

VARIANTE EN LA ACTIVIDAD DEL CAMBIUM VASCULAR EN TALLOS DE *Sesuvium edmonstoneii* Hook. f. (AIZOACEAE)

Variant in the activity of vascular cambium in stems of *Sesuvium edmonstoneii* Hook. f. (Aizoaceae)

Damelis Jáuregui

Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, 2101, Venezuela; jaureguid@gmail.com

Resumen

Se le hizo seguimiento al crecimiento secundario que ocurre en tallos de *Sesuvium edmonstoneii*, especie halófito, que crece en las zonas costeras del estado Falcón (Venezuela) con el fin de estudiar la variante cambial que ocurre en los mismos y relacionar su estructura con el hábitat de la especie. El estudio se realizó sobre segmentos de tallos, de diferente diámetro, los cuales fueron fijados en FAA y procesados siguiendo las técnicas clásicas para microscopía óptica. Los resultados revelan la formación de anillos sucesivos de tejido vascular originados por un meristema máster producido por divisiones de células parenquimáticas, este meristema da origen a tejido conjuntivo y a segmentos de cambium vascular, de los cuales se diferencian grupos de xilema y floema. La presencia de pared celular más cutícula gruesa en las porciones jóvenes de los tallos y luego el desarrollo de peridermis con múltiples estratos, así como la abundancia de almidón son rasgos que pueden asociarse con la capacidad de sobrevivencia de la especie. Así mismo, es posible que las células epidérmicas voluminosas, la abundancia de células parenquimáticas y el arreglo vascular en anillos concéntricos garanticen el almacén de agua y de fotosintetizados. En conjunto todos estos rasgos deben facilitar la presencia de esta especie en su hábitat natural.

Palabras clave: Aizoaceae, cambium sucesivos, tallo, *Sesuvium edmonstoneii*.

Abstract

The secondary growth that takes place in stems of *Sesuvium edmonstoneii*, a halophytic species that grows in the coastal zones of Falcon state (Venezuela) was observed in order to study the cambial variant that occurs in them. The study was carried on segments of stems with different diameter, fixed in FAA and prepared according to the classic techniques for optical microscopy. The results reveal the formation of successive rings of vascular tissue originated by a master cambium produced by divisions of parenchymatic cells. This meristem produce conjunctive tissue and vascular cambia segments, they produce groups of xylem and phloem. The presence of thick cuticle initially and then the development of peridermis with multiple strata, as well as the abundance of starch are features that can be associated with the survival capacity of the species. It is likely that the voluminous epidermal cells, the abundant parenchyma, and the concentric rings of vascular tissue contribute to water and photosynthates storage. All of these features may facilitate the presence of this species in its natural habitat.

Key words: Aizoaceae, stem, successive cambium, *Sesuvium edmonstoneii*.

Introducción

El crecimiento secundario en los ejes (tallo-raíz) de un cierto número de especies de dicotiledóneas ocurre de formas diferentes al patrón común, y por mucho tiempo se le denominó crecimiento secundario anómalo; no obstante, el término más apropiado es variante cambial (Carlquist 2001), ya que la primera denominación puede dar idea de una acción desordenada y no funcional. El interés por el desarrollo de variantes cambiales, en los grupos de plantas donde ocurren, se debe a su importancia desde el punto de vista ecológico y evolutivo. Recientemente, se ha enfatizado su importancia ecológica, especialmente en ambientes donde el agua es un factor limitante (Robert *et al.* 2011). Una característica propia y reconocida desde hace mucho tiempo en las Aizoaceae es la formación de cambium sucesivos. Estos cambium fueron estudiados por Carlquist (2007a) en especies de 11 géneros de dicha familia que poseen biotipos diferentes, entre ellas: perennes acaulescentes, perennes con tallos cortos, arbustos pequeños con raíces gruesas y subarbustos con raíces napiformes. Sin embargo, no incluyó especies de *Sesuvium*. Rajput & Patil (2008) estudiaron el desarrollo del cambium en *Sesuvium portulacastrum* L., indicando que el estudio de especies con cambium sucesivos (desarrollo y naturaleza de los productos) ofrece información importante sobre su formación y facilita el entendimiento de los patrones de crecimiento secundario que ocurren en la naturaleza.

