

CARACTERIZACIÓN ANATÓMICA DE PORCIONES JUVENILES DE TALLOS DE CACTACEAE PRESENTES EN LOS ESTADOS LARA Y FALCÓN (VENEZUELA)

ANATOMICAL CHARACTERIZATION OF YOUNG PORTIONS
OF STEM OF CACTACEAE PRESENT IN THE LARA AND FALCON STATE

por

DAMELIS JÁUREGUI¹,
MARINA GARCÍA¹
y ERNESTO MEDINA²

¹ Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía,
Universidad Central de Venezuela, Aragua, Venezuela.

² Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas,
Miranda, Venezuela.
jaureguid@gmail.com

RECIBIDO: noviembre 04 de 2016 / ACEPTADO: mayo 30 de 2017

RESUMEN

Se estudió la anatomía de porciones juveniles de tallos, en trece especies de Cactaceae que crecen en los estados Lara y Falcón, a fin de obtener información biológica que pueda contribuir a delimitarlas taxonómicamente. Las especies estudiadas fueron: *Acanthocereus tetragonus*, *Cilindropuntia caribaea*, *Epiphyllum hookerii*, *Hylocereus lemairei*, *Melocactus curvispinus* ssp. *curvispinus*, *Opuntia caracasana*, *O. cf. bisetosa*, *Pilosocereus moritzianus*, *Praecereus euchlorus*, *Rhipsalis baccifera*, *Selenicereus inermis*, *Subpilosocereus russellianus* y *Stenocereus griseus*. Se recolectaron trozos de tallos jóvenes, los cuales fueron fijados en FAA y procesados hasta la obtención de láminas permanentes; las mismas fueron estudiadas bajo microscopio óptico de campo claro. También se obtuvieron porciones de epidermis, mediante la técnica de maceración. Los taxones tienen características similares entre ellos y comunes con otras cactáceas, como epidermis uniestratificada, tipo de estoma (paracítico o duploparacítico), presencia de colénquima, diferenciación del clorénquima en empalizada y esponjoso, a excepción de pocas especies, presencia de células o cavidades mucilaginosas, así como en los rasgos del tejido vascular. Principalmente en la epidermis se evidenciaron varias características que distinguen las especies. Los taxones varían en sus atributos cuantitativos.

PALABRAS CLAVE: Anatomía, caule, colénquima, clorénquima, taxonomía.

ABSTRACT

The anatomy of young portions of stems was studied in thirteen species of Cactaceae grown in the Lara and Falcon States, in order to obtain biological information that could contribute to taxonomic delimitation. The species studied were: *Acanthocereus tetragonus*, *Cilindropuntia caribaea*, *Epiphyllum hookerii*, *Hylocereus lemairei*, *Melocactus curvispinus* ssp. *curvispinus*, *Opuntia caracasana*, *O. cf. bisetosa*, *Pilosocereus moritzianus*, *Praecereus euchlorus*, *Rhipsalis baccifera*, *Selenicereus inermis*, *Subpilosocereus russellianus* and *Stenocereus griseus*. Pieces of these stems were collected; they were fixed in FAA and processed until obtaining permanent slides, which were studied under a light field microscope. Epidermis portions were also obtained by the maceration technique. The taxa share similar characteristics between them and in common with other Cactaceae, such as unstratified epidermis, type of stoma (paracytic or duploparacytic), presence of collenchyma, differentiation of chlorenchyma in palisade and spongy, except in few species, presence of cells or mucilaginous cavities, as well as in vascular tissue features. In the epidermis, mainly, were evidenced several characteristics that distinguish the species. Taxons vary in their quantitative attributes.

KEY WORDS: Anatomy, caule, collenchyma, chlorenchyma, taxonomy.

INTRODUCCIÓN

La anatomía caulinar, ha sido poco abordada en las Cactaceae, la mayoría de los estudios existentes hacen énfasis en la superficie epidérmica o en el xilema secundario, como lo indican Terrazas *et al.* (2005). Entre los trabajos vinculados a la caracterización del caule destacan el realizado por Terrazas & Arias (2002) en las Cactoideae; el producido por Terrazas *et al.* (2005) en especies de *Stenocereus* Riccob.; el conducido por Soffiatti & Angyalossy (2007) en tres especies de Cereae, endémicas del Brasil, el efectuado por Calvente *et al.* (2008) en seis especies de *Rhipsalis* Gaertn., así como el ejecutado por García *et al.* (2009) en tres especies de *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose. En Venezuela, a pesar de contar con 40 especies pertenecientes a las Cactaceae (Hokche *et al.* 2008), son muy pocos los estudios anatómicos en este taxón, pudiendo citar los publicados por Mérida & Arias (1979) sobre el desarrollo de espinas en plántulas de *Cereus griseus* Haw. y los de Fernández (1995, 1999) referentes a características de la epidermis en *Opuntia lilae* Trujillo *et Ponce* y a la estomatogénesis en cinco especies de *Opuntia* Mill., respectivamente; no obstante, a nivel caulinar, solo hay trabajos sobre leño (Lindorf, 1994; León, 2001-2002). Este artículo sería el primer aporte al conocimiento de la anatomía caulinar de especies de Cactaceae presentes en Venezuela.

