

ANATOMÍA FOLIAR COMPARADA DE DOS SUBESPECIES DE *Capparis flexuosa* L. (CAPPARIDACEAE).

Rosanna Valerio, Ivelise G. de Franco y Luis J. Cumana*

RESUMEN

Se comparó la anatomía foliar de dos subespecies de *Capparis*, *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa* y *Capparis flexuosa* L. ssp. *polyantha*. El estudio incluyó: a) arquitectura foliar, siguiendo el método de esqueletización de Dilcher (1974) y el Sistema de Clasificación de Hojas de Dicotiledóneas ideado por Hickey (1973), b) epidermis, de acuerdo a la técnica descrita por Ram y Nayyar (1974), c) mesófilo y pecíolo, de acuerdo a la metodología de Sass (1958), d) vascularización peciolar, utilizando las claves descritas por Howard (1962) Metcalfe y Chalk (1965), y e) superficie foliar, bajo Microscopio Electrónico de Barrido según la metodología de Postek (1980). Se encontraron diferencias estadísticas en los patrones de ornamentación cuticular abaxial, morfología celular del parénquima esponjoso e hipodermis, pubescencia de glándulas axilares y pecíolo, tamaño de las células epidérmicas ordinarias, células del parénquima en empalizada y esponjoso, hipodermis, células oclusivas, lámina y pecíolo. Las diferencias encontradas se consideran lo suficientemente significativas y estables como para proponer la separación taxonómica de las subespecies en dos especies.

PALABRAS CLAVES: Anatomía Foliar, Taxonomía, Capparidaceae.

ABSTRACT

The foliar anatomy of two subspecies of *Capparis*, *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa* and *Capparis flexuosa* L. ssp. *polyantha*, is compared. The study included: a) leaf architecture, according to the squeueletization method

(Dilcher (1974) and the Dicotyledoneae Leaves Classification System (Hickey (1973), b) epidermis, following the Ram and Nayyar technique (1974), c) mesophyll and petiole, according to Sass methodology (1958), d) petiolar vascularization, using the keys described by Howard (1962) and Metcalfe & Chalk (1965), and e) SEM study of the leaf surface, according to Postek (1980). There were statistical differences in cuticular ornamentation patterns on the lower surface, cellular morphology of spongy parenchyma and hypodermis, pubescence of axillary glands and petiole, size of ordinary epidermal cells, palisade and spongy parenchyma cells, hypodermis, occlusive cells, lamina and petiole. The differences found are significant and stable enough so as to suggest the taxonomic separation of the subspecies into two species.

KEY WORDS: Foliar anatomy, Taxonomy, Capparidaceae.

INTRODUCCIÓN

Los caracteres anatómicos, debido a su alto valor taxonómico, han proporcionado durante más de un siglo datos útiles para la separación en el ámbito de especie, género o familia (Metcalfe y Chalk, 1965).

La familia Capparidaceae, del Orden Capparales, Clase Magnoliopsida, está representada principalmente por los géneros *Capparis* y *Cleome*, los cuales incluyen alrededor de 350 y 200 especies respectivamente (Cronquist, 1981).

La especie *Capparis flexuosa* L. se caracteriza por ser de hábito arbustivo o arborescente; presenta hojas simples, glabras y glándula axilar; corola blanca, ovario estipitado; frutos alargados, torulosos, lisos y brillantes (Guzmán, 1979).

Si bien hasta ahora se han descrito dos subespecies de *Capparis flexuosa* L., ambas exhiben evidentes diferencias en relación al hábito y la morfología foliar. Estas diferencias nos conllevan a realizar una investigación para dilucidar el status taxonómico actual.

*Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Av. Universidad, Cerro Colorado. Cumaná - Venezuela.

Recibido: Mayo 1997. Aprobado: Mayo 1998.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material vegetal consistió de hojas frescas y adultas de las dos subespecies. *C. f. flexuosa* se colectó en un sitio provisto de cierta sombra proporcionada por las especies vegetales de mayor altura y *C. f. polyantha* fue colectada en una zona fuertemente expuesta a las radiaciones solares; el suelo es de tipo arenoso en ambos hábitats.

