

## **MORFOANATOMÍA FOLIAR EN ESPECÍMENES DE *Capparis flexuosa* (L.) L. (CAPPARACEAE) CRECIENDO EN TRES LOCALIDADES DISTINTAS DEL ESTADO ARAGUA (VENEZUELA)**

*Pedro Torrecilla, Mercedes Castro y Marlene Lapp*

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de  
Venezuela, Maracay, Edo. Aragua, Venezuela. torrecillap@agr.ucv.ve;  
castrom@agr.ucv.ve; lappm@agr.ucv.ve

### **COMPENDIO**

Se estudió el biotipo, la morfología y la anatomía foliar en especímenes de *Capparis flexuosa* creciendo en tres localidades distintas del estado Aragua, con la finalidad de determinar posibles diferencias entre los mismos. En cada localidad se procedió a describir el biotipo característico y se colectaron 30 hojas en plena expansión foliar para determinar la forma y el área foliar. Además, se colectaron cinco hojas maduras por biotipo y se fijaron en FAA para su posterior estudio anatómico. Los resultados obtenidos muestran diferencias entre los tres biotipos en relación con las condiciones ambientales. Así, el biotipo 1, que crece en una zona costera, presenta entre otras características un área foliar pequeña, una alta relación parénquima empalizada/ parénquima esponjoso y la mayor densidad estomática de las tres poblaciones estudiadas, lo cual estaría asociado a condiciones de alta radiación solar y marcado déficit hídrico. El biotipo 2 tiene una baja relación parénquima empalizada/ parénquima esponjoso, posiblemente en respuesta a bajos valores de radiación, mientras que el biotipo 3 muestra características morfoanatómicas intermedias. Estos resultados indican que la hoja de *Capparis flexuosa* exhibe una marcada plasticidad fenotípica como respuesta adaptativa a las distintas condiciones ecológicas donde se desarrolla.

### **ABSTRACT**

Biotype, leaf morphology and anatomy were studied for individuals of *Capparis flexuosa* growing in three different environmental conditions. We describe the typical biotype present in the collection sites. We collected 30 full expanded

leaves to determine the leaf shape and area. Likewise, five mature leaves for biotype were fixed in 70% FAA for anatomical studies. We found differences between the biotypes in relation to environmental conditions. Biotype 1 is growing in a coastal site, showing features such as small leaf area, high palisade/spongy ratio and high stomata density associated to conditions of high radiation and drought. Biotype 2 have the lowest palisade/spongy ratio likely in response to low sun radiation and for biotype 3 were observed intermediate anatomical features. These results indicate that *Capparis flexuosa* develops a high phenotypic plasticity as adaptative response to different ecological conditions.

#### **PALABRAS CLAVE**

Biotipos, plasticidad foliar, morfoanatomía foliar, *Capparis flexuosa*, Capparaceae, Venezuela.

#### **KEY WORDS**

Biotypes, leaf plasticity, leaf morphoanatomy, *Capparis flexuosa*, Capparaceae, Venezuela.

#### **INTRODUCCIÓN**

La plasticidad fenotípica es la capacidad que tiene un genotipo para alterar su fisiología y morfología en respuesta a cambios en las condiciones ambientales. Bradshaw (1965), Sultán (1995) y Schlichting (2002), señalan a la plasticidad fenotípica como uno de los mecanismos desarrollados por las plantas para sobrevivir en condiciones ambientales diversas. La plasticidad fenotípica es frecuentemente representada como una norma de reacción, que puede expresarse a nivel de individuo o incluso a niveles subindividuales, en este último caso referida a la posibilidad de expresión de distintos fenotipos en un mismo individuo, siempre y cuando este tenga un desarrollo modular como es el caso de las plantas (De Kroon *et al.* 2005).

En los años 70 y 80 del siglo XX, la investigación relacionada con la capacidad de adaptación de las plantas, se centra en el papel del genotipo restando importancia al fenotipo, y es a partir de los 90 cuando se retoma el hecho de que el fenotipo es una expresión de la interrelación entre genotipo y ambiente (Schlichting 2002). En este mismo sentido, Hlwatika y Bhat (2002), señalan que las plantas pueden responder al ambiente por dos vías: en el corto plazo vía

cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos, mientras que en el largo plazo las poblaciones de plantas responden a través de cambios en su composición genética.

Muchos caracteres morfológicos están claramente relacionados con las condiciones ambientales; en el caso concreto de las variaciones morfoanatómicas en respuesta al ambiente, se expresan mejor en la hoja, por lo que el espectro de variación de la anatomía foliar provee una indicación de la plasticidad ecológica de la especie (Roth 1984, Rôças *et al.* 2001).

Las selvas deciduas y las formaciones vegetales costeras están entre los hábitats más amenazados y altamente fragmentados en nuestro país, debido principalmente a la intervención antrópica, por lo que es de gran interés evaluar la aclimatación de las especies propias de estas formaciones vegetales a la heterogeneidad ambiental. Comúnmente las iniciativas de conservación se enfocan en las especies endémicas o raras, restando importancia a las especies de amplia distribución; sin embargo, estas últimas pueden presentar variaciones fenotípicas interesantes en sus poblaciones, pudiendo ocurrir extinciones locales de dichas variaciones debido a la vulnerabilidad ante las presiones ambientales y el impacto antropogénico (Rôças *et al.* 2001).

