

ANATOMÍA FLORAL DE DOS ESPECIES ARBÓREAS DE ZYGOPHYLLACEAE PRESENTES EN VENEZUELA

Damelis Jáuregui, Mercedes Castro y Fernanda Lamberg

Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal, Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de
Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, estado Aragua.
jaureguid@gmail.com

COMPENDIO

Gonopterodendron arboreum (= *Bulnesia arborea*) y *Guaiacum officinale* son los únicos representantes arbóreos de Zygophyllaceae en Venezuela, los cuales tanto en el país como en otras localidades donde crecen tienen algún grado de amenaza. Los estudios morfoanatómicos tanto de órganos vegetativos como reproductivos de esta familia en el país son escasos, por lo que resulta de interés efectuar la caracterización anatómica de las flores de dichas especies con la finalidad de aportar información biológica de ellas y determinar caracteres de utilidad en la sistemática de este grupo. Se recolectaron botones de tres tamaños diferentes en plantas que crecen en el Jardín Botánico Universitario de Maracay “Baltasar Trujillo” (JABUM), Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, UCV, Maracay. Los botones fueron fijados en FAA y procesados según las técnicas convencionales para su estudio con microscopio óptico. Entre los resultados obtenidos se pueden citar: presencia de papilas en piezas de la corola de *G. officinale*, filamentos estaminales unidos brevemente en la base con apéndices, cuya epidermis aparenta ser secretora en *G. arboreum*, ginóforo con organización vascular diferente, estilo hueco en ambas especies y compuestos probablemente fenólicos en *G. officinale*.

PALABRAS CLAVE

Estructura, flores, *Gonopterodendron arboreum*, *Guaiacum officinale*.

FLORAL ANATOMY OF TWO TREE SPECIES FROM ZYGOPHYLLACEAE PRESENT IN VENEZUELA

ABSTRACT

Gonopterodendron arboreum (= *Bulnesia arborea*) and *Guaiacum officinale* are the only arboreal representatives of the Zygophyllaceae in Venezuela. In the country and in other locations where they grow, they have some degree of threat. The morphoanatomical studies of both vegetative and reproductive organs in this family in the country are limited, so the anatomical characterization of the flowers of several species is important, in order to provide biological information about them and determine useful characters in the systematics of this group. Buds of three different sizes were collected from plants growing in the “Baltasar Trujillo” Botanic Garden (JABUM), Institute of Agricultural Botany, Faculty of Agronomy, UCV, Maracay. The buds were fixed in FAA and processed according to conventional techniques for studying with an optical microscope. Among the results, we can mention: presence of papillae in pieces of the corolla of *G. officinale*, staminate filaments briefly united at the base with appendages; these with epidermis seems to be secretory in *G. arboreum*, gynophore with vascular organization different, presence of hollow style in both species and presence of phenolic compounds probably in *G. officinale*.

KEY WORDS

Flowers, *Gonopterodendron arboreum*, *Guaiacum officinale*, structure.

INTRODUCCIÓN

Zygophyllaceae tiene una distribución pantropical, cuenta con 25-30 géneros y 200-250 especies a nivel mundial (Sheahan y Chase 1996, 2000, Abdel 2012), y cuatro géneros y cinco especies en Venezuela (Porter y Aymard 2008). Es un taxón propio de zonas áridas, semiáridas y desiertos salinos en todo el mundo; algunos géneros por ejemplo *Augea* Thunb. y *Sisyndite* E. Mey. ex Sonder *in* Harv. y Sonder, florecen en hábitats muy secos donde el crecimiento de plantas no parece posible. *Zygophyllum* L., el género tipo de la familia, es diverso y posee entre 80 y 100 especies que crecen en zonas calientes y secas de África, Asia y Australia. *Z. fabago* L. también se ha introducido en América del Norte y del Sur (El Hadidi 1978). Esta familia está subdividida en

cinco subfamilias: Zygothylloideae, Seetzenioideae, Tribuloideae, Morkillioideae y Larreoideae (Sheahan y Chase 1996, 2000), de las cuales, la última es la mejor representada en América del Sur (Sheahan 2007). Dicho taxón se ha referido como monofilético (Sheahan y Chase 1996, 2000). Godoy-Bürky *et al.* (2018) confirmaron lo anterior, indicando además, que todos los géneros incluidos en Larreoideae son también monofiléticos, con excepción de ***Bulnesia*** Gay que resultó parafilético.

Bulnesia fue dividido hace mucho tiempo en dos secciones: ***Gonopterodendron*** Griseb. y ***Bulnesia*** (Grisebach 1879 citado por Godoy-Bürky *et al.* 2018); más tarde, Palacios y Hunziker (1984) al revisarlo taxonómicamente proponen dos sub-géneros, siendo esto apoyado por Comas *et al.* (1998). Godoy-Bürky *et al.* (2018), luego del análisis de sus estudios filogenéticos y moleculares proponen que las especies incluidas en dicho género, sean ubicadas en dos géneros diferentes, ***Bulnesia*** y ***Gonopterodendron***.

Las especies de Zygothylaceae son referidas como elementos importantes de la vegetación xerófila de varios países, entre ellos México (Tamayo-Cen y Cetzal-Ix 2016) y Colombia (Gómez-Gamarra 2017). En particular, Larreoideae crece desde climas áridos hasta sub-húmedos (Godoy-Bürky *et al.* 2018). En Venezuela crecen solo dos especies arbóreas de esta subfamilia, ***Gonopterodendron arboreum*** (Jacq.) A.C. Godoy-Bürki y ***Guaiacum officinale*** L. La primera especie es la conocida ***Bulnesia arborea*** (Jacq.) Engl., nombre que constituye parte de la sinonimia, al considerar la propuesta de Godoy-Bürky *et al.* (2018). Es propia de países como: Belice, Colombia, Costa Rica, Cuba, República Dominicana, El Salvador, Guayana Francesa, Guatemala, Guayana, Honduras, Martinica, México, Nicaragua, Panamá, Trinidad y Tobago, Estados Unidos (Florida). Habita en bosques secos o subxerofíticos y espinosos. Este taxón fue evaluado como de “Menor preocupación” por Gordon *et al.* (2005) en la Lista Roja Mesoamericana; sin embargo, fue considerada “En peligro” en Colombia (Cárdenas-López y Salinas 2007). La especie se usa muy a menudo en el establecimiento de cercas vivas y como ornamental. También es común en la medicina tradicional, incluida la medicina veterinaria. La madera no es muy apreciada porque, aunque es ligera y fácil de trabajar, tiende a mancharse y no es duradera; sin embargo, muchos la usan para confección de muebles (Cárdenas-López y Salinas 2007, Gómez-Gamarra 2017, Fuentes *et al.* 2019) y en la elaboración de artesanías, como ocurre en el estado Lara, Venezuela (Delgado de Bravo 2002).