A. Arquitectura Foliar.

Se analizó basándose en el Sistema de Clasificación de Hojas de Dicotiledóneas propuesto por Hickey (1973). La forma, configuración marginal y posición de las glándulas se observaron bajo microscopio estereoscópico. Para estudiar la venación foliar se utilizó el método de Dilcher (1974) que consiste en hervir las hojas frescas del vegetal en una solución de hidróxido de sodio al 5%. Seguidamente, en un recipiente con agua, se descartan los restos de epidermis y de mesófilo hasta obtener el esqueleto vascular de la hoja, éste se aclara con una solución al 5% de cloro comercial y finalmente se prensa entre láminas de papel de filtro.

B. Epidermis.

- 1. Microscopio de Luz:** Se utilizó la técnica descrita por Ram y Nayyar (1974): se hirvieron trozos foliares obtenidos del borde de la lámina en una solución de sulfato cúprico hidratado al 8%, luego se añadió ácido clorhídrico concentrado en una cantidad similar a la de sulfato y se pasaron las muestras a un recipiente con agua destilada. Se descartaron los restos de mesófilo y se coloreó la epidermis recién aislada con una solución de safranina acuosa al 1% durante 12 horas. Se deshidrató el material en una serie ascendente de alcoholes, se aclaró con xilol varias veces y se realizó el montaje en láminas portaobjetos con Bálsamo de Canadá. Se realizaron contajes de estomas y tricomas bajo microscopio de luz con cámara clara.
- 2. Microscopio Electrónico de Barrido (MEB):** Siguiendo los pasos de Postek (1980), se prefijó el material vegetal en glutaraldehído comercial al 2,5% en buffer fosfato 0,2 Molar pH = 8, postfijándose con tetraóxido de osmio al 1% acuoso. Luego se realizaron los pasos usuales de deshidratación, secado por punto crítico, montaje, recubrimiento y observación al MEB, marca HITACHI, modelo S-800. Se tomaron fotomicrografías de las superficies foliares de am-

bas subespecies y se determinó el patrón de ornamentación cuticular de acuerdo a los modelos de León y col. (1988).

C. Lámina.

A partir de material fijado en FAA y lavado durante varios días para eliminar el exceso de fijador, se hicieron cortes transversales de la lámina foliar en el ámbito de la nervadura principal utilizando hojillas de afeitar. Siguiendo la metodología de Sass (1958), estos cortes fueron coloreados con safranina acuosa al 1% durante 12 horas y lavados en agua destilada para eliminar el exceso de colorante. Seguidamente se deshidrató en una serie ascendente de alcohol para una posterior coloración con Fast Green en alcohol 95% durante 5 segundos. A continuación se realizó un lavado con alcohol 95%, se aclaró con xilol y se realizó el montaje en láminas portaobjetos con Bálsamo de Canadá.

D. Pecíolo.

Los pecíolos previamente preservados en FAA se lavaron y se colocaron en una mezcla ablandadora compuesta por glicerol y alcohol 95% en partes iguales (Roth, 1972) por dos meses. Luego se hicieron cortes transversales en el ámbito de la parte media del pecíolo y estos se colorearon, deshidrataron, aclararon y montaron siguiendo el mismo procedimiento utilizado para el estudio anatómico de la lámina foliar.

Para el análisis de las variables implicadas en el estudio se utilizaron las pruebas estadísticas «t de student» y Análisis Discriminante.

RESULTADOS

A. Arquitectura Foliar: Las dos subespecies presentan hojas simples, alternas, enteras, simétricas, con formas elípticas u obovadas. La base foliar es obtusa. El ápice puede ser agudo, retuso o emarginado en *C. f. flexuosa* y agudo, obtuso y acuminado en *C. f. polyantha*. El margen, la posición de las glándulas y el tipo de pecíolo no difieren en las dos subespecies, siendo estos: entero, axilar y normal (sin alas ni abultamientos) respectivamente. La textura es coriácea en *C. f. flexuosa* y subcoriácea en *C. f. polyantha*. La lámina foliar es más larga y ancha en *C. f. polyantha* que en *C. f. flexuosa*. El grosor es mayor en la hoja de *C. f. flexuosa*. Las glándulas axilares de *C. f. flexuosa* presentan tricomas en su superficie. Las hojas de ambas subespecies exhiben el mismo patrón de venación foliar (Tabla 1, Figura 1).

TABLA 1. Patrón de Venación Foliar de las subespecies estudiadas.

