



Artigo Original / Original Paper

Estructura anatómica de los órganos vegetativos de *Blutaparon vermiculare* (Amaranthaceae) y *Funastrum glaucum* (Apocynaceae), especies que crecen en las zonas costeras venezolanas

Anatomical structure of vegetative organs of Blutaparon vermiculare (Amaranthaceae) y Funastrum glaucum (Apocynaceae), species growing in the Venezuelan coastal zones

Damelis Jáuregui^{1,2}, Mercedes Castro¹, Thirza Ruiz-Zapata¹ & Marlene Lapp¹

Resumen

Blutaparon vermiculare y *Funastrum glaucum* crecen en suelos arenosos con baja disponibilidad de nutrimentos y poca capacidad de retención de agua, influenciadas además por salinidad, alta radiación y fuertes vientos. Se caracterizaron anatómicamente sus órganos vegetativos con el fin de distinguir rasgos que pudiesen vincularse a las condiciones del hábitat. Se recolectaron raíces, tallos y hojas, las cuales se procesaron siguiendo la metodología estándar para hacer montajes observables con microscopio óptico. En *B. vermiculare* las raíces son tri o tetrarcas con parénquima cortical de células voluminosas; los tallos jóvenes tienen una eustela típica; no obstante, al anillo vascular secundario típico, se adicionan otros, producidos por meristemas laterales; las hojas son epistomáticas y bifaciales con hipodermis abaxial acuifera y mesófilo con células radiadas alrededor de los haces vasculares. *Funastrum glaucum* tiene raíces diarcas; en sus tallos jóvenes es evidente hipodermis, parénquima clorofiliano en empalizada y tejido vascular primario organizado en un anillo con radios parenquimáticos estrechos; en estructura secundaria, se diferencia cambium vascular con actividad desigual; las hojas son carnosas, anfiestomáticas y bifaciales con epidermis abaxial papilosa. Destaca en *B. vermiculare* la abundancia de cristales en hojas y tallos, y en *F. glaucum* su importante reserva amilácea en caules. Se discuten los rasgos que aseguran la supervivencia de estas taxa, entre los que destacan: tejidos de protección desarrollados, presencia de reservorios de agua, anatomía Kranz, variantes en la actividad del cambium vascular.

Palabras clave: anatomía, especies costeras, hoja, tallo, raíz.

Abstract

Blutaparon vermiculare and *Funastrum glaucum* grow in sandy soils with low nutrients availability and low water retention capacity, also influenced by salinity, high radiation and strong winds. The aim of this study was the anatomical characterization of vegetative organs and distinguishing characters that could be linked to habitat conditions. Roots, stems and leaves were collected and they were processed following the standard methodology for mounts observable with an optical microscope. In *B. vermiculare*, the roots are tri or tetrarchs with bulky cortical parenchyma cells; young stems have a typical eustele and a typical secondary vascular ring, but others lateral meristems are added; the leaves of this species are epistomatics, bifacial with abaxial aquifer parenchyma and mesophyll with stellate cells around the vascular bundles. *Funastrum glaucum* has diarch roots; in their young stems is evident hypodermis, palisade parenchyma and the primary vascular tissue organized in a ring with a very narrow parenchymatic radio; in secondary structure, vascular cambium with unequal activity; the leaves are fleshy, anphyestomatics and bifacials with papillose abaxial epidermis. *B. vermiculare* is distinguished by the abundance of crystals in leaves and stems, and *F. glaucum* by their important starchy reservation in caules. The features that ensure their survival were discussed, among they distinguish the following: developed protective tissues, presence of water reservoir, Kranz anatomy, variants in vascular cambium activity.

Key words: anatomy, coastal species, leaf, stem, root.

¹ Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Inst. Botánica Agrícola, Av. 19 de Abril, Maracay, Aragua, Venezuela.

² Autor para correspondencia: jaureguid@gmail.com

Introducción

La costa litoral del mar Caribe (Venezuela) es una zona influenciada por la salinidad, posee suelos arenosos con baja disponibilidad de nutrientes y poca capacidad de retención de agua, alta radiación y fuertes vientos (Medina *et al.* 2008). Las plantas que allí se desarrollan se conocen como halófitas o psamófitas, por su tolerancia a las sales y a la movilidad del sustrato, respectivamente, y generalmente, presentan rasgos morfológicos, anatómicos, fisiológicos o bioquímicos que facilitan su sobrevivencia. Las halófitas se consideran un subtipo dentro de las xerófitas, debido a que la absorción de agua es difícil por el alto contenido de sales que posee el sustrato y porque presentan algunas características semejantes a éstas, como es la succulencia (Fahn & Cutler 1992), predominando en las costas las caméfitas reptantes y las geófitas rizomatosas. No obstante, además de su forma de vida, al éxito de estas especies en estos ambientes también contribuyen las características estructurales de sus órganos vegetativos, las cuales permiten que los procesos fisiológicos vitales ocurran (Torres & Gluzezac 2006).

Los mecanismos de adaptación a condiciones de aridez son variables, entre ellos se pueden citar: sistemas radicales amplios y profundos, tejidos almacenadores de agua, cubiertas protectoras (tricomas, cutícula, ceras u otros), reducción de la superficie foliar o caducifoliedad, tallos fotosintetizadores, tolerancia de los tejidos a una reducida cantidad de agua, aun en condiciones de bajos contenidos de humedad en el aire, altas concentraciones osmóticas que les permiten extraer la humedad de suelos muy secos, y crecimiento adaptado a las estaciones en que el agua está disponible (Gonzalez-Medrano 2012).

Los estudios morfoanatómicos de plantas costeras en el país son escasos, destacando el trabajo de Roth (1992) en hojas de 22 especies que crecían en el litoral central (Playa Grande) y tres provenientes de las costas del estado Sucre; dichos taxones pertenecen a 15 familias diferentes, pero no incluyen especies de *Amaranthaceae* ni *Apocynaceae*. También se pueden citar las investigaciones de Medina *et al.* (2008) y García *et al.* (2008); en el primer trabajo analizaron el grado de halofitismo en 18 especies de comunidades costeras, incluidas cinco *Amaranthaceae*: *Alternanthera halimifolia* (Lam.) Standl. ex Pittier, *Atriplex oestophora* S.F. Blake, *Gomphrena albiflora* Moq., *Heterostachys ritteriana* (Moq.) Ung-Sternb. y *Sarcocornia perennis* (Mill.) A.J. Scott,

mientras que en el segundo artículo caracterizaron anatómicamente las hojas de la primera y tercera especie antes citadas. Por su parte, Jáuregui (2012) y Jáuregui *et al.* (2014) trabajaron con raíces y tallos de *Sesuvium edmondstonii* Hook.f. (*Aizoaceae*) y *G. albiflora*. En estas cuatro publicaciones se hace referencia a caracteres morfoanatómicos vinculados con la adaptación de las especies estudiadas a las condiciones edafoclimáticas reinantes en sus lugares de crecimiento, destacando en el caso de hojas, el desarrollo de tejido acuífero en la epidermis o el mesofilo, hojas equifaciales con área foliar reducida, paredes gruesas, esclerenquima relativamente abundante, indumento denso, estomas hundidos en depresiones, pero cada especie desarrolla características diferentes. Por otra parte, en los tallos y raíces se observaron células epidérmicas voluminosas, desarrollo de peridermis con múltiples estratos, abundancia de almidón y tejido vascular organizado en anillos concéntricos.

