

ADAPTACIONES ANATÓMICAS FOLIARES EN ESPECIES DE ANGIOSPERMAS QUE CRECEN EN LA ZONA COSTERA DEL ESTADO FALCÓN (VENEZUELA)

Anatomical adaptations in leaves of angiosperm species occurring in the coastal zone of Falcon State (Venezuela)

Marina GARCÍA¹, Damelis JÁUREGUI¹ y Ernesto MEDINA²

¹ Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía.
Instituto de Botánica Agrícola. Maracay 2101.
Estado Aragua. Apartado Postal 4579. Venezuela.

² Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas,
Centro de Ecología. Caracas.
gamarinave@yahoo.com

RESUMEN

Se estudió la anatomía foliar en 15 especies de plantas vasculares que crecen en la zona costera del estado Falcón (Venezuela), a fin de analizar las características con potencial valor adaptativo en suelos salinos. El material foliar colectado se fijó en FAA y posteriormente se efectuaron secciones transversales y macerados de la lámina. En la mayoría de las especies estudiadas el desarrollo de tejido acuífero en la epidermis y/o en el mesofilo es la principal característica asociada con el hábitat salino. Otros rasgos anatómicos de posible valor adaptativo son: presencia de tricomas, estomas protegidos por papilas, cristales en las células del mesofilo, estructuras secretoras y anatomía Kranz.

Palabras clave: Anatomía foliar, especies costeras, halófitas, succulencia, Venezuela

ABSTRACT

The leaf anatomy of 15 species of vascular plants occurring in coastal zones of the Falcon State (Venezuela) was studied to evaluate the potential adaptive value of leaf anatomical features to the saline environment. Transverse sections and macerates of leaf material preserved in FAA were prepared for microscopic analysis. Results show that the development of water storing tissue in the mesophyll and/or epidermal cells is the main characteristic associated with the saline habitat in these species. Other characteristics of potential adaptive value are: presence of trichomes, stomata protected by papillae, crystals in mesophyll cells, secretory tissues, and Kranz anatomy.

Key words: Coastal species, halophytes, leaf anatomy, succulence, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Un hábitat salino se define como aquel donde la concentración de NaCl en el agua intersticial es igual o excede 0,5% y las plantas capaces de crecer y reproducirse en este tipo de ambiente se denominan halófitas (Wickens 1998). En las zonas costeras, los suelos son naturalmente salinos y las sales provienen, usualmente, de

la inundación periódica de éstos con agua de mar, o bien de la penetración de las sales que se mueven con la brisa marina en el suelo (Hagemeyer 1997). En este tipo de ambiente las sales pueden causar en las plantas tanto un efecto osmótico como un efecto iónico específico; el primero es consecuencia de la reducción en el potencial hídrico del suelo debido a la alta concentración de sales, lo que dificulta la absorción de agua, causando un efecto de estrés hídrico que produce pérdida del turgor; el efecto iónico específico se debe a la absorción excesiva de sales lo que puede causar toxicidad iónica en los tejidos (Bernstein & Hayward 1958).

Las halófitas han desarrollado un rango amplio de adaptaciones, tanto a nivel de célula, como a nivel de tejidos y de planta completa, para crecer exitosamente en ecosistemas salinos (Waisel 1972; Poljakoff-Mayber 1975; Flowers 1985; Lerner 1985; Popp 1995). Estas plantas conforman un grupo de importancia fundamental para entender los mecanismos de adaptación al exceso de sales en el medio de crecimiento (Tal 1997). Algunas especies evitan la absorción excesiva de sales mediante la exclusión de éstas por las raíces, mientras que otras controlan los niveles de sal que ingresan a la planta a través de su almacenamiento en tejidos especializados, los cuales tienden a acumular agua como compensación al exceso de concentración salina intracelular. En otras especies se desarrollan tejidos secretores que permiten excretar el exceso de sal a la superficie del órgano (Popp 1995; Hagemeyer 1997). La abscisión de los órganos fotosintéticos que han alcanzado cierto nivel de concentración salina constituye también una vía de remoción del exceso de sales en la planta (Chapman 1975). Todos estos mecanismos contrarrestan la toxicidad iónica provocada por el exceso de sales.

La hoja tradicionalmente se ha considerado un órgano de importancia en lo que respecta a la regulación de los niveles de sales en el vástago. La succulencia, el desarrollo de glándulas secretoras de sal, la presencia de modificaciones en la cutícula de la lámina, así como la deposición de cristales en los tejidos, son las adaptaciones foliares más comunes que contribuyen a contrarrestar el exceso de sales (Poblete *et al.* 1991). En esta investigación se estudió la anatomía foliar en 15 especies que crecen en la zona costera del estado Falcón, con el objetivo de detectar caracteres estructurales de la hoja de valor adaptativo para la supervivencia de las mismas en ecosistemas salinos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las especies incluidas en este estudio (Tabla 1) se colectaron en tres sitios del estado Falcón: a) carretera Coro - La Vela; b) carretera El Cruce-Adícora en la costa oriental de la península de Paraguaná, y c) Bahía de Tacuato. Se seleccionaron y colectaron hojas maduras en tres individuos de cada especie, se lavaron con agua destilada y se fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético, etanol 70%). Para el estudio de la lámina en sección transversal, las muestras se deshidrataron en una batería creciente de alcohol butílico terciario, se incluyeron en parafina, se seccionaron con un micrótopo de rotación, se tiñeron con safranina-fast green

(Johansen 1940) y se montaron en bálsamo de Canadá, obteniéndose láminas permanentes. El estudio de las epidermis en vista frontal se realizó luego de someter el material vegetal a un proceso de maceración parcial con hipoclorito de sodio, la tinción se realizó con azul de toluidina acuosa (0,5%) y el montaje se hizo en una solución glicerina-agua (V:V), preparándose láminas semipermanentes. Se realizaron algunas pruebas histoquímicas usando para ello secciones obtenidas a mano alzada, las cuales fueron sumergidas en: a) solución acuosa de cloruro férrico al 10% para determinar la presencia de taninos, y b) solución alcohólica de Sudán IV para detectar sustancias lipídicas (Johansen 1940). El material se estudió bajo el microscopio de luz y con una cámara digital se tomaron imágenes para su posterior interpretación.