Sesuvium edmonstonei es una Aizoaceae reportada de la Isla Galápagos, pero que

crece en las zonas costeras de Venezuela. Está catalogada como halófito estricta y como psamófito (Medina *et al.* 2008). Es una hierba, postrada con abundantes ramas, leñosas en su base y verdes en sus porciones terminales.

En este trabajo se describe el desarrollo de la variante cambial que ocurre en sus tallos, relacionando la estructura de éstos con el hábitat de esta especie.

Materiales y métodos

Muestras de tallos de diámetros diferentes (2-5 mm), de tres individuos de la especie bajo estudio, fueron recolectadas en la Bahía de Tacuato, estado Falcón. Esta localidad constituye parte de la zona costera caribeña y se caracteriza por presentar precipitaciones anuales inferiores a 1000 mm, temperatura promedio superior a 25°C, fuerte radiación y la influencia de vientos, los suelos son secos y salinos (Medina *et al.* 2008). El espécimen probatorio está depositado en el Herbario Víctor M. Badillo (MY) y fue colectado por Guzmán *et al.* 84. Las muestras fueron subdivididas en porciones de 30-40 mm de largo y fijadas en FAA (formaldehído, ácido acético, etanol 70%) hasta su procesamiento.

Se realizaron secciones transversales y longitudinales (radiales y tangenciales) tanto a mano alzada como con microtomo de rotación. En el primer caso, se obtuvieron secciones con hojilla, las cuales fueron usadas principalmente para realizar pruebas histoquímicas. En el segundo caso, trozos pequeños (3-4 mm de longitud) del material fijado fueron deshidratados en una serie ascendente de alcohol butílico

terciario e infiltrados e incluidos en paraplast. Se obtuvieron secciones de aproximadamente 15 μm de espesor, las cuales se tiñeron con safranina-fastgreen y se montaron en bálsamo de Canadá (Johansen 1940). Asimismo, se efectuaron las pruebas conducentes a la determinación de almidón, lignina y grasas, siguiendo los protocolos descritos por Johansen (1940). Las láminas obtenidas fueron analizadas bajo un microscopio óptico marca Nikon, modelo Eclipse 2000 y se fotografiaron con una cámara Evolution LC acoplada al mismo.

Se determinó el grosor de la pared celular más cutícula en la epidermis, para ello se tomaron 25 medidas con un ocular micrométrico acoplado a un microscopio calibrado; dichas medidas fueron promediadas.

Resultados

Los tallos en estados tempranos de desarrollo presentan estructura primaria, con epidermis uniestratificada, de células relativamente grandes con pared celular más cutícula de 6,17 μm de espesor (Fig. 1a, 2d); seguidamente parénquima clorofiliano con células globosas a ovaladas dispuestas con su eje mayor tangencialmente a la superficie (Fig. 1a); el sistema vascular está constituido por haces vasculares colaterales abiertos, organizados en un anillo interrumpido, que adopta forma cuadrangular y en el cual los haces más grandes se enfrentan en dos de los lados y los más pequeños quedan opuestos en los otros flancos (Fig. 1b); en el centro se ubica la médula parenquimática con abundante contenido amiláceo (Fig. 1b).

El crecimiento secundario inicia cuando se diferencia cambium interfascicular, conformándose el anillo de cambium vascular “ordinario”, que produce xilema y floema secundarios, centrípeta y centrifugamente; pero en mayor proporción en las zonas donde era más prominente el tejido vascular primario (Fig. 1d, 1e).