G. officinale se encuentra en la mayoría de los países del Caribe, incluidos los de las Antillas Menores y Mayores, y también en Colombia, Guyana, Surinam y Panamá (Barstow 2019). Habita en matorrales xerofíticos o en bosques secos, consolidados en sustratos arenosos o rocosos (Cárdenas-López y Salinas 2007, Gómez-Gamarra 2017). Históricamente, esta especie ha sido sobreexplotada para obtener madera y por sus propiedades medicinales, por lo que actualmente se le evalúa globalmente como “En Peligro” (Barstow 2019) y particularmente en Colombia ha sido catalogada como “En peligro crítico” (Cardenas-López y Salinas 2007). La madera de este taxón se considera dura y fina, y es usada en la elaboración de muebles y en la producción de maquinaria de construcción, engranajes y hélices de barcos. Además, el color de sus flores y la sombra que proporcionan sus individuos son características relevantes para utilizarla como ornamental en jardines (Barstow 2019).

En Venezuela, ***G. arboreum*** crece a 100 msnm, en los estados Anzoátegui, Apure, Aragua, Carabobo, Falcón, Lara, Nueva Esparta, Portuguesa, Sucre, Trujillo y Zulia (Duno de Stephano 2007), y se indica dudosa su presencia en Guárico, Monagas y Nueva Esparta (Porter y Aymard 2008); mientras que ***G. officinale*** se encuentra a 50-300 msnm, en los estados Anzoátegui, Apure, Aragua, Bolívar, Carabobo, Distrito Federal, Falcón, Guárico, Nueva Esparta, Portuguesa, Sucre y Zulia (Duno de Stephano 2007, Porter y Aymard 2008). Se les conoce con los nombres comunes de vera y guayacán, respectivamente. En el país, estas especies han sido catalogadas como en “Menor Riesgo, casi amenazada” y “Vulnerable”, respectivamente (Huérfano *et al.* 2020). Es evidente que tanto en Venezuela como en otras localidades donde crecen estas especies tienen algún grado de amenaza, por lo que el mayor conocimiento biológico que se tenga de ellas favorecerá la implementación de planes de manejo y conservación.

La anatomía de las estructuras florales ha mostrado ser de utilidad en la sistemática de diversos grupos de angiospermas (Rudall y Goldblatt 2000, Alves *et al.* 2017, Singh 2019). No obstante, de Zygophyllaceae hay poca información en el mundo sobre este aspecto; destacan los trabajos de Porter (1971) quien señala la importancia relativa de las glándulas presentes en flores de ***Tribulus*** L.; las investigaciones de Ronse-Decraene y Smets (1991) en ***Nitraria retusa*** (Forssk.) Asch. y Ronse-Decraene *et al.* (1996) en ***Peganun harmala*** L. donde, en ambos casos, estudiaron el desarrollo floral y la anatomía vascular con el fin de comprender la organización del androceo y aclarar la posición sistemática de esos géneros en relación con Zygophyllaceae, actualmente

no consideradas miembros de esta familia. Singh *et al.* (2002) condujeron un trabajo sobre anatomía floral en *Balanites* Delile con el fin de clarificar su posición taxonómica (Zygothylaceae, Simaroubaceae o Balanitaceae) indicando que la información de la morfología del polen, la anatomía floral y la embriología soportan su ubicación en Zygothylaceae. Por su parte, Hussein *et al.* (2009) realizaron un estudio quimiotaxonómico en *N. retusa* y algunos taxones relacionados, con el objetivo de aclarar la controversia existente en la ubicación de esa especie; en dicho trabajo incluyen también algunos caracteres florales. Asimismo, Naghiloo *et al.* (2018) estudiaron la función de protección que ejercen las escamas estaminales en la pérdida de néctar en algunas especies de Zygothylloideae, como un mecanismo de adaptación ante la sequía. Recientemente, se publicó la morfoanatomía floral de *Kallstroemia maxima* (L.) Hook. *et Arn.* (Fonseca *et al.* 2019).

En Zygothylaceae, los estudios morfoanatómicos tanto de órganos vegetativos (Aymard y Cuello 2005, Porter y Aymard 2008, Jáuregui 2012, León 2014), como reproductivos (Lindorf 1978) son escasos en Venezuela, por lo que resulta de interés efectuar este tipo de estudio con la finalidad de aportar información biológica de dichos taxones y determinar caracteres de utilidad en la sistemática de este grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material vegetal se recolectó en el Jardín Botánico Universitario de Maracay “Baltasar Trujillo” (JABUM), Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay. En cada especie, se recolectaron botones de flores de tres longitudes diferentes (pequeños ≤ 3 mm, medianos 3,1-5 mm y grandes > 5 mm), procedentes de tres individuos. Los mismos se fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético glacial, etanol 50%), hasta su procesamiento en el Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal del Instituto de Botánica Agrícola. Los botones se deshidrataron en una serie creciente de alcohol butílico terciario (ABT) y se infiltraron en paraplast (57°C punto de fusión). Los bloques obtenidos se seccionaron transversal y longitudinalmente en un micrótomos de rotación, a un espesor de 10-20 μ m. Los cortes se tiñeron con safranina-fastgreen (Johansen 1940) y el montaje se realizó en Permount. Las láminas obtenidas se analizaron y fotografiaron con un microscopio óptico NIKON E-200 con cámara incorporada Evolution LC Color.

RESULTADOS

Gonopterodendron arboreum

Pedicelo: de contorno circular en sección transversal. Epidermis uniestratificada de células alargadas radialmente con abundantes tricomas eglandulares, unicelulares, de diferentes longitudes con base estrecha y ápice agudo, de paredes engrosadas principalmente en la parte basal con reacción positiva a la prueba de lignina. Región cortical formada por 13-14 capas de células parenquimáticas, las externas de menor tamaño que las internas. Sistema vascular conformado por xilema y floema organizados en un anillo sinuoso, sin delimitación clara de haces vasculares, dicho anillo delimita la región parenquimática medular. Drusas en las proximidades del tejido vascular y en la médula (Figs. 1A y 1B).

Receptáculo: de contorno lobulado en sección transversal. Epidermis uniestratificada de células cuadrangulares con abundantes tricomas, semejantes a los descritos antes. Región cortical formada por 8-12 capas de parénquima con células de paredes ligeramente engrosadas. Sistema vascular con haces colaterales cerrados y trazas desviándose al verticilo que corresponda. Drusas en tejido parenquimático y floemático.

Cáliz: constituido por cinco sépalos libres, cada uno de ellos en sección transversal con epidermis uniestratificada en sus dos superficies; la adaxial, de células alargadas, dispuestas anticlinalmente y de contenido denso y la abaxial con células más pequeñas que las de la adaxial; con estomas y tricomas, estos últimos ubicados principalmente hacia los márgenes en la base del sépalo y sobre toda la superficie en la zona terminal del mismo. El mesofilo, en la base del sépalo, está formado por 10-15 estratos de parénquima con células redondeadas u ovaladas, las próximas a la superficie ventral (aprox. cinco capas) se disponen a modo de empalizada, y las otras son más pequeñas y con mayor proporción de espacios intercelulares; en la zona media y superior hay de ocho a nueve capas, y la diferenciación no es muy marcada. Los haces vasculares son colaterales cerrados, y están inmersos en la zona media del mesofilo (Figs. 1C y 1D).

