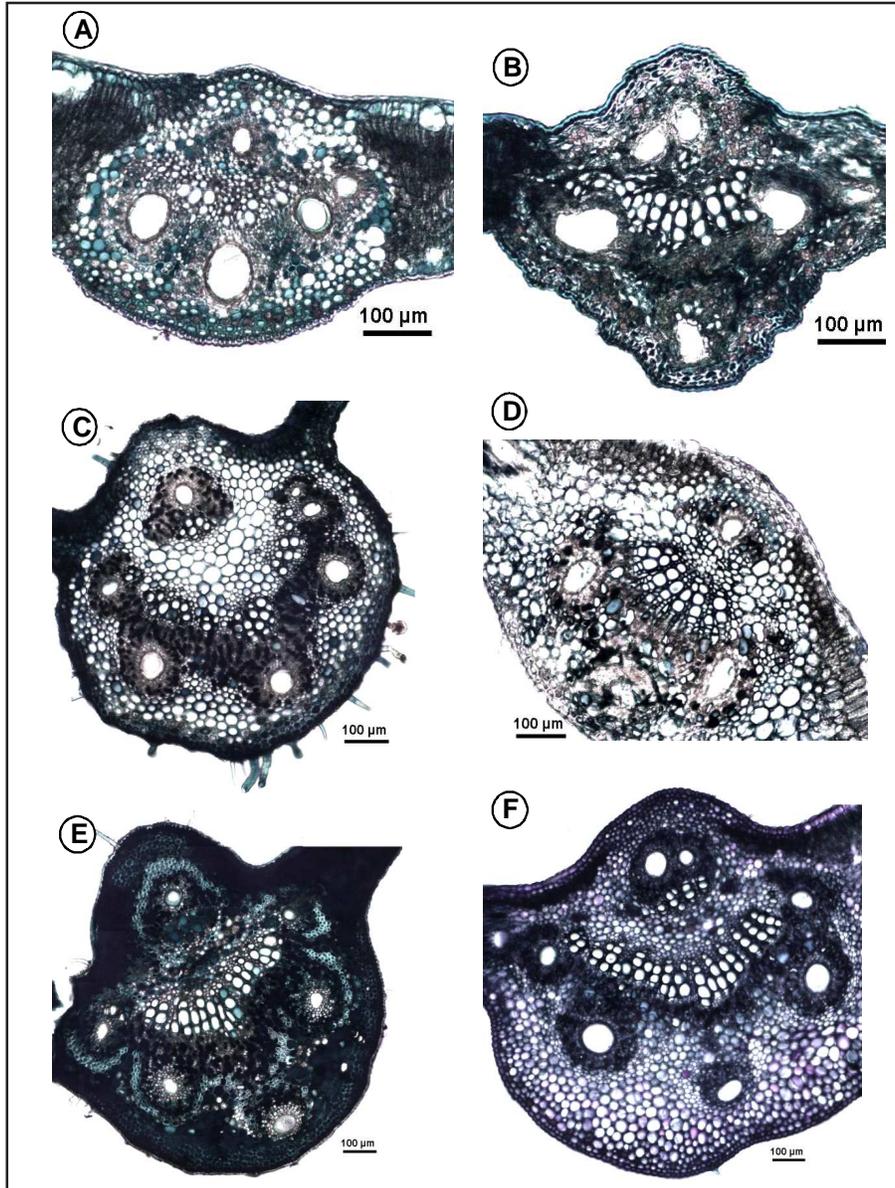


Fig. 2. Sección transversal de la nervadura media en especies de *Bursera*. A. *B. glabra*. B. *B. graveolens*. C. *B. tomentosa*. D. *B. karsteniana*. E. *B. inversa*. F. *B. simaruba*.