SUBESPECIES		C. flexuosa L. ssp. flexuosa	C. flexuosa L. ssp. polyantha
CARACTER			
PATRON NERVADURAS		Camptodromo - Brochidodromo	Camptodromo- Brochidodromo
VENAS	Talla	Moderada	Moderada
PRIMARIAS	Curso	Recto	Recto
VENAS SECUNDARIAS	Angulo de Divergencia	Agudo Moderado (45°)	Agudo Moderado (50°)
	Variaciones ángulo de divergencia	Uniforme	Uniforme
	Curso	Recto	Recto
VENAS INTERSECUNDARIAS		Compuestas	Compuestas
VENAS TERCARIAS	Patrón	Ortogonal Reticulado	Ortogonal Reticulado
	Areolas	Ramificadas, Desarrollo imperfecto	Ramificadas, Desarrollo imperfecto
VENACION MARGINAL		Lobulada	Lobulada

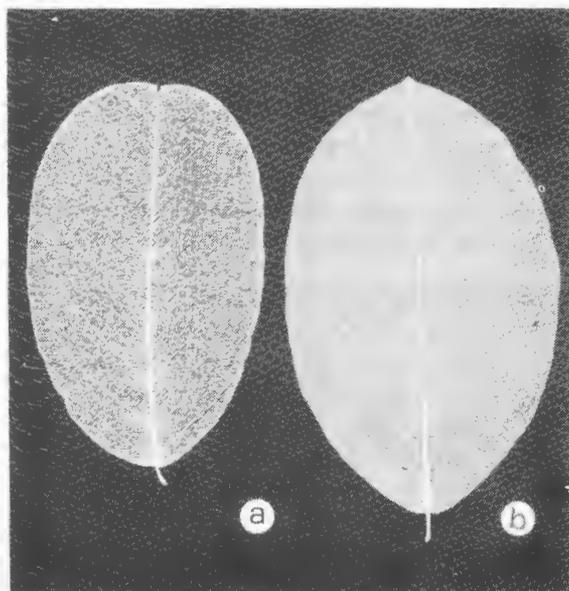


Fig. 1. Hojas de las dos subespecies sometidas al proceso de esqueletización de Dilcher (1973). a) *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa*. b) *Capparis flexuosa* L. ssp. *polyantha*.

B. Epidermis:

1. **Adaxial:** La cutícula de las dos subespecies muestra un patrón de ornamentación transitorio entre liso y rugulado (Fig. 2). Las células ordinarias de ambas subespecies se observan poliédricas en vista frontal (Fig. 3), siendo de mayor área las de *C. f. flexuosa* que las de

C. f. polyantha. Los estomas son anomocíticos y hundidos en ambas subespecies y se ubican a lo largo de las nervaduras principal y secundarias. Cristales de oxalato de calcio en forma de rombos y estrellas de seis puntas están presentes internamente en las células epidérmicas ordinarias de las dos subespecies.

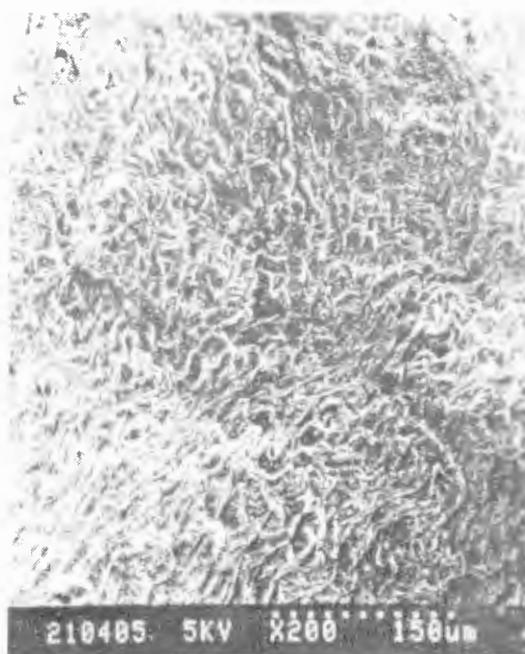


Fig. 2. Fotomicrografía de la superficie adaxial de *Capparis flexuosa* L. ssp. *polyantha* a nivel de la nervadura principal. Obsérvese el patrón de ornamentación cuticular entre liso y rugulado.