Los herbazales costeros están catalogados como vulnerables, ya que son afectados constantemente por desarrollos urbanos, turísticos y agropecuarios (Rodríguez *et al.* 2010), por lo que para fomentar programas de conservación en ellos, uno de los aspectos que requiere atención es el conocimiento de la biología de las especies que allí habitan. Entre ellas se encuentran *Blutaparon vermiculare* (L.) Mears (*Amaranthaceae*) y *Funastrum glaucum* (Kunth) Schltr. (*Apocynaceae*), la primera referida como facultativa en herbazales psamófilos y halófilos en las zonas costeras del estado Sucre (Cumana *et al.* 2012), es señalada su presencia en los estados Apure, Delta Amacuro, Distrito Federal, Falcón, Miranda, Nueva Esparta y Sucre (Agudelo 2008). Este taxón es uno de los cuatro que conforman el género (The Plant List 2013) y es considerado una halófito, con distribución restringida a América, se le puede encontrar creciendo asociada a manglares (Medina *et al.* 2008). La otra especie tiene una distribución más amplia: Apure, Aragua, Carabobo, Cojedes, Delta Amacuro, Distrito Federal, Falcón, Guárico, Lara, Miranda, Nueva Esparta, Sucre, Yaracuy y Zulia (Morillo 2008) e inclusive es citada en San Antonio del Táchira (Nozawa *et al.* 2008); de este taxón no hay reportes sobre su tolerancia a factores ambientales imperantes en zonas costeras. Considerando lo antes expuesto, el objetivo de este trabajo fue caracterizar el arreglo histológico de los órganos vegetativos de estas dos especies y distinguir en ellas, aquellos rasgos que pudiesen vincularse a las condiciones del hábitat donde crecen.

Materiales y Métodos

Se recolectaron porciones vegetativas aéreas y subterráneas de al menos tres individuos de las especies estudiadas; *Blutaparon vermiculare* en Chichiriviche y *Funastrum glaucum* en los Médanos de Coro (ambas localidades del estado Falcón). Los especímenes representativos Ruiz *et al.* s/n (MY) y Chavéz *et al.* 3 (MY), corresponden, respectivamente, a las dos especies estudiadas y sirven de respaldo a este trabajo. Para el muestreo, en el caso de las raíces se tomaron los primeros 2 cm próximos al ápice; para los tallos, segmentos de los entrenudos más apicales y más basales, y en las hojas, las más expuestas, sanas y con mayor área foliar. Las muestras se subdividieron y fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético y etanol 70%) hasta su procesamiento; se hicieron secciones a mano alzada, tiñendo con safranina-azul de astra (Kraus & Arduin 1997), y se montaron en agua:glicerina (Purvis *et al.* 1966). Además, se obtuvieron las epidermis foliares, sometiendo trozos de hojas a la acción de hipoclorito de sodio comercial (5,25%), en estufa a 55 °C durante 20 min (Sandoval 2005); la tinción y montaje fue semejante a la de las secciones. Se hicieron algunas pruebas histoquímicas con el fin de detectar la presencia de almidón, grasas y lignina, para ello se siguieron los protocolos propuestos por Johansen (1940). Todas las láminas obtenidas fueron estudiadas bajo microscopio óptico de campo claro y se tomaron fotomicrografías con una cámara Evolution LC acoplada a un microscopio Nikon E200.

Resultados

Blutaparon vermiculare (L.) Mears

Este taxón es una hierba suculenta, rastrera, que cubre el suelo formando un tapete; posee tallos largos, rastreros, en ocasiones algunos erguidos, con hojas opuestas, glabras y suculentas.

Raíz con rizodermis uniestratificada; corteza formada por tres a cuatro capas de células voluminosas (Fig. 1a) con una endodermis de células relativamente grandes y paredes delgadas (Fig. 1b); el cilindro vascular constituido por un haz radial de tres o cuatro arcos xilemáticos, limitado por una capa de periciclo con células grandes, alargadas en el plano anticlinal (Fig. 1a,b). El periciclo se divide activamente (Fig. 1b) formando el cambium vascular y el felógeno, de los cuales prontamente se diferencian los tejidos vasculares y protectores secundarios, provocando

la desaparición temprana de los tejidos corticales y protector.

El tallo en sus porciones jóvenes se caracteriza por una epidermis uniestratificada constituida por células rectangulares de pared celular externa más cutícula gruesa (Fig. 1c). La corteza está formada por colénquima (Fig. 1c), seguido de parénquima con la capa más próxima al sistema vascular con abundante contenido amiláceo, definiendo así una vaina amilífera. Los haces vasculares colaterales abiertos con casquetes esclerenquimáticos de pocas células sobre el floema, se organizan en una estela típica; dichos haces se interconectan prontamente entre ellos por la esclerotización de las células parenquimáticas, al iniciarse el crecimiento secundario típico (Fig. 1d). La actividad del cambium vascular formado origina xilema y floema secundario, pero prontamente se diferencia un meristema lateral a partir de células parenquimáticas de la corteza, ubicadas entre floema y esclerénquima (Fig. 1e). De dicho meristema se forma tejido conjuntivo parenquimático y bandas de cambium vascular de las cuales se produce xilema y floema secundarios en posición habitual (Fig. 1f,g); esto genera que por fuera del anillo vascular secundario típico se observen anillos sucesivos de haces en una matriz de tejido conjuntivo mayormente parenquimática (Fig. 1h). En la región externa se diferencia la peridermis discontinua; el felógeno se origina a partir de las células más externas del colénquima, no obstante, la epidermis se mantiene.

La hoja presenta epidermis adaxial y abaxial uniestratificadas con células cuadrangulares a rectangulares, de pared celular externa más cutícula relativamente delgada (Fig. 2a); en vista frontal las células típicas adaxiales son alargadas y de paredes delgadas, mientras que las de la abaxial son onduladas, también delgadas (Fig. 2b,c). Las hojas son epistomáticas, con estomas anomocíticos (Fig. 2b) ubicados al mismo nivel que las células epidérmicas típicas; los mismos tienen cuernos cuticulares, visibles en sección transversal (Fig. 2d). El mesofilo está constituido por una a dos capas de parénquima en empalizada (Fig. 2e,f), seguido de tres a cuatro de parénquima esponjoso, el cual está interrumpido por los haces vasculares (Fig. 2e,f); en esta región abundan cristales: arenas, prismas y principalmente drusas (Fig. 2f). Por último, en contacto con la epidermis abaxial se distingue parénquima acuífero formado por tres capas de células muy voluminosas y con poco contenido protoplasmático (Figs. 2a). Los