*Capparis flexuosa* (L.) L. es una especie neotropical que conforma un complejo polimórfico pobremente descrito, en el cual se han propuesto seis o siete subespecies, dos de ellas en Venezuela: *Capparis flexuosa* (L.) L. subesp. *flexuosa* y *C. flexuosa* (L.) L. subesp. *polyantha* (Triana *et* Planch.) H. H. Iltis, cuya distribución abarca diversos hábitats en el país, entre ellos las selvas deciduas y los herbazales-arbustales costeros. *Capparis flexuosa* subesp. *flexuosa* es descrita como una planta lianoide o apoyada, de hojas muy coriáceas, pequeñas y de ápice retuso, con inflorescencias paucifloras; y distribuida ampliamente, principalmente en zonas costeras, desde Florida y el Oeste de México, pasando por Mesoamérica y el Caribe hasta las costas de Venezuela y el este de Brasil. *Capparis flexuosa* subesp. *polyantha*, está conformada por plantas arbustivas hasta arbóreas, más ramificadas que la subespecie tipo, con hojas grandes, papiráceas, de ápice agudo a acuminado, con inflorescencias multifloras; estando ampliamente distribuida en bosques deciduos de tierra adentro en Venezuela, Colombia, Ecuador y posiblemente Brasil (Ruiz-Zapata e Iltis 1998, Ruiz-Zapata 2005).

Para Capparaceae, Metcalfe y Chalk (1950), estudiaron diversos aspectos de la anatomía foliar, incluyendo el mesofilo, los haces vasculares, los tipos de

tricomas, la distribución del esclerénquima, entre otros. Para *Capparis flexuosa*, Valerio *et al.* (1998) compararon la anatomía foliar de las dos subespecies señaladas para Venezuela, llegando a proponer la separación taxonómica de las mismas como dos especies. De hecho, Cornejo e Iltis (2008) al reconocer el género *Cynophalla* J. Presl, segregándolo de *Capparis*, postulan la combinación *Cynophalla polyantha* (Triana *et* Planch.) X. Cornejo *et* H.H. Iltis, dándole igualmente el estatus de especie.

En el presente trabajo se plantea el estudio de las variaciones en la morfoanatomía foliar en poblaciones de *Capparis flexuosa* creciendo en selvas deciduas y matorral denso de restinga de distintas localidades del estado Aragua en Venezuela.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Las colecciones se realizaron en tres localidades distintas del estado Aragua (Venezuela) correspondientes a diferentes formaciones vegetales:

#### Localidad 1

Matorral denso de restinga de la playa «Catica» (Tabla I). Se trata de un herbazal-arbustal denso, bajo (60 cm de altura), donde se presentan *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth, *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd., *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck, *Coccoloba uvifera* (L.) Jacq., *Ipomoea precaprae* (L.) R.Br., *Lycium nodosum* Miers y *Capparis flexuosa* (L.) L., entre otras especies. Se caracteriza por ser una zona plana, con suelo arenoso proveniente de la acción erosiva del mar sobre la costa, con cierta acumulación de materia orgánica. Presenta un clima tropical bi-estacional con seis meses secos (finales de diciembre a principios de junio) y seis meses húmedos (finales de junio a principios de diciembre), siendo marzo el mes de menor precipitación y julio el de mayor precipitación (Castro y Magallanes 1993).

#### Localidad 2

Selva decidua montano-baja del Jardín Botánico Universitario de Maracay «Baltasar Trujillo» (Tabla I). Se trata de una selva decidua bastante conservada que se desarrolla en estribaciones bajas de la Cordillera de la Costa, en la vertiente del río Güey con orientación suroeste; con la presencia de especies tales como: *Gyrocarpus americanus* Jacq., *Bulnesia arborea* (Jacq.) Engl., *Bauhinia cumanensis* Kunth, *Capparis flexuosa* (L.) L., *Coccoloba caracasana*

Meisn., entre otras. Se caracteriza por presentar pendientes de 6-8%, con sedimentos detríticos (5 a 7 cm), provenientes de la alteración y erosión de la formación geológica «Las Mercedes» de origen mesozoico; con suelo franco a franco-arcilloso. Un clima tropical bi-estacional, siendo de marzo a octubre los meses lluviosos y de noviembre a abril los meses secos (*Index Seminum* 2007).

#### Localidad 3

Matorral deciduo montano-bajo del Cerro «La Gruta», Municipio San Sebastián (estado Aragua) (Tabla I). Se trata de un matorral deciduo con relictos de selva decidua y áreas de *graminetum sucesional*, que se desarrolla en estribaciones bajas de la cordillera del interior. Conforman un relikto de selva decidua, con especies tales como: *Chiococca alba* (L.) Hitchc., *Erythroxylum havanense* Jacq., *Rondeletia venezuelensis* Steyererm., *Psidium guineense* Sw., *Haematoxylon brasiletto* Karst., *Aspidosperma cuspa* (H.B.K.) S.F. Blake ex Pittier y *Capparis flexuosa*, entre otras. Se caracteriza por presentar sedimentos detríticos provenientes de la alteración y erosión de calizas. Es un área con afloramientos rocosos, suelo franco-arenoso poco profundo, húmedo, con un clima tropical bi-estacional, siendo de mayo a noviembre los meses lluviosos y de diciembre a abril los meses secos (Noguera 2000).

#### MATERIAL VEGETAL

Se seleccionaron tres poblaciones naturales de *Capparis flexuosa* presentes en las tres localidades descritas anteriormente. Se colectaron 30 hojas de diferentes individuos por localidad para las mediciones de área foliar y cinco hojas adicionales se fijaron en FAA para su posterior procesamiento anatómico. Se seleccionaron hojas en plena expansión foliar y en áreas de la planta expuestas a la radiación solar directa.

#### CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA

Se realizaron observaciones de diferentes individuos en el campo, a fin de realizar una caracterización del biotipo correspondiente, tomando en cuenta fundamentalmente la arquitectura de la planta.

Para la determinación del área foliar se utilizó un medidor automático (Marca CID, Inc. Modelo CI-202). Para cada población se realizaron 30 mediciones, a partir de las cuales se calculó el valor promedio del área foliar. Asimismo, se realizaron dibujos esquemáticos a escala de los distintos tipos de lámina foliar.