Para todos los casos, las células epidérmicas son pequeñas y redondeadas, con una cutícula gruesa. En posición subepidérmica se localiza tejido colenquimático, con un número de capas variable en las especies; así en *B. karsteniana* se observaron de dos a tres capas y en las otras especies desde cuatro hasta nueve estratos de células. Este tejido está formado por células grandes, con paredes medianamente engrosadas, frecuentemente con drusas o cristales prismáticos. Por debajo del colénquima se apreciaron dos a tres capas de parénquima clorofiliano, constituido por células redondeadas, de paredes delgadas y con cristales prismáticos.

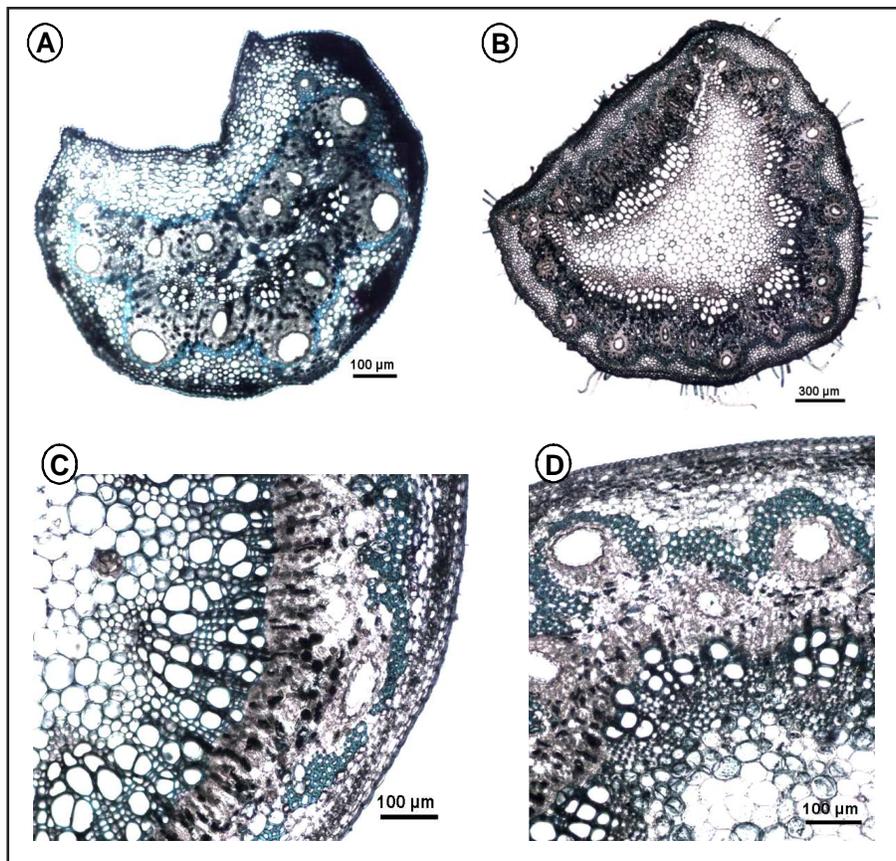


Fig. 3. Sección transversal del pecíolo en especies de *Bursera*. A. *B. glabra*. B. *B. tomentosa*. C. *B. karsteniana*. D. *B. simaruba*.

Los canales resiníferos se presentaron asociados al floema y están rodeados por una vaina parénquimática que se mostró poco desarrollada en *B. glabra*. Además, en todas las especies se evidenció la presencia de drusas en el tejido floemático, así como la ocurrencia de crecimiento secundario, que fue más evidente en *B. inversa* e incipiente en *B. glabra*. La zona medular está constituida por parénquima de células redondeadas, de paredes delgadas y con abundantes drusas.