Corola: formada por cinco pétalos libres, cada uno de ellos en sección transversal con epidermis uniestratificada en sus dos superficies, sin estomas ni tricomas. El mesofilo con ocho a diez capas de parénquima en su zona central y en menor número hacia los márgenes. Los haces vasculares son colaterales cerrados y están en la zona media de esta región (Fig. 1E).

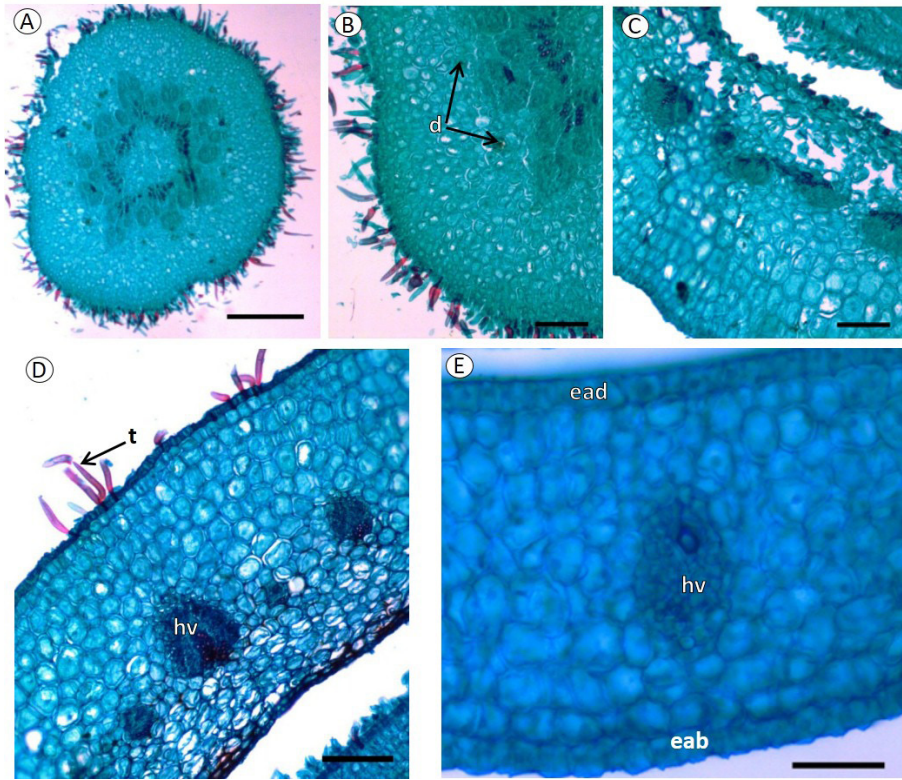


Fig. 1. Anatomía de las piezas florales estériles de *Gonopterodendron arboreum*. A. Pedicelo, vista general. B. Detalle de la anterior. C. Sépalo, parte basal. D. Sépalo, parte media. E. Pétalo parte media. d: drusas, ead: epidermis adaxial, eab: epidermis abaxial, hv: haz vascular, t: tricoma. A-E: secciones transversales. Barras A = 300 μm ; B, C, D = 100 μm ; E = 30 μm .

Androceo: formado por 10 estambres. Los filamentos se presentan unidos muy brevemente en la base (Fig. 2A); son ensanchados y carnosos en su porción basal con lóbulos o apéndices de diferentes longitudes hacia el interior de la flor, constituidos básicamente por parénquima y revestidos por una capa epidérmica de células estrechas y con contenido denso, típico de estructuras de secreción (Figs. 2B-2E); en su porción distal (en relación al receptáculo), muestran contorno circular y están delimitados por una epidermis uniestratificada de células alargadas, dispuestas con su eje mayor perpendicular a la superficie, luego cinco a seis capas de parénquima (Fig. 2F). El conectivo no placentado con haz anficribal (Fig. 2G). Anteras con exotecio constituido por una capa de células cuadrangulares a redondeadas, relativamente grandes; endotecio

con células de menor tamaño que las de la capa anterior, con engrosamientos dispuestos paralelamente a las paredes anticlinales en anteras maduras, y dos capas medias de paredes delgadas que prontamente colapsan; tapete celular, y dependiendo del tamaño del botón, se observan células madres o granos de polen (Figs. 2G y 2H).

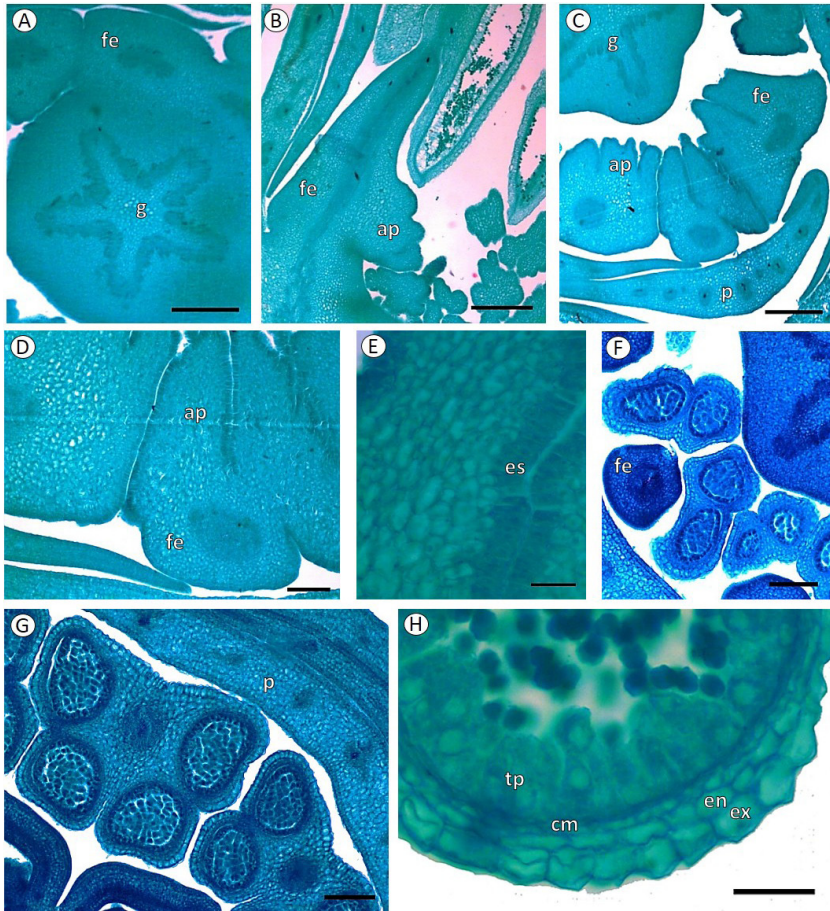


Fig. 2. Anatomía del androceo de *Gonopterodendron arboreum*. A. Filamentos estaminales unidos y ginóforo. B. Estambre, nótese apéndice estaminal. C. Filamentos con apéndices. D. Detalle de la anterior. E. Detalle de la epidermis secretora que bordea cada apéndice estaminal. F. Filamento estaminal, zona próxima a la antera. G. Vista general de la antera inmadura. H. Detalle de la pared de la antera. ap: apéndice estaminal, cm: capas medias, es: epidermis secretora, en: endotecio, ex: exotecio; fe: filamento estaminal, g: ginóforo, p: pétalo, tp: tapete. A, C-H: secciones transversales; B: sección longitudinal. Barras A, B, C = 300 μ m, D, F, G = 100 μ m, E, H = 30 μ m.