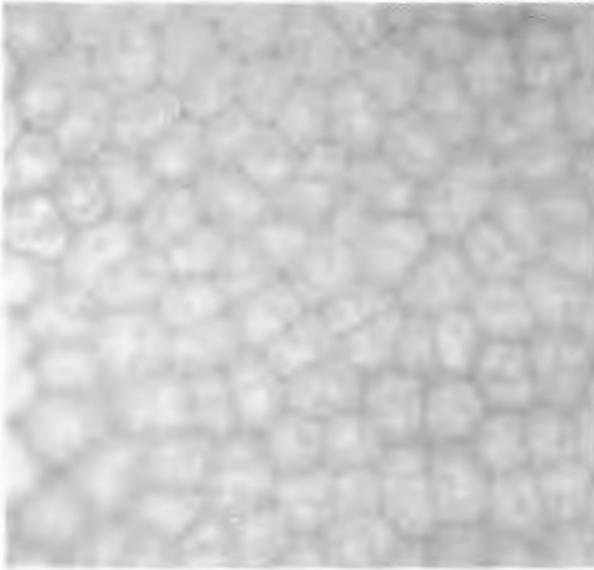


Fig. 3. Vista frontal de la epidermis adaxial de *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa* (420 x).

2. **Abaxial:** El patrón de ornamentación cuticular encontrado en *C. f. flexuosa* es estriado (Fig. 4), mientras que en *C. f. polyantha* es rugulado. Las células ordinarias de las dos subespecies no difieren morfológicamente (Fig. 5), pero sí en el tamaño, siendo más grandes las de *C. f. flexuosa* que las de *C. f. polyantha*.

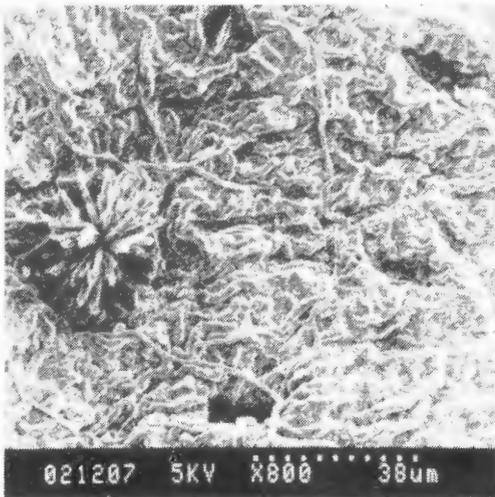


Fig. 4. Fotomicrografía de la superficie abaxial de *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa*. Obsérvese el patrón de ornamentación cuticular estriado, varios estomas y un "cristal externo".

En *C. f. flexuosa* se observan tricomas pluricelulares uniseriados. Los estomas, abundantes en la superficie foliar de ambas subespecies, son más pequeños en *C. f. polyantha* que en *C. f. flexuosa* encontrándose además diferencias en el tamaño y frecuencia. Los cristales in-

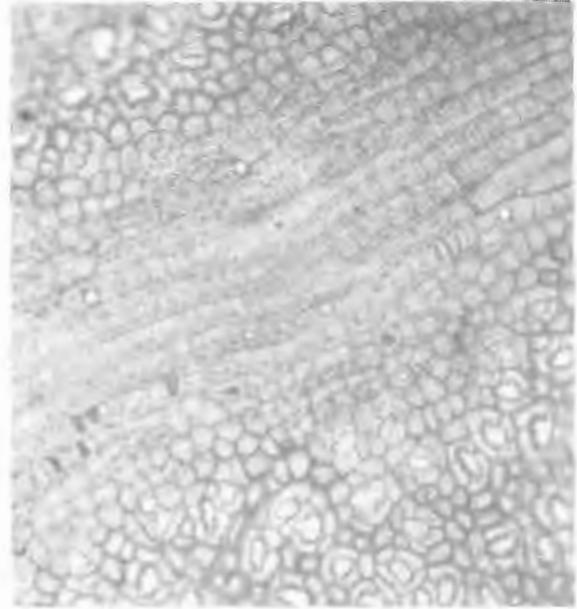


Fig. 5. Vista frontal de la epidermis abaxial de *Capparis flexuosa* ssp. *polyantha* (225 x).

ternos hallados en esta epidermis son similares a los de la otra superficie y están presentes en las dos subespecies. Además se observan estructuras parecidas a tricomas estrellados en la superficie epidérmica de ambos taxa (Fig. 6). Se les denominó tentativamente «cristales externos» por su evidente solidez y ausencia de células; su existencia no ha sido reportada por investigador alguno y difieren sólo en el tamaño en las dos subespecies.