A medida que se adicionan células en ese anillo vascular secundario, una capa de células meristemáticas se diferencia a partir de las células parenquimáticas adyacentes al floema, iniciando en ocasiones su diferenciación, inclusive antes de que el cambium vascular “ordinario” se haya dividido (Fig. 1c, 1f). Esto ocurre en los lados donde los haces tienen mayores dimensiones (Fig. 1d, 1e) y más tarde se diferencia en los otros dos flancos. La capa meristemática formada se divide produciendo células hacia el interior que se diferencian en dos a cuatro capas de células parenquimáticas, organizadas en filas radiales, las mismas se ubican entre el floema secundario producido por el cambium vascular “ordinario” y este nuevo meristema; más tarde produce segmentos de cambium vascular; por otra parte, hacia afuera origina una banda de células parenquimáticas de menor diámetro, que aquellas de la corteza primaria organizadas en filas (Fig. 2a). Los segmentos del cambium vascular tienen actividad limitada y producen bandas vasculares, que quedan embebidas en parénquima, así se diferencia el segundo anillo (Fig. 1d, 1e).

El meristema formado se activa sucesivamente formando, de manera semejante a lo ya explicado, los anillos constituidos por bandas vasculares y tejido

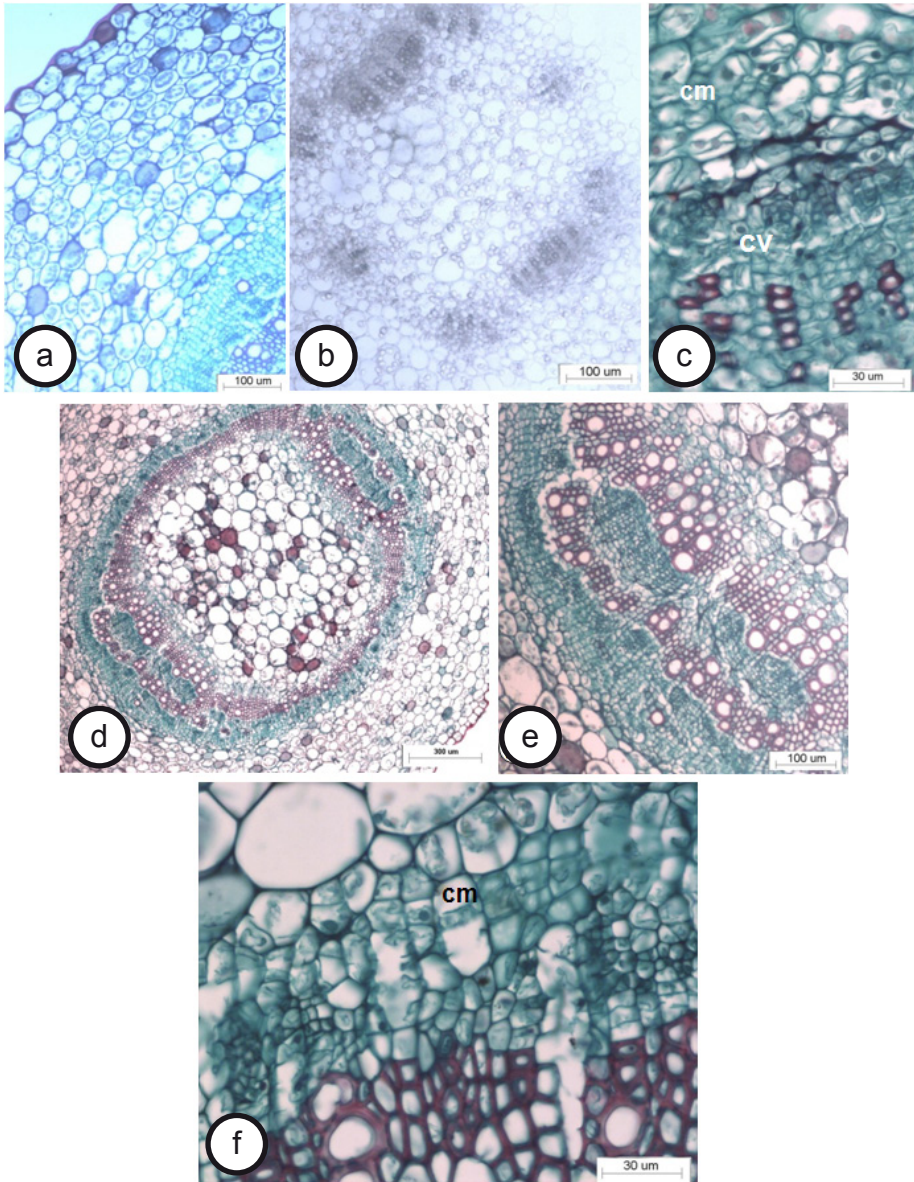


Figura 1. Tallos de *Sesuvium edmonstoneii*, en sección transversal. (a) y (b) Detalles de la región externa y del cilindro vascular en un entrenudo con estructura primaria. (c) Haz vascular, nótese diferenciación de capas meristemáticas (cambium máster). (d) Formación de tejido vascular secundario por la actividad del cambium “ordinario” e inicios de la actividad del cambium máster. (e) Detalle de la anterior. (f) Cambium máster hacia el exterior del floema secundario. cm: capas meristemáticas; cv: cambium vascular.

parenquimático (Fig. 2c). En las secciones observadas se lograron visualizar hasta siete anillos (Fig. 2b).

El tallo, independientemente del número de anillos que haya desarrollado, se puede caracterizar así: peridermis de 9- 14 capas de súber, una de felógeno y de 2-3 capas de felodermis (Fig. 2f), en ocasiones remanentes de la corteza primaria, luego corteza secundaria, capa meristemática, tejido conjuntivo (su presencia depende de la actividad del meristema), floema secundario, cambium vascular (activo o inactivo, dependiendo del anillo) y xilema secundario (Fig. 2a). Cada anillo está separado del siguiente por tejido conjuntivo (Fig. 2a, 2b). Es necesario destacar que en las células de la corteza y de la médula, además de granos de almidón, se observan drusas (Fig. 2e).