Cactaceae es una familia con biotipos variables, hierbas, arbustos, árboles, trepadoras y epífitas, las cuales exhiben diversas morfologías en sus tallos, lo cual hace de éste, un grupo interesante para el estudio de su anatomía (Barthlott & Hunt, 1993; Altesor & Ezcurra,














2003). Bravo-Hollis (1978) indicó que la estructura histológica del tallo de las cactáceas es semejante a la de otras dicotiledóneas, pero con características propias de plantas suculentas y estructuras propias de la familia que deben ser investigadas.

En las zonas xéricas de Venezuela crecen numerosas especies de Cactaceae. Para este estudio se seleccionaron trece taxa (tres de ellas ubicadas en las Opuntioideae y el resto en las Cactoideae) que habitan en los estados Lara y Falcón con el fin de caracterizar la estructura anatómica de sus tallos jóvenes, para aportar información biológica que pueda contribuir a su delimitación taxonómica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectaron trozos de tallos juveniles de al menos tres individuos de cada una de las especies (CUADRO 1), las mismas se encontraban creciendo en bosques secos o deciduos con ambiente seco o sub-húmedo, solo *E. hookerii* y *R. baccifera* se localizaron en bosque semi-decidual estacional con ambiente húmedo. Dichos trozos se fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético, etanol 70 %) y se procesaron hasta la obtención de láminas permanentes, siguiendo los protocolos propuestos por Johansen (1940). Para ello las muestras (porciones no areolares) se deshidrataron en una serie ascendente de alcohol butílico terciario y se infiltraron e incluyeron en paraplast (58 °C punto de fusión). El seccionamiento se hizo con micrótopo de rotación (15 µm de espesor); las secciones obtenidas se tiñeron con safranina-fastgreen y se montaron en bálsamo de Canadá. Además, se prepararon macerados

CUADRO 1. Especies estudiadas, su ubicación taxonómica y una vista macroscópica del tallo en sección transversal y localidad de recolección.

SUBFAMILIA	TRIBU	TAXÓN	TALLO CONTORNO (SECCIÓN TRANSVERSAL)	LOCALIDAD DE RECOLECCIÓN
Cereae		<i>Melocactus curvispinus</i> Pfeiff subsp. <i>curvispinus</i>		Carretera Coro-La Tabla (≈ N 11° 21' 36" to 16' 59", W 69° 39' 57" to 43' 43"; 70-100 m)
		<i>Pilosocereus moritzianus</i> (Otto) Byles & G.D. Rowley Salm-Dick		Marcillal (≈ 11° 21' 36", 69° 39' 57", 70 m)
		<i>Praecereus euchlorus</i> (F.A.C. Weber) N.P. Taylor		Marcillal (≈ 11° 21' 36", 69° 39' 57", 70 m)
		<i>Subpilocereus russelianus</i> (Otto) Backeb.		Marcillal (≈ 11° 21' 36", 69° 39' 57", 70 m)
Hylocereae		<i>Epiphyllum hookeri</i> Haw.		Carretera Barquisimeto-Moron (≈ 10° 26' 26", 68° 24' 09", 70 m)
		<i>Hylocereus lemairei</i> (Hook.) Britton & Rose		La Tabla-Curimagua (≈ 11° 12' 37", 69° 45' 49", 260 m)
		<i>Selenicereus inermis</i> (Otto) Britton & Rose		La Tabla-Curimagua (≈ 11° 12' 37", 69° 45' 49", 260 m)
Pachycereae		<i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck		Marcillal (≈ 11° 21' 36", 69° 39' 57", 70 m)
		<i>Stenocereus griseus</i> (Haw.) Buxb.		Carretera Coro-La Tabla (≈ N 11° 21' 36" to 16' 59", W 69° 39' 57" to 43' 43"; 70-100 m)
Rhipsalideae		<i>Rhipsalis baccifera</i> (J.S. Muell.) Stearn		Carretera Barquisimeto-Moron (≈ 10° 26' 26", 68° 24' 09", 70 m)
Opuntioideae	Cylindropuntieae	<i>Cylindropuntia caribaea</i> (Britton & Rose) Knuth		Carretera Coro-La Tabla (≈ N 11° 21' 36" to 16' 59", W 69° 39' 57" to 43' 43"; 70-100 m)
	Opuntieae	<i>Opuntia cf. bisetosa</i>		Carretera Curimagua-Churuguara (≈ 10° 43' 20", 69° 18' 06"; 450 m)
		<i>Opuntia caracasana</i> Salm-Dyck		Carretera Coro-La Tabla (≈ N 11° 21' 36" to 16' 59", W 69° 39' 57" to 43' 43"; 70-100 m)

parciales, en cuyo caso se separaron trozos de tallo de 4-5 mm², los cuales se rasparon previamente con una hojilla a fin eliminar parte del tejido fundamental próximo a la epidermis y luego se sometieron a la acción de hipoclorito de sodio comercial (5,25 %), a temperatura ambiente, durante aproximadamente una hora. Posteriormente, se lavaron con agua destilada y se terminó de eliminar el tejido parenquimático, mecánicamente, bajo microscopio estereoscópico. Las epidermis obtenidas fueron teñidas con safranina-azul astra (Krauss & Arduin, 1997) y se montaron en agua-glicerina (V:V).

Todas las láminas obtenidas fueron estudiadas bajo microscopio óptico de campo claro. Además, se efectuaron las pruebas histoquímicas propuestas por Johansen (1940) para detectar almidón y lignina en secciones a mano alzada. Se tomaron fotomicrografías con una cámara digital Evolution LC acoplada a un microscopio óptico Nikon E200.