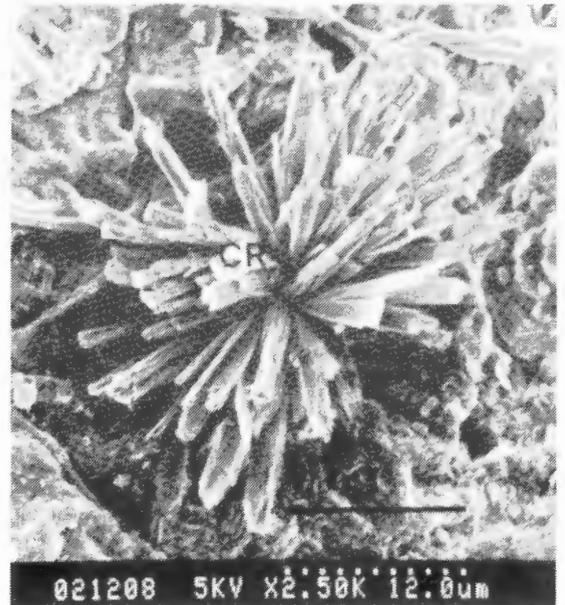


Fig. 6. Fotomicrografía de "cristal externo" sobre la superficie abaxial de *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa*.

C. Lámina: Las dos subespecies muestran un mesófilo diferenciado en parénquima en empalizada adaxial y parénquima esponjoso abaxial; el primero posee tres capas de células cuya longitud es mayor en *C. f. flexuosa* que en *C. f. polyantha*. El parénquima esponjoso presenta células más largas en *C. f. polyantha* que en *C. f. flexuosa*. Existe además en las dos subespecies una hipodermis con células que difieren morfológicamente en ambas (Fig. 7). Los haces vasculares en las dos subespecies están rodeados en su parte superior e inferior por casquetes de fibras. Sólo se observan diferencias a nivel de la nervadura principal con relación a la distribución del esclerénquima (Fig. 8).

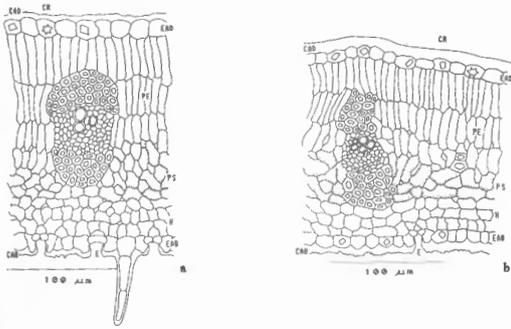


Fig. 7. Esquema de la lámina foliar en sección transversal. a) *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa*. b) *Capparis flexuosa* L. ssp. *polyantha*. CAD: cutícula adaxial, CAB: cutícula abaxial, EAD: epidermis adaxial, EAB: epidermis abaxial, PE: parénquima en empalizada, PS: parénquima esponjoso, H: hipodermis, E: estoma.

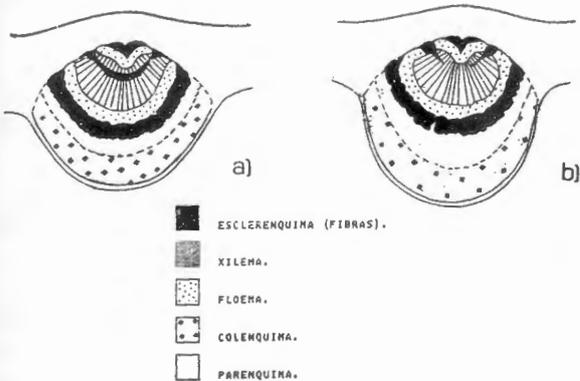


Fig. 8. Esquema de la lámina foliar en sección transversal a nivel de la nervadura principal. a) *Capparis flexuosa* L. ssp. *flexuosa*. b) *Capparis flexuosa* L. ssp. *polyantha*.

D. Pecíolo: El pecíolo de las dos subespecies consta de los siguientes tejidos de afuera hacia adentro: epidermis, colénquima, parénquima, floema y xilema (Fig. 9). Se encontraron diferencias significativas en el grosor de los tejidos parenquimático y colenquimático, siendo mayor su espesor en *C. f. polyantha* que en *C. f. flexuosa*. Además se observaron tricomas en la epidermis de *C. f. flexuosa*.