#### TRICOMAS (Fig. 4)

Se observaron tricomas glandulares y tectores en todas las especies, con excepción de *B. karsteniana* que es totalmente glabra. En todos los casos se apreciaron tricomas tectores, unicelulares, de paredes engrosadas y ápice agudo, mientras que en *B. tomentosa* además, se observaron pelos protectores, multicelulares, uniseriados, que pueden estar formados por cinco hasta 15 células, con la pared celular más delgada que la de los unicelulares; estos tricomas son muy abundantes en ambas superficies de la lámina foliar. Los tricomas glandulares

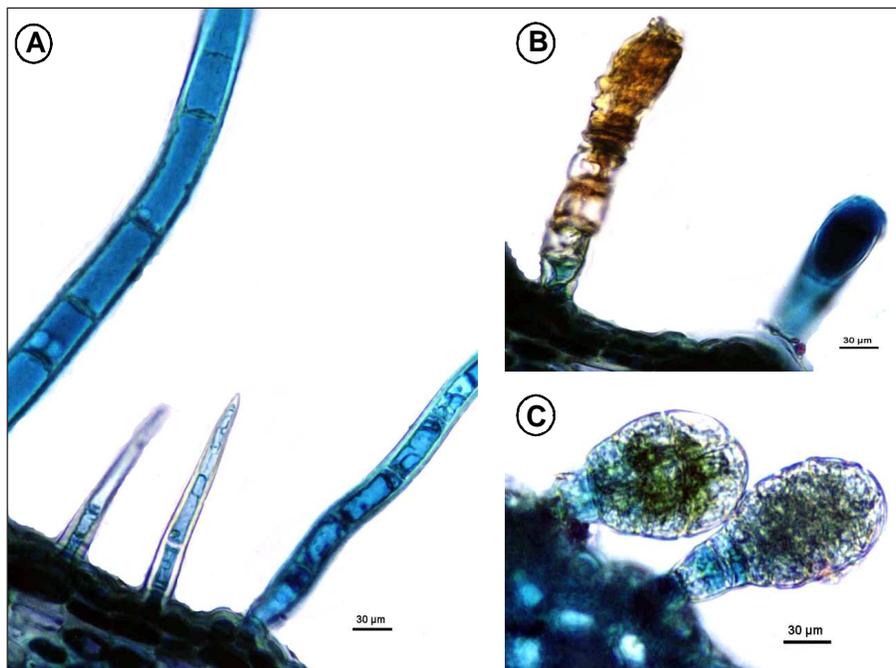


Fig. 4. Tricomas en especies de *Bursera*. A y B. Tricomas tectores y glandulares en *B. tomentosa*. C. Tricomas glandulares en *B. glabra*.

son escasos, siendo globosos y multicelulares, formados por un pie bicelular y una cabezuela multicelular, biseriada.

#### DENSIDAD ESTOMÁTICA Y TRICOMÁTICA

La mayor densidad estomática se observó en *B. inversa* (687,93 estomas/mm<sup>2</sup>), mientras que *B. karsteniana* mostró los valores más bajos (232,41 estomas/mm<sup>2</sup>) y las otras especies presentaron una densidad intermedia, siempre mayor a 300 estomas/mm<sup>2</sup>.

La densidad tricomática sólo pudo determinarse en dos especies, ya que *B. karsteniana* es totalmente glabra y los tricomas son muy escasos en *B. glabra*, *B. graveolens* y *B. simaruba*. Tanto en *B. inversa* como *B. tomentosa* presentan mayor densidad de tricomas en la epidermis abaxial (21 tricomas/mm<sup>2</sup> y 73,23 tricomas/mm<sup>2</sup> respectivamente), que en la adaxial (10,50 tricomas/mm<sup>2</sup> y 34,67 tricomas/mm<sup>2</sup> respectivamente), siendo los tricomas mucho más abundantes en ambas superficies de la última especie.