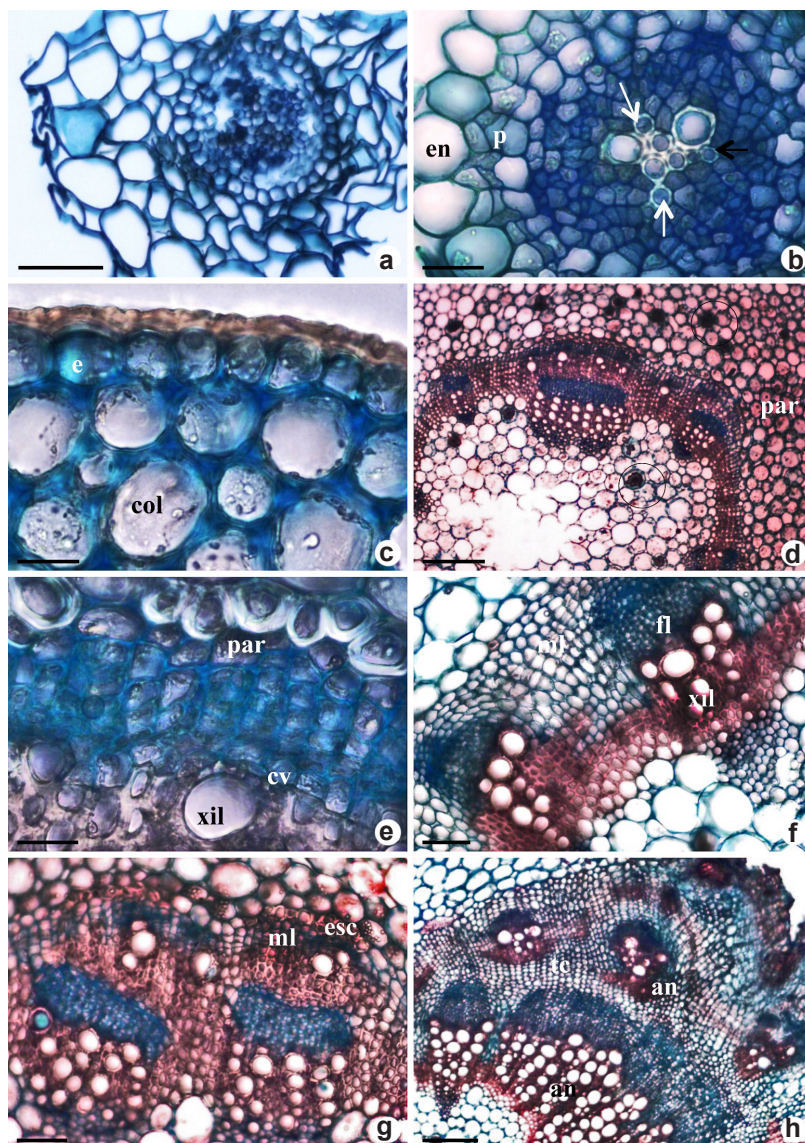


Figura 1 – Secciones transversales de raíces (a,b) y tallos (c-h) de *Blutaparon vermiculare* – a. vista general, nótese epidermis y células corticales; b. nótese tamaño de células de la endodermis, actividad meristemática en las células del periciclo y el haz vascular con inicios de crecimiento secundario; c. detalle de la epidermis y región cortical externa; d. inicios de crecimiento secundario, nótese haces de la estela, interconectados por células en proceso de esclerificación; e. nótese capa de células parenquimáticas entre floema y esclerénquima, la cual da origen al meristema lateral; f. obsérvese meristema lateral; g. nótese actividad del meristema lateral en zona fascicular e interfascicular, formando tejido vascular y tejido conjuntivo; h. sistema vascular en anillos. an: anillo, cv: cambium vascular, col: colénquima, e: epidermis, en: endodermis, esc: esclerénquima, fl: floema, ml: meristema lateral, p: periciclo, par: parénquima, pe: peridermis, tc: tejido conjuntivo, xyl: xilema. Flechas indican puntas de arcas xilemáticas. Drusas encerradas en círculo. (Barras a,f,g = 100 μ m, b,c,e = 30 μ m, d,h = 300 μ m).

Figure 1 – Transversal sections of roots (a,b) and stems (c-h) of *Blutaparon vermiculare* – a. overview, note epidermis and cortical cells; b. note size of endodermis cells, meristematic activity in the pericycle, and vascular bundle with early secondary growth; c. detail of the epidermis and external cortical region; d. beginning of secondary growth, note beams of the stele, interconnected by cells in the process of sclerification; e. note the parenchyma cell layer between phloem and sclerenchyma, which gives rise to the lateral meristem; f. lateral meristem; g. note lateral meristem activity in fascicular and interfascicular zone, forming vascular tissue and connective tissue; h. vascular system in rings. an: ring, cv: cambium vascular, col: collenchyma, e: epidermis, en: endodermis, esc: sclerenchyma, fl: phloem, ml: lateral meristem, p: pericycle, par: parenchyma, per: peridermis, tc: connective tissue, xyl: xylem. Arrows indicate xylematics poles; druses inside circle. (Bars a,f,g = 100 μ m, b,c,e = 30 μ m, e-g = 100 μ m, d,h = 300 μ m).