Tabla 1. Especies estudiadas, indicando familia y hábito de crecimiento (biotipo) de las mismas.

Familia	Especie	Biotipo
Aizoaceae	<i>Sesuvium edmondstonii</i> Hook.f.	Arbusto suculento
	<i>S. portulacastrum</i> (L.) L.	Sufrútice suculento
Amaranthaceae	<i>Alternanthera halimifolia</i> (Lam.) Standl. ex Pittier	Hierba rastrera
	<i>Gomphrena albiflora</i> Moq.	Hierba rastrera
Asteraceae	<i>Egletes prostrata</i> (Sw.) Kuntze	Sufrútice
Bataceae	<i>Batis maritima</i> L.	Sufrútice
Boraginaceae	<i>Argusia gnaphalodes</i> (L.) Heine	Arbusto
	<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	Hierba erecta
Chenopodiaceae	<i>Heterostachys ritteriana</i> (Moq.) Ung.-Sternb.	Arbusto suculento
Euphorbiaceae	<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i> (Jacq.) Dugand	Sufrútice
	<i>Croton punctatus</i> Jacq.	Arbusto
Goodeniaceae	<i>Scaevola plumieri</i> (L.) Vahl	Arbusto suculento
Poaceae	<i>Sporobolus virginicus</i> L.	Hierba perenne
Simaroubaceae	<i>Suriana maritima</i> L.	Arbusto suculento
Sterculiaceae	<i>Melochia crenata</i> Vahl	Arbusto

Se determinó el espesor de las epidermis y de los tejidos del mesofilo usando para ello un ocular micrométrico acoplado a un microscopio óptico; se contabilizó el número de estomas y tricomas por unidad de área. Para cada variable se registraron al menos 30 medidas en las diferentes preparaciones.

RESULTADOS

Las halófitas estudiadas, exceptuando *Melochia crenata*, comparten en común la presencia de tejido acuífero (suculencia) asociado al parénquima clorofiliano del mesofilo y/o a la epidermis foliar, siendo el grado de suculencia variable entre las distintas especies. *Sesuvium edmondstonii* (Fig. 1a), *S. portula-*

castrum (Fig. 1b), *Batis maritima* (Fig. 1c) y *Gomphrena albiflora* (Fig. 3a) son las especies que mostraron mayores valores de espesor de la hoja y del parénquima acuífero del mesofilo; en las dos últimas especies la epidermis también alcanzó un espesor considerable, debido a su alto grado de succulencia (Tabla 2). En *Batis maritima* casi 95% del espesor del mesofilo correspondió al parénquima acuífero; además, en esta especie se detectó deposición de grasas en las paredes de las células de este tejido (Fig. 1c). *Alternanthera halimifolia* mostró una hipodermis discontinua del lado abaxial y además parénquima acuífero dispuesto en forma de pilares entre los haces vasculares (Fig. 3c); esta disposición del tejido acuífero también se observó en *Chamaesyce mesembrianthemifolia* (Fig. 3d) y en menor grado en *Sporobolus virginicus* (Fig. 3e), especie que además posee células buliformes en la epidermis adaxial. Otra característica que comparten las halófitas investigadas es la presencia de mesofilo compacto, donde son visibles pocos espacios intercelulares, y la ausencia de tejido esclerenquimático, excepto en *Sporobolus virginicus* donde se observaron fibras subepidérmicas.

Tabla 2. Variables cuantitativas en la sección transversal de la lámina foliar.

Especie	Grosor cutícula (μm)		Grosor epidermis (μm)		Grosor hoja (μm)	Grosor mesofilo (μm)	Grosor parénquima acuífero (μm)
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial			
<i>Alternanthera halimifolia</i>	3 \pm 0,4	2 \pm 0,4	33 \pm 5	34 \pm 7	289 \pm 10	216 \pm 7	-
<i>Argusia gnaphalodes</i>	5 \pm 1	3 \pm 1	16 \pm 3	13 \pm 1	937 \pm 54	910 \pm 63	632 \pm 58
* <i>Batis maritima</i>		4,0		19 \pm 3	3904 \pm 83	3816 \pm 82	3636 \pm 82
<i>Croton punctatus</i>	2 \pm 1	2 \pm 0,4	18 \pm 4	15 \pm 2	424 \pm 25	396 \pm 23	132 \pm 20
<i>Chamaesyce</i>							
<i>mesembrianthemifolia</i>	6 \pm 1	8 \pm 1	18 \pm 3	29 \pm 4	328 \pm 26	285 \pm 25	200 \pm 19
<i>Egletes prostrata</i>	4 \pm 0,5	3 \pm 1	25 \pm 3	23 \pm 6	246 \pm 17	199 \pm 8	170 \pm 6
* <i>Gomphrena albiflora</i>		3 \pm 1		29 \pm 4	138 \pm 148	1296 \pm 63	1089 \pm 65
<i>Heliotropium curassavicum</i>	2 \pm 0,5	2 \pm 0,4	22 \pm 4	20 \pm 6	725 \pm 41	677 \pm 34	356 \pm 31
* <i>Heterostachys ritteriana</i>		4 \pm 1		38 \pm 7	471 \pm 34	390 \pm 31	317 \pm 31
<i>Melochia crenata</i>	2 \pm 0,5	2 \pm 0,4	13 \pm 3	13 \pm 3	173 \pm 23	134 \pm 11	-
<i>Scaevola plumieri</i>	7 \pm 1	6 \pm 1	33 \pm 7	33 \pm 7	933 \pm 36	876 \pm 64	462 \pm 53
<i>Sesuvium edmondstonii</i>	6 \pm 1	4 \pm 1	94 \pm 11	10 \pm 14	1637 \pm 55	1477 \pm 52	867 \pm 51
<i>Sporobolus virginicus</i>	4 \pm 1	8 \pm 1	14 \pm 1	14 \pm 2	212 \pm 11	174 \pm 10	-
<i>Suriana maritima</i>	8 \pm 1	6 \pm 1	31 \pm 6	29 \pm 7	831 \pm 25	766 \pm 35	500 \pm 20