Se determinaron algunas variables cuantitativas con la ayuda de un ocular micrométrico, incorporado a un microscopio calibrado, registrando entre 15 y 20 observaciones por variable. Entre las variables registradas están: espesor de la pared celular externa más cutícula y de la epidermis, número de capas de la hipodermis y del parénquima en empalizada (si presentes). Asimismo, se contaron estomas con el fin de calcular la densidad estomática. Se calcularon los valores promedio de dichas variables.

RESULTADOS

Los tallos están revestidos por una cutícula lisa en todos los taxa; el grosor de ésta más la pared celular externa de las células epidérmicas varía entre menos de 2,5 µm (tres de las especies) y 12,5 µm, valor mayor, registrado en *P. moritzianus* (CUADRO 2). En sección transversal, se observa la epidermis uniestratificada, glabra y constituida por células cuadrangulares a rectangulares en la mayoría de las especies (FIGURAS 1A-B, 1D), excepto en *S. russelianus* (FIGURA 1E) que es papilosa y en *C. caribaea* y *R. baccifera* donde predominan las formas cónicas y triangulares, las cuales se organizan de tal forma que en esta última especie se asemejan a papilas y definen una superficie crenulada, ya que tiene muescas o festones pequeños (FIGURA 1C), producto de dicha organización. En vista paradérmica, las paredes anticlinales son rectas en la mayoría de las especies (FIGURAS 1K-L), excepto en *A. tetragonus* (FIGURA 1G), *E. hookerii* (FIGURA 1H) y *P. euchlorus* donde son rectas a ligeramente onduladas; en *O. caracasana* (FIGURA 1J) con paredes onduladas y en *M. curvispinus* ssp. *curvispinus* (FIGURA 1I) en la que son muy onduladas; hay poca variación en el grosor de dichas paredes. Los estomas son paracíticos (FIGURAS 1G, 1K Y 1L) y duplopapiracíticos (FIGURA 1I), en el primer tipo llama la atención que las células próximas a las acompañantes se organizan alrededor del estoma, en forma de anillo; no obstante, en seis de ellas no fue posible distinguirlos, debido a que fue imposible separar la epidermis de la hipodermis, porque este último tejido muestra paredes muy gruesas. La densidad estomática promedio varía entre 14-31 estomas/mm² (CUADRO 2).

CUADRO 2. Rasgos anatómicos de la epidermis caulinar de las especies de Cactaceae estudiadas.

TAXONES	GROSOR DE PARED CELULAR EXTERNA MÁS CUTÍCULA (µm)	PARED EXTERNA EN SECCIÓN TRANSVERSAL	ONDULACIÓN Y GROSOR DE LAS PAREDES ANTICLINALES DE LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS TÍPICAS	DENSIDAD ESTOMÁTICA (ESTOMAS/mm ²)
<i>M. curvispinus</i> subsp. <i>curvispinus</i>	5	Convexa	Muy onduladas y delgadas	30,9
<i>P. moritzianus</i>	12,5	Recta	Rectas y delgadas	20,9
<i>P. euchlorus</i>	<2,5	Recta y ligeramente convexa	Rectas y delgadas	21,5
<i>S. russelianus</i>	10	Convexa	Rectas y gruesas	29,7
<i>E. hookerii</i>	<2,5	Convexa	Rectas a levemente onduladas y delgadas a ligeramente gruesas	17,3
<i>H. lemairei</i>	7,5	Convexa	Levemente onduladas y delgadas	21,5
<i>S. inermis</i>	3	Recta	Rectas y gruesas	17,9
<i>A. tetragonus</i>	<2,5	Convexa	Rectas a levemente onduladas y gruesas	29,4
<i>S. griseus</i>	5	Recta	Rectas y gruesas	22,7
<i>R. baccifera</i>	5	Apariencia papilosa	Rectas y delgadas, depresiones longitudinales evidentes	14,2
<i>C. caribaea</i>	7,5	Convexa a apiculada	Rectas y delgadas	24,6
<i>O. cf. bisetosa</i>	3,5	Recta y ligeramente convexa	Rectas y gruesas	15,45
<i>O. caracasana</i>	2	Recta y convexa	Onduladas y delgadas	18,8

En sección transversal, los estomas se observan al nivel de las células epidérmicas (FIGURA 1C), excepto en *H. lemairei* y *O. bisetosa* donde se encuentran hundidos, en mayor cuantía en la primera especie nombrada (FIGURA 1B).

Subepidérmicamente, se distingue la hipodermis constituida por 2 hasta 13 capas de células orientadas vertical u horizontalmente (FIGURAS 1A-F, 2A-C). Hay variación en el grado de engrosamiento de las paredes, siendo bastante delgadas en *E. hookerii* y *R. baccifera*,

por lo que se le reconoce principalmente por la posición, tamaño y contenido celular escaso (FIGURAS 2B-C). La hipodermis está interrumpida por las cámaras subestomáticas, formándose canales de longitud apreciable (FIGURA 1B), particularmente en *S. griseus* (FIGURA 1F).