Discusión

En los tallos de *Sesuvium edmonstoneii* ocurre la formación de anillos sucesivos de cambium vascular, los cuales producen grupos de xilema-floema y abundante tejido conjuntivo.

Los resultados muestran la formación de un meristema lateral, a partir de células parenquimáticas, semejante a lo que Carlquist (2007b) refiere como cambium máster. La diferenciación de este meristema asegura la formación de los anillos sucesivos de tejido vascular y células parenquimáticas, estas últimas constituyen lo que en la literatura es referido como parénquima conjuntivo (Carlquist 2007a, b).

El meristema antes referido se origina de forma semejante a lo descrito para otras

especies de Aizoaceae (Rao & Rajput 1998, Carlquist 2007a, Rajput & Patil 2008), así como para especies de otros grupos taxonómicos: *Glinus latooides* L. y *G. oppositifolius* (L.) A. DC. – Molluginaceae (Rao & Rajput 2003) y especies de Menispermaceae (Tamaio *et al.* 2009). No obstante, es evidente la variación en la proporción y tipo de productos derivados de la actividad de los cambium vasculares que se diferencian, así como en la forma de organizarse estos últimos. Si se hace referencia sólo a las Aizoaceae, el patrón descrito para *S. edmonstoneii* se asemeja al de *Trichidiadema bulbosum* (Carlquist 2007b), difiere en la proporción de fibras asociadas a las bandas vasculares, que es menor en *S. edmonstoneii*, y es también muy semejante al descrito en *S. portulacastrum* (Rajput & Patil, 2008), la cual es también halófito, difiere en que en esta última los grupos de xilema y floema son más grandes y el tejido conjuntivo a los lados es de menor desarrollo, asimismo casi siempre tienen esclerenquima asociado a las regiones floemáticas.

La diferenciación en las células epidérmicas con paredes periclinales externas más cutícula medianamente gruesas (4-7µm), considerando los rangos propuestos por Pyykkö (1966), constituyen barreras hidrofóbicas, que restringen la pérdida de agua (Pallardy 1981). Se ha indicado que el engrosamiento de la cutícula es el método más simple para conservar el agua (Fritsh & Salisbury 1955, citados por Hlwatika & Bhat 2002) y que la biosíntesis de ella es energéticamente económica (Schulze 1982, citado por Hlwatika & Bhat 2002). Asimismo, la presencia de una peridermis