## ANATOMÍA FOLIAR

El material fijado en FAA fue procesado siguiendo técnicas clásicas de microtecnia para la preparación de secciones transversales a mano alzada del pecíolo y lámina. Para el estudio de la epidermis se realizaron macerados químicos usando una mezcla 1:1 (V:V) de cloro comercial y agua a temperatura ambiente. El material fue teñido con azul de toluidina acuosa (0,5 %) y se montaron en agua-glicerina (V:V), para la obtención de láminas semipermanentes. Las secciones se estudiaron bajo un microscopio de luz marca Olympus modelo CH30 y con la ayuda de un ocular micrométrico acoplado al microscopio se realizaron las siguientes medidas cuantitativas: grosor de la cutícula más pared tangencial externa de la epidermis adaxial y abaxial y grosor del parénquima en empalizada, parénquima esponjoso y de la hoja, además se determinó la densidad de los estomas. Con los valores correspondientes al espesor del parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso se calculó la relación parénquima en empalizada/ parénquima esponjoso (P.emp./P.esp.). Se efectuaron un mínimo de 40 medidas en distintas preparaciones escogidas al azar, para calcular posteriormente los valores promedios y la desviación estándar. Se tomaron microfotografías con una cámara Evolution LC acoplada a un microscopio óptico Nikon E200.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se obtuvieron las mediciones de las variables climáticas consideradas (Tabla I). En los tres biotipos de *Capparis flexuosa* encontramos diferencias a nivel morfológico. El biotipo 1, mostrado por la población de la playa de Catica, presenta un hábito poco común en la especie, no coincidente en todas sus características con lo señalado por autores anteriores (Ruiz-Zapata e Iltis 1998, Ruiz-Zapata 2002), debido a que se trata de una planta con tallos estoloníferos subterráneos, cuyas escasas ramificaciones emergentes son mas o menos decumbentes; en contraposición a los biotipos 2 y 3, el primero de los cuales es un arbusto de ramas decumbentes y el segundo un árbol de aproximadamente 5 m de altura, hábitos ambos característicos de la amplitud de variación de la especie mencionada en la literatura. Las características peculiares del biotipo 1 están en estrecha correlación con las características del ambiente donde se desarrolla, ya que al estar sometido a fuertes vientos marinos y creciendo en un sustrato arenoso, se genera un desarrollo acamado con los tallos principales horizontales que terminan enterrándose y prosiguen su desarrollo de esta forma, produciendo raíces en los nudos.

Tabla I. Ubicación geográfica y características de las localidades estudiadas.

| Localidad | Ubicación geográfica  | Altitud (msnm) | Temperatura Ambiente (°C) | Temperatura Suelo (°C) | Humedad Relativa (%) | Radiación Solar (iMol m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> ) | Precipitación media anual (mm) |
|-----------|---|----------------|---------------------------|------------------------|----------------------|--|--------------------------------|
| 1         | Playa Catica, Municipio Costa de Oro, estado Aragua<br>N 10° 29' 54.8"<br>O 67° 43' 54.9"                           | 0-2            | 33,56                     | 26                     | 60,58                | 620 - 1825   | 824*                           |
| 2         | Jardín Botánico Universitario Maracay. Facultad de Agronomía, UCV, estado Aragua<br>N 10° 16' 4"<br>O 67° 36' 33.5" | 450 - 550      | 27                        | 25                     | 74                   | 8 - 29   | 900**                          |
| 3         | Cerro La Gruta Municipio San Sebastián estado Aragua<br>N 9° 57' 55"<br>O 67° 10' 77"                               | 380 - 500      | 38,10                     | 27,33                  | 41,34                | 370 - 1600   | 1278***                        |

\* Tomado de Castro y Magallanes (1993), basado en datos de la estación de Ocumare de la Costa.

\*\* Tomado de *Index Seminum*, Jardín Botánico Universitario de Maracay, UCV.

\*\*\*Tomado de Noguera, 2000.

En cuanto a las características foliares, en los tres biotipos estudiados se observó una gradación en el área de la lámina foliar (Tabla II) y en la forma del ápice (Fig. 1). El biotipo 1 posee la menor área foliar y el biotipo 3 la mayor área foliar. Roth (1984) señala que la reducción en el tamaño de la hoja se considera una característica xeromórfica; Murphy y Lugo (1986), plantean que el tamaño de la hoja disminuye con el incremento de la aridez.

Tabla II. Variables anatómicas cuantitativas de la lámina foliar determinadas en los biotipos de *Capparis flexuosa* (L.) L. creciendo en tres localidades distintas.

| VARIABLES   | BIOTIPO 1     | BIOTIPO 2     | BIOTIPO 3      |
|---|---------------|---------------|----------------|
|   | Media (ds)    | Media (ds)    | Media (ds)     |
| Espesor de pared celular +<br>cutícula de la epidermis<br>adaxial (ì m) | 9,8 (1,4)     | 8,12(2,11)    | 9,21 (1,63)    |
| Espesor de la epidermis<br>adaxial (ì m)                                | 21,04 (1.65)  | 15 (1,96)     | 11,38(2,10)    |
| Espesor parénquima<br>en empalizada (ì m)                               | 175,5(19,5)   | 77,5 (8,59)   | 120,58 (14,83) |
| Espesor parénquima<br>esponjoso (ì m)                                   | 96,5 (12.36)  | 96,5 (12,36)  | 101 (18,54)    |
| Relación P. emp./P. esp.  | 1,87          | 0,81          | 1,25           |
| Espesor del mesofilo (ì m)  | 272 (17,42)   | 174 (17,58)   | 221,58 (16.80) |
| Espesor epidermis abaxial (ì m)   | 4,83 (0,94)   | 12,08 (2,36)  | 11,17 (2,48)   |
| Espesor de pared celular +<br>cutícula dela epidermis<br>abaxial (ì m)  | 8,29(1.72)    | 6,5 (1,95)    | 7,58(2.01)     |
| Densidad estomática<br>(estomas/mm <sup>2</sup> )                       | 389,76(90,34) | 283,94(63,52) | 311,15(95,55)  |
| Área foliar (cm <sup>2</sup> )  | 16,86 (5,68)  | 31,22 (5,23)  | 47,02 (8,75)   |

ds: desviación estándar

Roth (1992) plantea que la salinidad es un factor determinante en la reducción del área foliar en especies costeras venezolanas. García y Lapp (2001), trabajando con biotipos de *Pithecellobium unguiscati*, encontraron que el biotipo creciendo en un cerro costanero xerófilo presentó un área foliar muy reducida.