La región cortical está constituida por parénquima clorofiliano y de reserva de agua y almidón (FIGURA 2A). El primero está formado por células cuadrangulares y rectangulares con su eje mayor perpendicular a la superficie,

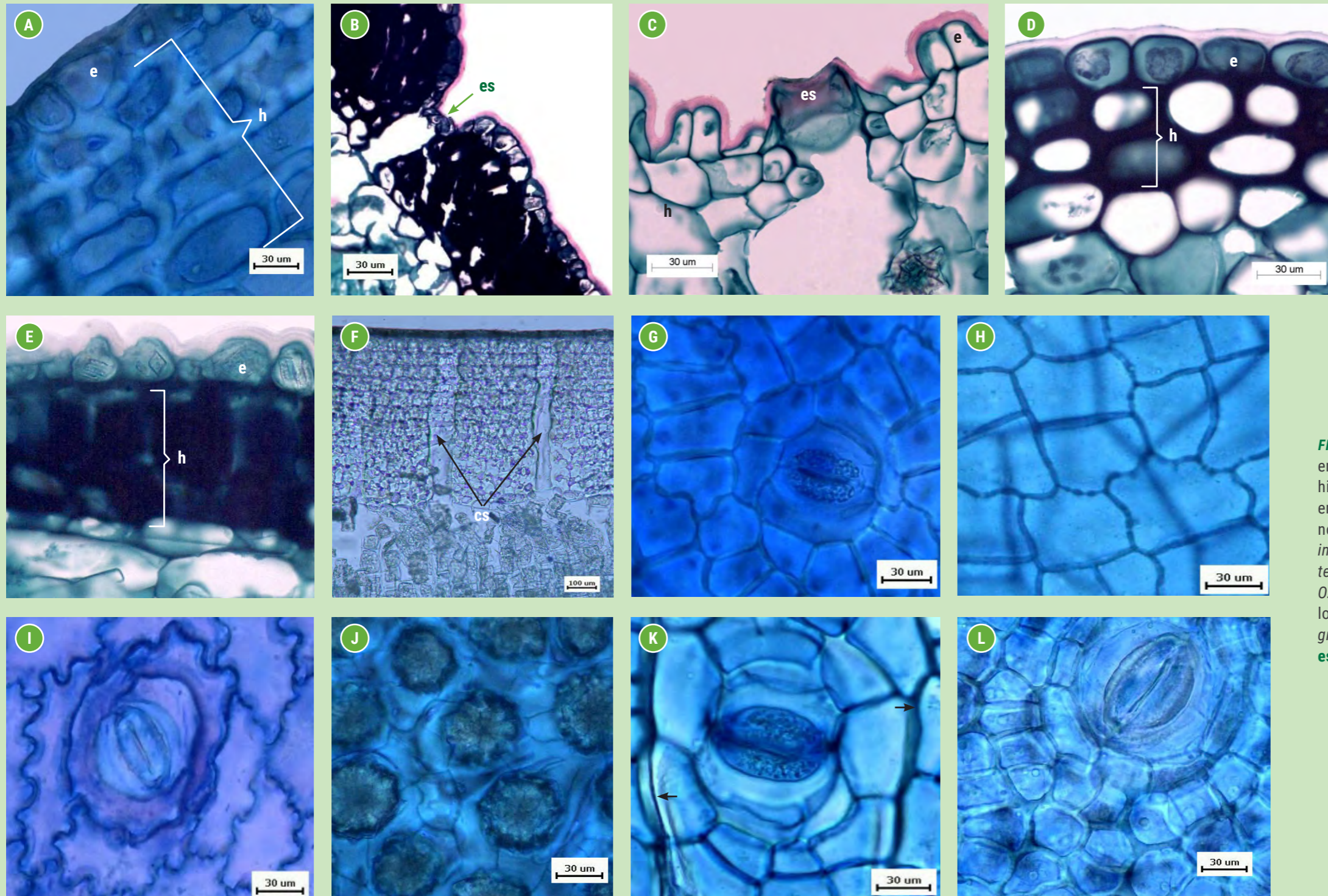


FIGURA 1. [C] Rasgos epidérmicos e hipodérmicos en especies de Cactaceae. [A-F] Epidermis e hipodermis en sección transversal. [G-L] Epidermis en vista frontal. [A] *A. tetragonus*, [B] *H. leimarei*, nótese estoma hundido, [C] *R. baccifera*, [D] *S. inermis*, [E] *S. russelianus*, [F] *S. griseus*, [G] *A. tetragonus*, [H] *E. hookerii*, [I] *M. curvispinus*, [J] *O. caracasana*, [K] *R. baccifera*, nótese canales longitudinales, indicados con flechas y [L] *S. griseus*. **cs**: cámara subestomática, **e**: epidermis, **es**: estoma, **h**: hipodermis.