*Lámina foliar cilíndrica

En cuanto al arreglo del mesofilo (Tabla 3), de las 15 especies estudiadas siete poseen hojas equifaciales (Fig. 1a, b, 2a, 2d-f, 3f), cuatro tienen anatomía Kranz (Fig. 3a-e), dos presentan hojas bifaciales (Fig. 1e, 2c) y las otras dos especies poseen hojas unifaciales (Fig. 1c, d). En las hojas equifaciales y bifaciales el parénquima en empalizada mostró buen desarrollo, disponiéndose en varias

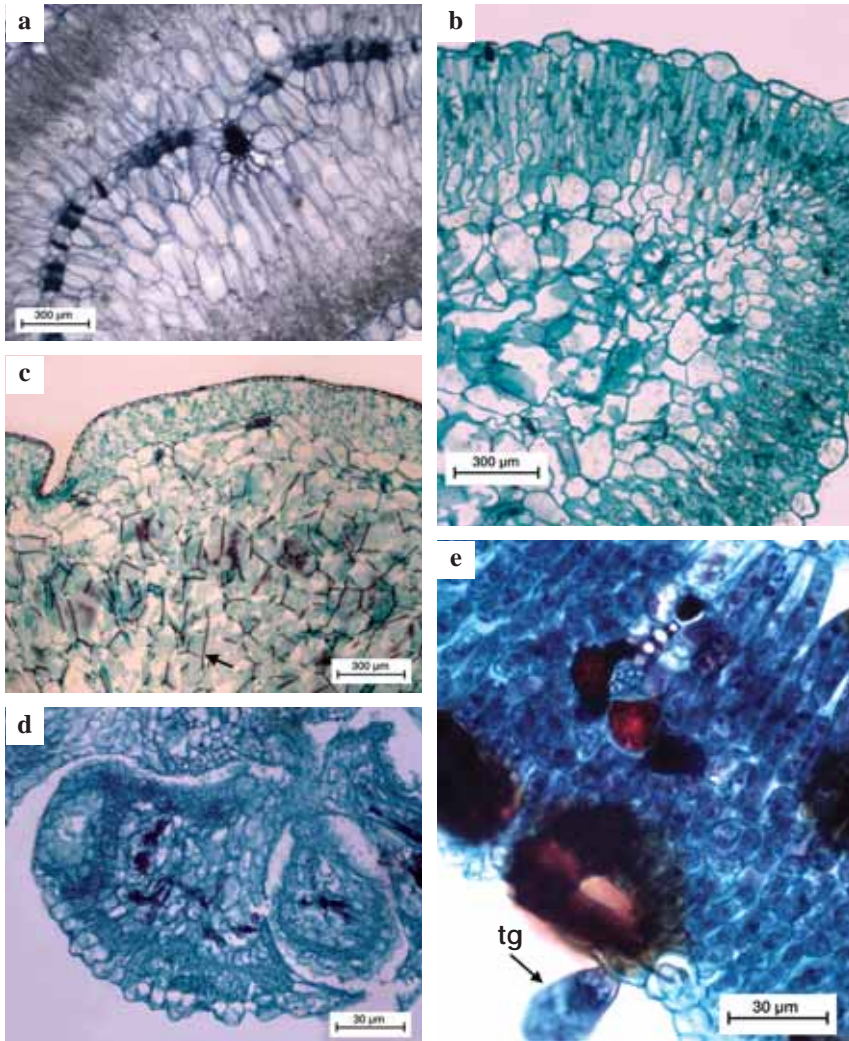


Fig. 1. Sección transversal de la hoja. **a.** *Sesuvium edmondstonii*. **b.** *Sesuvium portulacastrum*. **c.** *Batis maritima*, se observa sustancia lipídica en pared celular de parénquima acuífero. **d.** *Heterostachys ritteriana*. **e.** *Melochia crenata*, se observa tricoma secretor (tg).

Tabla 3. Variables anatómicas de la hoja en plantas vasculares de la zona costera del estado Falcón (Venezuela).

Especie	Tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo	Presencia y tipo de cristales	Tipo de hoja de acuerdo a la ubicación de los estomas	Posición de los estomas	Tipo de tricomas
<i>Alternanthera halimifolia</i>	Kranz (laminar)	++ Drusas	Anfiestomática	Hundidos con cuernos cuticulares	Secretor ramificado
<i>Argusia gnaphalodes</i>	Equifacial	++ Drusas	ídem	Ligeramente elevados	Tectores y glandulares
<i>Batis maritima</i>	Unifacial (sólida)	-		Al mismo nivel de las células epidérmicas	-
<i>Croton punctatus</i>	Equifacial	+++ Drusas	íd.	íd.	Ramificados-estrellados
<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i>	Kranz (laminar)	-	Epiestomática	íd.	Papilas
<i>Egletes prostrata</i>	Bifacial	+++ Drusas muy pequeñas	Anfiestomática	íd.	Glandular
<i>Gomphrena albiflora</i>	Kranz (casi cilíndrica)	+++ Drusas		íd.	Microvelo
<i>Heliotropium curassavicum</i>	Equifacial	+++ Cistolito subepidérmico	íd.	íd.	-
<i>Heterostachys ritteriana</i>	Unifacial (sólida)	-		íd.	-
<i>Melochia crenata</i>	Bifacial	+++ Drusas	íd.	íd.	Tectores y glandulares
<i>Scaevola plumieri</i>	Equifacial	+ Drusas	íd.	íd.	
<i>Sesuvium edmondstonii</i>	íd.	++ Drusas y fragmentos de ellas	íd.	Ocultos bajo células epidérmicas acuíferas	-
<i>S. portulacastrum</i>	íd.	++ Drusas	íd.	Parcialmente ocultos bajo células epidérmicas acuíferas	-
<i>Sporobolus virginicus</i>	Kranz (involuta-laminar)	-	íd.	Al mismo nivel de las células epidérmicas	Papilas, tectores y agujones
<i>Surtiana maritima</i>	Equifacial	++ Drusas	íd.	íd.	Tectores y glandulares

- = ausencia; + = baja; ++ = media; +++ = alta; ++++ = muy alta.