Gineceo: sincárpico, fusiforme (en vista longitudinal), pentacarpelar, elevado por un ginóforo; este, en sección transversal, está revestido por una capa de epidermis con parénquima e irrigado por tejido vascular dispuesto a modo de estrella de cinco puntas, pero donde no es factible distinguir claramente haces vasculares (Figs. 2A y 3A). Ovario con forma de estrella de cinco puntas en sección transversal (Fig. 3B); cada carpelo está revestido por la epidermis abaxial conformada por células rectangulares dispuestas anticlinalmente, le siguen seis a siete capas de parénquima con células ovaladas y redondeadas, posteriormente dos o tres capas de células pequeñas, cuadrangulares, con contenido celular escaso, y la epidermis adaxial formada por una capa de células rectangulares, dispuestas periclinalmente y con contenido denso al igual que aquellas de la epidermis abaxial. Son evidentes los haces ventrales y dorsales de cada hoja carpelar (Fig. 3C). Óvulos anátropos, numerosos, de placentación axial y bitégmicos. Estilo corto (sección longitudinal) y hueco (Fig. 3D); en sección transversal es evidente la variación del contorno de la fístula a lo largo de esta estructura. En él son evidentes los carpelos fusionados, revestidos por epidermis uniestratificada; seguidamente, parénquima relativamente compacto. En cada carpelo es visible la extensión del tejido vascular. Las células cercanas a la fístula tienen contenido más denso (Figs. 3E-3G). Estigma lobado, con cinco lóbulos (Fig. 3H) revestidos por papilas cortas, abierto en la porción central.

Guaiacum officinale

Pedicelo: de contorno circular en sección transversal. Epidermis uniestratificada de células rectangulares, dispuestas con su eje mayor perpendicular a la superficie, pared externa más cutícula convexa y ligeramente engrosada con pocos tricomas tectores unicelulares; estos con la parte basal estrecha y de paredes gruesas y la apical ensanchada, de diferentes longitudes, erectos o inclinados sobre la superficie; seguidamente 14-16 capas de parénquima con células redondeadas de diferentes tamaños; el sistema vascular está constituido por xilema y floema primario interconectados por parénquima, sin una clara delimitación de haces vasculares. En la región central de esta estructura es visible parénquima (Figs. 4A y 4B).

Receptáculo (Fig. 4C): en sección transversal presenta rasgos anatómicos semejantes al pedicelo, pero a medida que se asciende en el eje floral es evidente la separación de las diferentes trazas vasculares; en esta estructura son visibles drusas en la región floemática y en el parénquima medular.

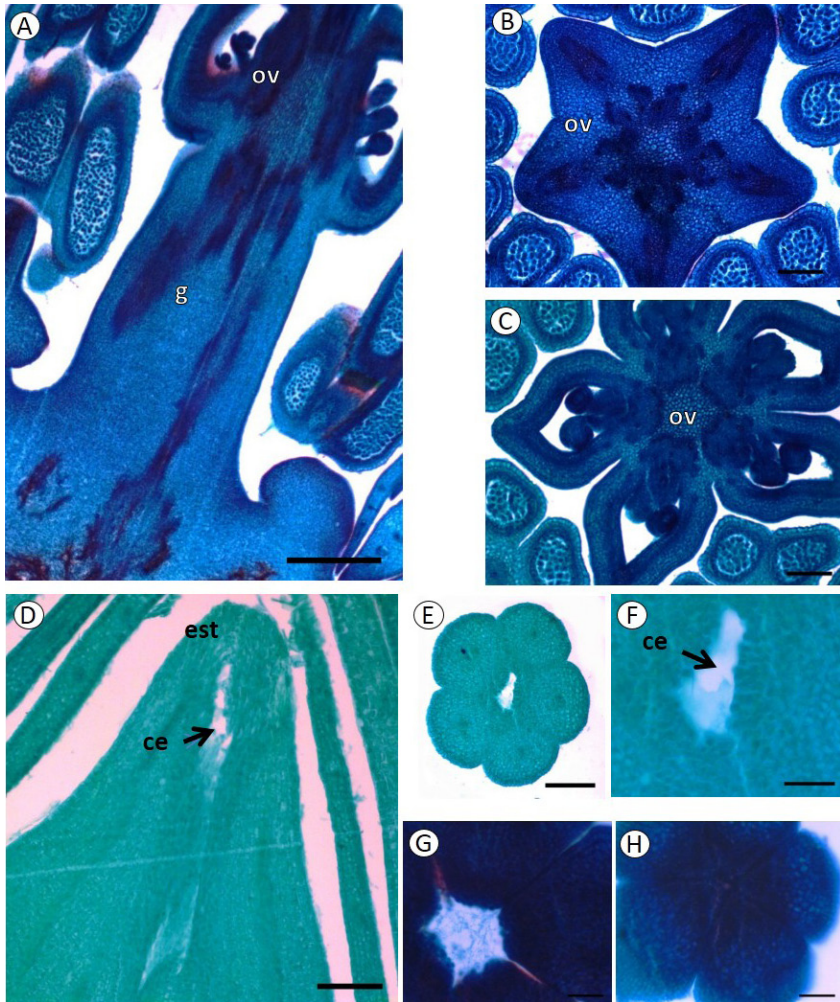


Fig. 3. Anatomía del gineceo de *Gonopterodendron arboreum*. A. Ginóforo. B. y C. Parte basal y media del ovario, respectivamente. D. Región estilo-estigma. E. Estilo hueco. F. Detalle del canal estilar. G. Estilo en zona cercana al ovario. H. Estigma lobulado. ce: canal estilar, est: estigma, g: ginóforo, ov: ovario. A, D: secciones longitudinales; B, C, E-H: secciones transversales. Barras A = 300 μ m; B, C, D, E = 100 μ m; F, G, H = 30 μ m.

Cáliz: formado por cinco sépalos libres, cada uno de ellos en sección transversal constituido por epidermis uniestratificada en sus dos superficies; la adaxial con células alargadas radialmente y de contenido denso, y la abaxial de células cuadrangulares y pared externa convexa; con estomas solo en la abaxial y

tricomas en ambas epidermis, semejantes a los descritos en el pedicelo. El mesofilo en la parte basal del sépalo está formado por 14-16 estratos de parénquima y siete a ocho capas en la zona media del mismo, con células redondeadas u ovaladas en la zona media y solo dos en los márgenes, y una capa de células ligeramente alargadas y en empalizada ubicadas inmediatamente antes de la epidermis superior. A cada sépalo entran tres trazas vasculares que luego se ramifican; los haces vasculares son colaterales cerrados y se ubican próximos a la epidermis adaxial (Fig. 4D).