#### CLAVE ANATÓMICA PARA SEPARAR LAS ESPECIES DE *BURSERA* EN VENEZUELA

- 1.- Pecíolo circular en sección transversal y abundantes canales resiníferos asociados al floema ..... 2 (Sub-género *Bursera*)
 

Pecíolo con cara adaxial concava o plana en sección transversal y escasos canales resiníferos asociados al floema .....  
..... 4 (Sub-género *Elaphrium*)
- 2.- Hojas totalmente glabras, con canales resiníferos en la nervadura media, distribuidos uno hacia la epidermis adaxial y dos (a veces tres) hacia la superficie abaxial ..... *B. karsteniana*

Hojas con tricomas tectores unicelulares en lámina y pecíolo, con canales resiníferos en la nervadura media arreglados uno hacia la cara adaxial y cinco hacia la abaxial ..... 3
- 3.- Plantas presentando hojas con células del parénquima en empalizada largas (94,25 ± 5,22 µm) y ocupando más de la mitad del mesofilo ..... *B. inversa*

Plantas presentando hojas con células del parénquima en empalizada cortas (47,17 ± 4,09 µm) y ocupando menos de la mitad del mesofilo.....  
..... *B. simaruba*

- 4.- Hojas densamente pubescentes en ambas superficies de la lámina y en el pecíolo, presentando tricomas tectores unicelulares y multicelulares, estos últimos formados por 5-15 células. Canales resiníferos de la nervadura media distribuidos uno hacia la superficie adaxial y cinco hacia la cara abaxial. Pecíolo con cara adaxial plana.....**B. tomentosa**
- Hojas con tricomas tectores unicelulares escasos en lámina y pecíolo. Canales resiníferos de la nervadura media distribuidos uno a dos hacia la superficie adaxial y tres hacia la cara abaxial. Pecíolo con cara adaxial cóncava .....5
- 5.- Lámina foliar con haces conductores transcurrentes ..... **B. glabra**
- Lámina foliar sin haces conductores transcurrentes..... **B. graveolens**

## DISCUSIÓN

### VALOR TAXONÓMICO Y SISTEMÁTICO DE LA ANATOMÍA FOLIAR

Las especies estudiadas comparten varios rasgos anatómicos que parecen ser típicos del género, tales como hojas dorsiventrales, hipostomáticas, una capa de parénquima en empalizada, presencia de drusas a nivel del parénquima esponjoso y canales resiníferos asociados al floema, tal como han señalado anteriormente Metcalfe y Chalk (1950) para especies de este grupo. Con relación a la lámina foliar, se aprecian características que permiten separar a las especies estudiadas. Así, **B. graveolens** y **B. glabra** son bastante similares en su anatomía foliar, pero la última se caracteriza por presentar haces transcurrentes, mientras que **B. karsteniana** es la única especie totalmente glabra. Por otra parte, **B. tomentosa** puede diferenciarse por ser densamente pubescente, presentando en ambas superficies foliares tricomas tectores multicelulares que son distintos a los presentes en los otros taxones considerados en este estudio. **B. inversa** muestra un parénquima en empalizada formado por células muy largas que ocupan más de la mitad del mesofilo y en **B. simaruba** estas células son mucho más cortas.

El arreglo de los canales resiníferos en la nervadura media permite diferenciar grupos de especies, teniendo este carácter utilidad taxonómica, aunque no permite diferenciar a los dos sub-géneros considerados.

La forma de la sección transversal del pecíolo separa a los dos sub-géneros, ya que en **Bursera** es circular y con numerosos canales resiníferos asociados al floema, mientras que en **Elaphrium** la cara adaxial se presenta cóncava o