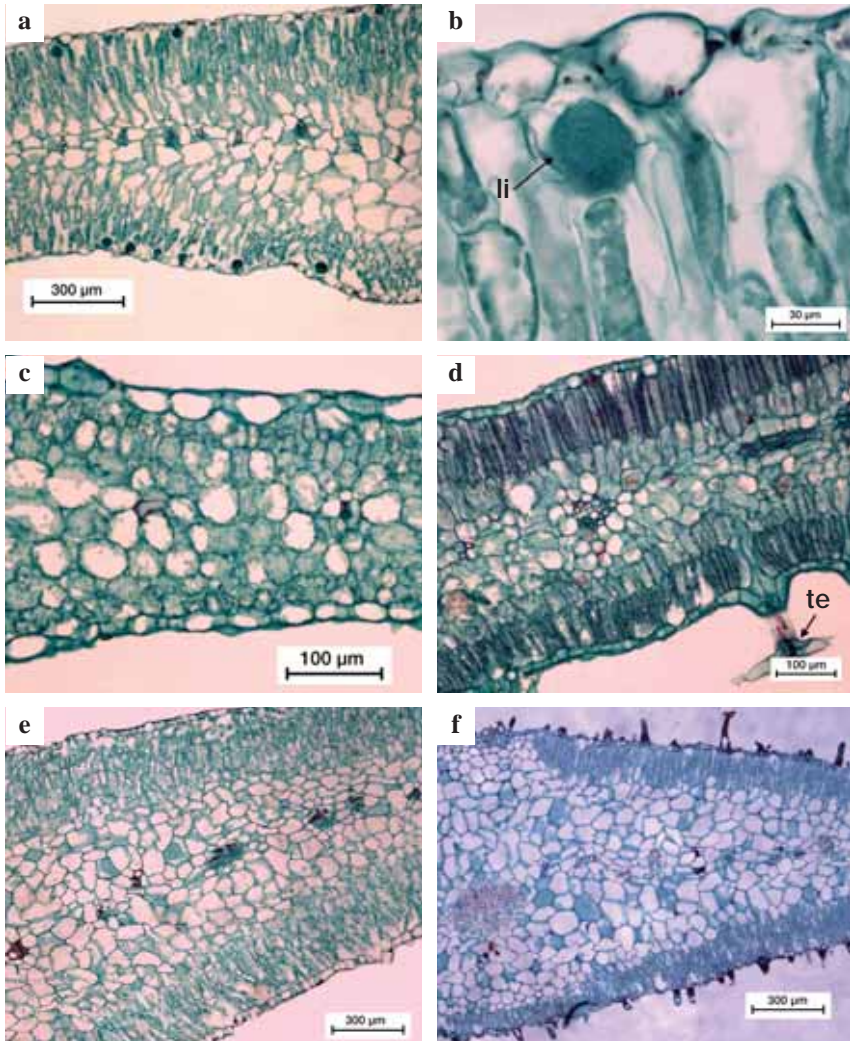


Fig. 2. Sección transversal de la hoja. **a.** *Heliotropium curassavicum*. **b.** Detalle de la anterior mostrando litociste (li). **c.** *Egletes prostrata*. **d.** *Croton punctatus*, nótese tricoma ramificado estrellado (te). **e.** *Scaevola plumieri*. **f.** *Argusia gnaphalodes*.