Lo señalado por las autoras mencionadas coincide con los resultados obtenidos para el biotipo 1. Este biotipo crece en condiciones de alta salinidad, alta temperatura ambiente y alta radiación solar, condiciones éstas que favorecen el desarrollo de un área foliar reducida. Los biotipos 2 y 3, presentaron un área foliar mayor, determinada por las condiciones hemiescío fitas en donde crecen, aunado a un sustrato no salino y de mayor fertilidad (Tabla I y Fig. 2).

Con relación a la forma de la hoja (Fig. 1), el biotipo 1 muestra una lámina que va desde medianamente elíptica hasta casi orbicular, mientras que los biotipos 2 y 3 muestran una forma claramente elíptica. Roth (1992) indica que las hojas de plantas creciendo en zonas áridas tienden a ser orbiculares, con un valor de la relación largo/ancho cercano a uno, lo que combinado con un área foliar pequeña tiende a reducir la superficie transpiratoria. Por otra parte, Parkhurst y Loucks (1972) señalan que las hojas pequeñas son capaces de regular su temperatura mediante un enfriamiento por convección más efectivo que en hojas con mayor superficie.

Respecto al ápice de la hoja, el biotipo 1 presenta un ápice retuso, mientras que en los biotipos 2 y 3 varía de retuso a agudo hasta acuminado y la base de la lámina es redondeada en el biotipo 1, mientras que en los biotipos 2 y 3 va desde redondeada hasta cuneada (Fig. 1). El ápice de la hoja ha sido una de las características utilizadas para diferenciar a las dos subespecies señaladas para Venezuela, asignándole ápice retuso a *Capparis flexuosa* subespecie *flexuosa*, y ápice agudo a acuminado a *C. flexuosa* subespecie *polyantha* (Ruiz-Zapata 2002); sin embargo, los biotipos 2 y 3 muestran toda la amplitud de variación de este carácter en un mismo individuo, coincidiendo esto con lo señalado por Valerio *et al.* (1998). Desde el punto de vista ecológico, Roth (1992) indica que la lámina de las xerófitas tiende a presentar ápices obtusos a redondeados y bases redondeadas, debido posiblemente a que estructuras de forma aguda son más susceptibles a sufrir daños por deshidratación. Esto coincide con lo observado en el presente trabajo para la población de *C. flexuosa* que crece en el clima más árido.

Respecto a la anatomía foliar, la epidermis adaxial de los tres biotipos en vista frontal, presenta células más o menos isodiamétricas, desde tetragonales hasta hexagonales, con paredes rectas y gruesas, siendo ligeramente más gruesas en el biotipo 1 localizado en la zona costera, coincidiendo estos resultados con lo señalado por García y Lapp (2001) para un biotipo de *Pithecellobium unguiscati* presente en un cerro costero xerófilo. Roth (1992), indica que la presencia de paredes celulares más gruesas en la epidermis de plantas

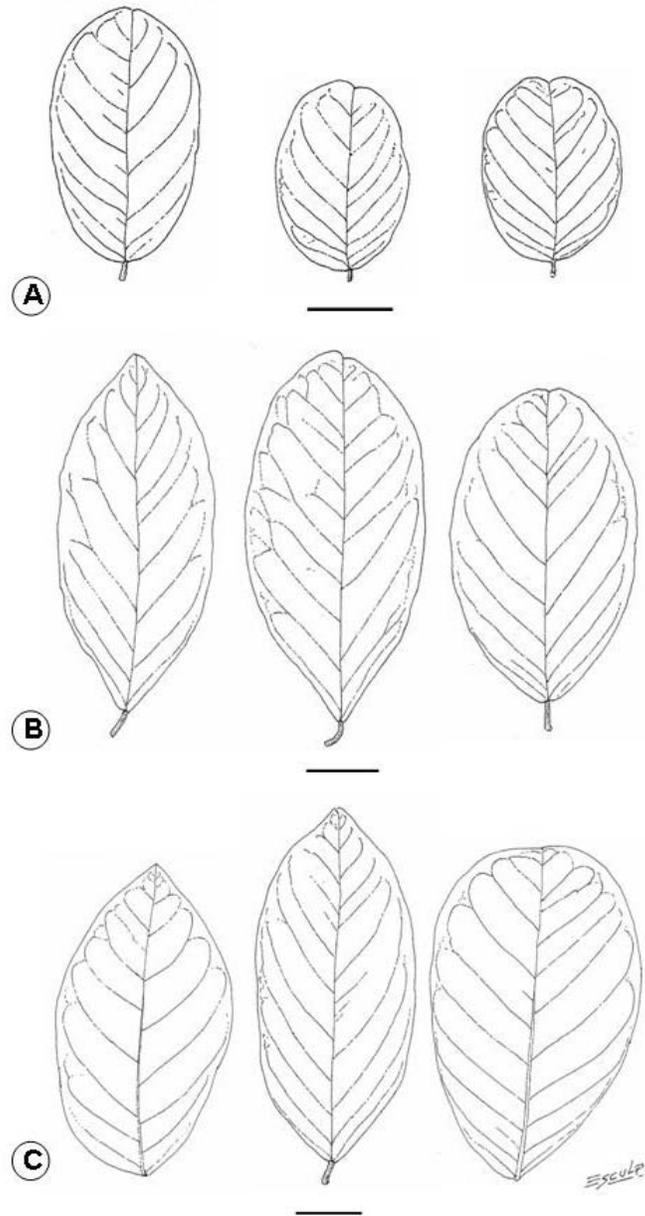


Fig. 1. Morfología de la lámina foliar en tres biotipos de *Capparis flexuosa* (L.) L. A) Biotipo 1; B) Biotipo 2; C) Biotipo 3. Barra de escala: 2 cm.