plana y tienen una menor cantidad de canales resiníferos. Estos resultados coinciden con los encontrados por Hernández-Rosa y Espinosa (2002) para 21 especies de *Bursera* mexicanas, lo cual indica que la anatomía del pecíolo tiene valor sistemático, ya que permite diferenciar los dos sub-géneros de este grupo de plantas. Las especies del sub-género *Bursera* presentes en Venezuela pertenecen al complejo B. *simaruba* (Daly 1993), presentando características similares en el pecíolo, mientras que Hernández-Rosa y Espinosa (2002) señalaron que en el complejo B. *fagaroides*, el pecíolo tiene la cara adaxial plana y los resultados de Martínez (1996), indicaron que algunos taxones de este grupo presentan la cara adaxial con un hundimiento pronunciado. Asimismo, en este estudio se apreció que en *B. tomentosa* (complejo B. *copallifera*) la cara adaxial del pecíolo es plana, distinta a la observada en *B. glabra* y *B. graveolens* (complejo B. *glabrifolia*), la cual es cóncava, lo que sugiere la necesidad de continuar estudios de los patrones anatómicos en esta estructura para los distintos complejos de *Bursera* a fin de determinar si este carácter tiene utilidad en la separación de los grupos.

#### ANATOMÍA FOLIAR Y SU RELACIÓN CON EL AMBIENTE

Los caracteres que mostraron mayor variación entre las especies fueron aquellos que pueden estar influenciados por las condiciones ambientales. Las especies de *Bursera* se comportan como deciduas, con lo que reducen drásticamente su superficie transpiratoria durante la época de mayor déficit hídrico edáfico. Se ha señalado que plantas que pierden el follaje en el período seco tienden a presentar hojas típicas de ambientes medios (Roth 1984). Sin embargo, los taxones estudiados muestran algunas características anatómicas de xerófitas.

Con relación a la densidad estomática, Fahn y Cutler (1992) señalaron que las especies que son deciduas estacionales tienden a presentar valores cercanos a los 200 estomas/mm<sup>2</sup>, pero el rango de variación puede estar entre 74-350 estomas/mm<sup>2</sup>. Las especies estudiadas presentaron una densidad estomática mayor a 200 estomas/mm<sup>2</sup>, comportándose todas como deciduas. No obstante, estas diferencias podrían estar asociadas a las distintas condiciones ambientales en que se desarrollan, particularmente las referentes a luminosidad y disponibilidad de humedad en el suelo (Mabrouk *et al.* 1985, Brownlee 2001).

La posición de los estomas también fue diferente entre las especies estudiadas, observándose que en *B. glabra* y *B. graveolens* están ligeramente hundidos, característica que se ha relacionado con la reducción de pérdidas de agua por transpiración (Pyykkö 1966, Roth 1992), mientras que *B. tomentosa* presentó estas estructuras ligeramente por encima de las células epidérmicas típicas y

además es densamente pubescente. La presencia de estomas levantados es frecuente en higrófitas, pero en este caso dicho carácter está asociado a una alta densidad de tricomas, lo que se ha considerado permite una mayor concentración de vapor de agua, formando un ambiente mucho más húmedo en la superficie de la hoja en relación con los alrededores de la misma (Fahn y Cuttler 1992).

Otro carácter común a todas las especies es la presencia de células mucilaginosas en la epidermis superior, lo cual ha sido interpretado como una estrategia que posiblemente evita el sobrecalentamiento causado por la irradiación solar (Roth 1992). Además, en el caso de *B. glabra* se presentan haces vasculares transcurrentes hacia ambas epidermis, lo cual puede ayudar a aumentar la difusión del agua en toda la lámina (Ely *et al.* 2005). La relación parénquima empalizada/parénquima esponjoso mostró que tres de las especies tienen un mayor desarrollo del parénquima en empalizada (*B. glabra*, *B. graveolens* y *B. inversa*), lo cual se ha relacionado con la exposición a altas intensidades de radiación solar (Strauss-Devenedetti y Berlyn 1994, García y Lapp 2001) y se considera un mecanismo que favorece el aumento de la capacidad fotosintética (Evans 1999), mientras que las otras tres especies tienen un mayor desarrollo del parénquima esponjoso con relación al de empalizada, por lo que pueden considerarse especies con hojas sometidas a una baja intensidad de radiación solar (Pyykkö 1966, Roth 1984).