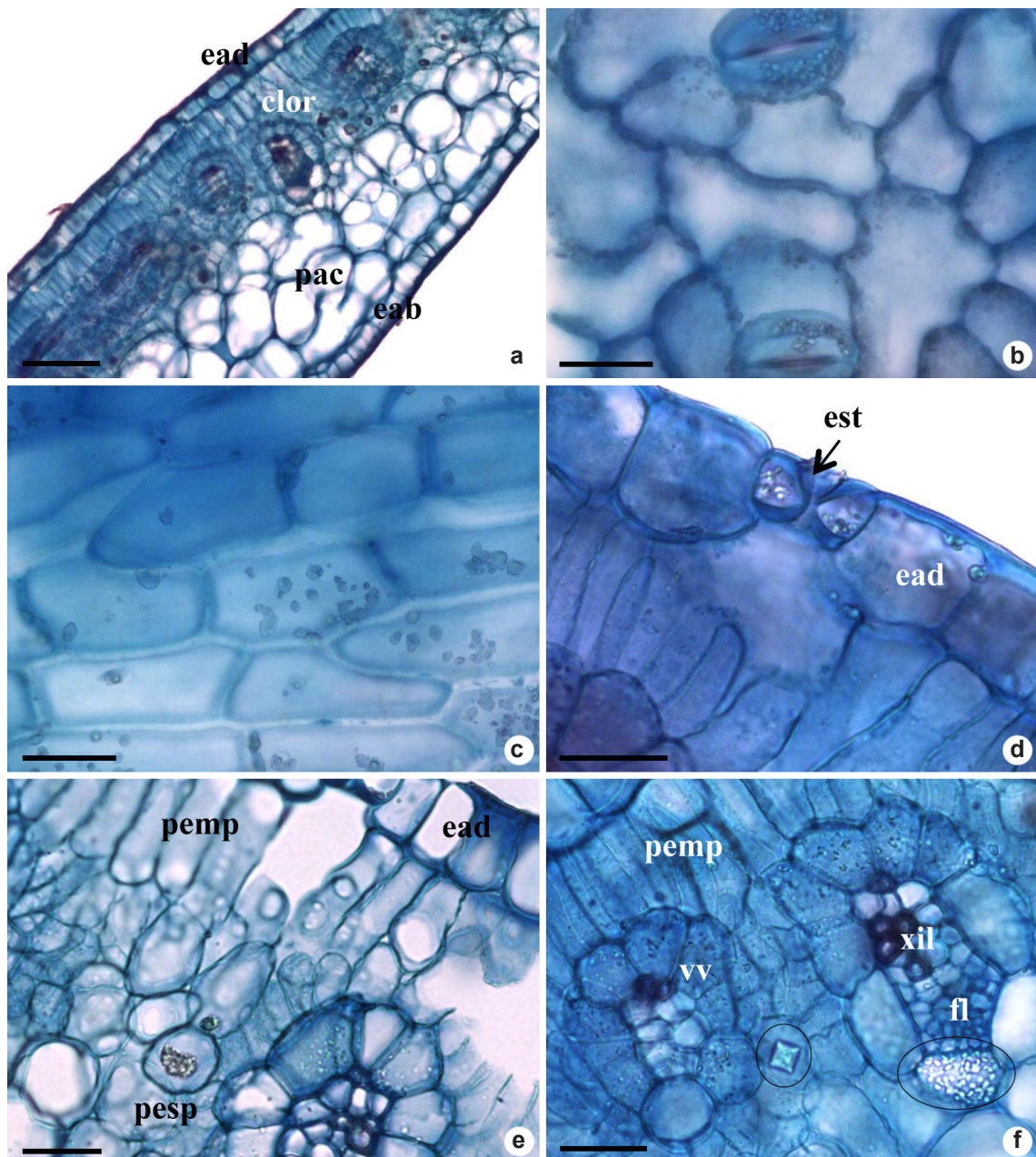


Figura 2 – Lámina foliar de *Blutaparon vermiculare*: a, d-f. secciones transversales; b-c. vistas paradérmicas – a. vista general; b-c. superficies adaxial y abaxial, respectivamente; d. detalle de la región adaxial, nótese estoma; e. detalle de la epidermis adaxial y clorénquima; f. haces vasculares limitados por vaina parenquimática y cristales (encerrados en círculos). ead: epidermis adaxial, eab: epidermis abaxial, est: estoma, pac: parénquima acuífero, pemp: parénquima en empalizada, pesp: parénquima esponjoso, vv: vaina vascular. (Barras a = 100 μ m, b-f = 30 μ m).

Figure 2 – Foliar blade leaf of *Blutaparon vermiculare*: a, d-f. transversal sections; b-c. paradermal views – a. overview; b-c. adaxial and abaxial epidermis, respectively; d. detail of adaxial region, note stomata; e. detail of adaxial epidermis and chlorenchyma; f. vascular bundles with vascular sheats and crystals inside circle. ead: adaxial epidermis, eab: abaxial epidermis, est: stomata, pac: acuífer parenchyma, pemp: palisade parenchyma, pesp: spongy parenchyma, vv: vascular sheats. (Bars a = 100 μ m, b-f = 30 μ m).

haces vasculares están limitados por una vaina parenquimática con un arreglo radial alrededor del tejido vascular y a una distancia relativamente corta entre ellos (Fig. 2a,e,f).

La nervadura central tiene un arreglo histológico muy similar al de la lámina, no observándose una distinción clara entre ambas regiones de la hoja, ni siquiera en el contorno de la primera.

Funastrum glaucum (Kunth) Schltr.

Esta especie generalmente es trepadora pero en sitios abiertos puede crecer como rastrera; de consistencia herbácea hasta sufruticosa, con látex; hojas opuestas.

La raíz está revestida por una rizodermis uniestratificada, sin pelos absorbentes, seguidamente se distingue la corteza parenquimática, con las dos primeras capas, exodermis, más pequeñas que el resto y en un arreglo relativamente más compacto las capas siguientes se colapsan rápidamente al iniciar el crecimiento secundario (Fig. 3a) y la última capa, la endodermis de paredes ligeramente engrosadas, permanece durante cierto tiempo al iniciarse el crecimiento secundario (Fig. 3b). El cilindro vascular está formado por una capa de periciclo y un haz vascular diarco (Fig. 3a,b). El crecimiento secundario inicia tempranamente en la zona vascular, diferenciándose prontamente vasos (Fig. 3a,b).

El tallo joven (Fig. 3c), se caracteriza por una epidermis uniestratificada con células cuadrangulares de pared celular externa más cutícula relativamente gruesa. La corteza está constituida por una capa de hipodermis formada por células cuadrangulares a rectangulares con poco contenido protoplasmático y de paredes relativamente gruesas; seguidamente dos a tres capas de parénquima clorofiliano conformado por células alargadas, dispuestas radialmente, a modo de parénquima en empalizada y por siete a ocho capas de parénquima, cuyas células son redondeadas y tienen abundantes reservas amiláceas; inmersos en este último tejido son visibles cordones esclerenquimáticos. El sistema vascular está formado por un anillo de xilema cuyas células se presentan en un arreglo radial y son relativamente homogéneas en diámetro, externamente a este tejido hay células del procambium y floema, a este último ubicado tanto externa como internamente. En la médula se distingue parénquima reservante; esta región se hace fistulosa. Es importante destacar la abundancia de drusas en la corteza y la médula, así como de granos de almidón.

Al iniciarse el crecimiento secundario, se activan inicialmente las células remanentes del procambium, constituyéndose en cambium vascular, el cual produce xilema y floema secundario, en ocasiones con la producción desigual de células, generándose un anillo irregular, notorio a nivel del xilema (Fig. 3d). Este tejido muestra poros principalmente solitarios, en ocasiones múltiples, grandes, con parénquima paratraqueal escaso (Fig. 3d); tanto las células de los radios uniseriados como las del parénquima paratraqueal tienen abundante almidón (Fig. 3d); el floema interno persiste (Fig. 3d). En la región cortical, las células de la hipodermis se alargan radialmente (Fig. 3e) y se dividen, formándose el felógeno de las derivadas más internas; este tejido al dividirse produce hacia el exterior células del súber y hacia el interior una o dos capas de felodermis (Fig. 3d). La formación de lenticelas ocurre tempranamente (Fig. 3f).

La lámina foliar está protegida por una epidermis uniestratificada con pared celular más cutícula gruesa en la epidermis adaxial y papilosa en la abaxial (Fig. 4a). En vista frontal, las células adaxiales son poligonales de paredes medianamente gruesas (Fig. 4b) y las abaxiales son onduladas y delgadas (Fig. 4c). La hoja es anfiestomática con estomas paracíticos (Figs. 4b, c). El mesofilo tiene un arreglo bifacial con dos a tres capas de parénquima en empalizada y cinco a seis de parénquima esponjoso, este último laxo (Fig. 4a). El sistema vascular está constituido por haces colaterales cerrados limitados por células parenquimáticas de diferentes tamaños, organizadas a modo de vaina vascular (Fig. 4d).