expuestas a rocíos marinos, puede contribuir a evitar que las pequeñas gotas salinas que se depositan en la superficie entren al mesofilo. Además, los tres biotipos presentan estriaciones cuticulares marcadas. La epidermis abaxial posee células de igual forma y ligeramente más pequeñas que las de la epidermis adaxial (Fig. 3). En los biotipos 1 y 3 las hojas son hipostomáticas, mientras que en el biotipo 2 se encontraron estomas escasos en la epidermis adaxial,

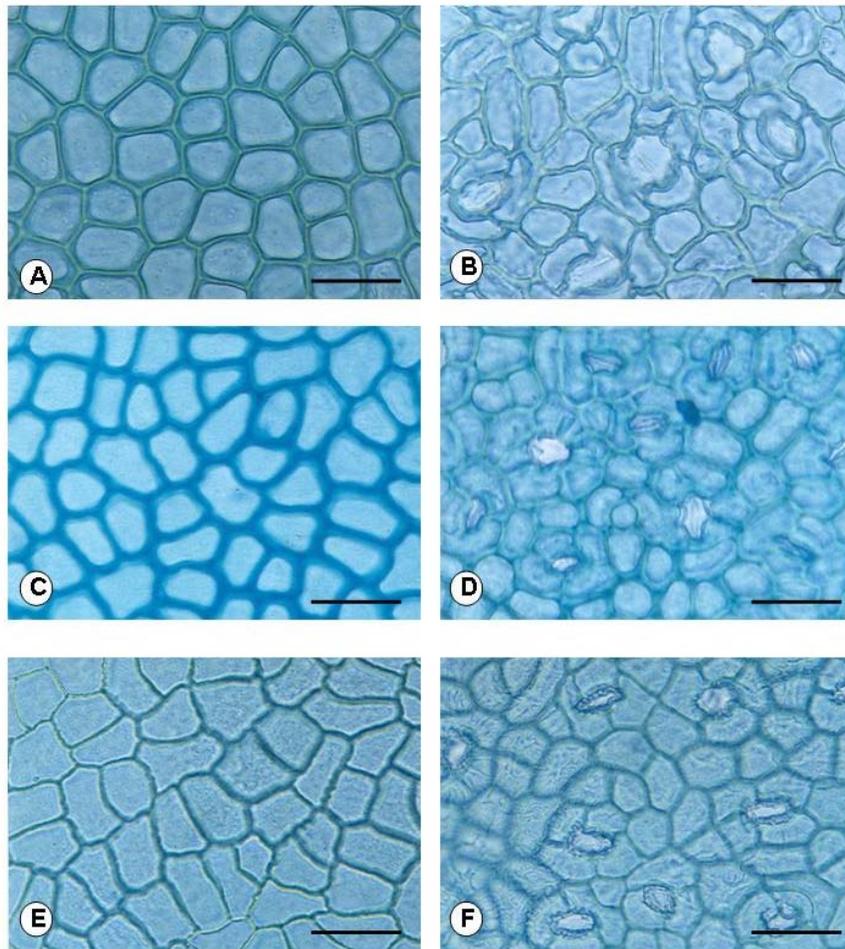


Fig. 2. Vista frontal de la epidermis en tres biotipos de *Capparis flexuosa* (L.) L. Biotipo 1: A) Epidermis adaxial, B) Epidermis abaxial. Biotipo 2: C) Epidermis adaxial, D) Epidermis abaxial. Biotipo 3: E) Epidermis adaxial, F) Epidermis abaxial. Barra de escala: 50  $\mu$ m.

distribuidos cerca de las nervaduras y una mayor densidad estomática en la epidermis abaxial. En este sentido, León *et al.* (1988) y Valerio *et al.* (1998), señalan la presencia de estomas en ambas epidermis para *C. flexuosa*, indicando el primer autor que en la epidermis adaxial su densidad es muy baja. La ubicación de los estomas se ha utilizado ampliamente como un carácter de valor diagnóstico (Solereder 1908, Metcalfe y Chalk 1950, Rashid y Beg 1989); sin embargo, diversos autores han encontrado que la distribución de los estomas en una especie puede variar (Standley 1986, Jáuregui y Benítez de Rojas 2002, García y Lapp 2005). Por su parte, Mott y Michaelson (1986) encuentran que las hojas de *Ambrosia cordifolia*, son anfiestomáticas cuando crecen con una alta incidencia de luz, mientras que son hipostomáticas cuando se desarrollan bajo condiciones de baja luminosidad. Estas evidencias indican que el valor diagnóstico de la ubicación de los estomas debe ser revisado, ya que estos patrones de distribución parecen estar influenciados por el ambiente. En el caso de *C. flexuosa*, la baja frecuencia estomática en la epidermis adaxial hace suponer que la especie se comporta funcionalmente como una hoja hipostomática.

Los estomas son anomocíticos (Fig. 3), carácter frecuente en Capparaceae (Metcalfe y Chalk 1950, León *et al.* 1988), hundidos con relación a las células epidérmicas normales y con cuernos cuticulares, características que han sido relacionadas con la reducción de pérdida de agua por transpiración (Pyykkö 1966, Roth 1992). La densidad estomática, mostró diferencias entre los biotipos, mostrando el valor mayor los individuos de la localidad 1, valores intermedios los de la localidad 3 y los de la localidad 2 con el menor número de estomas por área. Se ha señalado que en condiciones de alta luminosidad la densidad estomática aumenta (Brownlee 2001) y que la sensibilidad estomática a la humedad tiende a ser mayor en las superficies foliares con una alta densidad estomática, lo cual puede ser ventajoso en plantas que crecen en ambientes con una baja disponibilidad de agua (Mabrouk *et al.* 1985). Estos planteamientos coinciden con lo encontrado en el presente trabajo. No se observaron tricomas. La lámina en sección transversal presenta la epidermis adaxial unistratificada, con células epidérmicas tabulares en sección transversal y cutícula bastante desarrollada, de grosor semejante entre los biotipos y con estriaciones marcadas. La cutícula engrosada, particularmente en la superficie adaxial, se ha asociado a condiciones de aridez, como una acción mecánica para evitar que los tejidos foliares colapsen cuando el déficit hídrico es marcado (Pyykkö 1966, Roth 1992). Esta característica podría estar asociada a la condición siempreverde de *C. flexuosa*, por lo que posiblemente una cutícula

muy desarrollada le brinde resistencia mecánica durante la época de sequía. Asimismo, se ha indicado que una cutícula gruesa contribuye a proteger a los tejidos fotosintéticos de una alta radiación solar por un incremento de la reflectancia (Roth 1984), lo cual podría explicar el mayor grosor de la cutícula en los biotipos 1 y 3 en relación con el biotipo 2, el cual está sometido a una menor radiación solar.