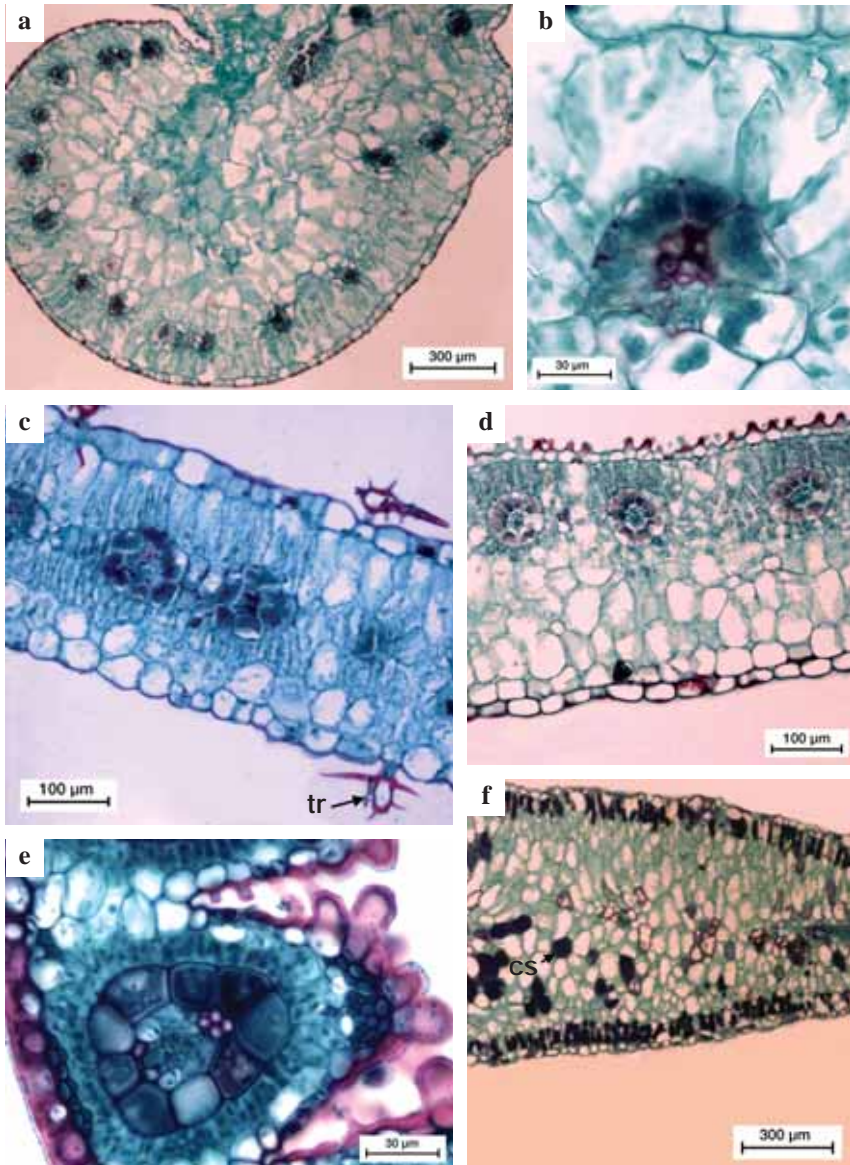


Fig. 3. Sección transversal de la hoja. **a.** *Gomphrena albiflora*. **b.** Detalle de la anterior mostrando un haz vascular y el arreglo Kranz del parénquima clorofiliano. **c.** *Alternanthera halimifolia*, se observa tricoma secretor ramificado (tr). **d.** *Chamaesyce mesembrianthemifolia*. **e.** *Sporobolus virginicus*, obsérvese abundancia de papilas en la epidermis adaxial. **f.** *Suriana maritima*, se observa célula secretora (cs) en el mesofilo.

capas. La mayoría de las halófitas estudiadas poseen cristales tipo drusa en el mesofilo, siendo la abundancia de éstos variable entre ellas (Tabla 3). En *Heliotropium curassavicum* se observó un desarrollo notable de litociste unicelular con cistolito en su interior, ubicado en posición subepidérmica (Fig. 2a, b). *Melochia crenata*, única especie con hoja no suculenta, mostró la mayor abundancia de drusas en el mesofilo, donde además se observó abundancia de células secretoras, presentes también en la epidermis y en el tejido vascular (Fig. 1e). En *Suriana maritima*, todas las células del parénquima en empalizada y algunas células del tejido acuífero del lado abaxial acumulan taninos (Fig. 3f).

Todas las halófitas con hojas laminares resultaron anfiestomáticas, a excepción de *Chamaesyce mesembrianthemifolia* (Fig. 4d) donde sólo se observaron estomas en la epidermis adaxial (Tabla 3). En la mayoría de las especies los estomas se ubican al mismo nivel de las células epidérmicas. En *Alternanthera halimifolia*, *Sesuvium portulacastrum* y *S. edmondstonii* los estomas están hundidos; en las dos últimas especies el gran tamaño de las células acuíferas de la epidermis hace que los estomas aparezcan ocultos bajo las mismas, especialmente en *S. edmondstonii* (Fig. 4a). *Argusia gnaphalodes* fue la única especie que mostró estomas ligeramente elevados. En cuanto a la densidad estomática promedio entre las dos epidermis (Tabla 4) y tomando en cuenta los rangos definidos por Roth (1984, 1990), de las 15 especies estudiadas, siete mostraron baja densidad de estomas (≤ 100 estomas mm^{-2}); seis, valores medios (101-299 estomas mm^{-2}) y sólo *C. mesembrianthemifolia* mostró una alta densidad estomática (≥ 300 estomas mm^{-2}). En las especies con hojas anfiestomáticas, la densidad de estomas resultó mayor en la epidermis inferior que en la superior, excepto en *Sporobolus virginicus*. De acuerdo al tamaño promedio de estomas entre las dos epidermis (Tabla 4), siguiendo el rango propuesto por Wilkinson (1979), se encontraron dos especies con estomas pequeños ($\leq 15 \mu\text{m}$), once con estomas medianos (entre 15,1-37,9 μm) y dos con estomas grandes ($\geq 38 \mu\text{m}$). Cabe resaltar que en el caso particular de *S. virginicus* se notó una diferencia amplia entre la longitud de los estomas de ambas epidermis, encontrando estomas pequeños en la epidermis adaxial y grandes en la abaxial. Por otra parte, en *S. edmondstonii* los estomas de ambas epidermis resultaron de igual tamaño.

Varias de las halófitas estudiadas poseen hojas con tricomas, variando la densidad de éstos entre ellas (Tabla 4). Como se muestra en la Tabla 3, algunas especies exhiben varios tipos de tricomas. *Alternanthera halimifolia* (Fig. 3c, 4c), *Egletes prostrata* (Fig. 2c, 4b), *Argusia gnaphalodes* (Fig. 2f), *Suriana maritima* (Fig. 4f) y *Melochia crenata* (Fig. 1e) poseen tricomas secretores, que podrían estar involucrados en la secreción de sales. En la epidermis adaxial de *C. mesembrianthemifolia* y de *Sporobolus virginicus* se detectó alta densidad de papilas (Tabla 4) rodeando los estomas (Fig. 4d, e). El espesor de la cutícula resultó mayor en la epidermis adaxial que en la abaxial en seis de las especies estudiadas, mientras que lo contrario ocurrió en *C. mesembrianthemifolia* y en *S. virginicus*.