Corola: integrada por cinco pétalos libres; cada uno de ellos en sección transversal presenta epidermis uniestratificada en sus dos superficies, de células alargadas radialmente, con papilas de superficie ornamentada en la epidermis abaxial, y en las dos epidermis, cuando se observan la porción basal o apical de la flor respectivamente; sin estomas ni tricomas. El mesofilo tiene hasta 12 capas de parénquima en su zona central con células de mayor tamaño próximas a la epidermis abaxial; este número de capas se reduce hacia la zona apical del pétalo (seis o siete capas). A cada pétalo ingresa un único haz vascular, el cual se ramifica formando haces vasculares colaterales cerrados (Figs. 4E y 4F).

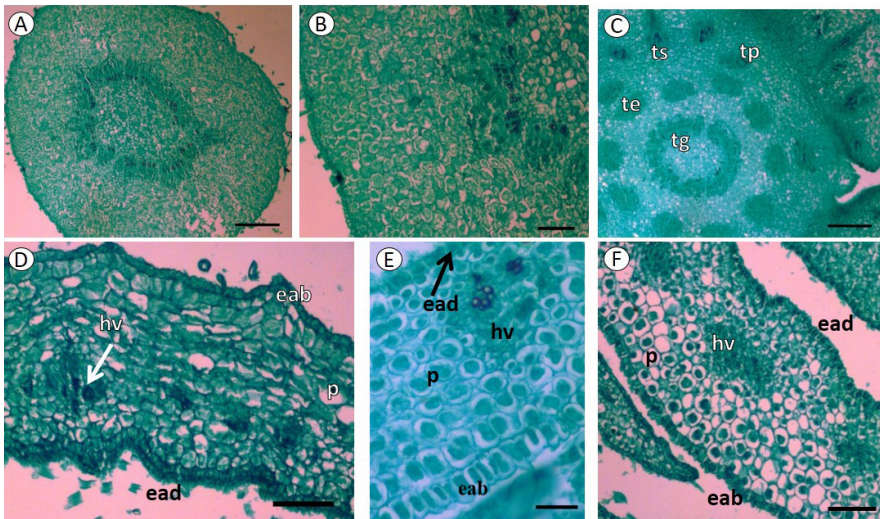


Fig 4. Anatomía de las piezas florales estériles de *Guaiacum officinale*. A. Pedicelo, vista general. B. Detalle de la anterior. C. Receptáculo con trazas florales. D. Sépalo, parte media. E y F. Pétalo, parte basal y media, respectivamente. ead: epidermis adaxial, eab: epidermis abaxial, hv: haz vascular, p: parénquima, te: traza estambre, tg: trazas gineceo, tp: traza pétalo, ts: trazas sépalo. A-F: secciones transversales. Barras: A, C = 300 μ m; B, D, F = 100 μ m; E = 30 μ m.

Androceo: formado por 10 estambres. Filamentos en sección transversal de contornos variables, ensanchados y carnosos en la porción basal, con un número variable de estratos parenquimáticos (Figs. 5A y 5B). En su porción distal (en relación al receptáculo), muestran contorno circular. Están revestidos por una epidermis uniestratificada de células alargadas, dispuestas con su eje mayor perpendicular a la superficie, ligeramente papilosas y con ornamentaciones cuticulares, contenido denso; luego cinco a seis capas de parénquima y en el centro un haz vascular anficribal (Fig 5C). El conectivo no placentoides, con haz anficribal (Fig. 5D). Anteras con exotecio constituido por una capa de células lenticulares, relativamente grandes y con contenido probablemente fenólico en su interior, con exotecio de células más pequeñas; endotecio con células alargadas anticlinalmente y engrosamientos dispuestos en forma paralela a las paredes anticlinales, y dos capas medias de paredes delgadas que prontamente colapsan; el tapete celular y dependiendo del tamaño del botón, se observan células madres o granos de polen (Figs. 5D y 5E).

Disco nectarífero (Figs. 5A, 5F-5H): en forma de anillo relativamente delgado, se ubica entre el ginóforo y los estambres. Está constituido por parénquima con epidermis secretora, en la cual se distinguen estomas, probablemente secretores de néctar; sin irrigación vascular.

Gineceo: bicarpelar, elevado por el ginóforo; este en sección transversal está revestido por una epidermis uniestratificada con parénquima de células redondeadas y con el sistema vascular organizado en dos anillos vasculares sin diferenciación clara en haces; sin embargo, los mismos se reorganizan en las proximidades del ovario formando los haces ventrales y dorsales de cada carpelo (Figs. 5F y 6A). Ovario con dos puntas en sección transversal; cada carpelo está revestido por la epidermis abaxial conformada por células rectangulares dispuestas anticlinalmente, le siguen nueve capas de parénquima con células ovaladas y redondeadas, posteriormente tres capas de células alargadas dispuestas tangencialmente y la epidermis adaxial formada por una capa de células rectangulares, dispuestas anticlinalmente y con contenido denso al igual que aquellas de la epidermis abaxial. Son evidentes los haces ventrales y dorsales de cada hoja carpelar (Figs. 6B y 6C). Óvulos anátropos, numerosos, de placentación axial y bitégmicos. Estilo en vista longitudinal relativamente largo, filiforme y hueco (Figs. 6D y 6E); no obstante, se evidencia unido en las cercanías del estigma. En sección transversal, se observa revestido por epidermis uniestratificada; seguidamente varias capas de parénquima y los cordones vasculares que irrigan cada hoja carpelar; en la

zona próxima a la fistula, las células son más pequeñas y con contenido denso, constituyendo un tejido de transmisión (Figs. 6F y 6G). Estigma lobado, con dos lóbulos fusionados en la zona proximal al estilo y libres en la porción distal a este. Constituido por epidermis de células alargadas radialmente con contenido denso, que en la zona distal se tornan papilosas, parénquima de células redondeadas y un haz vascular colateral en cada carpelo y tejido de células más pequeñas y contenido más denso (Fig. 6H).