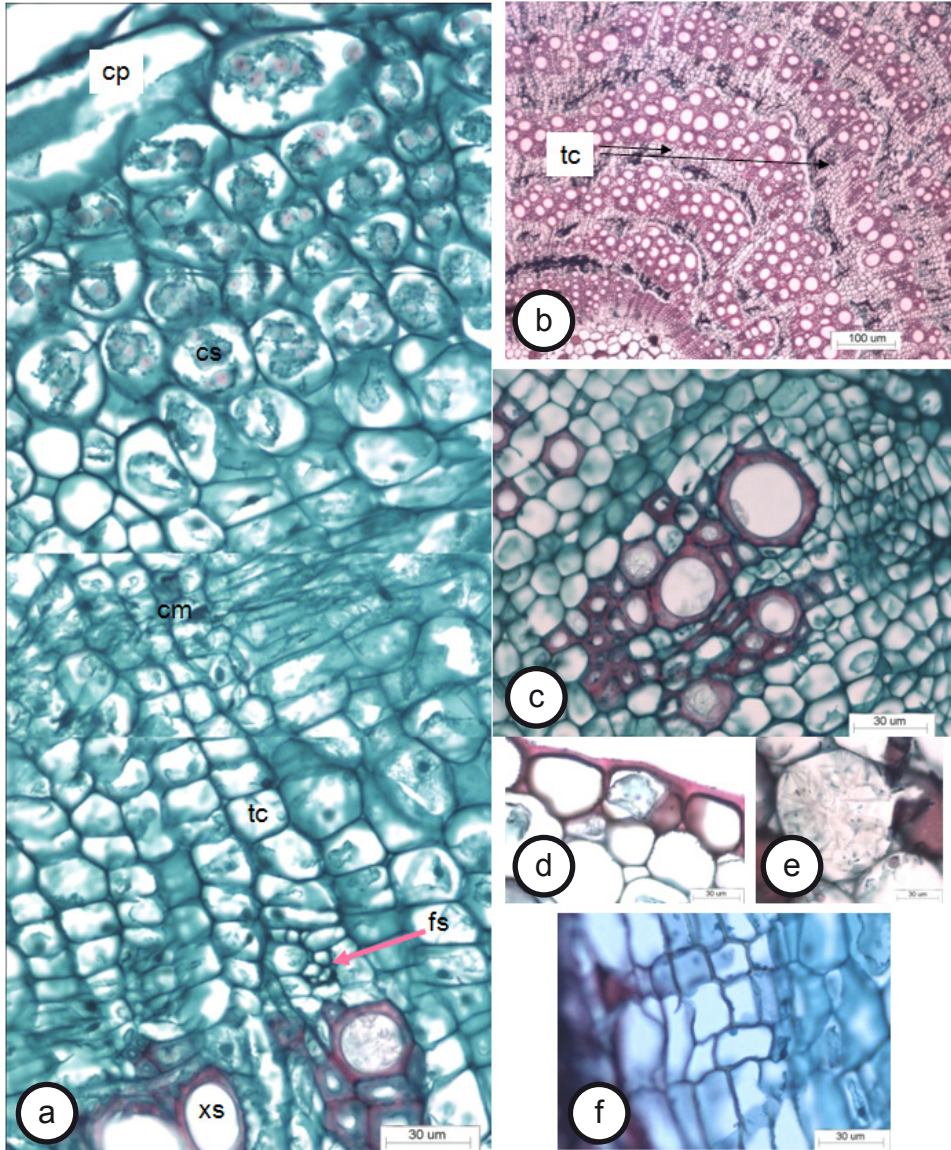


Figura 2. Tallos de *Sesuvium edmonstoneii*, en sección transversal. (a) Vista de tejidos desde la corteza primaria hasta el xilema secundario, este último producido en el tercer anillo vascular. (b) Vista general de anillos de tejido vascular, nótese el tejido conjuntivo. (c) Detalle de un grupo vascular del segundo anillo. (d) Detalle de la epidermis, obsérvense células relativamente grandes con pared celular mas cutícula gruesa. (e) Drusa. (f) Detalle de la peridermis. cm: capas meristemáticas; cp: corteza primaria; cs: corteza secundaria; fs: floema secundario; tc: tejido conjuntivo; xs: xilema secundario.