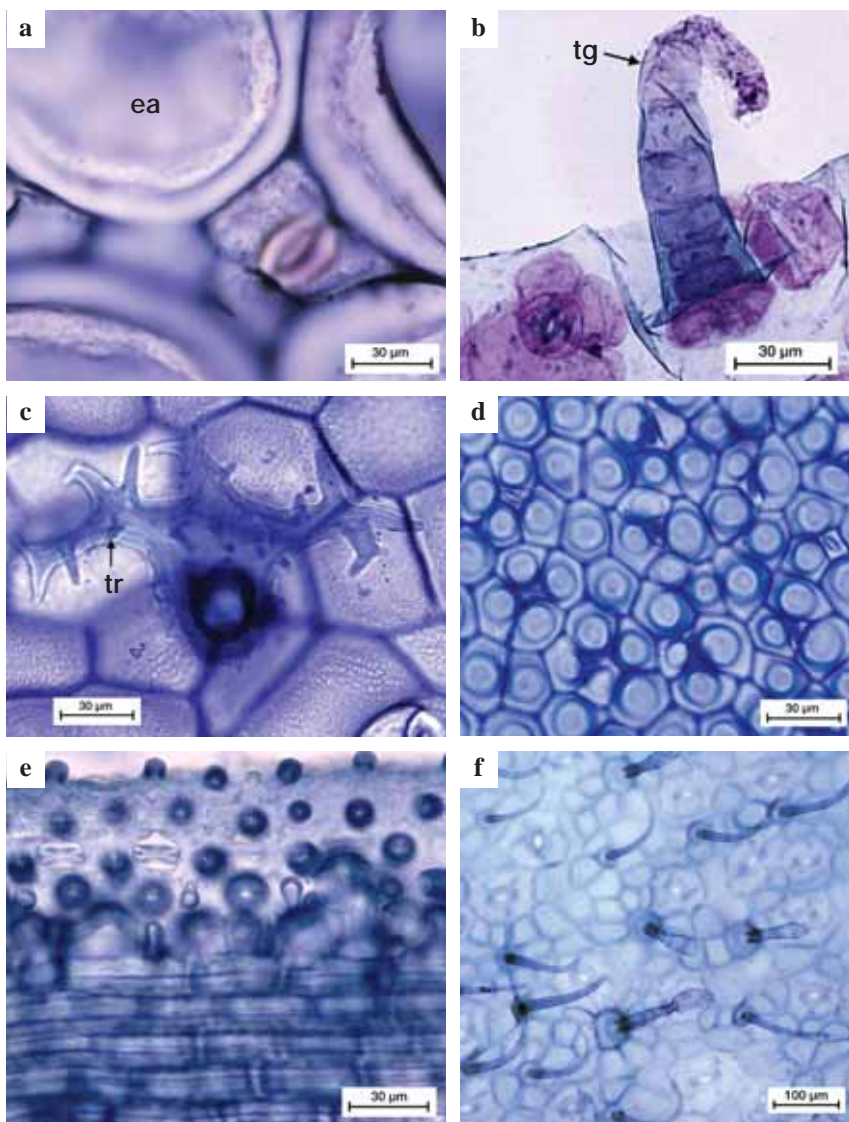


Fig. 4. Vista frontal de la epidermis adaxial. **a.** *Sesuvium edmondstonii*, obsérvense células epidérmicas acuíferas (ea). **b.** *Egletes prostrata*, mostrando tricoma glandular (tg). **c.** *Alternanthera halimifolia*, nótese tricoma secretor ramificado (tr). **d.** *Chaetochyca mesembrianthemifolia*. **e.** *Sporobolus virginicus*. **f.** *Suriana maritima*.

Tabla 4. Valores promedio de densidad estomática, longitud de estomas y densidad de tricomas en la lámina foliar.

Especie	Densidad estomática (estomas mm ⁻²)		Longitud de estomas (µm)		Densidad de tricomas (tricomas mm ⁻²)	
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial
<i>Alternanthera halimifolia</i>	54±6	64±7	28±4	27±2	30±5	41±7
<i>Argusia gnaphalodes</i>	90±22	128±32	31±3	29±2	46±10	57±13
* <i>Batis maritima</i>	60±9		31±2		-	-
<i>Croton punctatus</i>	201±35	239±28	31±2	30±1	137±25	155±28
<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i>	386±54	-	11±1		2342±163	-
<i>Egletes prostrata</i>	161±21	202±22	23±2	20±1	11±2	9±1
* <i>Gomphrena albiflora</i>	66±7		39±2		23±3	
<i>Heliotropium curassavicum</i>	155±22	240±22	24±2	22±2	-	-
* <i>Heterostachys ritteriana</i>	161±30		26±2		-	-
<i>Melochia crenata</i>	96±55	260±86	16±5	13±2	48±12	75±13
<i>Scaevola plumieri</i>	67±6	108±6	41±2	38±2	-	-
<i>Sesuvium edmondstonii</i>	26±5	29±5	27±2	27±3	-	-
<i>S. portulacastrum</i>	28±6	50±8	33±2	28±4	-	-
<i>Sporobolus virginicus</i>	389±48	59±44	15±1	46±4	2565±313	
<i>Suriana maritima</i>	58±6	74±9	36±2	33±2	14±3	17±2

*Lámina foliar cilíndrica

DISCUSIÓN

En las zonas costeras, los principales factores ambientales que deben enfrentar las plantas que allí habitan son déficit hídrico, alta irradiación, fuertes vientos y alta concentración de sales (Poblete *et al.* 1991; Roth 1992). La relación entre estos factores ambientales y las características anatómicas de la hoja en las halófitas estudiadas son evidentes en los resultados de esta investigación.

De las 15 especies investigadas, catorce poseen hojas suculentas en grados variables dependiendo de la especie, lo que indica que éste es el rasgo estructural más notable para la supervivencia de las mismas en hábitats salinos. La suculencia mejora notablemente la capacidad de conservación de agua, confiriendo ventajas en lo que respecta a la economía hídrica, por lo que se considera favorable para plantas que crecen en ambientes secos y cálidos, ya que representa un mecanismo de protección directa contra la fuerte irradiación y las altas temperaturas, al tiempo que previene el marchitamiento de la hoja (Roth 1992; Fahn & Cutler 1992). Adicionalmente, la suculencia constituye una respuesta adaptativa que contribuye a incrementar la capacidad para retener sales en las vacuolas, facilitando así el ajuste osmótico, al tiempo que el citoplasma es protegido del efecto tóxico de las sales (Waisel 1972; Hagemeyer 1997; Wyn Jones & Gorham 2002). La suculencia se ha señalado como una de las características anatómicas más

notables en plantas que crecen en suelos salinos, especialmente en halófitas herbáceas, siendo su papel de mayor relevancia en aquellas que no poseen estructuras secretoras de sales (Poljakoff-Mayber 1975; Roth 1992; Popp 1995).