Metcalf y Chalk (1950), indican la presencia de cristales de yeso en las células de la epidermis superior en las hojas de *Capparis polyantha* (*C. flexuosa* subespecie *polyantha*); por su parte Valerio *et al.* (1998), mencionan la existencia de cristales de oxalato de calcio en forma de rombos y estrellas de seis puntas en las células epidérmicas de las dos subespecies señaladas para Venezuela, mientras que León *et al.* (1988) no observan la presencia de cristales en la especie. En el presente estudio, se observaron cristales prismáticos en la epidermis del biotipo 1. En relación a la función de los cristales de oxalato de calcio, Franceschi y Horner (1980) indican que se han atribuido varias funciones a los mismos, tales como mecanismos de inmovilización del calcio (Ca) en la planta a fin de regular las funciones osmóticas, mecanismos de defensa contra la herbivoría o para el almacenamiento de Ca, que la planta es capaz de utilizar cuando hay déficit de este elemento. Se ha comprobado que la cantidad de cristales de oxalato de Ca puede ser proporcional a la cantidad de Ca disponible en el medio y que las células cristalíferas pueden funcionar como sumideros para la acumulación del mismo en algunas plantas (Kostman y Franceschi 2000). La presencia de cristales tanto en los individuos estudiados por Valerio *et al.* (1998) y en el biotipo 1 de este estudio, posiblemente este asociada a las condiciones edáficas donde estas plantas se desarrollan, pero es necesario realizar estudios más detallados de los contenidos de Ca en el suelo a fin de determinar la función de dichos cristales.

El mesofilo posee simetría dorsiventral, con un parénquima en empalizada formado por dos capas de células alargadas y una tercera capa más corta. Parénquima esponjoso formado por 4–5 capas de células, de forma más o menos redondeada, y de arreglo laxo. El mesofilo se presenta más desarrollado en los biotipos 1 y 3 en relación con el biotipo 2, estas diferencias vienen dadas principalmente por un mayor desarrollo del parénquima en empalizada en los dos primeros, particularmente en el biotipo 1. Estos valores se reflejan en una relación P. emp./P. esp. mayor que uno en los biotipos 1 y 3, mientras que en el biotipo 2 esta relación presenta un valor menor a uno, asociado a un mayor desarrollo del parénquima esponjoso con relación al parénquima en empalizada.

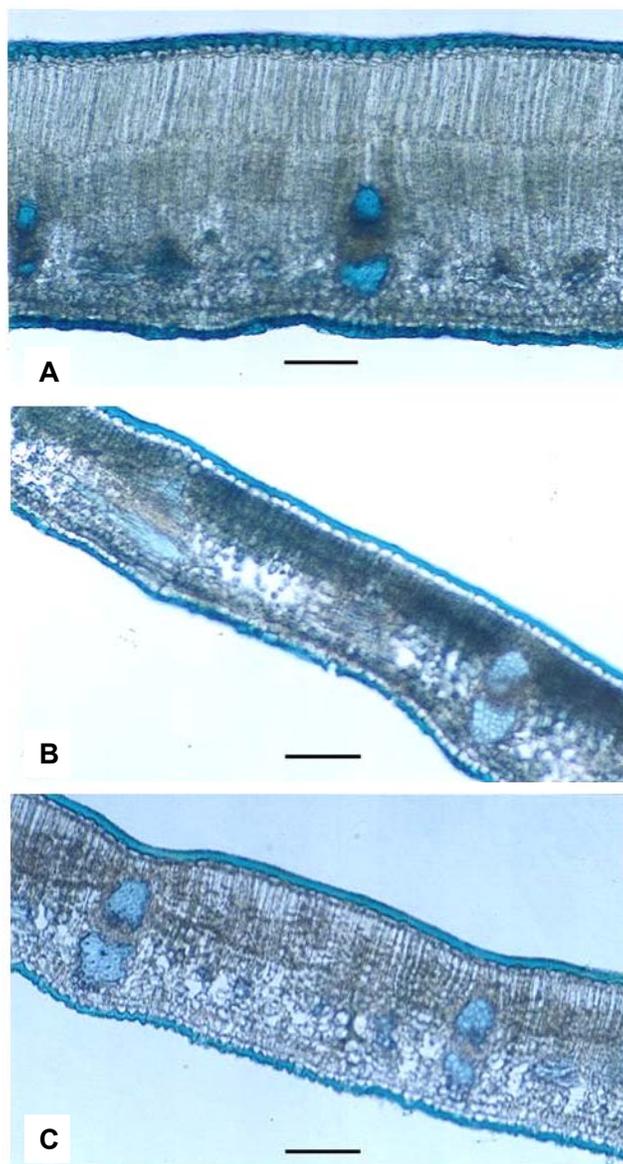


Fig. 3. Sección transversal de la lámina foliar en tres biotipos de *Capparis flexuosa* (L.) L. A) Biotipo 1; B) Biotipo 2; C) Biotipo 3. Barra de escala: 100  $\mu$ m.