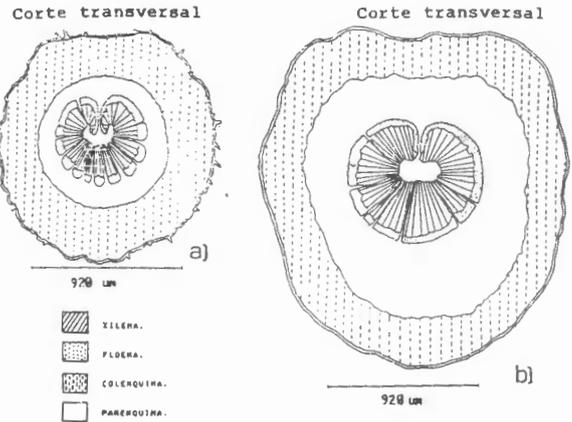


Fig. 9. Esquema del pecíolo foliar en sección transversal mostrando la distribución de los tejidos que lo componen. a) *Capparis flexuosa* L. b) *Capparis flexuosa* L. ssp. *polyantha*

El Análisis Discriminante indicó la existencia de una gran separación entre las dos subespecies estudiadas lo que se evidencia en la efectiva separación en dos grupos de observaciones, el pequeño valor obtenido para Lambda de Wilks, o relativamente grande autovalor, y alto coeficiente de correlación canónica. (Tablas 2 y 3).

TABLA 2. Clasificación de las observaciones en base a los "scores discriminantes".

Grupo Actual	N° de Observaciones	Miembros Predichos para los grupos	
		Grupo 1	Grupo 2
1	500	490 (98.00 %)	10 (2.00 %)
2	350	16 (4.57 %)	334 (95.43 %)

TABLA 3. Funciones Discriminantes Canónicas.

Función Discriminante	Autovalor	Porcentaje Relativo	Correlación Canónica
1	3,4728859	100.00	0,88115
Funciones Derivadas	Lambda de Wilks	Chi-cuadrado	Grados de Libertad
0	0,2235693	1254,6023	21

DISCUSIÓN

La significativa reducción de la lámina foliar así como la mayor succulencia que presenta *C. f. flexuosa* no concuerda con las condiciones ambientales en las que se encuentra ya que, de acuerdo a Daubenmire (1979) y Lindorf (1991), la tendencia general observada es que ambientes secos favorecen los tamaños pequeños, mientras que ambientes húmedos favorecen los tamaños grandes. Es posible que *C. f. polyantha* haya desarrollado un sistema radical lo suficientemente efectivo en la absorción de agua proveniente de los estratos más profundos del suelo, lo cual es típico de la familia Capparidaceae, pudiendo desarrollar hojas considerablemente grandes, sin embargo esto no parece incidir en lo sucedido con *C. f. flexuosa*.

Las glándulas axilares presentes en las dos subespecies son características de los representantes de la familia Capparidaceae y corresponden a nectarios extraflorales.

El gran grosor cuticular presentado por *C. f. polyantha* es de esperarse ya que es característico de las especies vegetales que habitan en zonas áridas (Lindorf, 1991), como un mecanismo para proteger a los tejidos internos de la excesiva insolación, además de proteger a la planta contra daños mecánicos provocados por el viento y contra el colapso de los tejidos cuando hay pérdida de agua en exceso.

La reducción en el tamaño de las células epidérmicas presentada por *C. f. polyantha* podría estar relacionada con su condición aparentemente más xerófito que *C. f. flexuosa* ya que de acuerdo a Daubenmire (1979) las xerófitas se caracterizan por sus células relativamente pequeñas las cuales probablemente disminuyen la tendencia de los protoplastos a salir fuera de la pared celular cuando se produce un determinado grado de deshidratación.

La presencia de estomas en menor cantidad en la epidermis adaxial suele ocurrir en la mayoría de las plantas que viven en regiones fuertemente insoladas ya que de esta manera se evita la pérdida de agua excesiva al haber pocos estomas expuestos al sol. Los estomas de *C. f. polyantha* son más pequeños y abundantes que los de *C. f. flexuosa*. Esto es lo esperado por ser adaptaciones comunes de plantas que crecen en ambientes secos e insolados, como es el caso de esta subespecie.

El patrón de ornamentación cuticular estriado exhibido por *C. f. flexuosa* no concuerda con el descrito por León y col. (1988) para la especie: rugulado según estos autores.