Es de hacer notar que *Batis maritima*, la halófito con mayor grado de succulencia foliar, también muestra deposición de grasas en las paredes del parénquima acuífero lo que supone una ventaja adicional en cuanto a la economía hídrica de esta especie, por cuanto esta sustancia por ser hidrofóbica confiere mayor resistencia contra la pérdida apoplástica de agua (Dickinson 2000). La disposición del tejido acuífero en forma de pilares entre los haces vasculares, observada en *Chamaesyce mesembrianthemifolia*, *Alternanthera halimifolia* y *Sporobolus virginicus*, se ha señalado como más especializada porque permite suplir rápidamente de agua a las células epidérmicas (Roth 1992). La presencia de células buliformes en la epidermis de *S. virginicus* se ha reportado con anterioridad (Roth 1992) y representa un mecanismo efectivo de protección contra la radiación incidente, ya que facilita el pliegue y despliegue de las hojas maduras de acuerdo a la disponibilidad de agua en el substrato (Lindorf *et al.* 1991).

La mayor parte de las especies bajo estudio mostraron cristales en los tejidos foliares, característica importante en especies que crecen en suelos salinos, especialmente en aquellos con altos contenidos de Calcio, debido a la significación fisiológica de los cristales en la regulación de la concentración interna de este ión (Ca^{+2}) (Poblete *et al.* 1991; Franceschi & Nakata 2005). La presencia de litocistes con cistolitos en su interior ha sido reportada en miembros de la familia Boraginaceae, en la cual se ubica *Heliotropium curassavicum* (Metcalf & Chalk 1950; Diane *et al.* 2003; Fariña *et al.* 2005).

La presencia de una cantidad considerable de tejido secretor en *Melochia crenata*, única especie no suculenta de las estudiadas, puede ser un rasgo genético, ya que las Sterculiaceae en su mayoría presentan estructuras secretoras (Metcalf & Chalk 1950); sin embargo, esta característica aunada a la gran cantidad de drusas presentes en el mesófilo de la lámina foliar, permiten suponer que en esta especie el control en los niveles internos de sales podría estar asociado a la síntesis de metabolitos secundarios. Igualmente, en *Suriana maritima* es probable que la acumulación de taninos en el parénquima clorofiliano esté también asociada a la síntesis de algún tipo de metabolito que facilite la retención de agua y/o la protección de rutas metabólicas, tal como lo indicaron Pyykkó (1966) y Casierra-Posada & Rodríguez (2006), para especies xerófitas.

Casi la mitad de las especies investigadas posee hojas equifaciales, con buen desarrollo del parénquima en empalizada, dispuesto en varias capas; ese arreglo del mesófilo es típico de hojas de ambientes áridos, con alta irradiación (Lindorf *et al.* 1991; Roth 1992). Además, en los suelos arenosos característicos de las zonas costeras, la reflexión de la luz desde la arena hace que la hoja reciba una considerable irradiación también en la superficie abaxial, por lo que la presencia de parénquima en empalizada en ambas caras mejora la eficiencia fotosintética (Lindorf *et al.* 1991). Las hojas con anatomía Kranz siguieron en importancia a las

equifaciales; ha sido ampliamente reconocido que este tipo de hoja es ventajoso en climas secos donde la irradiación es fuerte y las temperaturas son altas, tal es el caso de las costas venezolanas. Las cuatro especies con anatomía Kranz poseen tejido acuífero en la hoja; cabe indicar que este tipo fotosintético se considera ventajoso en hojas suculentas, ya que en éstas los mecanismos de conservación del agua hacen que se reduzca la habilidad para absorber CO₂ desde el apoplasto (Poblete *et al.* 1991).

Todas las especies con hojas laminares resultaron anfiestomáticas, lo que coincide con la suposición de que la presencia de estomas en ambas epidermis es característica de ambientes secos (Roth 1992; Fahn & Cutler 1992). En *Chamaesyce mesembrianthemifolia* las hojas son epiestomáticas, carácter poco común en plantas terrestres y más bien típico de plantas acuáticas de hojas flotantes (Lindorf *et al.* 1991); es posible que esa ubicación de los estomas esté vinculada con la presencia del tejido clorofiliano sólo en el lado adaxial de la hoja, en el caso particular de esta especie. Cabe indicar que en ocasiones, las adaptaciones foliares son difíciles de explicar y muchas veces parecen contradictorias (Lindorf 1992).

La mayoría de las especies investigadas mostraron densidad estomática entre baja y media, una tendencia similar fue observada por Roth (1992) en halófitas que crecen en las costas venezolanas. Sólo en las epidermis de *C. mesembrianthemifolia* y en la superficie adaxial de *Sporobolus virginicus* se encontró densidad estomática alta, lo cual probablemente esté relacionado con la presencia de un gran número de papilas bordeando los estomas en esas dos especies. En el caso particular de *S. virginicus*, la densidad estomática en la epidermis adaxial fue más de dos veces mayor en comparación con la de la epidermis abaxial, lo que podría deberse a que esta hoja es involuta y recibe la mayor insolación en la epidermis abaxial; este comportamiento se ha reportado como característico de hojas que se pliegan en las horas de mayor insolación (Roth 1992). En *Sesuvium edmondstonii* y *S. portulacastrum* se observaron estomas hundidos; este carácter, al igual que la protección de los estomas con papilas, se ha indicado como típico de hojas xeromorfas (Pyykkö 1966; Lindorf *et al.* 1991; Fahn & Cutler 1992), y ambos son de importancia adaptativa en ambientes salinos, por cuanto ofrecen protección contra la pérdida de agua por transpiración estomática (Lindorf *et al.* 1991; Poblete *et al.* 1991).