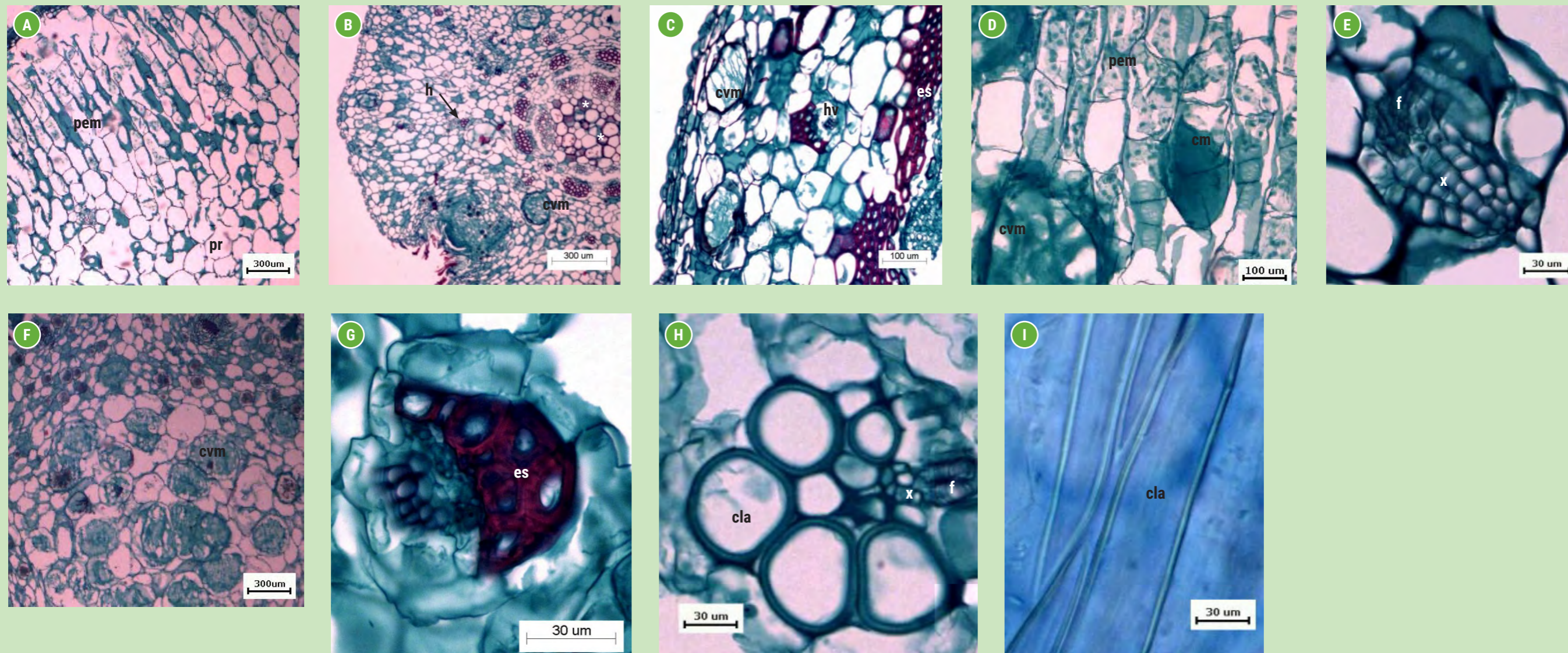


FIGURA 2. [A y B] Vistas generales de la región externa. [A] *P. euchlorus*, nótese forma y disposición de las células del parénquima. [B] *E. hookerii*, nótese hipodermis, parénquima homogéneo y banda de esclerénquima. [C] Vista general de la región externa y estela de *R. baccifera*, nótese haz vascular fuera de la estela indicado con flecha y células esclerificadas en la región medular, indicadas con astérisco. [D] Parénquima en empalizada en *S. russellianus*, nótese células y cavidades mucilaginosas. [E] Haz vascular en *P. euchlorus*. [F] Médula en *C. caribaea*, nótese cavidades mucilaginosas. [G] Haz vascular con casquete esclerenquimático en *M. curvispinus*. [H-I] *A. tetragonus*, [H] Haz vascular con células de lumen amplio y paredes gruesas (sección transversal), [I] Vista longitudinal de dichas células. **cla:** célula de lumen amplio, **cm:** célula mucilaginosa, **cvm:** cavidad mucilaginosa, **es:** esclerénquima, **f:** floema, **h:** hipodermis, **hv:** haz vascular, **pem:** parénquima en empalizada, **pr:** parénquima reservante, **x:** xilema.

a modo de empalizada (FIGURAS 2A, 2D), excepto en *E. hookerii* (FIGURA 2C), *M. curvispinus* ssp. *curvispinus* y *R. baccifera* (FIGURA 2B) donde el parénquima es uniforme. El número de estratos en empalizada es variable entre las especies, desde 4 hasta aproximadamente 13 (CUADRO 3). El parénquima de reserva tanto en la zona cortical tiene células redondeadas u ovaladas. En todas las especies son visibles células y cavidades mucilaginosas (FIGURAS 2B-D); no obstante, la abundancia y distribución varía entre los taxones (CUADRO 3).

El sistema vascular está constituido por un anillo de haces vasculares colaterales abiertos que conforman la eustela (FIGURA 2B) y por haces pequeños y de escasa complejidad, los

cuales se encuentran dispersos en la corteza y la médula (FIGURAS 2B-C). Son evidentes casquetes esclerenquimáticos en *H. lemairei*, *M. curvispinus* (FIGURA 2G), *O. caracasana*, *R. baccifera* (FIGURA 2B) y *S. inermis*; destaca *E. hookeri*, ya que presenta una banda casi continua de esclerénquima, limitando con el anillo vascular y casquetes esclerenquimáticos en los haces dispersos (FIGURA 2C); el resto de las especies no tienen esclerénquima sobre el floema (FIGURA 2E). Por otra parte, *A. tetragonus* tiene células alargadas, de lumen amplio y paredes gruesas asociadas a los haces (FIGURAS 2H-I). El xilema de todas las especies está constituido mayormente por células conductoras de diámetro pequeño (FIGURAS 2B, 2E, 2G-H).

CUADRO 3. Algunas características anatómicas de los tallos de las especies de Cactaceae estudiadas.