Markesteyn *et al.* (2007) encuentran que la plasticidad de la anatomía foliar en respuesta a la radiación solar está asociada a cambios en el grosor y/o número de capas del parénquima en empalizada, que se expresa en variaciones de la relación P. emp./P. esp. En este sentido, diversos autores (Boardman 1977, Strauss-Debenedetti y Berlyn 1994, García y Lapp 2001) han señalado que un mayor desarrollo del parénquima en empalizada y una alta relación P. emp. /P. esp. están asociados a hojas expuestas a una alta radiación solar, lo cual se considera un mecanismo que permite aumentar la capacidad fotosintética de las mismas (Evans 1999). Los biotipos 1 y 3 se desarrollan en áreas de alta radiación solar, especialmente el biotipo 1 que crece plenamente expuesto en la zona costera; mientras que el biotipo 2 es un arbusto del sotobosque de la selva decidua con una baja incidencia de una radiación solar difusa (Fig. 2).

La epidermis abaxial muestra células más pequeñas que la adaxial, redondeadas en vista transversal, con paredes gruesas y proyecciones papilosas de la cutícula. Valerio *et al.* (1998), señalan la existencia de una hipodermis en las dos subespecies de *Capparis flexuosa* por ellos estudiadas; así mismo Melcafe y Chalk (1950), también señalan la presencia de una hipodermis en algunas especies de *Capparis*; en el presente trabajo no se detectó tal tejido. Las capas de células del parénquima esponjoso, ubicadas inmediatamente debajo de la epidermis abaxial, muestran un arreglo relativamente ordenado y compacto, en comparación con el resto del parénquima esponjoso, lo cual puede ser confundido con una hipodermis.

En todos los biotipos, el sistema vascular de la lámina está formado por haces conductores colaterales, con casquete de fibras hacia ambas epidermis, estando más desarrollado hacia la epidermis abaxial.

En relación a la nervadura central (Fig. 4), en los biotipos estudiados se presenta una capa de células colenquimáticas por debajo de la epidermis adaxial, seguido de una a dos capas de parénquima clorofiliano. Posteriormente se presenta el sistema vascular en posición central, formando un arco con crecimiento secundario evidente, rodeado casi completamente por un casquete de fibras que se muestra más desarrollado en el biotipo 1. Por debajo de éste, se ubican 3–4 capas de células parenquimáticas, con paredes más gruesas en los biotipos 1 y 3 en relación con el biotipo 2, seguidas de 4-5 capas de colénquima, con las paredes fuertemente engrosadas en los biotipos 1 y 3. En cuanto al pecíolo, no se encontraron diferencias anatómicas significativas en los tres biotipos estudiados, a excepción de los tricomas tectores multicelulares presentes solamente en el biotipo 1 (Fig. 5); coincidiendo con la estructura anatómica descrita por Melcafe y Chalk (1950) y Valerio *et al.* (1998).

En cuanto a la separación de dos subespecies en *Capparis flexuosa*, aunque sería necesario profundizar el estudio de otros caracteres, las observaciones nuestras muestran un continuo que no permite sustentar dicha propuesta, y menos aún proponer especies separadas, tal y como lo plantean Valerio *et al.* (1998) y Cornejo e Iltis (2008).

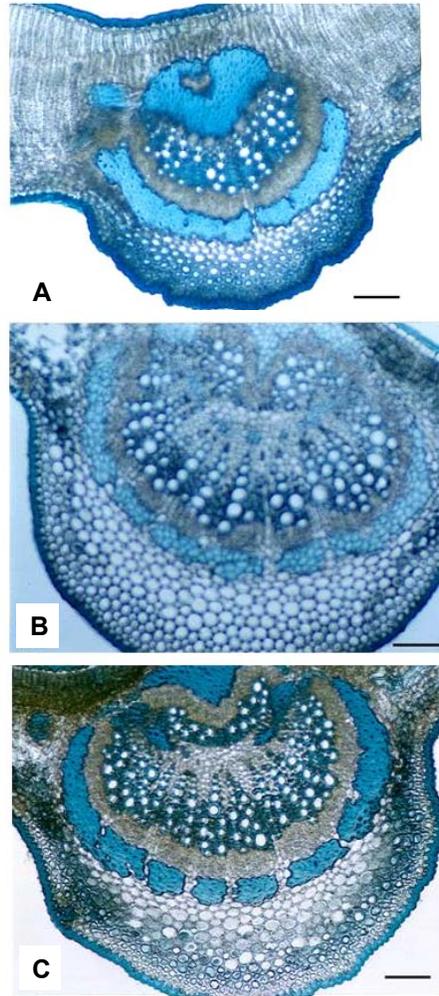


Fig. 4. Sección transversal de la nervadura media en tres biotipos de *Capparis flexuosa* (L.) L. A) Biotipo 1; B) Biotipo 2; C) Biotipo 3. Barra de escala: 100  $\mu$ m.