En cuanto al tamaño estomático, la mayoría de las especies estudiadas poseen estomas medianos y sólo dos mostraron estomas pequeños, siendo esta última la tendencia característica de ambientes secos (Lindorf *et al.* 1991). *Gomphrena albiflora* y *Scaevola plumieri*, especies con hojas suculentas, presentaron estomas grandes, lo que coincide con la tendencia observada en xerófitas suculentas (Fahn & Cutler 1992).

Varias de las especies estudiadas mostraron indumento y en algunas de ellas se observaron diferentes tipos de tricomas, entre ellos de tipo secretor. Es conocido que los tricomas contribuyen a evitar el sobrecalentamiento de la hoja y ayudan a controlar la excesiva transpiración (Johnson 1975; Ehleringer & Mooney 1978), un

factor importante en suelos salinos. En las halófitas que poseen tricomas glandulares, éstos pueden estar involucrados en la excreción de sales, uno de los mecanismos más eficientes para manejar el exceso de los mismos en las hojas (Thomson 1975; Fahn & Cutler 1992; Popp 1995; Hagemeyer 1997). No obstante, el estudio de la morfología de los tricomas de estas especies, así como de su posible implicación en la excreción de sales debe ser objeto de estudios posteriores.

CONCLUSIONES

Las características estructurales de las hojas en las especies investigadas pueden ser de importancia adaptativa para la supervivencia en ecosistemas salinos. En este sentido, el rasgo de mayor relevancia parece ser la presencia de tejido acuífero (suculencia) en el mesofilo y/o en la epidermis foliar, observado en casi la totalidad de las especies estudiadas. Otras características de posible valor adaptativo son: hojas equifaciales y con anatomía Kranz, presencia de cristales y de estructuras secretoras en el mesofilo foliar, estomas protegidos y presencia de tricomas, en algunos casos de tipo glandular.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela por el financiamiento otorgado para la realización de este trabajo a través del complemento a la Investigación No. 01.215.2006.

BIBLIOGRAFÍA

- Bernstein, L. & H. Hayward. 1958. Physiology of salt tolerance. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 9: 25-46.
- Casierra-Posada, F. & S. Rodríguez. 2006. Tolerancia de plantas de feijoa (*Acca sellowiana* (Berg.) Burret) a la salinidad por NaCl. *Agronomía Colombiana* 24: 258-265.
- Chapman, V. 1975. The salinity problem in general, its importance and distribution with special reference to natural halophytes. In: *Plant in saline environments* (Poljakoff-Mayber, A. & J. Gale, eds.), pp. 7-24. Springer Verlag, New York.
- Diane, N., C. Jacob & H. Hilger. 2003. Leaf anatomy and foliar trichomes in Heliotropiaceae and their systematic relevance. *Flora* 198: 468-485.
- Dickinson, W. 2000. *Integrative plant anatomy*. Academic Press, Massachusetts.
- Ehleringer, J. & H. Mooney. 1978. Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptative value to a desert shrub. *Oecologia* 37: 183-200.
- Fahn, D. & D. Cutler. 1992. *Xerophytes*. Encyclopedia of plant anatomy XIII. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

- Fariña, A., D. Arrieche, A. Boada-Sucre & D. Velázquez. 2005. Anatomía comparada de la lámina foliar de las especies de *Heliotropium* L. (Boraginaceae) presentes en Venezuela. *Interciencia* 28: 68-74.
- Flowers, T. 1985. Physiology of halophytes. *Plant Soil* 89: 41-56.
- Franceschi, V. & P. Nakata. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 56: 41-71.
- Hagemeyer, J. 1997. Salinization-a problem of global scale. In: *Plant ecophysiology* (Prasad, M., ed.), pp. 173-205. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Co., New York.
- Johnson, H. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.
- Lerner, H. 1985. Adaptation to salinity at the plant cell level. *Pl. & Soil* 89: 3-14.
- Lindorf, H., L. de Parisca & P. Rodríguez. 1991. *Botánica: Clasificación. Estructura. Reproducción*. Universidad Central de Venezuela, Ediciones de la Biblioteca. Caracas.
- Lindorf, H. 1992. Anatomía foliar de especies de un bosque húmedo en el Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle* 52: 65-91.
- Metcalf, C. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. II. Oxford University Press, Oxford.
- Poblete, V., V. Campos, L. González & G. Montenegro. 1991. Anatomical leaf adaptations in vascular plants of a salt marsh in the Atacama Desert (Chile). *Revista Soc. Chilena Hist. Nat.* 64: 65-75.
- Poljakoff-Mayber, A. 1975. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress. In: *Plant in saline environments* (Poljakoff-Mayber, A. & J. Gale, eds.), pp. 97-117. Springer Verlag, New York.
- Popp, M. 1995. Salt resistance in herbaceous halophytes and mangroves. *Progr. Bot.* 56: 416-429.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
- Roth, I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. W. Junk Publishers, Boston.
- Roth, I. 1990. *Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Roth, I. 1992. *Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Tal, M. 1997. Wild germplasm for salt tolerance in plants. In: *Strategies for improving salt tolerance in higher plants* (Jaiwal, P., R. Sing & A. Gulati, eds.), pp. 291-320. Science Publishers, Inc.
- Thomson, W. 1975. The structure and function of salt glands. In: *Plant in saline environments* (Poljakoff-Mayber, A. & J. Gal, eds.), pp. 118-146. Springer Verlag, New York.

- Waisel, Y. 1972. *Biology of halophytes*. Academic Press, Inc. New York. London.
- Wickens, G. 1998. *Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands*. Springer Verlag, Berlin.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf). In: *Anatomy of dicotyledons* (Metcalfe, C. & L. Chalk, eds.). Vol. I. Clarendon Press, Oxford.
- Wyn Jones, G. & J. Gorham. 2002. *Intra- and inter-cellular compartmentation of ions*. In: *Salinity: environment-plants-molecules* (Läuchli, A. & U. Lüttge, eds.), pp. 159-180. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.