La nervadura central es aplanada por la superficie adaxial y convexa por la abaxial; limitada por epidermis uniestratificada en ambas caras (Fig. 4e). Inmediatamente debajo de la adaxial hay una capa de hipodermis, continuándose con parénquima clorofiliano en empalizada y luego parénquima homogéneo (Fig. 4e) con drusas; el tejido vascular está integrado por tres haces, dos de ellos anchos y localizados en los extremos y uno pequeño, en posición central (Fig. 4e); tales haces son bicolaterales (Fig. 4f). Hacia la epidermis abaxial, es evidente parénquima y colénquima limitando con ella (Fig. 4g).

En la Tabla 1 se muestran los rasgos anatómicos presentes en las especies estudiadas vinculados con su adaptación a las condiciones ambientales reinantes en las zonas donde crecen.

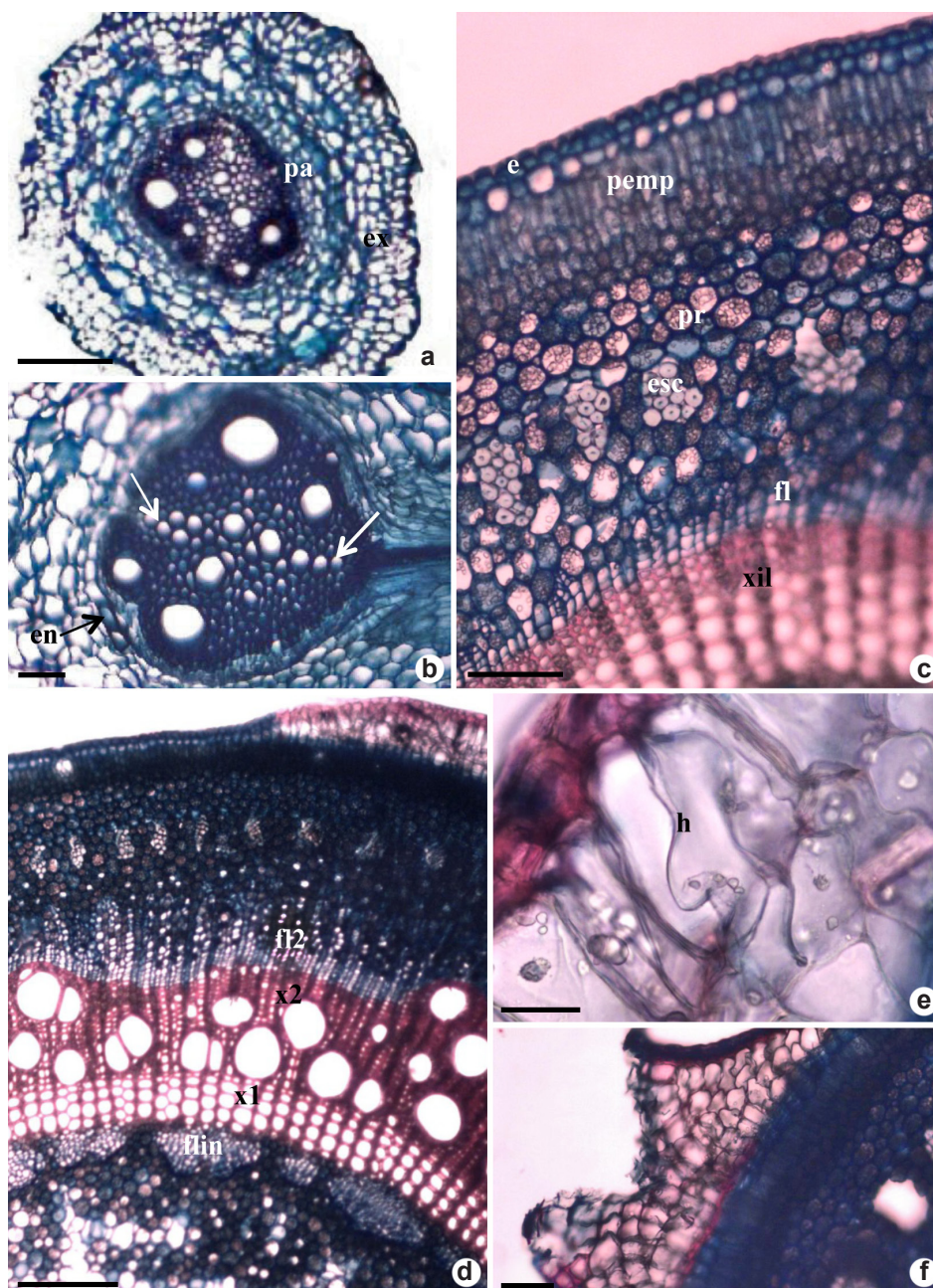


Figura 3 – Secciones transversales de raíces (a,b) y tallos (c-f) de *Funastrum glaucum* – a. vista general, nótese región cortical; b. detalle del cilindro vascular; c. vista general, estructura primaria; d. crecimiento secundario típico, nótese floema interno, producción desigual de células en región xilemática, y formación de peridermis; e. hipodermis con células alargadas; f. lenticela. Flechas indican puntas de arcas xilemáticas. c: cutícula, e: epidermis, en: endodermis, esc: esclerenquima, ex: exodermis, fl: floema, flin: floema interno, fl2: floema secundario, h: hipodermis, pa: parénquima, pemp: parénquima en empalizada, pr: parénquima de reserva, xil: xilema, xil1: xilema primario, xil2: xilema secundario. (Barras a,c = 300 μ m, b,e,f = 100 μ m, d = 30 μ m).

Figure 3 – Transversal sections of root (a, b) and stems (c-f) of *Funastrum glaucum* – a. overview, note cortical cylinder; c. overview of primary structure in stem; d. secondary growth stem, note phloem intern, no unequal cell production in xylem region and periderm formation; e. hypodermis with cell elongation; f. lenticel. c: cuticle, e: epidermis, en: endodermis, esc: sclerenchyma, ex: exodermis, fl: phloem, flin: intern phloem, fl2: secondary phloem, h: hypodermis, pa: parenchyma, pemp: palisade parenchyma, pr: accumulation parenchyma, xil: xylem, xil1: primary xylem, xil2: secondary xylem. (Barras a,c = 300 μ m, b,e,f = 100 μ m, d = 30 μ m).