El hecho de que los tricomas sólo están presentes en *C. f. flexuosa* podría ser tomado como una posible base para proponer la separación taxonómica de la especie en dos, ya que muchos autores, entre ellos, Metcalfe y Chalk (1965), Radford (1974), Jones (1987) y Lindorf (1991) concuerdan en señalar que la presencia y tipo de tricomas son de mayor valor taxonómico que su tamaño y densidad debido a que los primeros no dependen del medio mientras que los segundos sí lo hacen. Por otra parte Guzmán (1979) y León y col. (1988) han señalado que la especie *C. f. flexuosa* L. se caracteriza por ser glabra tanto en la epidermis adaxial como en la abaxial de sus hojas por lo que la presencia de estos tricomas en *C. f. flexuosa* hace dudosa la ubicación taxonómica de esta última dentro de la especie mencionada.

Los «cristales externos» observados en ambas superficies foliares de las dos subespecies podrían corresponder a sales cristalizadas excretadas a través de alguna vía diferente a la glandular ya que no hay glándulas de sal en ninguna de las dos subespecies estudiadas.

Algunos autores opinan que sólo se desarrollará un parénquima en empalizada en forma abundante si la planta recibe no solo radiaciones lumínicas altas sino que pueda disponer de suficiente agua en el suelo. De acuerdo a esto, por su condición evidentemente heliófita es de esperarse que *C. f. polyantha* presente un mayor desarrollo del parénquima en empalizada, más las fuertes condiciones de aridez a las que está sometida parecen influenciar el resultado final: menor desarrollo de este tejido en comparación con *C. f. flexuosa*.

La presencia de una hipodermis en el mesófilo de ambas subespecies concuerda con lo señalado por Metcalfe y Chalk (1965) para algunas especies de *Capparis*.

El tipo de estructura vascular peciolar concuerda con el señalado por Howard (1962) para el género *Capparis*.

El hecho de que los caracteres anatómicos presentados por las subespecies en estudio, no guarde correspondencia con las condiciones ambientales en las que estas crecen, pone en evidencia una falta de influencia

del ambiente sobre estos caracteres, lo que los convierte, en consecuencia, en más estables y útiles taxonómicamente.

CONCLUSIÓN

Las diferencias encontradas se consideran lo suficientemente significativas y estables para proponer la reconsideración del actual status taxonómico de las categorías infraespecíficas involucradas en la presente investigación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system classification of flowering plants, Columbia University Press, New York, U.S.A..
- DAUBENMIRE, R. 1988. Ecología vegetal, Limusa, S. A. de C. V., México, 496 pp.
- DILCHER, D. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40 (1): 157.
- GUZMÁN, M. 1979. Contribución al estudio taxonómico de la familia Capparaceae en bosques xerofíticos de Cumaná y alrededores. Trabajo de Grado. Departamento de Humanidades y Educación. Universidad de Oriente, Venezuela, 113 pp.
- HICKEY, L. 1973. Classification of architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60 (1): 17 - 33.
- HOWARD, R. 1962. The vascular structure of the petiole as a taxonomic character, Pergamon Press, New York, U.S.A., 575 pp.
- JONES, S. 1987. *Sistemática Vegetal*, Mc Graw'Hill, México, 536 pp.
- LEÓN, E; RODRIGUEZ, P Y AGOSTINI, G. 1988. Superficie foliar de especies leñosas de Capparaceae venezolanas observadas al microscopio electrónico de barrido. *Act. Cient.Venez.* 39 (4): 368 - 374.
- LINDORF, H. *et all.* 1991. *Botánica*, Ediciones de la Biblioteca de la Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 584 pp.
- METCALFE, C. & CHALK L. 1965. *Anatomy of the dicotyledons*, Oxford University Press, Amen House, U.S.A. 361 pp.
- POSTEK, M. *et all.* 1980. *Scanning electron microscopy*, Ladel Research Industries, Inc., U.S.A. 3015 pp.
- RADFORD, A. 1974. *Vascular plant systematic*, Harper & Row, U.S.A. 891 pp.
- RAM, M. Y V. NAYYAR. 1974. A rapid method of obtaining epidermal peel treatment with cupric sulphate and hydrochloric acid. *Stain Techn.* 49 (2): 114 - 116.
- ROTH, I. 1972. Estructura anatómica de la corteza de algunas especies arbóreas venezolanas de Capparidaceae. *Act. Bot. Venez.* 7 (1-4): 33.
- SASS, J. 1958. *Botanical Microtechnique*, Iowa State University Press, U.S.A. 228 pp.