TAXONES	NÚMERO CAPAS HIPODERMIS	GROSOR HIPODERMIS (µm)	CÉLULAS O CAVIDADES MUCILAGINOSAS
<i>M. curvispinus</i>	12-13	497	Escasas en toda la sección
<i>P. moritzianus</i>	4-5	142	Muy abundantes en toda la sección
<i>P. euchlorus</i>	2	61	Abundantes en corteza, escasas médula
<i>S. russelianus</i>	2	84	Abundantes en corteza, ausentes en zona medular
<i>E. hookerii</i>	1-2	57	Escasas en corteza
<i>H. lemairei</i>	4-5	223	Abundancia moderada, en toda la sección
<i>S. inermis</i>	2-3	72	Abundantes en corteza y escasas en médula
<i>A. tetragonus</i>	3-4	89	Abundancia moderada en toda la sección
<i>S. griseus</i>	10-13	162	Muy abundantes en toda la sección
<i>R. baccifera</i>	1-2	54	Abundancia moderada en corteza y escasas en la médula
<i>C. caribaea</i>	4-5	65	Abundantes en médula y escasas en corteza
<i>O. cf. bisetosa</i>	4	72	Abundantes, en toda la sección
<i>O. caracasana</i>	6-8	137	Abundantes en toda la sección

La médula está constituida por células parenquimáticas, redondeadas, de diferentes tamaños con granos de almidón y con cristales en algunos de los taxones (FIGURA 2F). En esta región son evidentes células o cavidades con mucílago en casi todas las especies (CUADRO 3). En *R. baccifera* las células de esta región sufren esclerificación de sus paredes (FIGURA 2B).

Son evidentes cristales de morfología y localización variable en la mayoría de las especies, pero su caracterización será abordada en otro artículo.

DISCUSIÓN

El arreglo histológico de los tallos resultó bastante similar entre las especies estudiadas; no obstante, hay algunas características que las distinguen.

El grosor de la cutícula más la pared celular externa resultó con valores inferiores a 10 µm en la mayoría de los taxones. Por lo que, considerando los rangos propuestos por Waldhoff (2003) para hojas (valores <2 µm grosor medio y >9 µm muy gruesa), varía de medianamente gruesa a muy gruesa. Terrazas & Arias (2003), indicaron que en las cactáceas dicho grosor puede variar entre 1 y 25 µm, por lo que los valores obtenidos son bajos a medios. Estos autores indican que el valor taxonómico de este carácter es limitado, ya que puede cambiar de acuerdo a las condiciones ambientales del sitio donde se desarrolla una planta. Además, este rasgo no puede relacionarse con el biotipo, debido a que se presenta tanto en arbustos como en hierbas y epífitas. La deposición de cutículas gruesas se considera un rasgo de adaptación en hábitat xéricos, ya que

disminuye la transpiración cuticular (Gibson & Nobel, 1986). Los valores obtenidos en *R. baccifera* se corresponden con los reportados por Dettke & Milaneze-Gutierrez (2008), quienes la catalogan como moderadamente gruesa.

La epidermis resultó uniestratificada en todas las especies, lo cual es común en las Cactaceae (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003); sin embargo, llaman la atención la forma y arreglo de sus células (sección transversal) en *C. caribaea* y *R. baccifera*, ya que en la primera son frecuentes células cónicas, las cuales dan cierta protección, al reflejar los rayos de sol o proporcionando algo de sombra a los tejidos subyacentes (Bravo-Hollis, 1978); mientras que en la segunda definen las depresiones o canales longitudinales observados en vista frontal, también señalados por Dettke & Milaneze-Gutierrez (2008) en dicha especie. Depresiones semejantes han sido referidas para *R. teres* (Vell.) Steud. y son consideradas de interés en la delimitación taxonómica de especies incluidas en el género *Rhipsalis* (Calvente *et al.*, 2008). En la literatura se indica que *S. griseus* tiene una epidermis multiestratificada producto de divisiones en la capa epidérmica luego de diferenciarse la cutícula (Terrazas *et al.*, 2005), la cual no fue vista en este estudio, es probable que las ramas estudiadas en dicho trabajo fuesen más adultas, ya que las recolectaron en las porciones basales de los tallos.

En vista paradérmica, todas las especies muestran células con paredes rectas a ligeramente onduladas con poca variación en el grosor de sus paredes; llaman la atención las paredes muy onduladas en *M. curvispinus* ssp. *curvispinus*, carácter del que no se conoce su

ventaja selectiva (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003). Mauseth (1988) indicó que éstas pueden ser producto de la condición ambiental reinante cuando las células estaban en diferenciación. La mayoría de los trabajos refieren células epidérmicas poligonales (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003; Terrazas *et al.*, 2005; Calvante *et al.*, 2008); sin embargo, en *Bergerocactus emoryi* (Engelm.) Britton & Rose y *Peniocereus fosterianus* Cutak se ha señalado la presencia de paredes onduladas (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003), las cuales han sido referidas también en especies de Opuntioideae, donde fueron observadas en las porciones apicales de los tallos, pero no en las basales y medias (Pereira de Arruda & Melo de Pinna, 2015). Se ha indicado que este carácter parece constituir una herramienta taxonómica importante en algunos grupos de las Cactoideae (Loza-Conejo & Terrazas, 2003; Calvante *et al.*, 2008), pero que puede variar de acuerdo a la procedencia del segmento de tallo analizado (Lemos & Melo de Pinna, 2011).