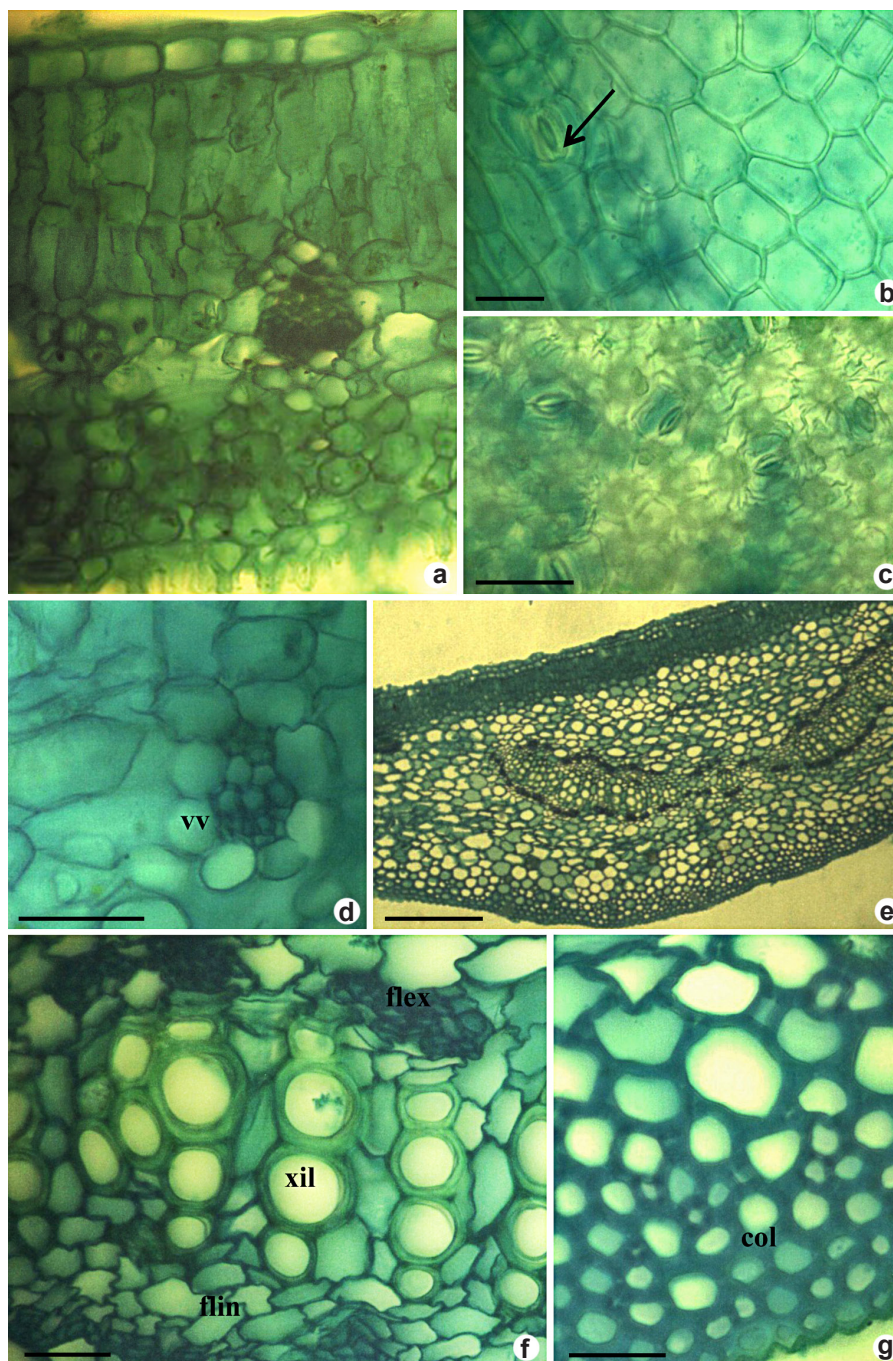


Figura 4 – Lámina foliar de *Funastrum glaucum*: a,d-g. secciones transversales; b-c. vistas paradérmicas – a. vista general; b-c. epidermis adaxial y abaxial, respectivamente; d. detalle de un haz vascular; e. vista general de la nervadura central; f-g. detalles de la nervadura central; f. región abaxial; g. haz vascular. col: colénquima, ead: epidermis adaxial, eab: epidermis abaxial, flex: floema externo, flin: floema interno, h: hipodermis, hv: haz vascular, pemp: parénquima en empalizada, pesp: parénquima esponjoso, vv: vaina vascular, xil: xilema. Estoma señalado con flecha. (Barras a-d, f-g = 30 μ m, e = 100 μ m).

Figure 4 – Foliar blade of *Funastrum glaucum*: a,d-g. transversal sections; b-c. paradermal views – a. overview; b-c. adaxial and abaxial epidermis, respectively; d. details of vascular bundle; e. overview of midrib; f-g. details of midrib; f. abaxial region; g. vascular bundle. col: collenchyma, ead: adaxial epidermis, eab: abaxial epidermis, flex: extern phloem, flin: intern phloem, h: hypodermis, hv: vascular bundle, pemp: palisade parenchyma, pesp: spongy parenchyma, xil: xylem. Arrows indicate stomata. (Barras a-d, f-g = 30 μ m, e = 100 μ m).

Tabla 1 – Algunos rasgos anatómicos en los órganos vegetativos de *Blutaparon vermiculare* y *Funastrum glaucum*, que posiblemente facilitan su adaptación al hábitat donde crecen.

Table 1 – Some anatomical features in the vegetative organs of *Blutaparon vermiculare* and *Funastrum glaucum*, which possibly facilitate their adaptation to the habitat where they grow.

Órgano	<i>Blutaparon vermiculare</i>	<i>Funastrum glaucum</i>
	Corteza estrecha	
Raíz	Endodermis bien definida con bandas de Caspary	Exodermis biestratificada
		Epidermis con cutícula gruesa
		Corteza amplia
		Tejidos reservantes de agua
Tallo	Variantes en la actividad del cambium vascular	
		Tejidos con reserva de almidón
	Cristales abundantes	
	Suculenta	
	Epistomática	Pared celular externa más cutícula gruesa en epidermis adaxial y papilas en la abaxial
Hoja	Estomas con cuernos cuticulares	Anfiestomática
	Anatomía Kranz	
	Cristales abundantes	Haces limitados por vaina vascular

Discusión

Los taxones estudiados muestran rasgos xerofíticos en sus raíces, pero diferentes entre ambos. En *B. vermiculare* la región cortical es reducida, lo cual representa una distancia corta hasta la estela (Fahn & Cutler 1992; Bezic *et al.* 2003; Wahid 2003); las características de sus células hacen pensar en una función de acumulación de agua. Otro rasgo es la clara definición de las células endodérmicas con paredes poco engrosadas, pero revestidas de una banda de Caspary, lo cual facilita el transporte selectivo hacia el tejido xilemático y se ha señalado como un rasgo adaptativo de xerófitas y halófitas (Fahn & Cutler 1992). En el caso de *F. glaucum*, destaca la presencia de una exodermis biestratificada que puede ofrecer protección contra la desecación a los tejidos internos de las raíces, de quedar éstas expuestas.

Las características anatómicas observadas en las raíces en estructura primaria e inicios de secundaria son semejantes a las descritas en raíces laterales de *B. portulacoides*, creciendo en la zona costera brasileña (Coelho 2010). No obstante, este autor, destaca la formación de cambium accesorios luego de la actividad del cambium usual, los cuales producen xilema secundario para adentro y floema

secundario para afuera. Esto no se observó en *B. vermiculare*, pero no se descarta su existencia, es probable que se distinga en zonas más alejadas del ápice.

Las dos especies poseen tallos estoloníferos a pesar de que pertenecen a familias diferentes, lo cual constituye un rasgo frecuente en especies que habitan en zonas costeras, tal como se evidencia en los trabajos de Arruda *et al.* (2009) y Coelho (2010). El hábito reptante de estas especies puede representar un mecanismo de protección contra la acción del viento, ya que casi a ras del suelo las velocidades de éste son menores, por lo que se disminuye el soterramiento de las plantas o la exposición de las raíces al mover la arena, evitando su desecación (Coelho 2010). Los tallos jóvenes y adultos también tienen características xeromórficas. Las porciones en estructura primaria de ambas especies están revestidas por epidermis cuyas células tienen sus paredes externas más cutícula gruesa, lo cual probablemente contribuye con la reducción en la tasa de pérdida de agua (Dickison 2000); asimismo, la corteza es relativamente amplia, lo cual se ha sugerido protege los tejidos vasculares de la sequía u otro daño en los estadios tempranos de desarrollo del tallo (Fahn & Cutler 1992).