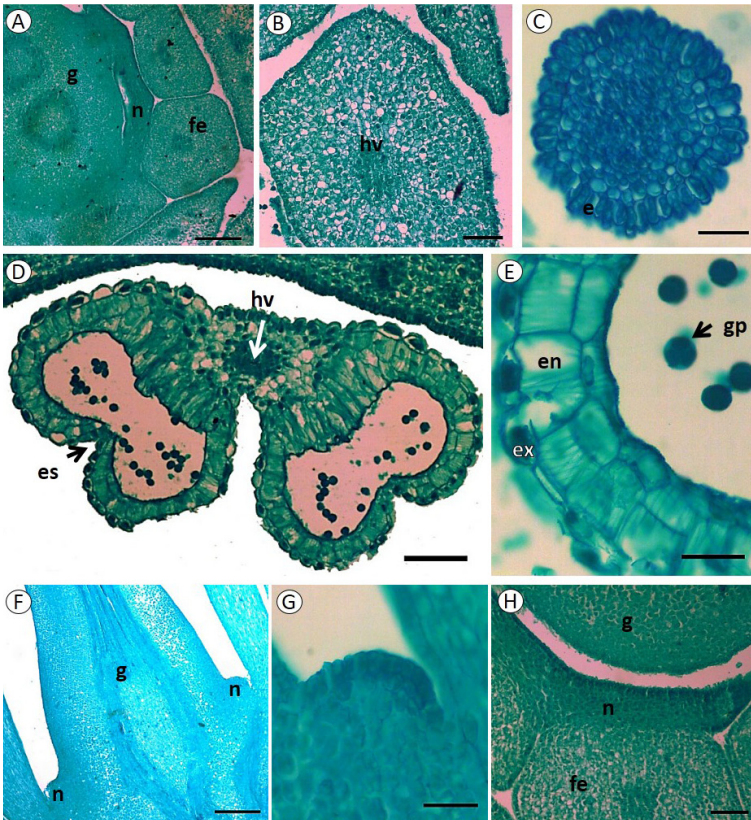


Fig. 5. Anatomía del androceo de *Guaiacum officinale*. A. Filamentos estaminales en parte basal, nótese disco nectarífero y ginóforo. B. y C. Filamentos estaminales en porción distal y proximal a la antera, respectivamente. D. Vista general de la antera madura. E. Detalle de la pared de la antera. F-H. Disco nectarífero. A, B, C, D, E, H: secciones transversales; F, G: secciones longitudinales. hv: haz vascular, e: epidermis, en: endotecio, es: estomio, ex: exotecio, fe: filamento estaminal, g: ginóforo, gp: grano de polen, n: nectario. Barras: A, F = 300 μ m; B, D, H = 100 μ m; C, E, G = 30 μ m.

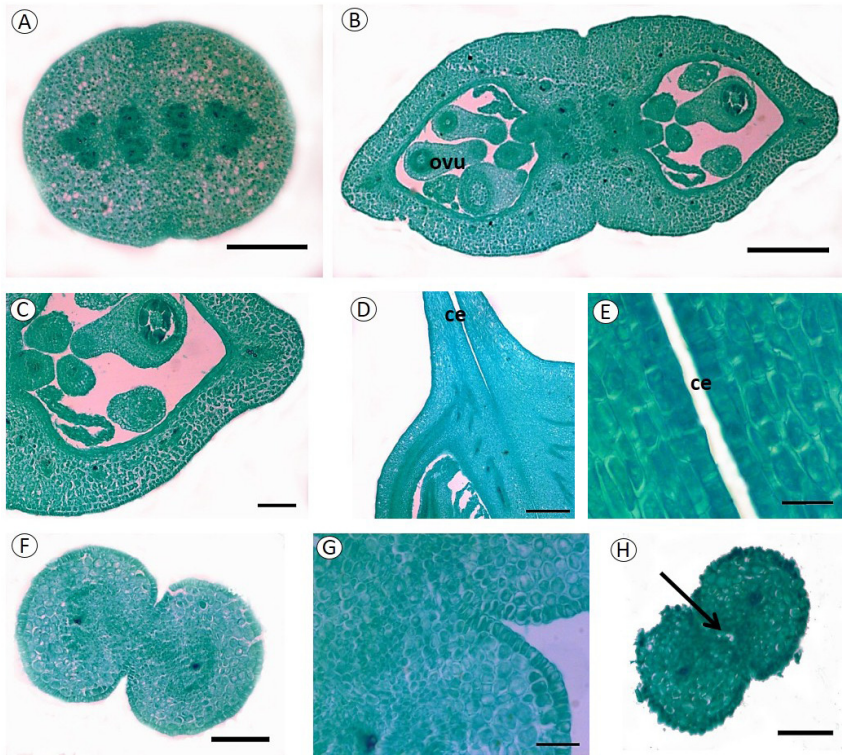


Fig. 6. Anatomía del gineceo de *Guaiacum officinale*. A. Ginóforo. B. Ovario, porción media. C. Detalle de la anterior. D. Estilo hueco e inicio del ovario. E. Detalle de la fistula en el estilo. F. Estilo. G. Detalle de la anterior, nótese carpelos unidos. H. Estigma abierto (abertura indicada con flecha). ce: canal estilar, ovu: óvulo. A, B, C, F-H: secciones transversales; D, E: secciones longitudinales. Barras: A,B,D = 300 μ m; C, F, H = 10 μ m; E, G = 30 μ m.

DISCUSIÓN

G. arboreum y *G. officinale* están ubicadas en Larreoideae; en esta subfamilia se reúnen géneros con biotipo arbóreo del nuevo mundo. Es claro que con este trabajo se aporta información biológica útil de ambos taxones, ya que se describen rasgos anatómicos propios de cada uno que contribuyen a su delimitación taxonómica.

Las piezas estériles de ambas especies son relativamente semejantes desde el punto de vista anatómico; no obstante, se distinguen por la densidad de tricomas; tal variable no fue determinada, pero a simple vista es mayor en *G. arboreum*. Este carácter es muy variable en órganos vegetativos (Dalin

et al. 2008); no obstante, considerando que es muy evidente la diferencia observada, y que en la flor los caracteres son más constantes, es posible que sea un rasgo importante para la delimitación de estas dos especies. Iroka *et al.* (2015) y Esmacili *et al.* (2019) indicaron diferencias en la densidad de tricomas en los sépalos de especies de *Stachytarpheta* Vahl. y de *Salvia* L., respectivamente. Por el contrario, el tipo de tricoma observado fue común entre ellas, por lo que no resulta una característica de valor diagnóstico. Estos apéndices han sido referidos para otros miembros de la familia (Metcalf y Chalk 1950, Sheahan y Cutler 1993, Sheahan y Chase 1996, Fonseca *et al.* 2019) y en particular, fueron observados en las hojas de seis especies de *Bulnesia*, incluida *B. arborea* (Glaser 1981).

Por otra parte, la presencia de papilas ornamentadas en las epidermis de los pétalos de *G. officinale* constituye otra diferencia entre estos taxones. Este carácter y la existencia de nectarios en *K. maxima* se indicó que podría tener relación con algún polinizador (Fonseca *et al.* 2019). La presencia de epidermis abaxial papilosa en los pétalos de esta especie hace pensar en lo expuesto por Kay *et al.* (1981), quienes señalaron que la función primaria de la epidermis papilosa de los pétalos es actuar como una trampa para la luz incidente y que con el mesofilo, son una vía para guiarla a través de los pigmentos contenidos en las células epidérmicas y devolverla al exterior mediante una combinación de reflexión externa, refracción y reflexión interna.

En el pedicelo y en el receptáculo de *G. arboreum* y solo en esta última estructura en *G. officinale* fueron evidentes cristales tipo drusa. La presencia de estas inclusiones ha sido señalada también por Porter (1969) solo a nivel del receptáculo en *K. maxima*; sin embargo, Fonseca *et al.* (2019) observaron dichas inclusiones también en la zona de unión de los carpelos de dicha especie. Este rasgo parece ser común en los órganos vegetativos de muchas Zygothylaceae (Glaser 1981, Sheahan y Cutler 1993, Carlquist 2005).