Los tipos de estoma observados, paracíticos y duploparacíticos, son los citados frecuentemente para Cactaceae (Terrazas *et al.*, 2005; Dos Santos-García *et al.*, 2012). La mayoría de los taxa tienen estomas al mismo nivel que el resto de células epidérmicas, lo cual es frecuente en Cactaceae a diferencia de otras xerófitas (Loza-Conejo & Terrazas, 2003; Soffiatti & Angyalossy, 2007) y se ha vinculado con una movilización rápida de gases durante la apertura estomática, pudiendo representar una adaptación para el mecanismo fotosintético CAM (Gibson & Nobel, 1986). Solo dos de los taxa resultaron con estomas hundidos, lo cual

constituye un mecanismo para incrementar la resistencia a la pérdida de agua (Fahn & Cutler, 1992). La densidad estomática se corresponde con la referida para otras Cactaceae, pudiendo considerarse baja, tal como lo señalan Terrazas & Mauseth (2002). Todas las especies muestran valores que se encuentran en el rango inferior del intervalo señalado por Gibson & Nobel (1986) para las Cactoideae (18-60 estomas/mm²).

La hipodermis presente en la mayoría de los cactus, ha sido referida como un tejido colenquimatoso, formado por un número variable de estratos celulares (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003; Terrazas *et al.*, 2005; Calvante *et al.*, 2008; Dettke & Milaneze-Gutierrez, 2008; Dos Santos-García *et al.*, 2012). La hipodermis da consistencia y solidez a las porciones blandas de los tallos estudiados. Se ha señalado que su función es dar soporte y constituir una barrera protectora ante patógenos (Mauseth, 1988). Hay autores que la consideran junto a la epidermis, “la piel” del tallo, la cual adicionalmente favorece la preservación del agua y la defensa contra la radiación solar (Gibson & Nobel, 1986). A pesar de la variabilidad observada en su grosor, en todos los casos son evidentes cámaras subestomáticas, de mayor o menor longitud, las cuales facilitan el flujo de gases, a pesar de lo grueso que sea el tejido colenquimatoso.

En la mayoría de las especies se diferencia clorénquima en empalizada con un número variable de capas y características semejantes al de las hojas de otras dicotiledóneas, ya que está formado por células alargadas, de paredes delgadas y abundantes cloroplastos. Las dos especies en las que no se distingue (*E. hookerii* y *R. baccifera*) son cactus epífitos. Calvante *et al.*

(2008) indicaron que la subdivisión empalizada-reservante no ocurre en muchas especies con ese biotipo. El clorénquima es relevante para que las especies puedan cumplir eficientemente el proceso de fotosíntesis, dado que carecen de láminas foliares, tal como lo señalan Sajeve & Mauseth (1991). Las células corticales más internas son reservorios de agua y en ocasiones de almidón, tal como se ha indicado en los diversos trabajos revisados, señalándose que muchas de ellas tienen la capacidad de contraerse y expandirse dependiendo de la disponibilidad de agua (Mauseth, 2006), este rasgo es más evidente en especies con tallos de mayor desarrollo, ej. especies de *Opuntia*.

En estos tallos abunda también en la médula, el parénquima reservante, tanto de agua como de diversos polisacáridos. La presencia de células esclerificadas en *R. baccifera* es un rasgo no señalado en el trabajo de Dettke & Milaneze-Gutierrez (2008) para esta misma especie, pero presente en otras cactáceas epífitas.

Otro rasgo común en las especies, es la diferenciación de células y cavidades mucilaginosas, observándose variación en su localización y abundancia. Su presencia ha sido señalada de valor sistemático, ya que se desarrollan en algunos géneros y en otros no (Bravo-Hollis, 1978). No obstante, fueron observadas en todos los taxa caracterizados en esta investigación.

En cuanto al tejido vascular, se ha indicado que es frecuente la diferenciación de haces conductores por dentro y fuera de la estela con orientación variable. En general, los haces observados son semejantes en su constitución a los observados en otras cactáceas (Terrazas *et al.*, 2005). Los vasos de diámetro pequeño

probablemente facilitan la conducción de agua (Terrazas & Loza-Cornejo, 2003). En la mayoría de los casos no están asociados con esclerénquima. Cabe destacar, que las células observadas en *A. tetragonus* se parecen bastante a las identificadas en sección transversal del tallo de *Austrocyllindropuntia subulata* (Muehlenpf.) Backeb. por Arruda (2010) como traqueidas vasculares de banda ancha, sin embargo, la sección longitudinal de las mismas en *A. tetragonus* no muestra los engrosamientos horizontales en las paredes, que definen a dichas células. Sería necesario hacer un estudio de las mismas en tallos adultos, ya que puede ser que aún no se hayan diferenciado completamente. A estas células se les atribuyen funciones conductoras y de almacenamiento de agua (Landrum, 2008).