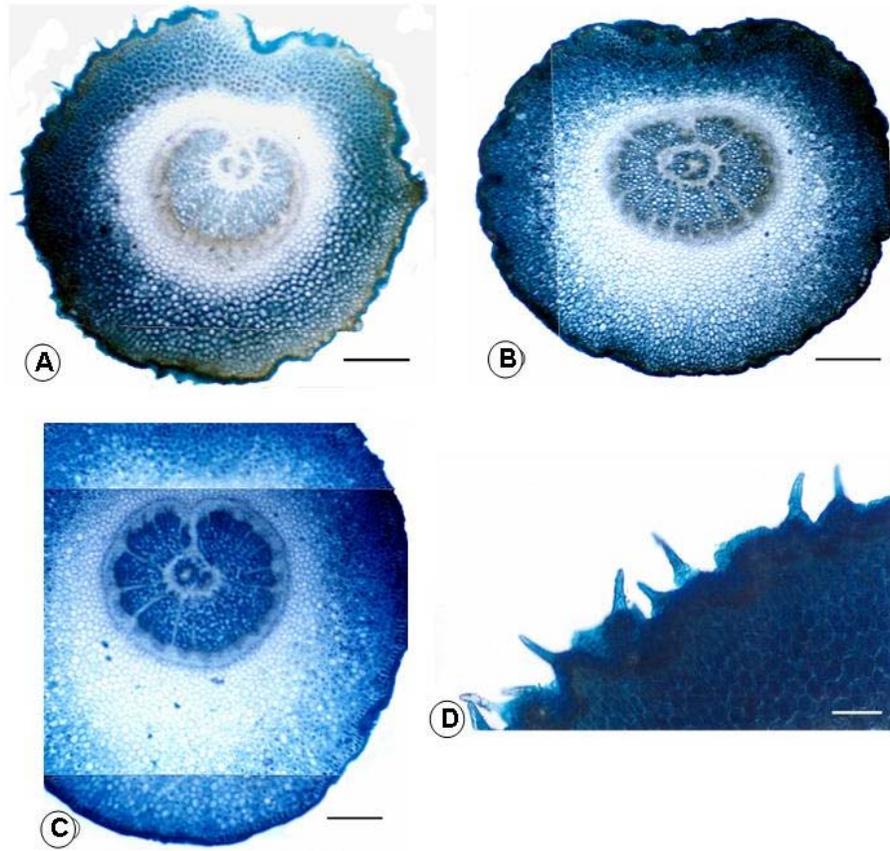


Fig. 5. Sección transversal del peciolo en tres biotipos de *Capparis flexuosa* (L.) L. A) Biotipo 1; B) Biotipo 2; C) Biotipo 3; D) Tricomas en biotipo 1. Barra de escala: 500  $\mu$ m.

### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 28: 355-377.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances Genet.* 13: 115-155.
- Brownlee, C. 2001. The long and the short of stomatal density signals. *Trends Pl. Science* 6 (10): 441-442.

- Cornejo, X. and H. H. Iltis. 2008. New combinations in South American Capparaceae. *Harvard Pap. Bot.* 13 (1): 117-120.
- 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.
- De Kroon, H., H. Huber, J. F. Stuefer and J. M. van Groenendael. 2005. A molecular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytol.* 166: 73-82.
- Evans, J. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts. *New Phytol.* 143: 93-104
- Franceschi, V. and H. Horner. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rew.* 46: 361-427.
- García, M. y M. Lapp. 2001. Morfoanatomía foliar en tres biotipos de *Pithecellobium unguis-cati* (L.) Bentham creciendo en distintas comunidades vegetales. *Öyton* 147-158.
- García, M. y M. Lapp. 2005. Anatomía foliar en especímenes de *Oyedaea verbesinoides* DC. (Asteraceae) creciendo en tres ambientes distintos. *Ernstia* 15 (1-4): 129-143.
- Hlwatika, C.N.M. and R.B. Bhat. 2002. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. *Ann. Bot.* 89: 109-114.
- Index Seminum aut sporarum. 2007. Baltasar Trujillo (Ed.). Jardín Botánico Universitario de Maracay (JABUM), Patrocinado por Ernstia. N° 12.
- Jáuregui, D. y C.E. Benítez de Rojas. 2002. Estudio morfológico de la hoja de *Solanum imberbe* Bitter, especie notable por su habitat fluvial. *Pittieria* 31: 7-15.
- Kostman, T. and V. Franceschi. 2000. Cell and calcium oxalate crystals growth is coordinate to achieve high-capacity calcium regulation in plants. *Protoplasma* 214: 166-179.
- León, E., G. Agostini y P. Rodríguez. 1988. Morfología y anatomía foliar de especies leñosas venezolanas de *Belencita*, *Capparis*, *Morisonia* y *Steriphoma* (Capparaceae). *Soc. Cienc. Nat. La Salle* 129: 93-115.

- Mabrouk, A., J. El-Sharkawy and A. Hernández. 1985. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynthesis Research* 7: 137-149.
- Markesteyn, L., L. Poorter and F. J. J. M. Bongers. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *Amer. J. Bot.* 94(4): 515-525.
- Metcalfe, C. R. and L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 1. Clarendon Press, Oxford. 724 pp.
- Mott, K. and O. Michaelson. 1986. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 78: 76-79.
- Murphy, P. G. and A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Systematic.* 17: 67-88.
- Noguera, E. 2000. Flórmula del cerro La Gruta, San Sebastián, estado Aragua, Venezuela. Tesis de Grado, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. 177p.
- Parkhurst, D. and O. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* 60: 505-537.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-662.
- Rashid, A. and R. Beg. 1989. A foliar key to family Solanaceae. *Pakistan J. Forestry* 39: 107-111.
- Rôças, G., F.R. Scarano and C.F. Barros. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Mull. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimen. *Bot. J. Linn. Soc.* 136:231-238.
- Roth, I. 1984. *Stratification of tropical forest as seen in leaf structure*. W. Junk Publ. The Netherlands, Boston. 522 p.
- Roth, I. 1992. *Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela*. Gebr. Borntraeger, Berlin, Germany. 172 p.
- Ruiz-Zapata, T. 2002. Capparaceae del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. *Ernstia* 12 (3 y 4): 137-172.
- Ruiz-Zapata, T and H. H. Iltis. 1998. Capparaceae. *In*: P.E. Berry, B.K. Holst and K. Gatskrevych (Eds.). *Flora of the Venezuela Guayana*. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis. 4: 132-157.

- Ruiz-Zapata, T. 2005. *Capparis* L. (Capparoideae-Capparaceae) en el estado Trujillo, Venezuela. *Ernstia* 15 (1-4): 13-26.
- Schlichting, C. 2002. Phenotypic plasticity in plants. *Pl. Spec. Biol.* 17: 85-88.
- Standley, L. 1986. Variation of stomatal distribution in *Carex aquatilis* (Cyperaceae). *Amer. J. Bot.* 73: 1393-1399.
- Strauss-Debenedetti, S. and G. P. Berlyn. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *Amer. J. Bot.* 81 (12): 1582-1591.
- Soleder, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol. I y II. Clarendon Press. Oxford. 1183 pp.
- Sultan, S. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerl.* 44: 363-383.
- Valerio, R., I.G. de Franco y L.J. Cumana. 1998. Anatomía foliar comparada de dos subespecies de *Capparis flexuosa* L. (Capparidaceae). *Saber* 10(2): 7-13.