La estructura anatómica de los filamentos estaminales es diferente entre las especies, principalmente en la parte basal de los mismos, lo cual se corresponde con los señalamientos encontrados en la literatura, en relación con la presencia de apéndices irregulares (lacinias) en *Bulnesia* y su ausencia en *Guaiacum* (Sheahan 2007). Naghiloo *et al.* (2018) indicaron que los apéndices (llamados escamas estaminales) son comunes en Zygothylloideae y algunos miembros de Larreoideae y actúan como estructuras de protección del néctar producido en el disco nectarífero, dadas las condiciones climáticas

imperantes en las zonas donde habitan las especies que los poseen. Por otra parte, es necesario señalar que en *G. officinale* la parte basal del filamento es ensanchada y carnosa, por lo que no se puede referir como ligeramente alado; Sheahan (2007) indicó que en ocasiones esto ocurre en el género. En la parte del filamento próxima a la antera, la anatomía es similar, solo se distinguen los taxones por la presencia de epidermis ornamentada en *G. officinale*.

La organización histológica de las anteras de las dos especies se corresponde con los señalamientos generales para las Zygothylaceae, en cuanto a que son dítecas, con exotecio y endotecio diferenciable, así como con dos capas medias y tapete glandular. Sin embargo, se pudo apreciar una diferencia entre las especies en la forma y tamaño de las células del exotecio (a pesar de no haber efectuado mediciones), cuadrangulares y relativamente grandes en *G. arborea*, lenticulares y más pequeñas en *G. officinale*; además, en esta última especie las células parecen contener compuestos fenólicos. Recientemente, se comprobó que esta especie tiene buen contenido de extractos fenólicos, los cuales exhiben buena actividad antioxidante y pueden ser adecuados para el desarrollo de medicamentos y suplementos alimenticios (Maneechai y Pikulthong 2017).

En este trabajo no se observó disco nectarífero en *G. arboreum* coincidiendo con la descripción de Palacios y Hunziker (1984) y Gómez-Gamarra (2017) para *B. arborea*. La presencia de epidermis secretora en los apéndices estaminales y la carencia de disco nectarífero en esta especie, permite suponer que la función de producción de néctar fue transferida a esta porción del filamento estaminal. En *B. retama* se ha indicado que cada estambre tiene una escama basal fusionada al filamento y al considerar que cada filamento tiene una, el conjunto de ellas es referido como receptáculo de néctar (Debandi *et al.* 2002). En el caso de *G. officinale*, se observó un disco delgado, lo cual se corresponde con lo indicado por Aymard y Cuello (2005); sin embargo, el mismo no fue descrito por Gómez-Gamarra (2017) en esta especie. La importancia del néctar como principal recompensa floral para los agentes polinizadores está claramente establecida (Nicolson 2007), por lo que es recomendable hacer estudios exo y endomorfológicos tanto de los apéndices estaminales como del disco para detallar mejor su origen y características.

El ginóforo es una estructura distinguible en algunas Zygothylaceae. Está presente en las dos especies estudiadas; sin embargo, anatómicamente se pueden distinguir por la forma en la que se organizan los tejidos vasculares, ya que se disponen de la forma como entran al gineceo, adoptando en *G. arboreum*

forma de estrella de cinco puntas y en *G. officinale* arreglados en dos anillos, uno para cada carpelo. Observaciones similares fueron hechas al estudiar el ginóforo de especies de *Simaba* Aubl.-Simaroubaceae (Alves *et al.* 2017).

La anatomía del gineceo de *G. arboreum* y *G. officinale* descrita, permite corroborar caracteres morfológicos ya indicados antes para estas especies (Palacios y Hunziker 1984, Aymard y Cuello 2005, Gómez-Gamarra 2017), como son gineceo sincárpico, con cinco carpelos/cinco lóculos en la primera especie y bicarpelar/bilocular en la segunda; también el desarrollo de un número variable de óvulos por lóculo, siendo estos anátropos, bitégmicos y crasinucelados. Sin embargo, se refiere por primera vez la diferenciación de estilos huecos en ambas especies.

El estudio de la anatomía floral de estas dos especies contribuye al conocimiento de cada una de ellas, plantea diferencias claras entre estos miembros de las Larreioideae y reafirma su importancia en la sistemática, pudiendo constituirse en una herramienta valiosa en la resolución de conflictos en las Zygophyllaceae. Además, aporta información de interés para la biología floral y reproductiva de estas especies.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdel, K. 2012. A numerical taxonomic study of the family Zygophyllaceae from Egypt. *Acta Bot. Bras.* 26: 165-180.
- Alves, G.G., J.H. El Ottra, M.F. Devecchi, D. Demarco and J.R. Pirani. 2017. Structure of the flower of *Simaba* (Simaroubaceae) and its anatomical novelties. *Bot. J. Linn. Soc.* 183: 162-176.
- Aymard, G. y N. Cuello. 2005. Zygophyllaceae. *In:* Berry, P., K. Yatskievych and B. Holst (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana* 9: 580-585. The Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, United States. 608 p.
- Barstow, M. 2019. *Guaiacum officinale*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T33701A68085935 <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T33701A68085935>. Downloaded on 21 February 2020.
- Cárdenas-López, D. y N.R. Salinas. 2007. Libro rojo de plantas de Colombia. Vol. IV. Especies maderables amenazadas. Primera parte. Series libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas y Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá, Colombia. 232 p.

- Carlquist, S. 2005. Wood anatomy of Krameriaceae with comparisons with Zygophyllaceae: phyletic, ecology and systematics. *Bot. J. Linn. Soc.* 149: 257-270.
- Comas, C.I., V.A. Confalonieri and J.H. Hunziker. 1998. The genus *Bulnesia* revisited: A cladistic analysis of seed protein data. *Bioch. Syst. Ecol.* 26: 611-618.
- Dalin, P., J. Ågren, C. Björkman, P. Huttunen and K. Kärkkäinen. 2008. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory. *In: Schaller, A. (Ed.). Induced plant resistance to herbivory.* 89-105. Springer. Dordrecht, Holanda. 462 p.
- Debandi, G., B. Rossi, J. Aran, J.A. Ambrosetti and I.E. Peralta. 2002. Breeding system of *Bulnesia retama* (Gillies ex Hook & Arn.) Gris. (Zygophyllaceae) in the Central Monte Desert (Mendoza, Argentina). *J. Arid Environ.* 51: 141-152.
- Delgado de Bravo, M.T. 2002. Desarrollo sustentable: una estrategia aplicable a las artesanías de madera (Valle de Quíbor, estado Lara-Venezuela). *Rev. Geogr. Venez.* 43: 197-214.
- Duno de Stephano, R. 2007. Zygophyllaceae. *In: Duno de Stephano, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.). Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los llanos de Venezuela.* Fudena, Fundación Empresas Polar y FIBV. Caracas, Venezuela. 738 p.
- El Hadidi, M.N. 1978. Adumbratio Florae Aethiopicae. 30. *Webbia* 33: 45-101.
- Esmaeili, G., M. Azizi, H. Arouiee and J.Vaezi. 2019. Anatomical and morphological properties of trichomes in iour Iranian native *Salvia* species under cultivated conditions. *Int. J. Hort. Sci. Technol.* 6: 189-200.
- Fonseca, R.S., M.E. Castro-Laportte y E. Sandoval-Zapotitla. 2019. Morfoanatomía floral de *Kallstroemia maxima* (Zygophyllaceae). *Rev. Mex. Biodivers.* 90: e902075.
- Fuentes, A.C., M.S. Samain and E. Martínez Salas. 2019. *Bursera simaruba*. The IUCN red list of threatened species 2019: e.T61987595A61987597. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T61987595A61987597>. Downloaded on 21 February 2020.