Los tallos de ambas especies tienen reservorios de agua, *B. vermiculare* en células parenquimáticas de la corteza y la médula y *F. glaucum* en la hipodermis. Asimismo, acumulan gran cantidad de almidón, muy notorio en *F. glaucum*, lo cual constituye una garantía para el rebrote de yemas (Fahn & Cutler 1992). Caracteres semejantes a los observados en *B. vermiculare* son descritos por Coelho (2010) para *B. portulacoides*.

La diferenciación cortical del clorénquima en empalizada y esponjoso en *F. glaucum* parece ser un carácter genérico, por cuanto ha sido referido en tallos de *F. clausum* y *F. pannosum* (Liede & Kunze 2002). Se ha indicado que la fotosíntesis en los tallos es un carácter primitivo, que data de los orígenes de las plantas (Nilsen 1995); no obstante, actualmente la fotosíntesis en este órgano se vincula con sitios secos, calientes y con alta irradiancia (Gibson 1983; Nilsen *et al.* 1989). La fotosíntesis en órganos no foliares es una estrategia adicional para la adquisición de carbono (Aschan & Pfanz 2003). Estos últimos autores indicaron que los tallos fotosintéticos presentan características semejantes a las de hojas con mecanismo C3, tales como abundantes estomas y curvas de respuesta similares ante factores ambientales como la luz. La presencia de parénquima en empalizada y esponjoso es un rasgo también referido en especies de la Tribu Salicornieae (Chenopodiaceae), que habitan zonas costeras (Redondo-Gómez *et al.* 2005).

A diferencia de lo encontrado por Coelho (2010) en *B. portulacoides*, el crecimiento secundario en los tallos de *B. vermiculare* no es el típico; de acuerdo a lo descrito, se corresponde con una variante en la actividad del cambium vascular, ya que hay formación de meristemas adicionales, con la consecuente formación de anillos adicionales de tejido conductor. La formación de anillos vasculares se ha referido como una ventaja adaptativa bajo condiciones de estrés hídrico y en particular bajo condiciones salinas (Robert *et al.* 2011). En el caso de *F. glaucum*, la formación del cambium vascular ocurre en su posición usual; sin embargo, produce más células de uno de los tejidos conductores que del otro, por lo que se genera un anillo irregular. La presencia en esta especie de vasos de diámetro variable (amplio y pequeño), así como de parénquima, probablemente esté vinculado con la necesidad de asegurar la conducción de agua y con el requerimiento de flexibilidad, dado el biotipo que en ocasiones adopta esta especie (trepadora). Acevedo-Rodríguez (2003) indicó que los tallos de las trepadoras se

caracterizan por la escasez de células de soporte (fibras) y el aumento en el diámetro de los vasos xilemáticos; además, señaló que para soportar las fuerzas tensoras y de compactación debido al movimiento de las estructuras que les sostienen, en sus tallos hay alternancia de tejidos vasculares y parenquimáticos, a fin de darles flexibilidad para sobrellevar ese tipo de presión.

Muchas de las adaptaciones presentes en xerófitas, son evidentes en las hojas y varían ampliamente en los taxa (Dickison 2000). El arreglo histológico de la hoja de *B. vermiculare* resultó semejante a lo referido para *B. portulacoides* (Torres & Gluzezak 2006; Arruda *et al.* 2009) con una hoja suculenta, debido a la alta proporción de parénquima acuífero subepidérmico (1/2 a 2/3 del mesofilo), epistomática y con anatomía Kranz. Difieren en las paredes anticlinales de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales en vista frontal y en la ubicación ligeramente hundida de los estomas respecto al resto de células epidérmicas en *B. portulacoides* (Arruda *et al.* 2009). Los caracteres antes citados, aunados a la presencia de estomas con cuernos cuticulares, la corta distancia entre los haces vasculares y la abundancia de formas cristalinas, son caracteres xeromórficos que ayudan a las plantas a tolerar la deshidratación (Fahn & Cutler 1992; Dickison 2000). La suculencia facilita la conservación de agua y contribuye a incrementar la capacidad para retener sales en las vacuolas (Waisel 1972). La presencia de estomas solo en la epidermis adaxial, posiblemente esté asociada a la ubicación del clorénquima hacia la superficie adaxial, ya que hacia la abaxial hay tejido acuífero, tal como fue señalado para *B. portulacoides* (Dillenburg *et al.* 1986; Torres & Gluzezak 2006; Arruda *et al.* 2009). Esto también fue observado en *Chamaesyce mesembrianthemifolia* (Jacq.) Dugand-Euphorbiaceae (García *et al.* 2008). La anatomía Kranz es ventajosa en climas secos donde la irradiación es fuerte y las temperaturas altas (Press 1999), como ocurre en el hábitat de esta especie. A pesar de que no siempre la anatomía Kranz está relacionada con el mecanismo fotosintético C4, otras especies de Amaranthaceae tienen dicho mecanismo, y en el caso particular de *B. portulacoides* y *B. vermiculare* se señalan como C4, sin precisar la presencia de anatomía Kranz (Sage *et al.* 2007).

En el caso de *F. glaucum* la hoja es bifacial con alta proporción de parénquima en empalizada, lo cual puede asociarse a las condiciones lumínicas del lugar donde crecen estas plantas; se ha

indicado que el párenquima en empalizada actúa direccionando los rayos luminosos hacia las capas más internas del mesofilo y atenuando la absorción de luz roja y azul, reduciendo así los daños fotoinhibitorios en el parénquima esponjoso (Vogelmann & Martin 1993; Sun *et al.* 1996). Este taxón también presenta rasgos xeromórficos como: pared celular externa más cutícula relativamente gruesa, la cual se asocia con una disminución de la transpiración cuticular y la lixiviación de nutrientes y también protege la hoja de la acción de los vientos y del ataque de patógenos (Turner 1994); papilas en la epidermis abaxial, las cuales pueden influenciar la capa límite de la superficie transpirante (Fahn & Cutler 1992); estomas en las dos superficies, rasgo referido para hojas gruesas (Smith *et al.* 1997) de ambientes secos (Parkhurst 1978); haces vasculares limitados por una vaina, esta última, puede favorecer el transporte de agua desde los haces hacia la epidermis; abundancia de drusas, en relación con esto Fahn & Cutler (1992) señalaron que los cristales representan un importante carácter xeromorfo, actuando en la protección contra herbívoros.

Los dos taxones a pesar de pertenecer a entidades taxonómicas diferentes tienen algunos caracteres estructurales, particularmente en los tallos que les son comunes, tales como la presencia de paredes celulares más cutícula gruesa en entrenudos con crecimiento primario, corteza amplia, tejidos que actúan como reservorios de agua y variaciones en la actividad del cambium vascular. Adicionalmente, en raíces y hojas cada taxón presenta rasgos específicos que favorecen su crecimiento bajo las características ambientales reinantes en su hábitat.