Los resultados obtenidos aportan caracteres que contribuyen a la delimitación de las especies estudiadas, entre ellos destacan rasgos epidérmicos, como forma en sección transversal de las células epidérmicas, grado de ondulación de las paredes, estomas hundidos o no; además de éstos, el engrosamiento de las células hipodérmicas, presencia de casquetes de esclerénquima sobre haces vasculares, entre otros. Algunos de ellos son considerados influenciados por el ambiente, como es el caso del grado de ondulación de las paredes de las células epidérmicas. No obstante, estos caracteres aun por sí solos no permiten distinguir todas las especies y se requeriría el uso de mayor número de atributos para poder delimitar los diferentes taxones de Cactaceae, por la razón expuesta no se pudo presentar una clave.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTESOR, A. & E. EZCURRA. 2003. Functional morphology and evolution of stem morphology in cacti. *Journal Arid Environment* 53: 557-567.
- ARNOTT H.J. 1982. Three systems of biomineralization in plants with comments on the associated organic matrix. In: *Biological mineralization and demineralization*. (G.H. Nancollas, (ed.), pp. 199-218. Springer Verlag, Berlin.
- ARRUDA, E. 2010. *Histogênese de segmentos caulinares de especies de Opuntioideae (Cactaceae)*. Universidade de São Paulo, Brasil. 141 p. (Tese Doutor em Ciências).
- AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA and C. TREJO. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany* 57(12): 3165-3174.
- BARTHLOTT, W. & D.R. HUNT. 1993. Cactaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. II*. (Kubitzki, K., J.G. Rohwer and V. Bittrich, eds.). pp. 161-197. Springer-Verlag, Berlin. 653 p.
- BRAVO-HOLLIS, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. DF, México. 743 p.
- CALVENTE, A., R. ANDREATA & R.C. VIEIRA. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* Cactaceae) and its relevance for taxonomy. *Plant Systematic Evolution* 276: 271-277.
- DETTKE, G.A. & M.A. MILANEZE-GUTIERRE. 2008. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamilia Cactoideae. *Hoehnea* 35(4): 583-595.
- DOS SANTOS GARCIA, J., E. SCREMIN-DIAS & P. SOFFIATTI. 2012. Stem and root anatomy of two species of *Echinopsis* (Trichocereae: Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1036-1044.
- FAHN, A. & D.F. CUTLER. 1992. *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger. Berlin. Xxp.
- FERNÁNDEZ, A. 1995. Anatomy of species of *Opuntia* (Cactaceae) from Venezuela: I. Epidermal characteristics of *Opuntia lilae* Trujillo et Ponce. *Ernstia* 5: 49-72.
- FERNÁNDEZ, A. 1999. Anatomy of the species *Opuntia* (Cactaceae) from Venezuela: Part II. Stomatogenesis in *Opuntia bisetosa* Pittier, *Opuntia boldinghii* Britton et Rose, *Opuntia elatior* Miller, *Opuntia schumannii* F.A.C. Weber, and *Opuntia* sp. nov. (inedit). *Ernstia* 8: 115-134.
- GARCÍA A.M., T. TERRAZAS & S. ARIAS. 2009. Anatomía caulinar de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 32(3): 201-208.
- GIBSON, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65.
- GIBSON, A.C. & P.S. NOBEL. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, London. 286 p.
- HOKCHE, O., O. HUBER & P. BERRY. 2008. Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas. 859 p.
- JOHANSEN, D. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill, New York. 523 p.
- KRAUSS J.E. & M. ARDUIN. 1997. Manual básico de métodos en morfología vegetal. Universidade Rural, São Paulo.
- LANDRUM, J.V. 2008. Wide-Band tracheids from a Southern African succulent and their responses to varying light intensities: a pre-adaptation for future water stress?. *International Journal of Botany* 4(1): 99-103.
- LEMONS, R.C.C. & G.F.A. MELO-DE-PINNA. 2011. Morpho-anatomical variations during stem development in some epiphytic Cactaceae. *Journal Torrey Botanical Society*. 138: 16-25.
- LEÓN, W. 2001-2002. Anatomía xilemática del tronco de *Pereskia guamacho* (Cactaceae) procedente del estado Mérida, Venezuela. *Pittieria* 31: 41-49.
- LINDORF, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 361-376.
- LOZA-CORNEJO, S. & T. TERRAZAS. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal Research* 116: 27-35.
- MAUSETH, J.D. 1988. *Plant Anatomy*. Addison Wesley/Benjamin Cummings. San Francisco, California. 560 p.
- MAUSETH, J.D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany* 98: 901-926.
- MÉRIDA T. & L. ARIAS. 1979. Estudios fisiocológicos en plantas de las zonas áridas y semiáridas de Venezuela III: Desarrollo de gloquideas por efecto de ácido abscísico (ABA) en plántulas de *Cereus griseus* Haw. (Cactaceae). *Acta Científica Venezolana* 30: 162-166.
- PEREIRA DE ARRUDA, E.C. e G.F. MELO-DE-PINNA. 2015. Caracteres anatómicos do segmento caulinar em espécies da subfamília Opuntioideae (Cactaceae). *Hoehnea* 42(2): 195-205.
- SAJEVA, M. & J.D. MAUSETH. 1991. Leaflike structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. *Annals of Botany* 68: 405-411.
- SOFFIATTI, P. & V. ANGYALOSSY. 2007. Anatomy of Brazilian Cereae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. *Acta Botanica Brasílica* 21(4): 813-822.
- TERRAZAS T. & S. ARIAS. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Botanical Review* 68: 444-473.
- TERRAZAS T. & J.D. MAUSETH. 2002. Shoot anatomy and morphology. In: *Cacti: Biology and Uses*. (P.S. Nobel ed.), pp: 23-40. University of California Press. Berkeley, California. 290 p.
- TERRAZAS T. & S. LOZA-CORNEJO. 2003. Anatomía de la madera y alometría de veinte especies de *Stenocereus* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Botánica* 74: 195-208.
- TERRAZAS, T., S. LOZA-CORNEJO & H. ARREOLA. 2005. Anatomía caulinar de las especies del género *Stenocereus* (Cactaceae). *Acta Botanica Venezuelica* 28: 321-336.
- WALDHOFF, D. 2003. Leaf structure in trees of Central Amazonian floodplain forests (Brazil). *Amazoniana* XVII: 451-469.