- Glaser, G.D. 1981. Anatomía foliar comparada de las especies del género *Bulnesia* (Zygothylaceae). Bol. Soc. Arg. Bot. 20: 53-69.
- Godoy-Bürki, A.C., J.M. Acosta and L. Aagesen. 2018. Phylogenetic relationships within the new world subfamily Larreoideae (Zygothylaceae) confirm polyphyly of the disjunct genus *Bulnesia*. Systematics and Biodiversity DOI: 10.1080/14772000.2018.1451406. Downloaded on 20 April 2020.
- Gómez-Gamarra, A.P. 2017. Sinopsis taxonómica y modelamiento de nicho de la familia Zygothylaceae R. Br. para Colombia y su relación con el bosque seco tropical. Trabajo de grado. Departamento de Biología y Química, Facultad de Educación y Ciencias, Universidad de Sucre. Sincelejo, Colombia. 66 p.
- Gordon, J.E., M.A. González, J. Vázquez-Hernández, R. Ortega-Lavariega y A. Reyes-García. 2005. *Guaiacum coulteri*: an over-logged dry forest tree of Oaxaca, Mexico. Oryx 39: 1-4.
- Huérffano, A., I. Fedón y J. Mostacero (Eds.). 2020. Libro rojo de la flora venezolana. Segunda edición. Instituto Experimental Jardín Botánico, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 255p.
- Hussein, S.R., S.A. Kawashty, M.E. Tantawy and N.A. Saleh. 2009. Chemosystematic studies of *Nitraria retusa* and selected taxa of Zygothylaceae in Egypt. Plant Syst. Evol. 277: 251-264.
- Iroka, Ch.F., C.U. Okeke and Ch.N. Okereke. 2015. Systematic implications of trichomes in the species of *Stachytarpheta* found in Awka, Nigeria. Asian J. Pl. Sci. Res. 5: 30-34.
- Jáuregui, D. 2012. Guía ilustrada de las epidermis foliares de angiospermas presentes en Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 548 p.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw-Hill. New York, United States. 523 p.
- Kay, Q.O., H.S. Daoud and C.H. Stirton. 1981. Pigment distribution, light reflection structure in petals. Bot. J. Linn. Soc. 83: 57-84.
- León, W. 2014. Anatomía de maderas de 108 especies de Venezuela. Pittieria, Publicación Especial N° 1. 263 p.

- Lindorf, H. 1978. Estudios morfológicos y anatómicos en las semillas de Zygophyllaceae de Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle. 38: 169-193.
- Maneechai, S. and V. Pikulthong. 2017. Total phenolic contents and free radical scavenging activity of *Guaiacum officinale* L. extracts. Pharmacogn. J. 9: 929-931.
- Metcalf, C.R. and L. Chalk, L. 1950. Anatomy of dicotyledons. Clarendon Press. Oxford, England. 1500 p.
- Naghiloo, S., D.U. Bellstedt and R. Claben-Bockhoff. 2018. Nectar protection in arid-adapted flowers of Zygophyllaceae-Zygophylloideae. Perspec. Pl. Ecol., Evol. Syst. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.08.002>. Downloaded on 23 February 2020.
- Nicolson, S.W. 2007. Nectar consumers. In: Nicolson, S.W., M. Nepi and E. Pacini (Eds.). Nectaries and nectar. 289-326. Springer. Dordrecht, Holanda. 396 p.
- Palacios, R.A. y J.H. Hunziker. 1984. Revisión taxonómica del género *Bulnesia* (Zygophyllaceae). Darwiniana 25: 299-320.
- Porter, D.M. 1969. The genus *Kallstroemia* (Zygophyllaceae). Contributions Gray Herbarium, 198: 41-153. <http://www.botanicus.org/item/31753002286778>. Downloaded 24 October 2016.
- Porter, D.M. 1971. Notes on the floral glands in *Tribulus* (Zygophyllaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 58: 1-5.
- Porter, D.M. y G. Aymard. 2008. Zygophyllaceae. In: Hokche, O., P. Berry y O. Huber (Eds.). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. 669. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela. 860 p.
- Ronse-Decraene, L.P. and E.F. Smets. 1991. Morphological studies in Zygophyllaceae. I. The floral development and vascular anatomy of *Nitraria retusa*. Am. J. Bot. 78: 1438-1448.
- Ronse-Decraene, L.P., J. De Laet and E.F. Smets. 1996. Morphological studies in Zygophyllaceae. II. The floral development and vascular anatomy of *Peganum harmala*. Am. J. Bot. 83: 201-215.

- Rudall, P. and P. Goldblatt. 2000. Floral anatomy and systematic position of *Diplarrhena* (Iridaceae): a new tribe Diplarrheneae. *Ann. di Bot.* 58: 59-66.
- Sheahan, M.C. 2007. Zygophyllaceae. *In*: K. Kubitzki (Ed.). The families and genera of vascular plants. X. Flowering plants. Eudicots, Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae. 9: 488-500. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 509 p.
- Sheahan, M. C. and D.F. Cutler. 1993. Contribution of vegetative anatomy to the systematics of the Zygophyllaceae R. Br. *Bot. J. Linn. Soc.* 113: 227-262.
- Sheahan, M.C. and M. Chase. 1996. A phylogenetic analysis of Zygophyllaceae R. Br. based on morphological, anatomical and *rbcL*DNA sequence data. *Bot. J. Linn. Soc.* 122: 279-300.
- Sheahan, M.C. and M. Chase. 2000. Phylogenetic relationships within Zygophyllaceae based on DNA sequences of three plastid regions, with special emphasis on Zygophylloideae. *Syst. Bot.* 25: 371-384.
- Singh, G. 2019. Plant systematics, an integrated approach. 4 ed. CRS Press. Florida, United States. 551 p.
- Singh, B.P, I. Kaur and D.P. Gauchan. 2002. Floral anatomy and systematic position of the genus *Balanites*. *Acta Bot. Hungarica* 44: 137-143.
- Tamayo-Cen, I. y W. Cetzal-Ix. 2016. La familia Zygophyllaceae en la Península de Yucatán, México. *Desde el Herbario CICY* 8: 60-68.