Por otra parte, *B. vermiculare* comparte rasgos estructurales con otras Amaranthaceae que crecen en zonas costeras (García *et al.* 2008; Jáuregui *et al.* 2014), entre ellos destacan: la succulencia, la anatomía Kranz en la lámina foliar, así como la presencia de variantes cambiales en los tallos en crecimiento secundario. En el caso de *F. glaucum* no se encontraron trabajos anatómicos de otras Apocynaceae procedentes de las costas venezolanas.

Referencias

- Acevedo-Rodríguez P (2003) Bejuco y plantas trepadoras de Puerto Rico e Islas Vírgenes. Smithsonian Institution, Washington, DC. 491p.
- Arruda OR, Viglio N & Barros A (2009) Anatomía foliar de halófitas y psamófilas reptantes ocurrentes na Restinga de Ipitangas, Auarema, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 60: 333-352.
- Aschan G & Pfanz H (2003) Non-foliar photosynthesis - a strategy of additional carbon acquisition. *Flora* 198: 81-97.
- Bezić N, Dunkić V & Radonić A (2003) Anatomical and chemical adaptation of *Spartium junceum* L. in arid habitat. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 45: 43-47.
- Coelho V (2010) Anatomía e aspectos ecológicos de especies vegetais ocurrentes na restinga do Parque Estadual Paulo César Vinha (ES). Thesis Magister Scientiae. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 65p.
- Cumana L, Sanabria ChME, Leopardi C & Guevara de Franco L (2012) Inventario y clave para especies en herbazales halófilos y psamófilos litorales terrestres del estado Sucre, Venezuela, depositadas en el herbario IRBR. *Pittieria* 36: 117-140.
- Dickison W (2000) Integrative plant anatomy. Academic Press, San Diego. 533p.
- Dillenburg LR, Rosa LMG & Oliveira PL (1986) Anatomía foliar de *Blutaparon portulacoides* (St. Hil.) Mears (Amaranthaceae) sob condições salinas e não salinas. *Iheringia, Série Botânica* 35: 151-164.
- Fahn A & Cutler D (1992) Xerophytes. *Encyclopedia of plant anatomy*. Gebrüder, Borntraeger, Berlin. 177p.
- García M, Jáuregui D & Medina E (2008) Adaptaciones anatómicas foliares en especies de angiospermas que crecen en la zona costera del estado Falcón (Venezuela). *Acta Botanica Venezuelica* 31: 291-306.
- Gibson A (1983) Anatomy of photosynthetic old stems of nonsucculent dicotyledons from North American deserts. *Botanical Gazette* 144: 347-362.
- González-Medrano F (2012) Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, Ciudad de México. 194p.
- Jáuregui D (2012) Variante en la actividad del cambium vascular en tallos de *Sesuvium edmonstonei* Hook. f. (Aizoaceae). *Pittieria* 36: 109-116.
- Jáuregui D, Lapp M, Castro M, Ruiz-Zapata T & Torrecilla P (2014) Estructura anatómica de raíces y tallos de *Gomphrena albiflora* Moq. (Amaranthaceae). *Pittieria* 38: 83-94.
- Johansen D (1940) *Plant microtechnique*. McGraw Hill, New York. 523p.
- Kraus E & Arduin M (1997) Manual básico de métodos em morfología vegetal. Ed. UFRRJ, Seropédica. 198p.
- Liede S & Kunze H (2002) *Cynanchum* and the Cynanchinae (Apocynaceae - Asclepiadoideae): a molecular, anatomical and latex triterpenoid study. *Organisms, Diversity and Evolution* 2: 239-269.
- Medina E, Francisco A, Wingfield R & Casañas O (2008) Halofitismo en plantas de la costa Caribe de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 31: 49-80.

- Nilsen ET (1995) Stem photosynthesis: extent, patterns, and role in plant carbon economy. *In*: Gartner BL (ed). Plant stems: physiology and functional morphology. Academic Press, San Diego. Pp. 223-240.
- Nilsen ET, Meinzer FC & Rundel PW (1989) Stem photosynthesis in *Psoralea spinosus* (smoke tree) in the Sonoran Desert of California. *Oecologia* 79: 193-197.
- Nozawa S, Grande J, Avendaño N & Ubierno P (2008) Lista preliminar de hierbas ruderales que crecen en San Antonio del Táchira, Venezuela. Reportes nuevos para el estado y biorregión. *Acta Botanica Venezuelica* 31: 307-314.
- Parkhurst DF (1978) The adaptative significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology* 66: 367-383.
- Press MC (1999) The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. *New Phytologist* 143: 213-219.
- Purvis MJ, Collier DC & Walls D (1966) Laboratory techniques in botany. 2nd ed. Butterworth, London. 439p.
- Redondo-Gómez S, Wharmby C, Moreno FJ, Cires A, Castillo JM, Luque T, Davy AJ & Figueroa ME (2005) Presence of internal photosynthetic cylinder surrounding the stele in stems of the tribe Salicornieae (Chenopodiaceae) from SW Iberian Peninsula. *Photosynthetica* 43: 157-159.
- Robert E, Schmitz N, Boren I, Driessens T, Herremans K, Mey J, Castele E, Beckman H & Koedam N (2011) Successive cambia: a developmental oddity or an adaptative structure?. *PLoS one* 6: e16558. Doi: 10.1371/journal.pone0016558.
- Rodríguez JP, Rojas-Suárez F & Giraldo D (2010) Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela), Caracas. 324p.
- Roth I (1992) Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela. Gebruder, Borntraeger, Berlin. 174p.
- Sage R, Sage T, Percy R & Borsch T (2007) The taxonomic distribution of C4 photosynthesis in Amaranthaceae *sensu stricto*. *American Journal of Botany* 94: 1992-2003.
- Sandoval E (2005) Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 278p.
- Smith WK, Vogelmann T, Delucia EH, Bell DT & Shepherd KA (1997) Leaf form and photosynthesis. *Bioscience* 46: 785-793.
- Sun J, Nishio JN & Vogelmann TC (1996) High light alters photosynthetic carbon fixation gradients across sun and shade leaves. *Plant, Cell and Environment* 19: 1261-1271.
- The Plant List (2013) The plant list. Version 1.1. Available at <<http://www.theplantlist.org/>>. Access on 23 January 2017.
- Torres MR & Gluzezak RM (2006) Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 61: 73-82.
- Turner IM (1994) Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8: 669-675.
- Vogelmann TC & Martin G (1993) The functional significance of palisade tissue: Penetration of directional vs diffuse light. *Plant, Cell and Environment* 16: 65-72.
- Wahid A (2003) Physiological significance of morpho-anatomical features of halophytes with particular reference to Cholistan Flora. *International Journal of Agriculture and Biology* 5: 207-212.
- Waisel Y (1972) Biology of halophytes. Academic Press, Nueva York. 395p.

Editor de área: Dra. Simone Teixeira

Artigo recebido em 29/06/2017. Aceito para publicação em 02/04/2018.



This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.