Las diferencias que presentan las especies estudiadas con relación a diversos caracteres afectados por el ambiente, podrían estar relacionadas con su comportamiento fenológico. En este sentido, se ha estudiado la fenología vegetativa en relación con diversos factores ambientales de tres de los taxones considerados en este estudio (*B. karsteniana*, *B. simaruba* y *B. tomentosa*). Así, Riera (1991) observó que *B. simaruba* y *B. tomentosa* inician la defoliación antes de que comience la época seca, coincidiendo con altas temperaturas, mientras que la producción de nuevas hojas empieza antes del comienzo de las lluvias, lo cual podría estar asociado a una baja tolerancia al déficit hídrico. Este comportamiento se corresponde con las características anatómicas que presentan ambas especies, observándose que *B. tomentosa* presenta una cutícula muy delgada y poco desarrollo del mesofilo, mientras que *B. simaruba* presentó características de hojas de sombra ( $P_{emp}/P_{esp} = 0,63$ ), lo cual estaría asociado a que estas estructuras se desarrollan cuando los otros elementos del bosque forman un dosel cerrado, que evita la incidencia de una alta radiación solar. Para *B. karsteniana*, Castro y Magallanes (1993) señalaron un comportamiento similar, ya que la caída del follaje ocurre con el inicio de la época seca, por lo

que éste nunca está expuesto a altas intensidades de luz, lo que explicaría la presencia de hojas esciófitas en este taxón. Para las otras especies, aún cuando no se conoce el comportamiento fenológico, se plantean algunas hipótesis en relación con su anatomía foliar. Los individuos estudiados de *B. inversa* estaban totalmente expuestos a la radiación, ya que eran los elementos más altos del área, mientras que *B. glabra* crece en una zona abierta por encima de los 2000 msnm, donde la radiación solar es bastante intensa, por lo que es de esperarse, en ambas especies, la diferenciación de hojas típicas de sol. Además, las mismas presentan hojas con alta densidad estomática y cutícula bastante gruesa, lo cual hace suponer que están expuestas a un marcado déficit hídrico, por lo que probablemente mantengan sus hojas hasta bien entrado el período de sequía. Por otra parte, en *B. graveolens* el mesofilo está poco desarrollado, con una mayor proporción de parénquima en empalizada y un arreglo típico de hojas mesomórficas de sol (Roth 1977), la cutícula medianamente gruesa y una densidad estomática alta, lo cual parece indicar que posiblemente la misma mantenga sus hojas hasta mediados de la época seca. No obstante, para comprobar las hipótesis planteadas, es necesario estudiar la fenología vegetativa de estas especies.

### CONCLUSIONES

- Las especies estudiadas presentan hojas dorsiventrales, hipostomáticas, una capa de parénquima en empalizada, drusas a nivel del parénquima esponjoso y canales resiníferos asociados al floema. Sin embargo, es posible separarlas con base en otras características, tales como: arreglo de los canales resiníferos, presencia y tipo de tricomas, así como tamaño de células del parénquima en empalizada, entre otras, por lo que la anatomía foliar tiene utilidad taxonómica en el género.
- Los sub-géneros que conforman *Bursera* pueden distinguirse por la forma del pecíolo en sección transversal y el número de canales resiníferos asociados al floema. No obstante, es necesario continuar los estudios anatómicos en el grupo para establecer el valor sistemático de estos caracteres.
- Algunos caracteres anatómicos foliares parecen estar asociados a las condiciones ambientales en que se desarrollan las especies estudiadas, particularmente en respuesta al déficit hídrico, tales como: densidad estomática, relación parénquima empalizada/parénquima esponjoso y desarrollo del mesofilo.

### AGRADECIMIENTO

Los autores agradecen al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (CDCH) de la Universidad Central de Venezuela por el financiamiento de este trabajo a través del Proyecto N° PI 01.31.4670.2000.

### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Al-Saghir, M., D. Porter and E. Nilsen. 2006. Leaf anatomy of *Pistacia* species (Anacardiaceae). J. Biol. Sci. 6: 242-244.
- Alvarenga, S., E. Monteiro, J. Lombarda, A. Azevedo e F. Aguiar. 2005. Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Hippocrateoideae (Celastraceae) no Sudeste do Brasil. Acta Bot. Bras. 19: 945-961.
- Becerra, J. and L. Venable. 1999. Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). Am. J. Bot. 86: 1047-1057.
- Becerra J. 2003. Evolution of mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS and 5S ribosomal DNA sequences. Mol. Phyl. Evol. 26: 300-309.
- Brownlee, C. 2001. The long and the short of stomatal density signals. Trends Plant Sci. 6: 441-442.
- Castro, M. y A. Magallanes. 1993. Caracterización florística y algunos aspectos fenológicos de las angiospermas presentes en el cardonal-espinar del sendero Cata-Catica, Parque Nacional Henri Pittier (Edo. Aragua) Venezuela. Tesis de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 241 p.
- Daly, D. 1993. Notes on *Bursera* in South America, including a new species. Studies in neotropical Burseraceae VII. Brittonia 45: 240-246.
- Ely, F., F. Torres y J. Gaviria. 2005. Relación entre la morfoanatomía foliar de tres especies de *Miconia* (Melastomataceae) con su hábitat y distribución altitudinal en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Acta Bot. Venez. 28: 275-300.

- Espinosa, D., J. Llorente and J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *J. Biogeogr.* 33: 1945-1958.
- Evans, J. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts. *New Phytol.* 143: 93-104.
- Fahn, A. and D. Cutler. 1992. Xerophytes. 1 -177. *In*: Linsbauer, B., F. Tischler y A. Pascher (Eds.). *Encyclopedia of plant anatomy*. Gebruder Borntraeger. Berlin. 180 p.
- García, M. y M. Lapp. 2001. Morfoanatomía foliar en tres biotípos de *Pithecellobium unguis-cati* (L.) Bentham creciendo en distintas comunidades vegetales. *Öyton.* 2001: 147-158.
- Hernández-Rosa, A. y D. Espinosa. 2002. Patrones vasculares de pecíolo de algunas especies de *Bursera* Jacq. ex L. VIII Congreso Latinoamericano de Botánica. Asociación Latinoamericana de Botánica. Cartagena, Colombia.
- Mabrouk A., J. El-Sharkawy and A. Hernández. 1985. Stomatal response to air humidity and its relation to stomata density in a wide range of warm climate species. *Photosynth. Res.* 7: 137-149.
- Martínez, N. 1996. A biosystematic investigation of the *Bursera fagaroides* complex (Burseraceae) using foliar anatomy. Dissertation. Academic University of California (UCLA), Los Angeles, Estados Unidos. 43 p.
- Metcalf C. R. and L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 1 y 2. Clarendon Press, Oxford. 1500 p.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-662.
- Riera, V. 1991. Fenología de las especies más importantes y dinámica del comportamiento de hojarasca, en la selva decidua del Jardín Botánico Universitario de Maracay. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 69 p.
- Roth, I. 1964. *Microtécnica vegetal*. Imprenta Universitaria, Facultad de

- Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 88 p.
- Roth, I. 1977. Anatomía y textura foliar de plantas de la Guayana venezolana. Acta Bot. Venez. 12: 79-146.
- Roth, I. 1984. Stratification of tropical forest as seen in leaf structure. Junk. Publ. Boston, USA. 522 p.
- Roth, I. 1992. Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela. Gebr. Borntraeger. Berlin, Germany. 172 p.
- Strauss-Debenedetti, S. and G.P. Berlyn. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. Am. J. Bot. 81: 1582-1591.
- Toledo-Manzur, C. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México DF, México. 182 p.