en las zonas basales, constituida por múltiples estratos de células, constituye otro mecanismo de esas plantas para evitar la desecación, tal como ha sido referido por Fahh & Cutler (1992). Asimismo, el desarrollo de una corteza relativamente amplia puede ser un mecanismo para proteger los tejidos vasculares de la sequía, cuando no se haya desarrollado la peridermis, tal como es referido por Fahh (1967). Por otra parte, la diferenciación de células voluminosas en la epidermis, probablemente se asocie con reserva de agua, función que puede ser asumida durante el crecimiento secundario por algunas células del tejido conjuntivo. Se debe destacar también, la acumulación de altas cantidades de compuestos energéticos. Estos rasgos anatómicos pueden contribuir a facilitar la sobrevivencia de *Sesuvium edmonstoneii* en su hábitat natural. Se ha señalado que un 84,9% de un total de 198 especies leñosas (árboles y arbustos) que presentan anillos concéntricos de tejido vascular crecen bajo condiciones de estrés, principalmente bajo déficit hídrico o en suelos con problemas de salinidad (Robert *et al.* 2011). La ventaja funcional de este tipo de arreglo se ha asociado con la ubicación del floema y la posibilidad de que este tejido actúe como almacén de agua y fotosintetizados, además del papel que juega como reparador del embolismo (Carlquist 2001, 2007b). Los autores no hacen señalamientos para especies herbáceas, que es el caso de la especie aquí estudiada, el arreglo vascular en ella pudiese ofrecerle el beneficio indicado para especies leñosas pero además puede facilitar la flexibilidad de los tallos, para

crecer sobre el suelo.

Agradecimiento

Se agradece a Daniela Guzmán y colaboradores por la colección del material vegetal.

Referencias bibliográficas

- CARLQUIST, S. 2001. *Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary Aspects of dicotyledon wood*. Springer Series in Wood Sciences. Berlin - Heidelberg: Springer-Verlag. 448 p.
- CARLQUIST, S. 2007a. Successive cambia in Aizoaceae: products and process. *Bot. J. Linn. Soc.* 153: 141-155.
- CARLQUIST, S. 2007b. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *J. Torrey Bot. Soc.* 134: 301-332.
- FAHN, A. 1967. *Plant anatomy*. Pergamon Press. Oxford, Great Britain. 534 p.
- FAHN, A. & D. CUTLER. 1992. *Xerophytes*. Encyclopedia of plant anatomy. Gebrüder, Borntraeger. 177 p.
- HLWATIKA, C. & R. 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.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill, New York, NY. 523 p.
- MEDINA, E., A. FRANCISCO, R. WINGFIELD & O. CASAÑAS. 2008. Holofitismo en plantas de la costa caribe de Venezuela: halófitas halotolerantes.

- Acta Bot. Venez.* 31: 49-80.
- PALLARDY, S.G. 1981. *Closely related woody plants*. In: Water deficits and plant growth. Ed. T.T. Hoslowski. Academic Press. New York. pp. 511-548.
- PYYKKÖ, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-662.
- RAJPUT, K. & V. PATIL. 2008. Development of cambial variant in *Sesuvium portulacastrum* L. (Aizoaceae). *J. Torrey. Bot. Soc.* 135: 483-490.
- RAO, K. & K. RAJPUT. 1998. Rayless secondary xylem of *Trianthema monogyna* (Aizoaceae). *Phyton* 37: 161-166.
- RAO, K. & K. RAJPUT. 2003. Cambial variants in the roots of *Glinus lotoides* L. and *G. oppositifolius* (L.) A. DC. (Molluginaceae). *Acta Bot. Hungarica* 45: 183-191.
- ROBERT, E.M., N. SCHMITZ, I.BOEREN, T. DRIESSENS, K. HERREMANS, J. DEMEY, E. VAN DE CASTEELE, H. BEECKMAN & N. KOEDAM. 2011. Successive cambia: A developmental oddity or an adaptive structure? *PLoS ONE* 6: e16558.
- TAMAIIO, N., R. CARDOSO & V. ANGGYALOSSY. 2009. Origin of successive cambia on stem in three species of Menispermaceae. *Rev. Brasil. Bot.* 32: 839-848.